



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ZOOLOGIA UNIVERSIDADE
FEDERAL DO PARÁ MUSEU
PARAENSE EMÍLIO GOELDI



CRISTIAN CAMILO MENDOZA PENAGOS

**Taxonomia integrativa de *Psaironeura* Williamson, 1915 (Odonata:
Zygoptera: Coenagrionidae): uma abordagem morfológica, molecular e
filogenética**

Belém, 2025

CRISTIAN CAMILO MENDOZA PENAGOS

Taxonomia integrativa de *Psaironeura* Williamson, 1915 (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae): uma abordagem morfológica, molecular e filogenética

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, do convênio da Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Zoologia.

Área de concentração: Evolução.

Linha de Pesquisa: Sistemática e Taxonomia.

Orientadora: Prof. Dra. Maria Cristina Esposito

Co-orientador: Prof. Dr. Javier Muzón

Belém, 2025

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

M539t Mendoza Penagos, Cristian Camilo.
Taxonomia integrativa de Psaironeura Williamson, 1915 (Odonata:
Zygoptera: Coenagrionidae): uma abordagem morfológica, molecular e
filogenética / Cristian Camilo Mendoza Penagos. — 2025. vi, 185 f. : il.
color.

Orientador(a): Prof^a. Dra. Maria Cristina Esposito

Coorientador(a): Prof. Dr. Javier Muzón

Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Pará, Instituto de Ciências
Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Belém, 2025.

1. Complexo de espécies. 2. donzelinhas. 3. taxonomia integrativa.
4. delimitação de espécies. 5. Neotrópico. I. Título.

CDD 500.1

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	IV
RESUMO	9
ABSTRACT	10
INTRODUÇÃO GERAL.....	11
Capítulo 1.....	20
<i>Psaironeura jeronimoi</i> (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae) sp. nov. from the Brazilian Amazon rainforest, with a key for species of <i>tenuissima</i> group, and discussion on the significance of the genital ligula to the taxonomy of the group	20
Capítulo 2.....	31
Description of the final-instar larva of <i>Psaironeura tenuissima</i> (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae) from Amazonia	31
Capítulo 3.....	40
Um olhar na diversidade oculta da Bacia Amazônica: uma análise integrativa mostra forte congruência entre a variabilidade morfológica, genética e distribuição no complexo de espécies <i>Psaironeura tenuissima</i> (<i>sensu</i> Garrison, 2004) (Odonata: Coenagrionidae: Protoneurinae)	40
Capítulo 4.....	100
Sistemática de <i>Psaironeura</i> Williamson, 1915 (Zygoptera: Coenagrionidae) com a revisão taxonômica de suas espécies e o estabelecimento de um novo gênero	100
CONCLUSÕES GERAIS.....	159
ANEXO A	160
ANEXO B.....	164
ANEXO C	180
ARTIGOS PUBLICADOS DURANTE O PERÍODO DO DOUTORADO	186

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figure 1. <i>Psaironeura jeronimoi</i> sp. nov., male holotype	23
Figure 2. Dorsal view of head and lateral view of thorax of: (a, b, c) <i>Psaironeura jeronimoi</i> sp. nov. male holotype.	24
Figure 3. Lateral, dorsal and middorsal view of cerci of: (a, b, c) <i>Psaironeura jeronimoi</i> sp. nov. male holotype.....	25
Figure 4. Shape of genital ligula	26
Figure 5. Distribution map of <i>Psaironeura jeronimoi</i> sp. nov.	27

CAPÍTULO 2

Figure 1. <i>Psaironeura tenuissima</i> , habitus, (a) dorsal view; (b) ventral view.....	34
Figure 2. <i>Psaironeura tenuissima</i> male last-instar larva: (a) right antenna, dorsal view; (b) right maxilla, ventral view; (c) pre- mentum, dorsal view; (d) right labial palp, ventral view; (e) right labial palp, dorsolateral view; (f) mandibles, ventral view;.....	35
Figure 3. <i>Psaironeura tenuissima</i> , male last-instar larva: (a) legs, dorsal view; (b) concave spine with rounded apex, external view; (c) concave spine with rounded apex, internal view; (d) trifid spine; (e) pectinate spine; (f) details of male S6–10, lateral view; (g) male gonapophyses, ventral view; (h) cercus, left lateral view; (i) female gonapophyses, ventral view; (j) epiproct, lateral view; (k) paraproct, lateral view. Scale bar = 1 mm.....	36
Figure 4. (a) Adult male of <i>Psaironeura tenuissima</i> , (b, c) habitat of larvae.	38

CAPÍTULO 3

Figura 1. Ilustrações realizadas por Garrison (2004) mostrando a variação no ápice dos cercos e as localidades do material examinado de (A) <i>P. tenuissima</i> , (B) <i>P. bifurcata</i>	44
Figura 2. Mapa de distribuição mostrando a origem e fontes de informação usadas.	45
Figura 3. Estruturas morfológicas de importância taxonômica nos apêndices caudais.	49
Figura 4. Estruturas morfológicas de importância taxonômica na lígula genital.	50
Figura 5. Estruturas morfológicas usadas para a obtenção das variáveis morfológicas.	52

Figura 6. Diferenças morfológicas no protórax dos morfótipos A, B e C de <i>P. tenuissima</i> . Lóbulo anterior (la), segmento médio (lm), lóbulo posterior (lp).....	59
Figura 7. Diferenças morfológicas no protórax dos morfótipos F, G e H de <i>P. tenuissima</i> . Lóbulo anterior (la), segmento médio (lm), lóbulo posterior (lp).....	60
Figura 8. Diferenças morfológicas no protórax dos morfótipos I e J de <i>P. bifurcata</i> . Lóbulo anterior (la), segmento médio (lm), lóbulo posterior (lp).	61
Figura 9. Lígulas genitais masculinas dos morfótipos de <i>P. tenuissima</i> (A – H) e <i>P. bifurcata</i> (I – J).	62
Figura 10. Apêndices caudais masculinos dos morfótipos A, B e C de <i>P. tenuissima</i>	63
Figura 11. Apêndices caudais masculinos dos morfótipos F, G e H de <i>P. tenuissima</i>	64
Figura 12. Apêndices caudais masculinos dos morfótipos I e J de <i>P. bifurcata</i>	65
Figura 13. Mapa das distribuições geográficas dos morfótipos de <i>P. bifurcata</i> e <i>P. tenuissima</i>	66
Figura 14. Ordenação PCA dos 8 morfótipos avaliados com base em 10 variáveis morfométricas.	67
Figura 15. Análise de variantes canônicas (CVA) da forma da asa posterior.	68
Figura 16. Mapas de calor mostrando as distâncias genéticas entre os morfótipos de <i>P. bifurcata</i> e <i>P. tenuissima</i> para os dois marcadores moleculares usados. (A) gene 16s. (B) gene COI.	72
Figura 17. Árvores filogenéticas para o marcador 16s. (A) Máxima verossimilhança. (B) Inferência bayesiana.	73
Figura 18. Árvores filogenéticas para o marcador COI. (A) Máxima verossimilhança. (B) Inferência bayesiana.	73
Figura 19. Árvores filogenéticas para os dois marcadores concatenados 16s+COI. (A) Máxima verossimilhança. (B) Inferência bayesiana.	74
Figura 20. Rede de haplótipos de médian joining dos marcadores 16s e COI. Os números sobre os ramos representam o número de mutações entre haplótipos.	75
Figura 21. Árvore de inferência bayesiana (IB) para as espécies do complexo <i>P. tenuissima</i> (sensu Garrison 2004).	77
Figura 22. Holótipo de <i>Psaironeura cerasina</i> (Williamson).....	80
Figura 23. Sintipo de <i>Psaironeura tenuissima</i> (Selys).	81
Figura 24. Holótipo de <i>Psaironeura machadoi</i> (De Marmels).	82
Figura 25. Sintipo de <i>Psaironeura bifurcata</i> (Sjödsted).....	83

CAPÍTULO 4

Figura 1. Ilustrações realizadas por Garrison (2004) mostrando a variação no ápice dos cercos e as localidades do material examinado de (A) <i>P. tenuissima</i> , (B) <i>P. bifurcata</i>	44
Figura 2. Mapa de distribuição com a procedência e as fontes de informação utilizadas.	45
Figura 3. Características morfológicas de valor taxonômico nos apêndices caudais..	49
Figura 4. Estruturas morfológicas de importância taxonômica na lígula genital.	50
Figura 5. Estruturas morfológicas utilizadas para obtenção das variáveis morfométricas..	52
Figura 6. Diferenças morfológicas no protórax dos morfótipos A, B e C de <i>P. tenuissima</i>	59
Figura 7. Diferenças morfológicas no protórax dos morfótipos F, G e H de <i>P. tenuissima</i>	60
Figura 8. Diferenças morfológicas no protórax dos morfótipos I e J de <i>P. bifurcata</i>	61
Figura 9. Lígulas genitais masculinas dos morfótipos de <i>P. tenuissima</i> (A – H) e <i>P. bifurcata</i> (I – J).	62
Figura 10. Apêndices caudais masculinos dos morfótipos A, B e C de <i>P. tenuissima</i>	63
Figura 11. Apêndices caudais masculinos dos morfótipos F, G e H de <i>P. tenuissima</i>	64
Figura 12. Apêndices caudais masculinos dos morfótipos I e J de <i>P. bifurcata</i>	65
Figura 13. Mapa das distribuições geográficas dos morfótipos de <i>P. bifurcata</i> e <i>P. tenuissima</i>	66
Figura 14. Ordenação PCA dos 8 morfótipos avaliados com base em 10 variáveis morfométricas.	67
Figura 15. Análise de variantes canônicas (CVA) da forma da asa posterior.	68
Figura 16. Mapas de calor mostrando as distâncias genéticas entre os morfótipos de <i>P. bifurcata</i> e <i>P. tenuissima</i> para os dois marcadores moleculares usados. (A) gene 16s. (B) gene COI.	72
Figura 17. Árvores filogenéticas baseadas no marcador 16s. (A) Máxima verossimilhança. (B) Inferência bayesiana.....	73
Figura 18. Árvores filogenéticas baseadas no marcador COI. (A) Máxima verossimilhança. (B) Inferência bayesiana.....	73
Figura 19. Árvores filogenéticas baseadas nos dois marcadores concatenados 16s+COI. (A) Máxima verossimilhança. (B) Inferência bayesiana.	74
Figura 20. Rede de haplótipos construída pelo método <i>median joining</i> para os marcadores 16s e COI..	75
Figura 21. Resumo do número de OTU para cada uno dos métodos de delimitação de espécies utilizados no complexo <i>P. tenuissima</i> (<i>sensu</i> Garrison 2004)..	77
Figura 22. Holótipo de <i>Psaironeura cerasina</i> (Williamson, 1915)..	80
Figura 23. Sintipo de <i>Psaironeura tenuissima</i> (Selys, 1886).	81
Figura 24. Holótipo de <i>Psaironeura machadoi</i> (De Marmels, 1989) t.....	82
Figura 25. Sintipos de <i>Psaironeura bifurcata</i> (Sjödsted, 1918).	83
Figura 26. Hipótese filogenética reconstruída com base na análise de Inferência Bayesiana com base na evidencia total. Número nos nós = valor do suporte (probabilidade a posteriori).	117
Figura 27: Caracteres quantitativos	166
Figura 28: Caracteres qualitativos da cabeça.....	167
Figura 29: Caracteres qualitativos do protórax.....	167
Figura 30: Caracteres qualitativos das pernas	167
Figura 31: Caracteres qualitativos das veações asas.....	168
Figura 32: Caracteres qualitativos da lígula genital	168
Figura 33: Caracteres qualitativos dos cercos	169
Figura 34: Caracteres qualitativos das fêmeas.....	170
Figura 35: Caracteres qualitativos da coloração	170
Figura 36: Caracteres qualitativos das larvas	171

AGRADECIMENTOS

À minha família: ao meu filho, aos meus pais e irmãos. Ao meu filho, Jerónimo Mendoza, dedico este trabalho e lhe agradeço infinitamente por sempre compreender minha situação, mesmo quando não pude estar presente em muitos momentos em que você precisava. Obrigado por sua companhia e por estar ao meu lado todos os dias. Você é um dos motivos pelos quais nunca desisti e continuei seguindo em frente, apesar de tudo. Obrigado por todo o seu apoio! Ao meu pai, agradeço por cada conselho e por todas as conversas que tivemos ao longo desse tempo. À minha mãe, agradeço pelos conselhos e por todo o apoio dado durante esse período, seja de forma direta ou indireta. Aos meus irmãos, Eduardo, Jeisson e Milena, serei eternamente grato por seu amor e por estarem presentes, apesar das grandes distâncias e das longas ausências. No final, família é família... e sempre é bom voltar para os braços que nos fazem sentir em casa, nem que seja por dez minutos em uma videochamada. Esses momentos têm um valor imensurável. Ao meu irmão Eduardo, que mesmo à distância sempre me ofereceu seu apoio, me contagiou com sua forma de encarar a vida e, mesmo sem saber, foi e continuará sendo um dos pilares mais valiosos que aprendi a valorizar. Obrigado, Pochito!

Gostaria de expressar minha profunda gratidão aos meus orientadores, a Dra. Maria Cristina Esposito e ao Prof. Javier Muzón. À professora, agradeço por ter aceitado me orientar mesmo sem me conhecer previamente. Seu apoio foi fundamental ao longo destes anos, e por isso serei eternamente grato. Ao professor Javier, por quem tenho grande admiração, foi um privilégio trabalhar sob sua orientação. Imagino que isso tenha exigido muita paciência, mas, para mim, foi um prazer imenso. Obrigado pelos conselhos, pelo tempo dedicado e, principalmente, pelos ensinamentos valiosos que sempre levarei comigo. Uma menção especial para meu orientador, o Dr. Leandro Juen, que sempre confiou em mim e acreditou em um projeto que, no início, parecia um tanto confuso. Sua confiança e apoio foram essenciais durante todo este processo. Muito obrigado por tudo!

Agradeço também a todos os curadores, colegas e amigos que foram fundamentais para o desenvolvimento deste projeto. A cada um de vocês, como já disse pessoalmente, minha gratidão de todo coração. Obrigado por permitirem o acesso a seus espécimes, dados e pelo tempo dedicado: à Dra. Martha Wolff e ao Dr. Cornelio Bota-Sierra, da CEUA, pela gentileza e ensinamentos. À doutoranda Yisell Cano e ao Dr. Emilio Realpe, assim como aos técnicos e colegas da ANDES-E, que me receberam durante meses e de quem tanto aprendi. À Jenilee Montes e à Beatriz Carrillo, da SAIA, que facilitaram meu estudo dos espécimes da UARC. À Emmy Medina, da Universidade de San Marcos, no Peru, pelas fotografias e dados fornecidos. Sou grato aos colegas que contribuíram com espécimes cruciais para o material examinado: Karina Días (UFPA-Altamira), José Max Oliveira (UFOPA), Leandro Brasil (UFMT), Manoel Garcia (UNIFAP) e à Dra. Neusa Hamada (INPA).

Um agradecimento especial ao Rosser Garrison (EUA), que sempre esteve disposto a compartilhar informações e dados não publicados. Também agradeço a Dennis Paulson, Ken Tennessen e Bill Mauffray por compartilharem dados de ocorrência e fotografias utilizadas. Ao Dr. Jürg De Marmels, na Venezuela, pela gentileza, por avaliar um parátipo de *P. machadoi* e pelos conselhos valiosos. À Priscila Días e à Lica Hasemaya, da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), pelo envio de material da coleção do Prof. Ângelo Machado Barbosa. À Maribel Medieta, do Museu de História Natural da Costa Rica.

Aos que tornaram possíveis as análises moleculares: ao Dr. Leandro Juen pelo financiamento inicial e ao Ricardo Koroiva e sua talentosa equipe por todo o apoio logístico e técnico. Agradeço também por sempre acreditarem neste projeto e me receberem tão bem em seu laboratório em João Pessoa. À

Dra. Melissa Sánchez, por todo o suporte com as amostras da Colômbia e dos EUA, mesmo que nem tudo tenha saído como esperado. Obrigado pelos conselhos e por sempre encontrar tempo para ouvir minhas ideias.

Agradeço também aos técnicos, colegas e amigos que estiveram presentes nos momentos mais difíceis. Ao pessoal da microscopia eletrônica do Museu Paraense Emílio Goeldi e do Programa de Geologia da UFPA, pela ajuda durante as fotografias de MEV.

Ao meu amigo de vida e colega acadêmico e dos botecos Jair Miranda Filho, pela parceria e por todo o aprendizado junto, conversas de momentos bons e ruins. Aos amigos Myckey e Samantha, minha gratidão eterna por sua amizade, hospitalidade e por estarem sempre dispostos a ajudar.

Aos amigos e colegas do Laboratório de Invertebrados da UFPA, minha gratidão eterna. A Bruna, Valéria, Gustavo, Adiney, Murilho, Marina e tantos outros, que talvez eu não consiga citar todos aqui, mas que foram fundamentais. Dividir o dia a dia do doutorado com vocês foi um aprendizado constante e uma honra. Tenho orgulho de ter compartilhado esse espaço com pessoas tão talentosas e de coração generoso.

Um agradecimento especial à Dra. Neusa Hamada, por sempre me receber de braços abertos no INPA, em Manaus, e por seus conselhos e incentivos ao longo das diferentes etapas deste projeto. Estendo minha gratidão à sua equipe incrível: Dra. Jeane, Dra. Ana Maria, Dr. Gleyson e Jefferson, que sempre me acolheram tão bem, tanto no laboratório quanto no campo.

Ao pessoal do BioGea na Avellaneda, Argentina, Araseli, Lia, Yissele, Alejandro e Federico, por toda a hospitalidade durante minha estadia em Buenos Aires. Esse agradecimento se estende à Alejandra, uma pessoa incrível.

Agradeço às entidades que financiaram uma parte deste trabalho. À DSA (Dragonfly Society of the Americas) pelo *grant* que ganhei; à SOL (Sociedade Odonatológica Latino-americana) por ser a plataforma que permitiu a troca de material; à CAPES, do governo brasileiro, pela bolsa de doutorado.

Um agradecimento muito especial às pessoas que estiveram ao meu lado nos momentos mais difíceis, tornando-se uma parte importante da minha vida e me acolhendo como um membro da família. À minha família brasileira — Bia, Luzia e Carol — minha eterna gratidão e amor. Vocês sempre terão um lugar especial no meu coração. À minha namorada Bia, pelo seu apoio incondicional e por nunca desistir de me lembrar que tudo iria dar certo!

Finalmente, me agradeço pela coragem e por sempre estar aí e não abandonar, embora a vontade tenha sido grande em muitas ocasiões. Agradeço por todos os aprendizados e experiências que, sem dúvida, me fizeram crescer não só profissionalmente, mas também como pessoa.

Taxonomia integrativa de *Psaironeura* Williamson, 1915 (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae): uma abordagem morfológica, molecular e filogenética

RESUMO

Psaironeura Williamson, 1915 é um gênero de donzelinhas da família Coenagrionidae, que tem uma distribuição Neotropical. Suas espécies têm como característica principal uma forte redução das veias nas asas, tamanho pequeno e um voo frágil restritos a poucas distâncias. Apresentam uma alta variação morfológica, fazendo com que os limites de suas espécies sejam difíceis de serem definidos. Na taxonomia do gênero, tem se reconhecido informalmente dois grupos ao longo de sua distribuição, os quais apresentam diferenças na morfologia dos cercos e no padrão de coloração. Por outro lado, as relações filogenéticas de *Psaironeura* não estão bem suportadas, sugerindo, portanto, que poderia se tratar de um grupo não natural. Baseado nesse contexto, o objetivo desta tese é realizar uma revisão taxonômica de *Psaironeura* através de uma abordagem integrativa, usando dados morfológicos e moleculares como principais linhas de evidência. A tese está dividida em quatro capítulos. **No capítulo 1** é fornecida a descrição de uma nova espécie para o gênero, com a realização de uma avaliação detalhada da morfologia da lígula genital, adicionando argumentos a favor sobre a sua importância taxonômica na identificação do novo táxon e das espécies próximas. **No Capítulo 2** é descrita formalmente a primeira larva do grupo *tenuissima* (*sensu* Garrison 2004). **O Capítulo 3** busca avaliar os limites das espécies do grupo *tenuissima* (*sensu* Garrison 2004) utilizando um enfoque integrativo a partir do uso de dados moleculares e morfológicos. **O Capítulo 4** tem como objetivo avaliar a monofilia de *Psaironeura* usando dados morfológicos e moleculares, realizando uma revisão taxonômica de suas espécies. Os resultados desta tese representam um avanço no conhecimento sobre *Psaironeura*, revelando diversidade críptica, descrevendo nova espécie e larva, e redescrivendo o gênero com base em dados morfológicos e moleculares. A monofilia foi rejeitada, resultando na proposição de um novo gênero para espécies amazônicas. A abordagem integrativa fortalece estudos sistemáticos e taxonômicos em Odonata neotropicais.

Palavras-chave: Complexo de espécies, donzelinhas, taxonomia integrativa, delimitação de espécies.

Integrative taxonomy of *Psaironeura* Williamson, 1915 (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae): a morphological, molecular and phylogenetic approach

ABSTRACT

Psaironeura Williamson, 1915 is a genus of damselflies within the family Coenagrionidae, distributed across the Neotropical region. Its species are characterized by a significant reduction in wing veins, small size, and a fragile flight limited to short distances. They exhibit high morphological variation, making the delimitation of their species challenging. Within the taxonomy of the genus, two groups have been informally recognized throughout its distribution, which show differences in the morphology of the cerci and coloration patterns. On the other hand, the phylogenetic relationships of *Psaironeura* are poorly supported, suggesting that it may represent a non-natural group. Based on this context, the objective of this thesis is to carry out a taxonomic revision of *Psaironeura* through an integrative approach, using morphological and molecular data as the main lines of evidence. The thesis is divided into four chapters. In **Chapter 1**, a new species of the genus is described, including a detailed evaluation of the morphology of the genital ligula, providing further arguments for its taxonomic importance in identifying the new taxon and closely related species. **Chapter 2** formally describes the first larva of the *tenuissima* species group. **Chapter 3** assesses the species boundaries within the *tenuissima* group (*sensu* Garrison 2004) using an integrative approach that combines molecular and morphological data. Finally, **Chapter 4** evaluates the monophyly of *Psaironeura* using morphological and molecular data while performing a taxonomic review of its species. The results of this thesis represent an advance in the understanding of *Psaironeura*, revealing cryptic diversity, describing a new species and larva, and redefining the genus based on morphological and molecular data. Monophyly was rejected, leading to the proposal of a new genus for Amazonian species. The integrative approach strengthens systematic and taxonomic studies in Neotropical Odonata.

Keywords: Species complex, damselflies, integrative taxonomy, species delimitation.

INTRODUÇÃO GERAL

A ordem Odonata (libélulas e donzelinhas) compreende um grupo de insetos paleópteros que possui 6.377 espécies descritas atualmente, distribuídas em 47 famílias e 692 gêneros (Paulson et al., 2024). Diversas análises filogenéticas têm demonstrado o caráter monofilético da ordem, composta por três subordens (Zygoptera + (Anisozygoptera + (Anisoptera))) (Bybee et al., 2021, 2008; Carle et al., 2015; Dijkstra et al., 2014; Dumont et al., 2010). Suas espécies ocorrem em todos os continentes (com exceção da Antártica), possuindo uma forte associação com os ambientes aquáticos, devido seu ciclo de vida anfibiótico (Corbet, 1999; Garrison et al., 2010). Na fase adulta chamam a atenção pelas cores coloridas e pela gama de comportamentos complexos, enquanto na fase larval se camuflam com a estrutura do habitat onde vivem (Corbet, 1999). Nas duas fases são predadores altamente vorazes mantendo um papel chave nos ecossistemas (Mendes et al., 2017).

Na região Neotropical se encontra a maior diversidade de libélulas de todo o planeta (von Ellenrieder, 2009). A convergência de eventos geomorfológicos (*e.g.* Surgimento dos Andes e formação da Bacia Amazônica (Hoorn et al., 2010, 2022) ou formação do istmo do Panamá (Jaramillo, 2019), bem como, processos climáticos (Bacon et al., 2016) influenciaram na origem e formação de distintos biomas, com uma grande variedade de ecossistemas aquáticos e terrestres únicos, nos quais é possível encontrar uma elevada riqueza de espécies. Dentre estes a Floresta Amazônica e as florestas tropicais dos Andes são consideradas *hotspots* da biodiversidade, bem como pontos de grande diversificação de libélulas (Sánchez-Herrera et al., 2020; Bota-Sierra et al., 2021). Em virtude disso, nessas áreas existe um elevado número de espécies endêmicas e uma das maiores taxas de descoberta de espécies no mundo (von Ellenrieder, 2009; Bota-Sierra et al., 2016, 2021).

As relações filogenéticas de Odonata estão bem suportadas ao nível de família (Bybee et al., 2021). No entanto, em níveis taxonômicos mais baixos, as relações de alguns grupos não estão totalmente entendidas e em algumas regiões como a Bacia Amazônica essas relações são subrepresentadas (*ver* Carvalho et al., 2022). Por exemplo, a família Protoneuridae *s.l.* foi estabelecida por Tillyard (1917) para definir um grupo de pequenas e esbeltas donzelinhas, que tem como principal característica a forte redução nas veias das asas. Tillyard & Fraser (1938) adicionam novas características nas veias das asas, reconhecendo formalmente dois grandes grupos dentro de Protoneuridae: o primeiro constituído por gêneros homogêneos e exclusivos do Neotrópico e o segundo por gêneros heterogêneos e presentes no Paleotrópico. Fraser (1957) divide a família em quatro subfamílias baseado no grau de redução das veias nas asas e da forma dos apêndices anais: Protoneurinae (exclusiva do Neotrópico), Caconeurinae, Disparoneurinae e Isostictinae (exclusivos do Paleotrópico). Lieftnick (1974) baseado em caracteres das larvas, eleva a Isostictinae ao nível de família. Desde então, diversas análises filogenéticas têm recuperado os representantes do Neotrópico

como um grupo monofilético dentro de Coenagrionidae (Rehn, 2003; O’Grady & May, 2003; Bybee et al., 2008; Pessacq, 2008; Dijkstra et al., 2014).

Os representantes dessa subfamília em sua maioria, são espécies de pequeno porte que mantem uma relação estreita com as áreas florestadas (Garrison et al., 2010). Sua capacidade de voo é baixa estando frequentemente pousadas nas pontas de galhos e folhas, quase sempre em áreas sombreadas dos estratos baixos da vegetação. Apresentam colorações chamativas, no entanto, são muito delgadas dificultando muito sua detecção em campo (Pinto & Kompier, 2018).

Atualmente, dentro de Protoneurinae são reconhecidas formalmente 121 espécies distribuídas em 15 gêneros, incluindo *Psaironeura* (Paulson et al., 2024). *Psaironeura* foi estabelecido por Williamson (1915) para alocar os seguintes táxons: *Protoneura tenuissima* Selys, 1886, *Protoneura remissa* Calvert, 1909, *Protoneura sancta* Hagen in Selys, 1860, e *Psaironeura cerasina* Williamson, 1915. O primeiro táxon foi designado como a espécie-tipo do gênero. No mesmo estudo, Williamson apresenta uma chave de identificação para as espécies do gênero, dividindo-as em dois grupos com base no padrão de coloração dos últimos segmentos abdominais. Desde então, oito nomes foram atribuídos a este gênero, mantendo sua divisão interna informal. O grupo *remissa* é composto por três espécies: *Psaironeura angeloi* Tennessen, 2016, *Ps. remissa* (Calvert, 1909) e *Psaironeura selvatica* Esquivel, 1997, caracterizadas por um padrão de coloração verde, cercos foliados e uma distribuição transandina. Por outro lado, o grupo *tenuissima* inclui três espécies válidas: *Psaironeura bifurcata* Sjöstedt, 1918; *Psaironeura jeronimoi* Mendoza-Penagos, Juen, Muzon & Vilela, 2022; *Ps. tenuissima* (Selys, 1886) e dois sinónimos junior: *Psaironeura machadoi* De Marmles, 1989 e *Psaironeura cerasina* Williamson, 1915 de *Ps. bifurcata* e *Ps. tenuissima*, respectivamente. Todas são caracterizadas por apresentarem cercos filiformes e uma distribuição amazônica.

O gênero ocorre continuamente desde o sul do México até o limite sul da bacia amazônica. No entanto, *P. remissa* foi registrada na Mata Atlântica (Pessacq et al., 2012). Ao longo dessa distribuição, suas espécies mantêm uma relação estreita com áreas florestadas, sendo associadas a pequenos riachos ou poças laterais, onde frequentemente pousam nas pontas de galhos e folhas, quase sempre em áreas sombreadas de estratos baixos da vegetação (Garrison et al., 2010). Apesar de possuírem cores vibrantes, apresentam uma aparência muito delicada, o que as tornam difíceis de detectar em campo.

Do ponto de vista taxonômico, nenhuma revisão formal foi desenvolvida para *Psaironeura*. No entanto, os dois grupos têm sido tratados de forma independente. Garrison (2004) revisou detalhadamente o grupo *tenuissima*, concluindo que se trata de um complexo de duas espécies intimamente relacionadas que exibem alta variação na morfologia dos cercos. Tennessen (2016) comparou amplamente as espécies do grupo *remissa*, mas apenas para diagnosticar sua nova espécie. Nesse contexto, *Psaironeura* requer atenção especial devido ao alto grau de variação apresentado por suas espécies, o que dificultou o reconhecimento dos limites entre os táxons, embora o status

taxonômico do gênero seja considerado bom para os machos (Garrison et al., 2010). Apenas as fêmeas do grupo *remissa* foram descritas, sendo possível identificá-las com base em características morfológicas (Esquivel, 1997; Tennessen, 2016). Já as fêmeas do grupo *tenuissima* não foram descritas, sendo sua identificação possível apenas pela associação com os machos (Garrison et al., 2010).

O reconhecimento específico e preciso das espécies é essencial, tendo um impacto direto na nossa compreensão da teoria evolutiva, processos ecológicos, estimativas de biodiversidade, história e padrões biogeográficos, mas também na conservação de espécies, saúde humana e na economia (Busvine, 1980; Boykin et al., 2012; Lin et al., 2017; Struck & Cerca, 2020; Ribeiro et al., 2022). No entanto, esse reconhecimento se torna uma tarefa muito complexa e desafiadora, quando existem complexos de espécies que apresentam uma ampla distribuição geográfica e exibem um padrão morfológico uniforme (Kergoat et al., 2015).

O uso de abordagens integrativas tem se mostrado eficiente e amplamente aceito na taxonomia moderna, devido ao desenvolvimento de novas técnicas e metodologias (Tobias et al., 2010). Por exemplo, os avanços das técnicas moleculares como o DNA *barcoding* tem sido fundamentais para a descoberta de espécies ou linhagens crípticos, mas também, auxiliando na identificação da diversidade de um local (Wang et al., 2016; Lukhtanov et al., 2016). Neste contexto, a divergência genética entre populações de espécies próximas, podem estar relacionadas com a evolução das barreiras de isolamento reprodutivo (princípio base do conceito biológico de espécie (Dobzhansky 1937, Mayr 1942), ou como evidência de estruturação ou divergência de linhagens (princípio base do conceito filogenético de espécies (Queiroz, 1998)).

De forma análoga, os avanços nas técnicas baseadas em análises morfológicas, como a morfometria geométrica (Rholf & Marcus, 1996), têm sido usados na descoberta de diversidade críptica (Vega-Sánchez et al., 2020). Essa ferramenta permite o estudo da variação de forma de uma estrutura, integrando o tamanho dos organismos, fornecendo análises robustas e ferramentas gráficas para a quantificação e visualização da variação morfológica intra e interespecífica (Adams et al., 2013). As variações na forma de estruturas consideradas homólogas, e sob influência de fortes pressões de seleção, podem ser relacionadas com eventos em estágios iniciais do processo de especiação.

A sistemática e taxonomia de Odonata historicamente tem se desenvolvido principalmente sobre a base de caracteres morfológicos (Garrison et al., 2006, 2010) e nas últimas décadas tem integrado cada vez mais informações genéticas (Bybee et al., 2021; Carle et al., 2008; Sánchez-Herrera et al., 2020). Os avanços nessas duas linhas de pesquisa, tem fornecido a base para o entendimento dos padrões atuais das distribuições das espécies, bem como as suas relações evolutivas e filogenéticas nos seus níveis superiores (Bybee et al., 2021). No entanto, a compreensão desses padrões, não é tão avançada nos níveis taxonômicos inferiores (gênero ou espécie), onde as lacunas de conhecimento nas distribuições (lacuna wallaceana) e relações filogenéticas (lacuna darwiniana) de vários taxa é um

cenário comum (Carvalho et al., 2022), limitando o entendimento nos processos evolutivos que as envolvem (dispersão, vicariância e fluxo genético) (Vega-Sánchez et al., 2019).

Dentro de Odonata é comum o registro de complexos de espécies (Hinojosa et al., 2017; Vega-Sánchez et al., 2020, 2022). Principalmente em espécies que possuem distribuições amplas, nas quais as populações apresentam variações morfológicas intraespecíficas em estruturas relacionados com a reprodução (e.g., apêndices caudais) (Garrison, 2004; Vega-Sánchez et al., 2020). Sabe-se que essas estruturas têm um papel importante no reconhecimento e comunicação, atuando como a principal barreira de isolamento mecânico ou sensorial no nível interespecífico (Cordero-Rivera & Córdoba-Aguilar, 2010). No entanto, estudos recentes sugerem que as variações intraespecíficas dessas estruturas têm um papel importante na diferenciação genética e nas fases iniciais do processo de especiação (Barnard et al., 2017; Vega-Sánchez et al., 2019).

Num contexto geral, os odonatos não devem evoluir em espécies “crípticas” (Damm et al., 2010). Os seus métodos de comunicação estão baseados em reconhecimento visuais, como o padrão de coloração (Corbet, 1962) ou no tamanho corporal (Misof, 2000), e não em cheiros ou sons, que acredita-se, serem uma grande força motriz para a especiação críptica (Bickford et al., 2007). No entanto pesquisas baseadas em enfoques integrativos mostram um cenário diferente, apontando Odonata como um grupo onde a diversidade críptica é maior. Devido ao seu sistema de acasalamento único, bem como as suas rápidas respostas diante das variáveis do ambiente (Miguel et al., 2017), podem apresentar-se processos de especiação os quais não necessariamente são acompanhados de fortes mudanças morfológicas (Svensson et al., 2006; Sánchez-Herrera, 2010). Nesse sentido, a integração de diferentes linhas de evidência se mostra como uma abordagem vantajosa, com aplicações diretas sobre o reconhecimento e catalogação da diversidade.

Levando em consideração o exposto acima, a presente tese tem como objetivo geral realizar uma revisão taxonômica do gênero *Psaironeura* Williamson 1915 através de uma abordagem integrativa. Para isso a tese está proposta em quatro capítulos: o **capítulo 1** tem como objetivo específico a descrição de uma nova espécie. O **capítulo 2** está focado na descrição da primeira larva para o grupo *tenussima* realizando algumas comparações morfológicas com a larva do grupo *remissa*. O **capítulo 3** tem como objetivo, avaliar os limites das espécies do grupo *tenuissima* (sensu Garrison 2004) por meio de dados moleculares e morfológicos. O **Capítulo 4** tem como objetivo fazer uma revisão taxonômica de *Psaironeura*, bem como testar sua monofilia através de um contexto integrativo usando dados morfológicos e moleculares.

Até a apresentação desta tese, em 07 de Dezembro de 2024:

O capítulo 1, foi publicado na revista **Zootaxa**.

O Capítulo 2, foi publicado na revista **International Journal of Odonatology**.

198

199 O Capítulo 3, não foi publicado.

200

201 O Capítulo 4, não foi publicado.

Referências bibliográficas

- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE (2013) A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix*, 24 (1): 7-14. doi: [10.4404/hystrix-24.1-6283](https://doi.org/10.4404/hystrix-24.1-6283).
- Bacon CD, Antonelli A, Vallejo-Pareja MC, Molnar P, Crawford AJ, Montes C (2016) Quaternary glaciation and the Great American Biotic Interchange. *Geology* 44 (5): 375-378. doi: 10.1130/G376241.
- Bota-Sierra CA, Mauffray B, Palacino-Rodríguez F, Hofmann J, Tennesen K, Rache L, Tognelli MF (2016) Capítulo 5: Estado de conservación de las libélulas de los Andes Tropicales In: Tognelli MF, Lasso CA, Bota-Sierra CA, Jiménez-Segura LF. Cox (Ed) Estado de conservación y distribución de la biodiversidad de agua dulce en los Andes Tropicales (1st ed, pp 67-86) Gland, Switzerland, Arlington, USA, and Cambridge. UK: IUCN. doi: 10.2305/IUCNCH201602es.
- Bota-Sierra C, Novelo-Gutiérrez R, Londoño GA, Cordero-Rivera A (2021) The importance of tropical mountain forests for the conservation of Dragonfly biodiversity: a case from the Colombian. *Western Andes International Journal of Odonatology* 24: 233-247. doi: https://doi.org/10.23797/2159-6719_24_18.
- Bickford D, Lohman DJ, Sodhi NS, Ng PKL, Meier R, Winker K, Ingram KK, Das I (2007) Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 148-155. doi: 10.1016/j.tree.2006.11.004.
- Boykin LM, Armstrong KF, Kubatko LS, de Barro P (2012) Species delimitation and global biosecurity. *Evolutionary Bioinformatics* 8: EBO-S8532. doi: 10.4137/EBO.S8532.
- Bridges CA (1994) Catalogue of the family-group, genus-group and species-group names of the Odonata of the world. Lincoln Bookbindery Urbana, Illinois. doi: 10.5962/bhl.title.15291.
- Busvine JR (1980) Cryptic species of insect disease vectors and their importance. *Endeavour* 4: 108-112.
- Bybee SM, Ogden TH, Branham MA, Whiting MF (2008) Molecules, morphology and fossils: a comprehensive approach to odonate phylogeny and the evolution of the odonate wing. *Cladistics* 24 (4): 477-514. doi: [10.1111/j.1096-0031.2007.00191.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2007.00191.x).
- Bybee SM, Kalkman VJ, Erickson RJ, Frandsen PB, Breinholt JW, Suvorov A, Ware JL (2021) Phylogeny and classification of Odonata using targeted genomics. *Molecular phylogenetics and evolution* 160: 107-115. doi: 10.1016/j.ympev.2021.107115.
- Carle FL, Kjer KM, May ML (2015) A molecular phylogeny and classification of Anisoptera (Odonata). *Arthropod Systematics and Phylogeny* 73 (2): 281-301. doi: 10.3897/asp.73.e31805.
- Carvalho FG, Duarte L, Seger GDS, Nakamura G, Guillermo-Ferreira R, Cordero-Rivera A, Juen L (2022) Detecting Darwinian Shortfalls in the Amazonian Odonata. *Neotropical Entomology* 51: 404-412. doi: 10.1007/s13744-022-00961-y.
- Corbet PS (1999) *Dragonflies: Behavior and Ecology of Odonata* Comstock Publishing Associates, Ithaca, NY, 829-830.

- 238 Cordero-Rivera A, Córdoba-Aguilar A (2010) Selective forces propelling genitalic evolution in Odonata.
 239 In: Leonard J (Ed) The evolution of primary sexual characters in animals. Oxford: Oxford University
 240 Press, 332-352.
- 241 Damm S, Schierwater B, Hadrys H (2010) An integrative approach to species discovery in odonates:
 242 from character-based DNA barcoding to Ecology. *Molecular ecology* 19 (18): 3881-3893. doi:
 243 [10.1111/j.1365-294X.2010.04720.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04720.x).
- 244 De Queiroz K (1998) Chapter 5. The general lineage concept of species, species criteria, and the
 245 process of speciation. In: D. J. Howard & S. H. Berlocher (Eds.), *Endless Forms: Species and*
 246 *Speciation*. Oxford University Press. pp. 57-75.
- 247 Dijkstra KDB, Bechly G, Bybee S M, Dow RA, Dumont HJ, Fleck G, Ware, J (2013) The classification
 248 and diversity of dragonflies and damselflies (Odonata). In: Zhang, ZQ (Ed.). *Animal Biodiversity: An*
 249 *Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness* (Addenda 2013). *Zootaxa*
 250 3703 (1): 36-45. doi: 10.11646/zootaxa.3703.1.9.
- 251 Dijkstra KDB, Kalkman VJ, Dow RA, Stokvis FR, van Tol J (2014) Redefining the damselfly families:
 252 a comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata). *Systematic Entomology* 39 (1): 68-96.
- 253 Dobzhansky T (1937) *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia.
- 254 Dumont HJ, Vierstraete A, Vanfleteren JR (2010) A molecular phylogeny of the Odonata
 255 (Insecta). *Systematic Entomology* 35 (1): 6-18.
- 256 Fraser FC (1957) A reclassification of the order Odonata, based on some new interpretations of the
 257 venation of the dragonfly wing. *Handbook of the Royal Zoological Society of New South Wales*, 12,
 258 1–133.
- 259 Garrison RW (2004) An analysis of the *Psaironeura tenuissima* complex, including synonymy of *P.*
 260 *machadoi* De Marmels with *P. bifurcata* Sjstedt (Zygoptera: Protoneuridae). *Odonatologica* 33 (1): 83-
 261 89.
- 262 Garrison RW, von Ellenrieder N, Louton JA (2006) Damselfly genera of the New World Baltimore,
 263 Maryland. The Johns Hopkins University Press, Baltimore 42-44.
- 264 Garrison RW, von Ellenrieder N, Louton JA (2010) Damselfly genera of the New World. An illustrated
 265 and annotated key to the Zygoptera. The John Hopkins University Press, Baltimore 490-491.
- 266 Hinojosa JC, Martin R, Maynou X, Vila R (2017) Molecular taxonomy of the *Sympetrum vulgatum*
 267 (Odonata: Libellulidae) complex in the West Palaearctic. *European Journal of Entomology* 114: 373-
 268 378.
- 269 Hoorn C, Wesselingh FP, Ter Steege H, Bermudez MA, Mora A, Sevink J (2010) Amazonia through
 270 time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927–931.
- 271 Hoorn, C, Boschman, L M, Kukla, T, Sciumbata, M, Val, P (2022) The Miocene wetland of western
 272 Amazonia and its role in Neotropical biogeography. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 199(1),
 273 25-35.

- 274 Jaramillo C, Hoorn K, Perrigo A, Antonelli A (2018) Evolution of the Isthmus of Panama: biological,
275 paleoceanographic and paleoclimatological implications. *Mountains, climate and biodiversity* 4: 323-
276 338.
- 277 Kalkman VJ, Clausnitzer V, Dijkstra KDB, Orr AG, Paulson DR, Tol JV (2007) Global diversity of
278 dragonflies (Odonata) in freshwater. In Balian EV, Lévêque C, Segers H & Martens K (Eds) *Freshwater*
279 *animal diversity assessment*. Springer, Dordrecht, 351-363.
- 280 Kergoat GJ, Toussaint EF, Capdevielle-Dulac C, Clamens AL, Ongamo G, Conlong D, Chipabika G
281 (2015) Integrative taxonomy reveals six new species related to the Mediterranean corn stalk borer
282 *Sesamia nonagrioides* (Lefèbvre) (Lepidoptera, Noctuidae, Sesamiina). *Zoological Journal of the*
283 *Linnean Society* 175 (2): 244-270. doi: <https://doi.org/10.1111/zoj.12275>.
- 284 Lieftinck MA (1953) The larval characters of the Protoneuridae (Odon.), with special reference to the
285 genus *Selysioneura* Förster, and with notes on other Indo-Australian genera. *Treubia*, 21, 641-684.
- 286 Lin YP, Edwards RD, Kondo T, Semple TL, Cook LG (2017) Species delimitation in asexual insects of
287 economic importance: the case of black scale (*Parasaissetia nigra*), a cosmopolitan parthenogenetic pest
288 scale insect. *PLoS One* 12: 1-22. doi: 10.1371/journal.pone.0175889.
- 289 Lukhtanov VA, Sourakov A, Zakharov EV (2016) DNA barcodes as a tool in biodiversity research:
290 testing pre-existing taxonomic hypotheses in Delphic Apollo butterflies (Lepidoptera, Papilionidae).
291 *Systematics and Biodiversity* 14 (6): 599-613. doi: 10.1080/14772000.2016.1203371.
- 292 Machado ABM (1985) Studies on neotropical Protoneuridae. 4. Notes on some Selysian types of
293 *Protoneura* (Zygoptera). *Odonatologica*, 14 (3), 211–217.
- 294 Mayr E (1942) *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- 295 Mendes TP, Oliveira-Junior JMB, Cabette HSR, Batista JD, Juen L (2017) Congruence and the
296 biomonitoring of aquatic ecosystems: are odonate larvae or adults the most effective for the evaluation
297 of impacts. *Neotropical entomology* 46 (6): 631-641. doi: 10.1007/s13744-017-0503-5.
- 298 Miguel TB, Oliveira-Junior JMB, Ligeiro R, Juen L (2017) Odonata (Insecta) as a tool for the
299 biomonitoring of environmental quality. *Ecological Indicators* 81: 555-566. doi:
300 10.1016/j.ecolind.2017.06.010.
- 301 Misof B, Anderson CL, Hadrys H (2000) A phylogeny of the damselfly genus *Calopteryx* (Odonata)
302 using mitochondrial 16S rDNA markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 15: 5-14. doi:
303 10.1006/mpev.1999.0724.
- 304 O'Grady EW, May ML (2003) A phylogenetic reassessment of the subfamilies of Coenagrionidae
305 (Odonata: Zygoptera). *Journal of Natural History*, 23, 2807-2834.
- 306 Paulson D, Schorr M, Deliry C (2021) World Odonata List. Last revision: 17
307 [https://www2.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-](https://www2.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/world-odonata-list2/)
308 [resources/dragonflies/world-odonata-list2/](https://www2.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/world-odonata-list2/).
- 309 Palumbi, S.R. (1991) *The Simple Fool's Guide to PCR*. Department of Zoology and Kewalo Marine
310 Laboratory, University of Hawaii, 2002
311

- 312 Pessacq P (2008) Phylogeny of Neotropical Protoneuridae (Odonata: Zygoptera) and a preliminary study
313 of their relationship with related families Systematic. Entomology 33 (3): 511-528.
- 314 Pinto ÂP, Kompier T (2018). In honor of conservation of the Brazilian Atlantic Forest: description of
315 two new damselflies of the genus *Forcepsioneura* discovered in private protected areas (Odonata:
316 Coenagrionidae). Zoologia (Curitiba), 35.
- 317 Rehn AC (2003) Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. Systematic
318 Entomology, 28, 181-239.
- 319 Rohlf FJ, Marcus LF (1993) A revolution morphometrics. Trends in ecology evolution 8 (4): 129-132.
- 320 Sánchez-Herrera M, Beatty CD, Nunes R, Salazar C, Ware JL (2020) An exploration of the complex
321 biogeographical history of the Neotropical banner-wing damselflies (Odonata: Polythoridae). BMC
322 Evolutionary Biology, 20 (1), 1-14.
- 323 Struck TH, Cerca J (2020) Cryptic species and their evolutionary significance. Encyclopedia of Life
324 Sciences 1-9. doi:10.1002/9780470015902a0028292.
- 325 Tennessen K (2016) *Psaironeura angeloi*, a new species of damselfly (Zygoptera: Coenagrionidae) from
326 Central and South America. Zootaxa 4078 (1): 28-37.
- 327 Tillyard RJ (1917) The biology of dragonflies (Odonata or Paraneuroptera). Cambridge, University
328 Press, 386 pp.
- 329 Tillyard RJ, Fraser, FC (1938) A reclassification of the order Odonata Australian Zoologist 9: 125–169.
- 330 Vega-Sánchez YM, Mendoza-Cuenca LF, González-Rodríguez A (2019) Complex evolutionary history
331 of the American Rubyspot damselfly, *Hetaerina americana* (Odonata): Evidence of cryptic speciation.
332 Molecular phylogenetics and evolution 139: 106536. doi: 10.1016/j.ympev.2019.106536.
- 333 Vega-Sánchez YM, Mendoza-Cuenca LF, Gonzalez-Rodriguez, A (2020) *Hetaerina calverti* (Odonata:
334 Zygoptera: Calopterygidae) sp. nov., a new cryptic species of the American Rubyspot complex. Zootaxa
335 4766 (3): 4766. doi: 10.11646/zootaxa.4766.3.7.
- 336 Vega-Sánchez YM, Mendoza-Cuenca L, González-Rodríguez A (2022) Morphological variation and
337 reproductive isolation in the *Hetaerina americana* species complex. Scientific reports 12 (1): 1-10. doi:
338 10.1038/s41598-022-14866-8.
- 339 Wang Y, Nansen C, Zhang Y (2016) Integrative insect taxonomy based on morphology, mitochondrial
340 DNA, and hyperspectral reflectance profiling. Zoological Journal of the Linnean Society 177 (2): 378-
341 394. doi: doi.org/10.1111/zoj.12367.

342

Capítulo 1

Psaironeura jeronimoi (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae) sp. nov. from the Brazilian Amazon rainforest, with a key for species of tenuissima group, and discussion on the significance of the genital ligula to the taxonomy of the group

Mendoza-Penagos, C.C., Juen, L., Muzón, J. & Vilela, D.
Artigo publicado na *Zootaxa* (2022): 291 - 300

O capítulo I desta tese foi elaborado e formatado conforme as normas da publicação científica *Zootaxa*, as quais se encontram em anexo (Anexo C)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:8A349E8C-D758-4A95-BF54-978A72C776E4>

***Psaironeura jeronimoi* (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae) sp. nov. from the Brazilian Amazon rainforest, with a key for species of *tenuissima* group, and discussion on the significance of the genital ligula to the taxonomy of the group**

CRISTIAN CAMILO MENDOZA-PENAGOS^{1,2*}, LEANDRO JUEN², JAVIER MUZÓN³ & DIOGO SILVA VILELA⁴

¹Programa de Pós-graduação em Zoologia - PPGZOO, Universidade Federal do Pará, Belém, Brazil.

²Laboratório de Ecologia e Conservação - LABECO, Universidade Federal do Pará, Instituto de Ciências Biológicas, Rua Augusto Correia, No. 1 Bairro Guamá, CEP 66.075-110 Belém, Pará, Brazil.

✉ leandrojuen@ufpa.br;  <https://orcid.org/0000-0002-6188-4386>

³Departamento de Ambiente y Turismo, Universidad Nacional de Avellaneda, Universidad Nacional, Avellaneda, Provincia de Buenos Aires, Argentina.

jmuzon@gmail.com;  <https://orcid.org/0000-0002-3956-1986>

⁴Laboratório de Biologia Aquática, Departamento de Ciências Biológicas, Faculdade de Ciências e Letras de Assis, Universidade Estadual Paulista, Assis, São Paulo, Brazil.

✉ deeogoo@gmail.com;  <https://orcid.org/0000-0001-6510-7018>

*Corresponding author: ✉ cristian.penagos@icb.ufpa.br;  <https://orcid.org/0000-0001-7053-5236>

Abstract

Psaironeura jeronimoi sp. nov. is described based on seven males (Holotype: ♂ (LABECO, N° 10002717), BRAZIL, Amazonas, Alto Maués Ecological Station, (-5.9852, -59.3182, 114 m asl, 12.v.2019) collected in the state of Amazonas (near Alto Maués Ecological Station) and Pará (municipality of Belterra). This new species fits into the *tenuissima* group but presents differences in color pattern and shape of the apex cerci. Main morphological characters are figured and compared with those of *P. tenuissima* (Selys, 1886) and *P. bifurcata* (Sjöstedt, 1918). Key to males and comments on genital ligula of the species of the group are provided. Finally, comments on the conservation status of the species are presented.

Key words: Damselfly, Neotropical, New species, Amazonian

Resumo

Psaironeura jeronimoi sp. nov. é descrita com base em sete machos (Holotype: ♂ (LABECO, N° 10002717), BRAZIL, Amazonas, Alto Maués Estação Ecológica, (-5.9852, -59.3182, 114 m asl, 12.v.2019) coletados no estado do Amazonas (próximo à Estação Ecológica de Alto Maués) e do Pará (município de Belterra). Esta nova espécie se encaixa dentro do grupo *tenuissima*, mas apresenta diferenças no padrão de coloração e na forma do ápice dos cercos. Os principais caracteres morfológicos são ilustrados e comparados com os de *P. tenuissima* (Selys, 1886) e *P. bifurcata* (Sjöstedt, 1918). Chave de identificação para os machos e comentários sobre a ligula genital das espécies do grupo são apresentados. Por fim, também adicionamos comentários sobre o estado de conservação das espécies.

Palavras-chave: Donzelinha, Neotropical, nova espécie, Amazonia

Introduction

Psaironeura Williamson, 1915 is a genus of delicate and slender damselflies, distributed from southern Mexico, through Central America to northern Bolivia (Garrison et al. 2010; Tennessen 2016). No unique morphological characters are known for this genus, however, it can be recognized by the combination of the following characters:

(head) angulate frons, rear of head dark; (prothorax) posterior lobe smoothly rounded; hind femur short (not reaching anterior margin of S1); (wings) CuA and Cu&AA veins fused to wing margin, antenodal space 1 and 3 of the same length and less than twice as long 2, MP short, reaching posterior wing margin at cross vein descending from subnodus or within 1/2 of the cell proximal to it, IR₂ origin closer to the node, arculus arising distant to antenodal 2; (genital ligula) inner fold developed reaching the flexure, apex entire with two long flagella; (cerci) longer than S10, foliated or forcipate shape, with ventro-basal and dorso-apical process (Garrison et al. 2010). Pessacq (2008), points out the difficulties in diagnosing this genus due to highly homoplastic characters shared with other genera and morphological differences of its species, suggesting that *Psaironeura* may not be monophyletic.

Currently, five *Psaironeura* species are recognized, which are grouped into two informal groups based on male's cerci morphology, color pattern, and distribution (Garrison 2004, Tennesen 2016). The *remissa* group, characterized by their foliate cerci, pterothorax mostly metallic green, and a trans-Andean distribution, comprises *P. angelo* Tennesen, 2016, *P. remissa* (Calvert, 1903), and *P. selvatica* Esquivel, 1993 (Garrison 2004; Tennesen 2016). The *tenuissima* group, involving *P. bifurcata* (Sjödsted, 1918) and *P. tenuissima* (Selys, 1886) characterized by forcipate cerci, red color pattern, and Amazonian distribution (Garrison 2004).

The *tenuissima* group has an intricate taxonomic history. This is mainly because of previous authors' interpretation of the enormous variation of male cerci (De Marmels 1989; Garrison 2004). In the last century, two additional species have been described: *P. cerasina* Williamson, 1915 and *P. machadoi* De Marmels, 1989, both nomina are considered junior synonyms of *P. tenuissima* and *P. bifurcata* respectively (Machado 1985; Garrison 2004; Tennesen 2016). Furthermore, in this group, species identification is made exclusively based on the morphology of the cerci. The genital ligula shows poor morphological differences among the species, which has proved uninformative for identification and taxonomic purposes (Garrison 2004).

Here, we describe a new species from the *tenuissima* group, the sixth *Psaironeura* species, after more than 100 years. The new species is based on specimens from the Brazilian Amazon collected in different years. Finally, we provide an occurrence map and some remarks on the conservation status of the new taxon as well as a key to identifying the males of the species of the *tenuissima* group.

Material and Methods

All the types of *P. jeronimo* are deposited in the following collections: Laboratório de Ecologia e Conservação (LABECO) da Universidade Federal do Pará (UFPA, Belém do Pará, Brazil), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA, Manaus, Brazil), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG, Belém, Pará), and Coleção Especial Ângelo B. M. Machado (ABMM) da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG, Minas Gerais, Brazil). We also examined additional material of *tenuissima* group species from the above-mentioned collections and Colección de Entomología del museo de historia natural C. J. Marinkelle de la Universidad de los Andes (ANDES-E, Bogotá, Colombia), Colección de Entomología de la Universidad de Antioquia (CEUA, Medellín, Colombia), Universidad del Atlántico Región Caribe (UARC, Barranquilla, Colombia).

The dissection of the genital ligula was made following Leonard (1977), and after were re-hydrated for five minutes in a solution of alcohol gel and liquid alcohol, both with the same concentration of 70%. Illustrations were drawn with Autodesk Sketchbook, following the methodology described by Cala-Riquelme (2021). All the laboratory photographs were taken with a Leica M205 stereomicroscope fitted with Leica DFC 450 digital camera and processed in Photoshop®. All measurements were taken on Photoshop®, in millimeters (mm) and include anal appendages. The map was composed using QGIS version 3.22.6 (QGIS Development Team 2022).

We follow Garrison (2004) for cerci and Garrison et al. (2010) for morphological and genital ligula terminology, respectively, and for the diagnosis. For wing venation, we followed Riek & Kukalová-Peck (1984).

Abbreviations for structures used throughout the text are as follows: AL, abdomen length; Ax, antenodal spaces; AaL, anteapical lobe; AaT, anteapical tooth; At, apical tooth; EB, external branch of cerci; FW, forewing; HW, hindwing; IB, internal branch of cerci; IF, inner fold of ligula; IR₂, interrational 2; MP, Média posterior vein; Pt, pterostigma; Pq, posquadrangular cells; Px, postnodal crossveins; S1–10, abdominal segments 1–10; TL, total length; VbP, ventrobasal process of cercus.

***Psaironeura jeronimoi* sp. nov. Mendoza-Penagos, Juen, Muzón & Vilela, 2022**

(Figs. 1a, 2a–c, 3a–c, 4a–d)

Holotype: ♂ (LABECO, N° 10002717), BRAZIL, Amazonas, *Borbas*, Estação Ecológica Alto Maués, (–5.9852, –59.3182, 114 m asl), igarapé de primer ordem dentro de floresta de Terra Firme, nas poças laterais [first order stream in Terra Firme forest, in the lateral pools]: 12.v.2019, C. C. Mendoza-Penagos & F. Carvalho, leg.

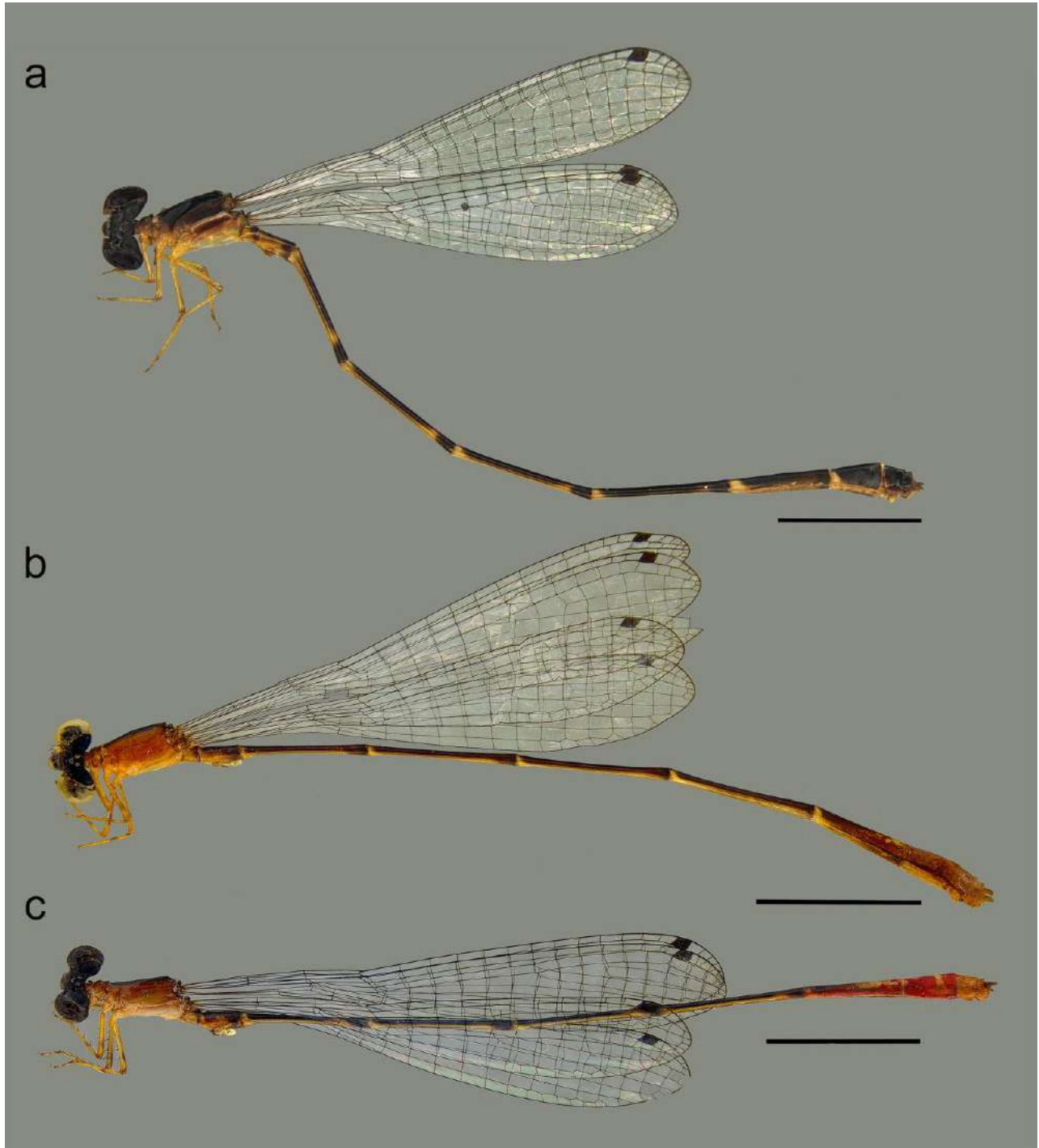


Figure 1. *Psaironeura jeronimoi* sp. nov., male holotype: (a) lateral view of habitus; *Psaironeura bifurcata* (Sjöstedt, 1918), male: (b) lateral view of habitus; *Psaironeura tenuissima* (Selys, 1886), male: (c) lateral view of habitus. Scale bar = 5 mm.

Paratypes: 1♂ (LABECO, N° 10002710), same data as holotype but 11-v-2019, C.C. Mendoza-Penagos & F. Carvalho, leg, deposited in LABECO; 1♂ (LABECO, N° 2048) BRAZIL, Pará, *Belterra*, (–3.2974, –54.9640, 134 m asl), small stream of first order in Terra Firme Forest: 27.vii.2010, Almeida, M. & Dias, K., leg, deposited in MPEG;

1♂ same data as previously but: (LABECO, N° 2159), deposited in INPA; 2♂♂ (ABMM, UFMG-IOD-2200029) BRAZIL, Pará, Belterra, Porto Novo (Bomba), (-2.6193, -54.9793, 20 m asl): ii.1957, A.B.M. Machado, leg. [OBS: Espécie nova? Em tandem com UFMG-IOD-2200030], deposited in AMMB; 1♂ same data as previously but: (UFMG-IOD-2200030), deposited in AMMB.

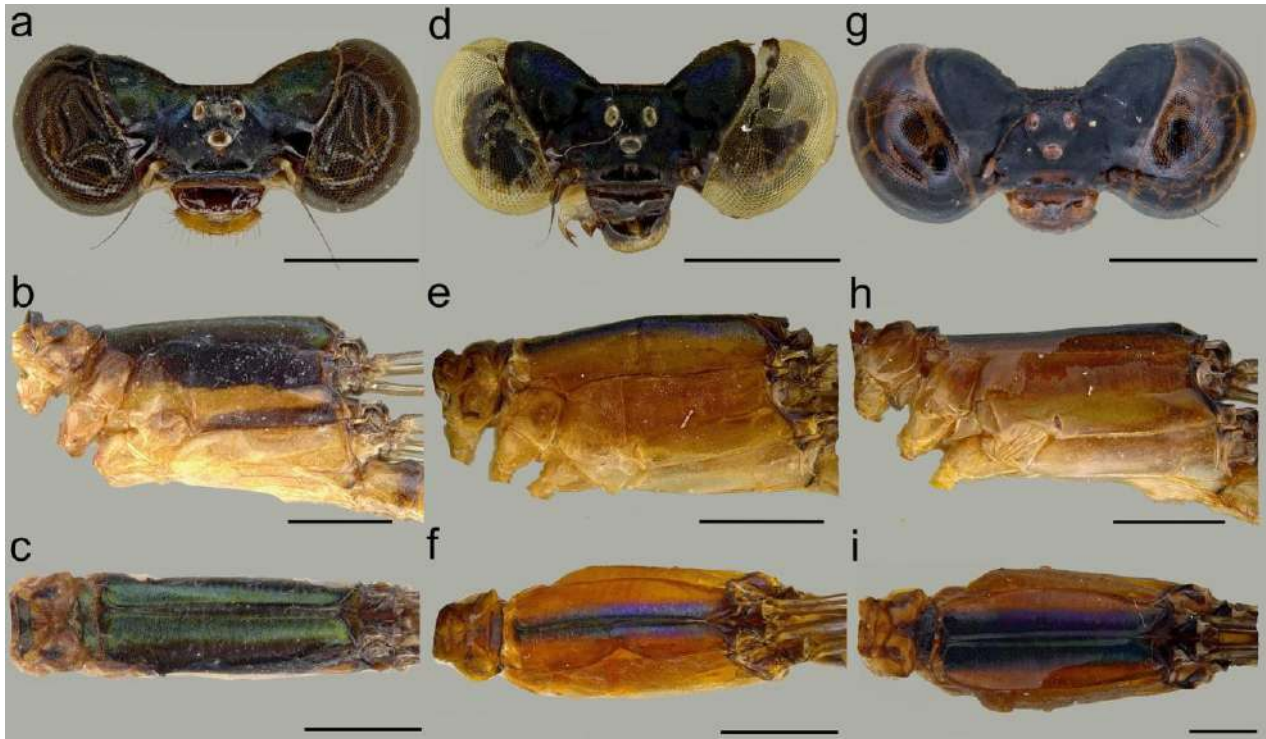


Figure 2. Dorsal view of head and lateral view of thorax of: (a, b, c) *Psaironeura jeronimoi* sp. nov. male holotype; (d, e, f) *Psaironeura bifurcata* (Sjödsted, 1918), male; (g, h, i) *Psaironeura tenuissima* (Selys, 1886), male. Scale bar = 1 mm.

Etymology. Named *jeronimoi* (genitive noun) in honor to Jerónimo Mendoza Ruiz, son of the first author for his faithful and loving support from afar and for his invaluable company on expeditions.

Description of holotype

Head (Figs. 1a, 2a). Labium and labrum pale brown; base of mandibles and genae pale; antefrons dark brown; vertex and remainder of head black with a green metallic luster; rear of head black.

Thorax (Figs. 1a, 2b, 2c). Prothorax mostly pale brown, with two dark spots on each side of middle lobe; hind lobe rounded, mostly dark brown with some green metallic luster. Pterothorax black to dark brown, except ventral ½ of mesinfraepisternum, dorsal ½ of metepisternum, metinfraepisternum and metepisternum pale brown to yellowish. Antehumeral stripe metallic green. Legs: Coxae and trochanter pale yellow; external and inner surface of femora and tibiae pale yellow, tarsus and spurs brown (Fig. 1). The spurs on femora increase in size from base to apex (four in left and right metafemora), the spurs on tibiae decrease in size from base to apex (six in left and five in right metatibia). **Wings** (Fig. 1a). Hyaline, almost reaching S6; venation dark brown; Pt dark brown with lighter contours, oblique proximally, overlying less than one cell in FW and overriding one cell in HW; two Pq in all wings; 12 Px in FW, 10 Px in HW; CuA and CuP&AA fused to wing margin (absent); MP short, reaching the wing margin with the descending vein from subnodus; IR₂ arising in fifth Px in FW, in fourth Px in HW.

Abdomen (Fig. 1a). S1–S2 pale-brown with an apical black ring; S3–S5 black, with two pale-brown rings, basal, subapical, at apical 3/4; S6–8 black with a pale brown basal ring; S9 mostly black, with a basal line pale; S10 black; sternites S1–S10 pale-brown. Genital ligula. lacking setae, blade-like with an elongated inner fold, reaching the third segment; distal segment with a pair of apical long curled flagella projected dorsally (Figs. 4a–d).

Anal appendages (Figs. 3a–b). Cercus brown, elongated in lateral view, almost twice as long as S10; in dorsal view with a rounded ante-apical lobe in internal branch; external branch with apical external lobe armed with one black tooth; VbP slender, long, medially projected, reaching ante-apical lobe, with acute black apex. Paraprocts vestigial.



Figure 3. Lateral, dorsal and middorsal view of cerci of: (a, b, c) *Psaironeura jeronimoi* sp. nov. male holotype; (d, e, f) *Psaironeura bifurcata* (Sjödsted, 1918); (g, h, i) *Psaironeura tenuissima* (Selys, 1886). Abbreviations: AaL, anteapical lobe; AaT, anteapical tooth; At, apical tooth; EB, external branch of cerci; IB, internal branch of cerci; VbP, ventrobasal process of cercus. Scale bar = 0.5 mm.

Measurements. FW 15.9–16–; HW 15.01–15.18; AL 23.70; TL 28.05

Female. Unknown.

Variation in paratypes. Px 12–13 in FW, Px 9–11 in HW. Coloration on metepisternum varies from pale brown to black, some specimens are mostly black. Some specimens present variation in the amount of pale brown on mesepimeron, although in most specimens the black coloration predominates.

Differential diagnosis. Except for the general color pattern (mostly dark brown or black instead of red) *P. jeronimoi* fits into *tenuissima* group (sensu Garrison 2004; Tennessen 2016), because its elongated cerci with semicircular apex and a ventro-basal process. *Psaironeura jeronimoi* can be separated from *P. bifurcata*, and *P. tenuissima* by the following character combinations (*P. jeronimoi* in parentheses): internal branch with a AaT present in *P. bifurcata*, absent in *P. tenuissima* (AaT absent, instead it has an ante-apical rounded lobe AaL) (Fig. 3); VbP spine-like, short, not reaching AaT in *P. bifurcata*, reaching 1/2 of cercus in *P. tenuissima* (reaching 3/4 of

cercus) (Fig. 3); flagella of genital ligula recurved and projected anteriorly in *P. bifurcata* and projected laterally in *P. tenuissima* (flagella of genital ligula projected dorsally) (Fig. 4); pterothorax mostly orange-red in *P. bifurcata* and *P. tenuissima* (mesothorax mostly black) (Fig. 2).

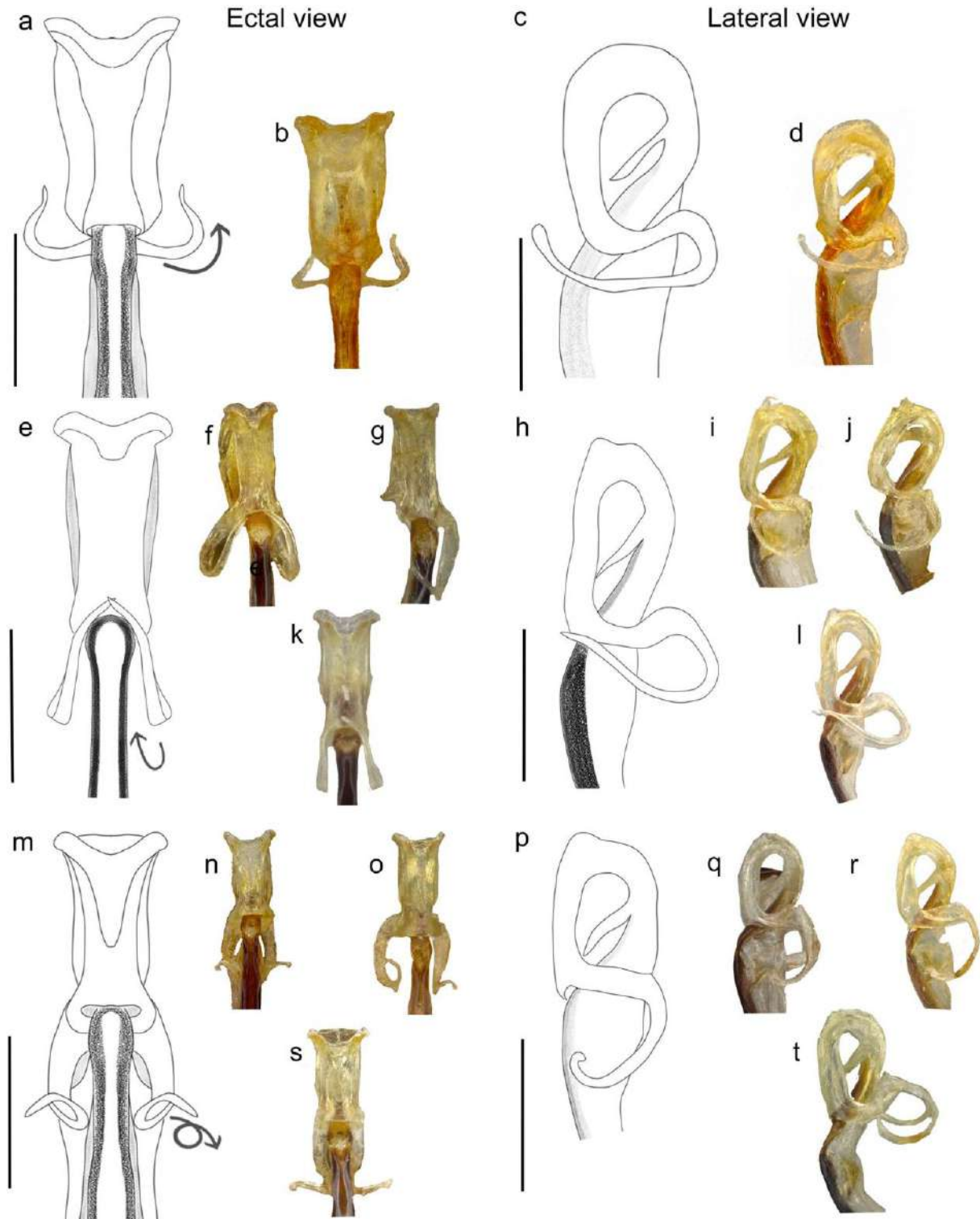


Figure 4. Shape of genital ligula: *Psaironeura jeronimoi* sp. nov.: (a–d) Borbas, Amazonas, Brazil. *Psaironeura bifurcata* (Sjödstedt, 1918): (e, h) drawing with the standard shape of the genital ligula; (f, i) Manaus, Amazonas, Brazil; (g, j) Mocoa, Putumayo, Colombia; (k, l) Inírida, Guanía, Colombia. *Psaironeura tenuissima* (Selys, 1886): (m, p) drawing with the standard shape of the genital ligula; (n, q) Magalhaes Barata, Pará, Brazil; (o, r) Manaus, Amazonas, Brazil; (s, t) Assis Brasil, Acre, Brazil. Arrows show the orientation of the flagella. Scale bar = 0.25 mm.

Habitat and Ecology. In 2019, a group of researchers belonging to LABECO made part in a collecting trip to Alto Maués Ecological Station was made with the objective to inventory their biodiversity. This area remains as an unexplored primary forest, inhabited only by indigenous people who maintain little contact with other people and where no environmental modifications caused by extensive anthropogenic activities were observed. *Psaironeura jeronimo* was collected in two sites, both consisting of first-order streams (narrower than 1m) with slow waters and dense vegetation.

Psaironeura jeronimo has thus far been collected at two localities, Belterra municipality (Pará State) and Borbas municipality (Amazonas State) (Fig. 5). In the latter, it inhabits small lateral ponds, near principal first order stream (Fig. 6), and shares its habitat with *Chalcopteryx radians* Ris, 1914, *Heliocharis amazona* Selys, 1853, *Mnesarete aenea* Selys, 1853, *Heteragrion silvarum* Sjöstedt, 1918, *Psaironeura tenuissima* (Selys, 1886), *Phasmoneura exigua* (Selys, 1886), *Dictyris atrosanguinea* Selys, 1853, and *Microstigma* sp.

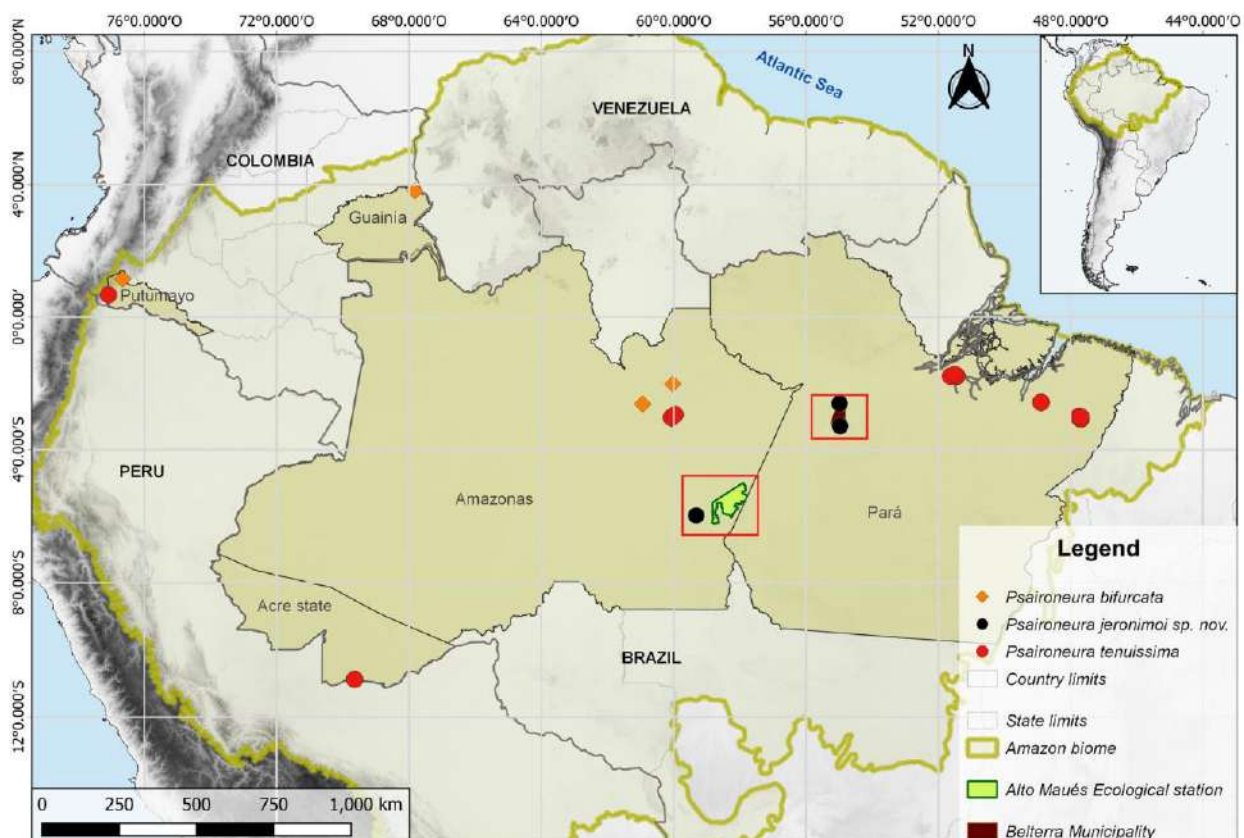


Figure 5. Distribution map of *Psaironeura jeronimo* sp. nov.

Additional *Psaironeura* specimens studied:

Psaironeura bifurcata (15♂♂): 1♂ (ANDES-E, N° 23232), COLOMBIA, Guanía, Inirida, (3.8042, -67.8237, 106m asl), 05.v.2015; 1♂ (CEUA, N° 95010) COLOMBIA, Putumayo, Orito, (0.6627, -77.0794, 900 m asl), 03.vi.2017, Vigano, M, leg; 1♂ (INPA, N° 259) BRAZIL, Amazonas, Manaus, (-3.1020, -60.0360, 46 m asl), 26.v.2008, Neiss, U.G., leg; 1♂ same data as previously but: (INPA, N° 258), 22.v.2008; 1♂ (INPA, N° 233) BRAZIL, Amazonas, Novo airão, (-2.6354, -60.9390, 35 m asl), 20.viii.2008, Neiss, U.G., leg; 1♂ same data as previously but: (INPA, N° 25), 17.viii.2008; 1♂ (INPA, N° 284) BRAZIL, Amazonas, Presidente Figueredo, (-2.0290, -60.0250, 97 m asl), 19.iv.2008, Neiss, U.G., leg; 1♂ same data as previously but: (INPA, N° 283), 15.x.2008; 1♂ (LABECO, N° 7544) BRAZIL, Amazonas, Manaus, (-2.9881, -59.9547, 69 m asl), 25.v.2013, Juen, L., leg; 1♂ same data as previously but: (LABECO, N° 499), 22.v.2013; 1♂ (LABECO, N° 59) BRAZIL, Amazonas, Manaus, (-2.9530, -59.9568, 65 m asl), 22.xi.2021, Mendoza-Penagos, C., leg; 2♂♂ (LABECO, N° 544, 545) BRAZIL, Amazonas, São Gabriel da Cachoeira, (0.1646, -67.0100, 94 m asl), 03.xii.2021, Mendoza-Penagos, C., leg; 2♂♂ (UARC,

N° 510, 522) COLOMBIA, Putumayo, Mocoa, (1.1440, -76.6562, 600 m asl), 22.i.2010, Pérez, L., Montes, J. & Villamil, J., leg.



FIGURE 6. (a–b) Habitat of *Psaironeura jeronimoi* sp. nov., in type locality of vicinity of Alto Maués ecological station.

Psaironeura tenuissima (36♂♂): 1♂ (CEUA, N° 71275) COLOMBIA, Amazonas, *Puerto Nariño*, (-3.7650, -70.3639, 103 m asl), 11.vi.2012, Moreno, C., leg; 1♂ (CEUA, N° 95024) COLOMBIA, Putumayo, *Orito*, (0.6633, -77.0861, 920 m asl), 03.xii.2017, Vigano, M, leg; 3♂♂ (LABECO, N° 181, 182, 183) BRAZIL, Amazonas, *Manaus*, (-1.7370, -51.5090, 40 m asl), 13.vi.2009, Juen, L., leg; 2♂♂ same data as previously but: (LABECO, N° 175, 176), (-1.7280, -51.4790, 44 m asl); 1♂ (LABECO, N° 7258) BRAZIL, Pará, *Paragominas*, (-3.0256, -47.7658, 60 m asl), 15.ix.2014, Calvão, L., leg; 4♂♂ same data as previously but: (LABECO, N° 7235, 7236, 7261, 7262), (-3.0044, -47.7458, 60 m asl), 30.ix.2014; 6♂♂ (LABECO, N° 10001570, 10001582, 10001581, 10001569, 10001568, 10001572), BRAZIL, Pará, *Paragominas*, (-3.0209, -47.6891, 116 m asl); 14.vii.2017, Calvão, L., leg; 7♂♂ (LABECO, N° 31, 32, 33, 35, 36, 37, 38), BRAZIL, Pará, *Paragominas*, (-3.0867, -47.6872, 50 m asl); 13.viii.2021, Mendoza-Penagos, C., leg; 11♂♂ (LABECO, N° BR_PA_TAI_30 - 34, BR_PA_TAI_36 - 39, BR_PA_TAI_41 - 42), BRAZIL, Pará, *Tailândia*, (-2.5847, -48.8927, 35 m asl); 08.iv.2021, Mendoza-Penagos, C., leg.

Keys to males of the *tenuissima* group (adapted from to Garrison, 2004)

- Tip of cercus in dorsal or posteromedial view branched or bluntly rounded, but without black tooth in the external branch (Fig. 3h-i)..... *P. tenuissima*.
- 1'. Tip of cercus in dorsal or posteromedial view branched, with a black tooth in the external branch2
- Tip of cercus in dorsal or posteromedial view branched, both external and internal branch with distinct black tooth (Fig. 3e-f)..... *P. bifurcata*.
- 2'. Tip of cercus in dorsal or posteromedial view branched, with external branch armed with distinct black tooth and internal branch with an ante-apical rounded lobe (Fig. 3b-c)..... *P. jeronimo*.

Discussion

Psaironeura jeronimo meets all the combination of characters suggested by Garrison et al. (2010) for the genus. Likewise, it also fits the description enclosing the *tenuissima* group specimens suggested by Garrison (2004), with the exception of the black-colored mesothorax. In addition, from the review of a long series of specimens, Garrison demonstrates that within this species complex there is great variation in the morphology of the cerci, mainly of the tooth present on the inner branch. However, *P. jeronimo* does not have a tooth on the inner branch and does have a tooth the external branch, and the specimens reviewed do not show variation in the cerci, although the number of specimens reviewed here is smaller.

Both De Marmels (1989) and Garrison (2004) found no differences in genital ligula morphology between *P. bifurcata* and *P. tenuissima*, suggesting that this structure is not useful to separate the species of this group. Although their work included numerous series of *Psaironeura* specimens, they only examined the genital ligula of a few specimens. The shape in *P. jeronimo* is similar to those of its closest congeners, with a blade-like inner fold, distalsegment with a pair of apical long and curled flagella (Fig. 4a-d). Tennessen (2016), noted the high variability in the flagella of the *remissa* group species (*P. angelo*i Tennessen, 2016 and *P. remissa* (Calvert, 1903)) in dry specimens, due to its softness and flexibility, suggesting caution in their interpretation. Here, we examined the ligula of a larger series of specimens of the *tenuissima* group of the different localities along their distribution (*P. bifurcata* n = 15; *P. jeronimo* n = 3; *P. tenuissima* n = 36) and found that although they are highly flexible, when rehydrated, the flagella do not show differences in their orientation, maintaining a standard format. This means that, in spite of the variation in shape, this orientation and manner of flagellum projection can help and be useful in the identification of the species.

Conservation Remarks. The conservation status of the two species of *Psaironeura* recorded in Brazil are already published in the IUCN Red List, and both fit under the Least Concern category (Guillermo-Ferreira et al. 2021; Vilela & Guillermo-Ferreira 2020). However, given that *P. jeronimo* has so far only been found in two remotely isolated localities, it is suggested that further collection will yield more specimens. In addition to its scarcity in collections, different work teams (LABECO and INPA) have conducted intensive fieldwork in the area in recent years and it has only been collected once (Estação Ecológica Alto Maués), suggesting that this may be a rare species.

In addition, it could be in threat, as the localities in Belterra (sampled in 1967) correspond to sites where there is a high pressure and modification in the natural environments, due to the multiple anthropogenic activities that

are developed in the region. In this context, it is necessary to carry out future expeditions in this locality, with the objective of determining the state of the populations and defining their possible threats.

Acknowledgments

We thank MSc. Yiselle Cano and Dr. Emilio Realpe for allowing access to the entomology collection of the C. J. Marinkelle Museum of Natural History, Universidad de los Andes; Dr. Cornelio Bota-Sierra and Dra. Martha Wolff for allowing access to the entomology collection of the Universidad de Antioquia; MSc. León Pérez and MSc. Jenilee Montes for the loan of material from the entomology collection of the Universidad del Atlántico, Región Caribe. We would also like to thank Dr. Rosser Garrison, Dra. Danielle Anjos dos Santos, Dr. Cornelio Bota-Sierra and Dr. Milen Marinov, for the valuable comments and suggestions on the previous version of this manuscript, and to the reviewers whose comments enriched this final version. CCMP thanks Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior—Brasil (CAPES) (CCMP/CAPES gran Finance Code 88882.461690/2019-01), Programa de Pós-Graduação em Zoologia (PPGZOOL/UFPA), and LABECO/UFPA. LJ would also like to thank the National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) for a research productivity fellowship (Grant #304710/2019-9). DSV thanks Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) for a postdoctoral fellowship grant (Proc. 2019/26438-9). We are grateful to ICMBio and the Monitora Program that allowed collecting data at the Alto Maués Ecological Station. Special thanks to MSc. Gustavo Tavares Costa for his valuable comments on the morphology of the genital ligule of the species and for the grammatical revision of the final version.

References

- Cala-Riquelme, F. (2021) Autodesk Sketchbook: An application that minimizes time and maximizes results of taxonomic drawing. *Zootaxa*, 4963 (3), 577–586. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4963.3.10>
- De Marmels, J. (1989) Odonata or dragonflies from Cerro de la Neblina: And the Adjacent Lowland Between the Rio Baria, the Casiquiare and the Rio Negro (Venezuela). *Academia de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales y Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales*, 25, 1–78.
- Garrison, R.W. (2004) An analysis of the *Psaironeura tenuissima* complex, including synonymy of *P. machadoi* De Marmels with *P. bifurcata* (Sjöstedt) (Zygoptera: Protoneuridae). *Odonatologica*, 33 (1), 83–89.
- Garrison, R.W., von Ellenrieder, N. & Louton, J.A. (2010) *Damselfly genera of the New World. An illustrated and annotated key to the Zygoptera*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, xiv + 490 pp.
- Guillermo-Ferreira, R., Vilela, D.S., Cordero Rivera, A., Sandoval-H, J. & Bota-Sierra, C.A. (2021) *Psaironeura tenuissima*. *The IUCN Red List of Threatened Species*, 2021, e.T49254712A49256721. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T49254712A49256721.en>
- Leonard, J.W. (1977) A revisionary study of the genus *Acanthagrion* (Odonata: Zygoptera). *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 153, 1–173.
- Machado, A.B.M. (1985) Studies on neotropical Protoneuridae. 4. Notes on some Selysian types of *Protoneura* (Zygoptera). *Odonatologica*, 14 (3), 211–217.
- Pessacq, P. (2008) Phylogeny of Neotropical Protoneuridae (Odonata: Zygoptera) and a preliminary study of their relationship with related families. *Systematic Entomology*, 33 (3), 511–528. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2007.00414.x>
- QGIS Development Team (2022) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Available from: <http://www.qgis.org> (accessed 4 October 2022)
- Riek, E.F. & Kukalová-Peck, J. (1984) A new interpretation of dragonfly wing venation based upon Early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. *Canadian Journal of Zoology*, 62 (6), 1150–1166. <https://doi.org/10.1139/z84-166>
- Tennessen, K. (2016) *Psaironeura angeloi*, a new species of damselfly (Zygoptera: Coenagrionidae) from Central and South America. *Zootaxa*, 4078 (1), 28–37. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4078.1.5>
- Vilela, D.S. & Guillermo-Ferreira, R. (2020) *Psaironeura bifurcata*. *The IUCN Red List of Threatened Species*, 2020, e.T120038027A120039393. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T120038027A120039393.en>

Capítulo 2

Description of the final-instar larva of *Psaironeura tenuissima* (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae) from Amazonia

Mendoza-Penagos, C.C., Juen, L., Neiss, U.G., Hamada, N., & Muzón, J.
Artigo publicado na *International Journal of Odonatology* (2023), 6: 197- 204

O capítulo 2 desta tese foi elaborado e formatado conforme as normas da publicação científica *International Journal of Odonatology*, as quais se encontram em anexo (Anexo 1)

Description of the final-instar larva of *Psaironeura tenuissima* (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae) from Amazonia

Cristian Camilo Mendoza-Penagos ^{a,b,*}, Leandro Juen ^b, Ulisses Gaspar Neiss ^c,
Neusa Hamada ^d & Javier Muzón ^e

^a Programa de Pós-graduação em Zoologia – PPGZOO, Universidade Federal do Pará, Belém, Brazil

^b Laboratorio de Ecología e Conservação – LABECO, Universidade Federal do Pará, Instituto de Ciências Biológicas, Rua Augusto Correia, No. 1 Bairro Guamá, CEP 66.075–110 Belém, Pará, Brazil

^c Instituto de Criminalística, Departamento de Polícia Técnico-Científica – DPTC, Manaus, Amazonas, Brazil

^d Coordenação de Biodiversidade, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM, CEP: 69067–375, Brazil

^e Laboratorio de Biodiversidad y Genética Ambiental (BioGeA), Universidad Nacional de Avellaneda, Piñeyro, Argentina

*Corresponding author: Email: cristian.penagos@icb.ufpa.br

Research Article

OPEN ACCESS

This article is distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](#), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Published: 29 November 2023

Received: 12 October 2023

Accepted: 20 November 2023

Citation: Mendoza-Penagos, Juen, Neiss, Hamada & Muzón (2023): Description of the final-instar larva of *Psaironeura tenuissima* (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae) from Amazonia. *International Journal of Odonatology*, 26, 197–204
doi:10.48156/1388.2023.1917238

Data Availability Statement: All relevant data are within the paper.

Abstract. The final-instar larva of *Psaironeura tenuissima* is described based on reared specimens from Amazonas and Pará states in the Brazilian Amazon. *Psaironeura* larvae are grouped with *Neoneura* and *Protoneura* larvae by having nodated caudal lamellae, however, they can be differentiated by the number of labial palp setae. *Psaironeura tenuissima* are morphologically compared with *P. angeloi* larvae as well as those of *Neoneura kiautai* and *Protoneura aurantiaca*. The *P. tenuissima* larva can be distinguished from that of *P. angeloi* by the shape of the superior margin of prementum, projections on the prothorax, caudal lamellae apex shape, and the number of setae in the paraproct ventral margin setae.

Key words. Damselfly, dragonfly, exuviae, larval taxonomy, Neotropical

Resumo. A larva de último instar de *Psaironeura tenuissima* é descrita com base em espécimes criados nos estados do Amazonas e Pará, na Amazônia brasileira. As larvas de *Psaironeura* são agrupadas com as larvas de *Neoneura* e *Protoneura* por possuírem lamelas caudais noduladas, no entanto, podem ser diferenciadas pelo número de setas do palpo labial. Comparações morfológicas entre as larvas de *P. tenuissima* e *P. angeloi*, são fornecidas bem como com as larvas de *Neoneura kiautai* e *Protoneura aurantiaca*. A larva de *P. tenuissima* pode ser distinguida da larva de *P. angeloi* pela forma da margem superior do premento, projeções no protórax, forma do ápice da lamela caudal e número de setas na margem ventral do paraprocto.

Palavras-chave. Donzelinha, libélula, exúvia, Neotropical, taxonomia larval

Introduction

The genus *Psaironeura* Williamson, 1915 (Coenagrionidae: Protoneurinae) comprises only six species, which distributed from southern Mexico to northern Bolivia (Garrison et al., 2010; Mendoza-Penagos et al., 2022; Tennesen, 2016). Based on adult male cerci morphology, these species are informally arranged in

the *remissa* and the *tenuissima* groups. The former has foliated cerci, while these are filiform in the latter (Garri-son, 2004; Tennesen, 2016). Species of this damselfly genus are small (31.5–33.5 mm) and are usually associ-ated with the lower strata of riparian vegetation, being very difficult to observe in the field and scarce in zoo-logical collections (Mendoza-Penagos et al., 2022). For this reason, information about their biology is scarce. The taxonomy of *Psaironeura* spp. larvae is only at an incipient stage. Of its six species, only the larva of *P. angeloi* Tennesen, 2016 has so far become known (Román-Heráclio et al., 2021). Although the larva of *P. tenuissima* (Selys, 1886) has already been included in several identification keys to genera at larval stage, it has not been formally described (see Lozano et al., 2018; Neiss & Hamada, 2014; Pessacq et al., 2018). In this contribution, we describe the final-instar larva of *P. tenuissima* based on larvae and reared specimens of both sexes collected in the Amazonas and Pará states in the Brazilian Amazon. It is compared to the larva of *P. angeloi*, the only other species in this genus whose larvae are known. Additionally, comparisons with the larvae of *Neoneura kiautai* Machado, 2007 and *Proto-neura aurantiaca* Selys, 1886 were made because the larvae of these genera are similar in the shape of their caudal lamellae (Neiss & Hamada, 2012).

Materials and methods

Our descriptions are based on five male final-instar larvae and five exuviae of both sexes collected in the Goianésia, Magalhães Barata and Paragominas munic- palities in Pará state and one male exuviae from Presi- dente Figueiredo, Amazonas state. The larvae were reared in the laboratory until adults emerged so that teneral adults could be used for identification. The exu- viae, teneral adults, and final-instar larvae were pre- served in 80% ethanol. The mandibular formula follows Watson (1956). Specimens were analyzed with the aid of a Leica M205 stereo microscope equipped with a Leica DFC 450 camera and processed in Photoshop® software. All measurements were made on Photoshop® software, in millimeters (mm). All the specimens from Pará are de- posited in the Odonata collection of the Laboratório de Ecologia e Conservação (LABECO) of the Universidade Federal do Pará (UFPA). The specimen from Amazonas is deposited in the Coleção de Invertebrados do Institu- to Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Amazonas, Brazil.

Abbreviations used here are as follows: AL, abdo- men length (without caudal lamella); CeL, cerci length; F-0, final instar; HtfL, metathoracic femur length; MgL, male gonapophyses length; MsfL, mesothoracic femur length; MtfL, metathoracic femur length; MWh, maxi- mum width of head; Pfl: prothoracic femur length; S1–10, abdominal segments; TL, total length (including caudal lamellae).

Results

Description of the final-instar larva of *Psaironeura tenuissima* (Selys, 1886) (Figs 1–4)

Examinado material

Five exuviae (3 ♂, 2 ♀, reared), 5 F-0 larvae (5 ♂). **BRA- ZIL: Pará state: Goianésia**, Cickel, lateral ponds in stream of the first order (-3.709 S, -48.561 W, elevation 159 m), 03 August 2021 (1 ♂, 1 ♀, emerged 05 September 2021, 10 September 2021, respectively); 08 August 2021 (1 ♀ emerged 08 September 2021) Hamada Neusa, Pes Ana, Desiderio Gleison, da Silva Jeferson, Mendoza-Penagos Cristian, leg.; **Paragominas**, first order stream (-3.086 S, -47.687 W, 50 m), 13 August 2021 (1 ♂, emerged 10 September 2021) Hamada Neusa, Pes Ana, Desiderio Gleison, da Silva Jeferson, Mendoza-Penagos Cristian, leg.; **Magalhães Barata**, Calafate, stream of first order (-0.863 S, -47.668 W, 20 m), 26 September 2021 (5 ♂ F-0), Mendoza-Penagos Cristian, leg.; **Amazonas state: Presidente Figueiredo**, Uatumã Biological Reserve, next to Balbina village, PPBio grid: N.S. 4–2.600 m, first order stream, larva collected in stack of leaves in a backwater (-1.802 S, -59.246 W, 120 m), 25 September 2009 (1 ♂, emerged 02 October 2009) U.G. Neiss leg.

Description

Larva. Slender, dark brown coloration, legs pale yellow with two dark brown bands on femora. Caudal append- ages lamellate, basal part sclerotized, apex membra- nous (Figs 1a–b).

Head. subpentagonal, elongated transversally, as wide as 1.5 long (Fig. 1a). Labrum ventral margin concave at center, with six spiniform setae; clypeus dark brown with a medial pale spot. Occipital margin concave, occipital lobes rounded and strongly projected laterally with a row of marginal five–six claviform setae. Antennae (Fig. 2a) with seven segments, yellowish with a dark brown spot at base of antennomeres 3th, 4th and 6th; 3rd antennomere the longest, size proportions of antennomeres: 0.40, 0.60, 1, 0.70, 0.50, 0.40, 0.30. Maxilla's (Fig. 2b) galeola- cinia with eight teeth, four dorsal teeth slightly incurved, and three ventral teeth varying in size and robustness, maxillary palp gently incurved. Prementum reaching the procoxae, two premental setae on each side of midline; lateral margins slightly concave, each with a row of I–VI setae; distal margin projected and finely serrulated, with a minute tubercle on each side of the midline (Fig. 2c). Labial palp (Figs 2d–e) with 6 setae on the dorsal margin; movable hook slightly curved, sturdy, and sharply point- ed; apical lobe truncated, with three small teeth on the basal margin and minute denticles on the distal margin; anterior margin with terminal hook well developed, as long as 0.5 times the length of the movable hook; inter- nal margin slightly serrated. Mandibles (Figs 2f–g) with three setae on the external margin; mandibular formula: L 1'1234 y ab / R 1'1234 y a.

Thorax. Pronotal disk subtrapezoidal (Fig. 1a), lateral pointed projection weakly pronounced. Legs short, posterior tibiae not reaching the margin of S10 (Fig. 1a). Coxae dark brown. Femora pale yellow with two dark brown bands, one submédial and one distal (Fig. 3a). Tibiae pale yellow with a médial dark brown band. Tarsi pale yellow. Femora with concave setae (Figs 3b–e), distributed on the extensor and flexor margins. Tibiae with intercalated trifid (Fig. 3d) and pectinated (Fig. 3e) setae on the distal ventral surface. First and second tarsomeres with four ventral rows of setae (simple, trifid and pectinated, as on tibiae), two médial and two lateral; third tarsomere almost as long as the remaining tarsomeres together, with two ventral rows of setae. Tarsal claws simple, thin, and curved apically. Wing pads reaching the médian region of S5 (S6 on larval exuviae).

Abdomen. Short and cylindrical; posterior margin armed with setae as follows: S5 laterally, S6–9 increasing dorsally, and S10 completely (Fig. 3f). Male gon-

apophyses (Fig. 3g) conical, divergent, and sharply pointed, extending beyond the distal margin of S9; their bases separated from each other by a gap matching the length of the gonapophyses. Male cerci globose, apex strongly downcurved (Fig. 3h). Female gonapophyses (Fig. 3i) well developed, extending beyond the posterior margin of S10; lateral valves with acute apices, central and dorsal valves smooth, shorter than lateral valves. Caudal lamellae (Figs 3j–k) elongated, nine times longer than their widest part, parallel-sided; nodated, divided into two regions: a basal 0.70–0.75 strongly sclerotized, and an apical 0.20–0.25 membranous short, flexible, and foliated apical one with a pale, almost transparent, and entire apex. Epiproct (Fig. 4h) basal 0.70 of dorsal margin with 13–14 strong setae-like spines; basal 0.65 of ventral margin with 19–20 strong setae-like spines, lateral carinae with 14–16 strong spine-like setae. Paraprocts basal 0.70 of dorsal margin with 13 strong setae-like spines, basal 0.75 of ventral margin with 37–43 strong setae-like spines, lateral carinae with 22–26 strong spines.

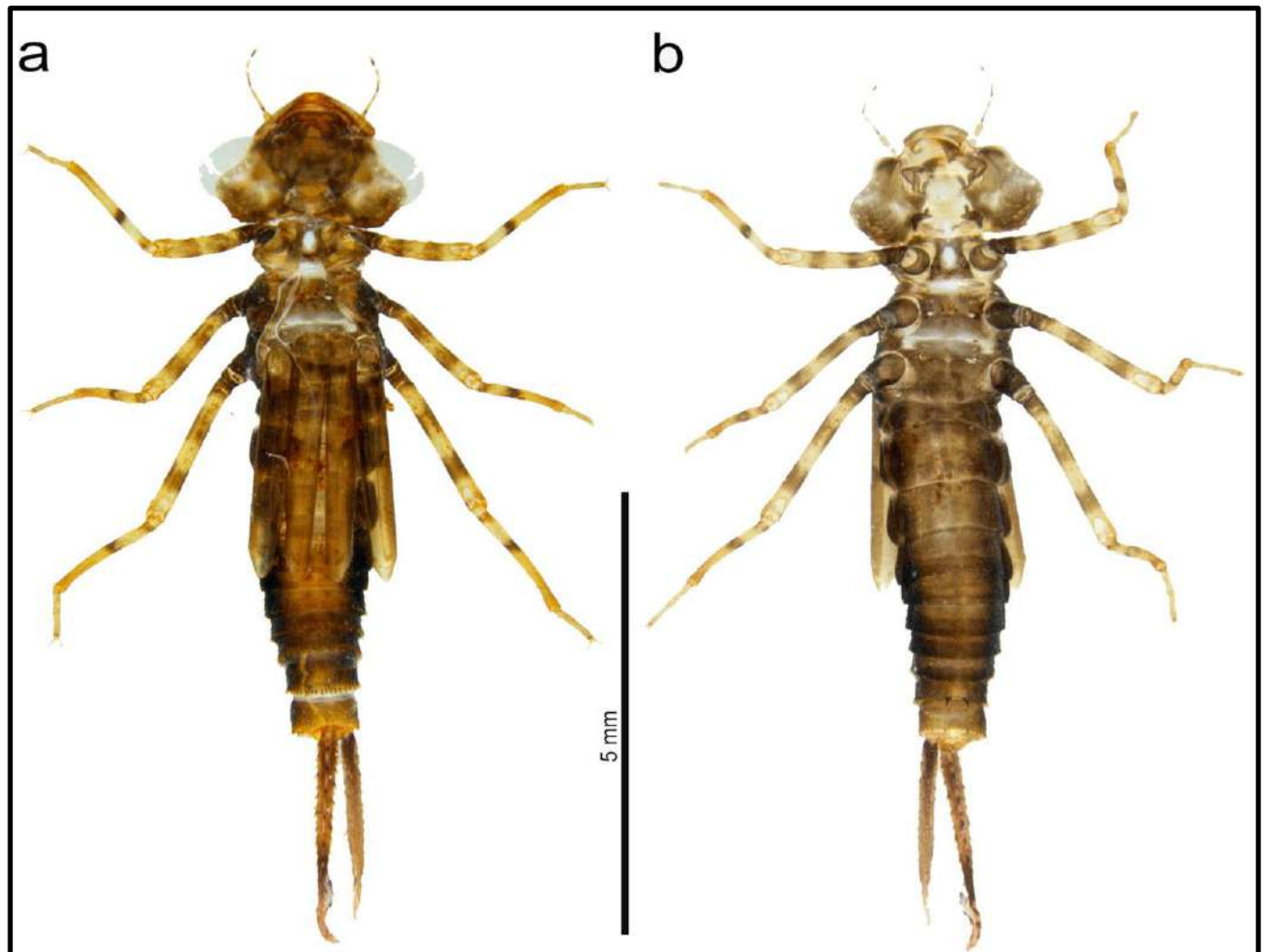


Figure 6. *Psaironeura tenuissima*, habitus, (a) dorsal view; (b) ventral view.

Measurements (mm). TL 9.65–9.67; AL 5.71–5.75; Pfl 1.00–1.107; Msfl 1.427; Htfl 1.7; CeL 0.21; MgL 0.18; MLh 1.41; MWh 2.3; epiproct length 2.64, maximum width 0.35; paraproct length 2.28, maximum width 0.35. These measurements apply to both males and females, and no significant differences were found.

Differential diagnosis

Psaironeura can be grouped with *Neoneura* and *Proto-neura* on the basis of their nodated caudal lamellae (Neiss & Hamada, 2012). However, they can be differentiated by their numbers of labial palp setae, the ex-

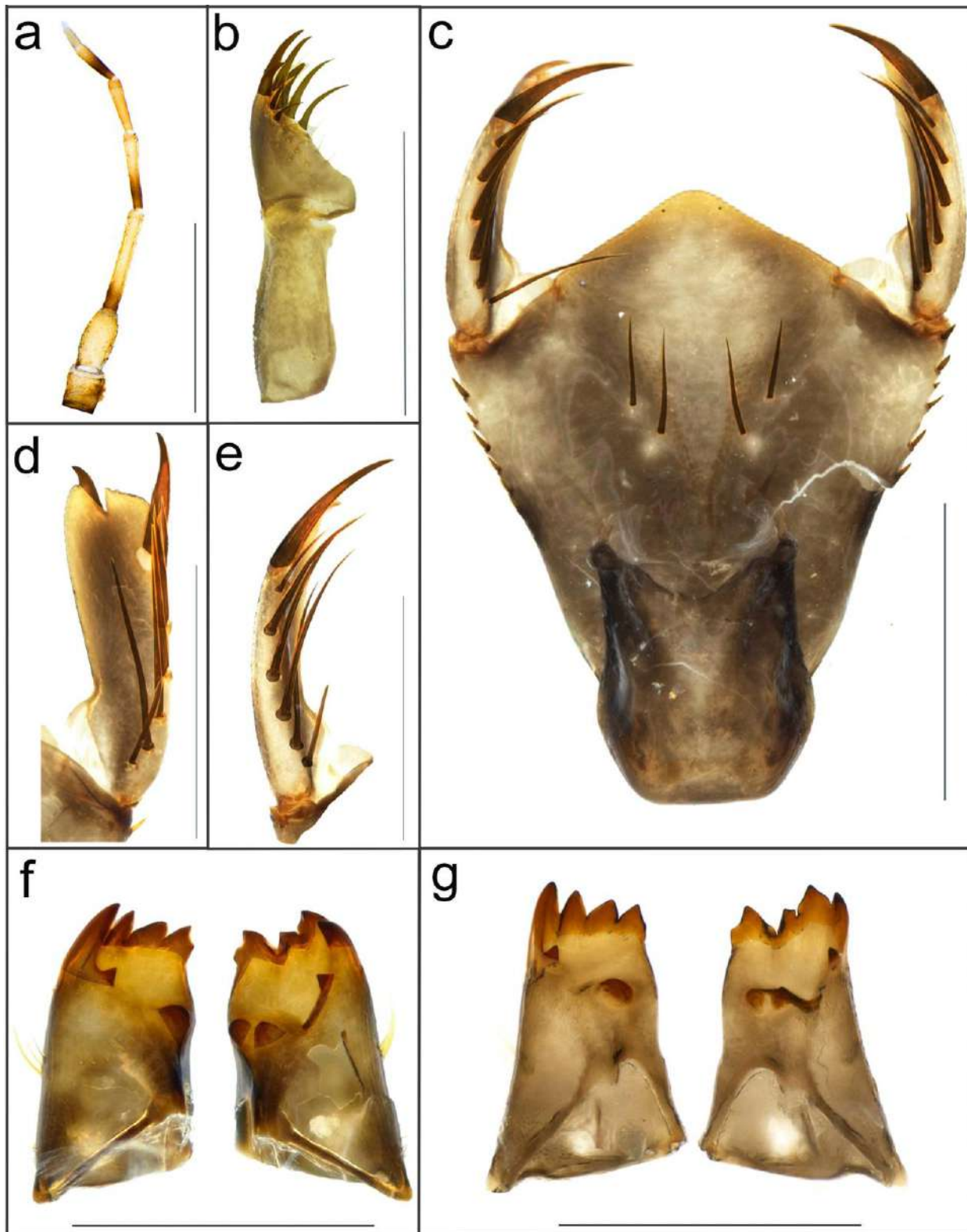


Figure 7. *Psaironeura tenuissima* male last-instar larva: (a) right antenna, dorsal view; (b) right maxilla, ventral view; (c) prementum, dorsal view; (d) right labial palp, ventral view; (e) right labial palp, dorsolateral view; (f) mandibles, ventral view; (g) mandibles, internal view. Scale bar = 1 mm.

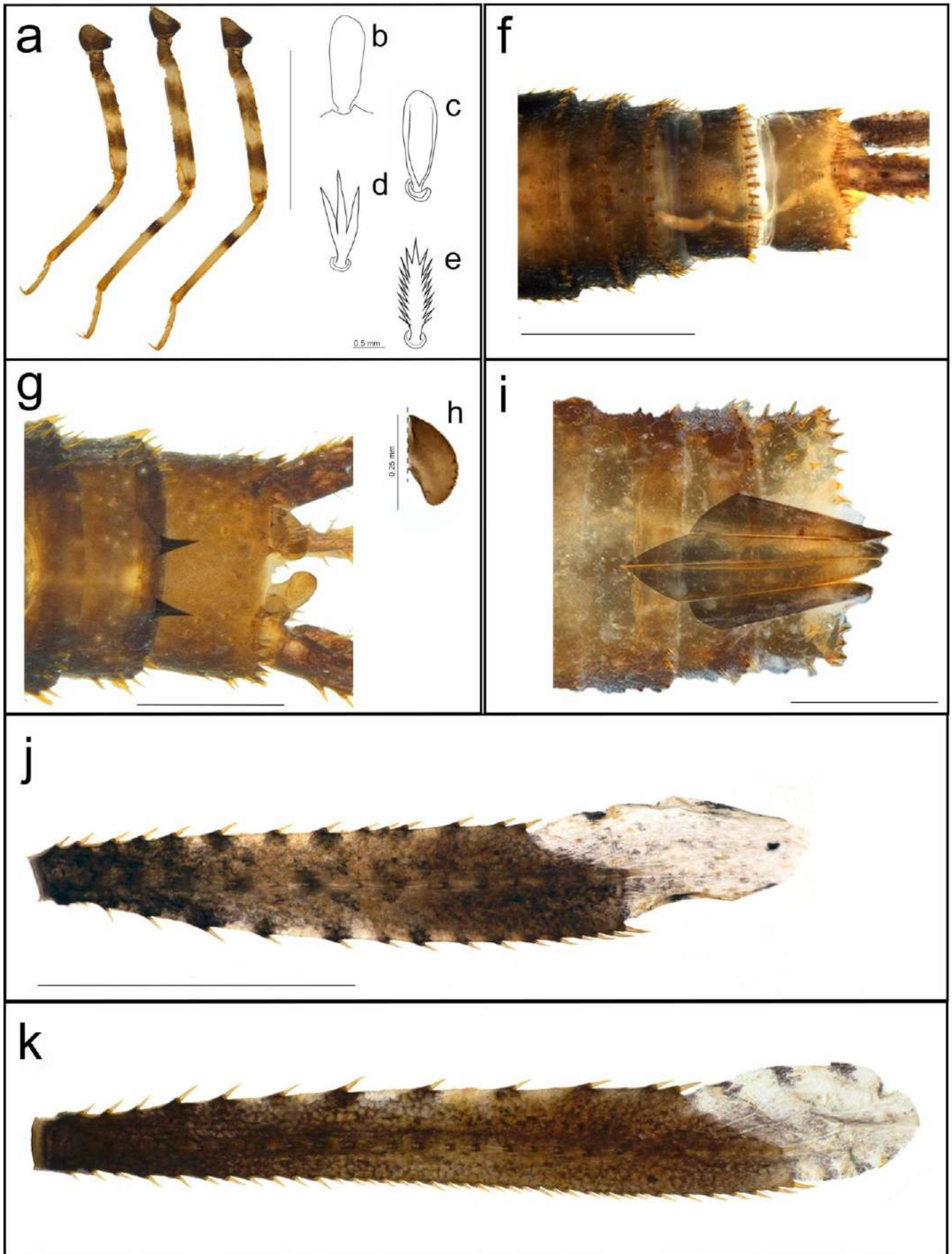


Figure 8. *Psaironeura tenuissima*, male last-instar larva: (a) legs, dorsal view; (b) concave spine with rounded apex, external view; (c) concave spine with rounded apex, internal view; (d) trifid spine; (e) pectinate spine; (f) details of male S6–10, lateral view; (g) male gonapophyses, ventral view; (h) cercus, left lateral view; (i) female gonapophyses, ventral view; (j) epiproct, lateral view; (k) paraproct, lateral view. Scale bar = 1 mm.

Table 1. Diagnostic characters of some Protoneurinae larvae with nodated caudal lamellae (sensu Neiss & Hamada, 2012). ? – character not described. * – character described but not illustrated.

Character	<i>Psaironeura</i>		<i>Neoneura</i>	<i>Protoneura</i>
	<i>P. angeloi</i> (from Román Heracleo et al., 2021)	<i>P. tenuissima</i> (this contribution)	<i>N. kiautai</i> (from Anjos Santos et al., 2011)	<i>P. aurantiaca</i> (from Novelo Gutiérrez, 1994)
Shape of head	subpentagonal	subpentagonal	semi-oval	trapezoidal
Shape of labrum	rounded	square	rounded	rounded
Shape of prementum	subrhomboidal	subrhomboidal	semi-oval	subrhomboidal
Posterior margin of prementum	weakly pronounced	strongly pronounced	pronounced	pronounced
Prematal setae	4	4	4	2
Labial palp setae	6	6	3	5
Galeolacinia dorsal margin teeth	3	4	?	3*
Posterolateral margin of head	concave	concave	concave	concave
Occipital lobes	angulated	angulated	rounded	angulated
Pointed projection of prothorax	strongly acute	weakly pronounced	rounded	absent
Setae on ventral tibia	present	present	absent	absent
Spine-like on distal margin of S5–10	present	present	absent	absent
Paraproct ventral margin setae	22	37–43	25	<20
Caudal lamellae nodus position	about $\frac{3}{4}$	about $\frac{3}{4}$	about $\frac{1}{2}$	about $\frac{3}{4}$
Epiproct apex	trilobate, with terminal filament	entire, without terminal filament	acute, without filament	acute, with filament
Paraproct apex	bilobate	entire	?	acute, with filament

pression of their lateral projections on the prothorax, and the shape of the apexes of their caudal lamellae (Table 1) (Román-Herácleo et al., 2021).

Although the known larvae of the *remissa* and *tenuissima* species groups of *Psaironeura* are morphologically similar to those of *P. angeloi* and *P. tenuissima*, respectively, it is possible to discern some differences between them (*P. angeloi* in parentheses): prementum distal margin strongly pronounced (triangular), reaching half of the labial palp length (slightly pronounced reaching 1/3 of labial palp length); apex of epiproct entire, rounded and without terminal filament (apex trilobate, with a filament on the middle lobe); apex of paraprocts entire, rounded and without filament (apex bilobate, with a filament on the middle lobe); 37–43 (22) spines on the lower margin of paraprocts.

Habitat and Ecology

Psaironeura adults are found in dense forest vegetation, in the lower stratum of the vegetation, and near lateral pools or backwaters (Fig. 4a) (Mendoza-Penagos et al., 2022). The larvae studied here were collected in Amazon lowland forest black-water streams of the first or second orders, among dead leaves and roots in pools adjacent to the main course of streams. These situations matched the habitat described by Román-Herácleo et al. (2021) for *P. angeloi*.

Discussion

Information about Protoneuridae larvae in the Neotropics is scarce, with only about 15% (approximately 17 of 115 spp.) of the larvae being known as yet (Neiss & Hamada, 2014). This indicates that it is necessary to increase sampling efforts, prioritizing studies on larval stages. With regard to the genus *Psaironeura*, which is one of the most widely distributed protoneurid genera in the Neotropics, its first larva was just recently described (Román-Herácleo et al., 2021). This deficient situation may be explained by the fact that, like the adults, these larvae are difficult to collect in the field, since they occur in shallow water cluttered with roots and an abundance of organic matter that provide a multitude of hiding places and an environment that facilitates perfect camouflage, which the larvae make full use of with their small sizes and colorations.

The number of the setae and spines on the prementum and the caudal lamella can be used as diagnostic characters to separate genera in Protoneuridae larvae (De Marmels, 2007; Neiss & Hamada, 2012). Labium morphology seems to be very conservative, with only a few variations in the prementum (e.g., number of palp setae), whereas the number of spines on the caudal lamellae can exhibit a higher degree of variation. For example, the larvae of the two *Psaironeura* species compared here have six setae on the labial palp, while the larva of *N. kiautai* has only three (Anjos-Santos et

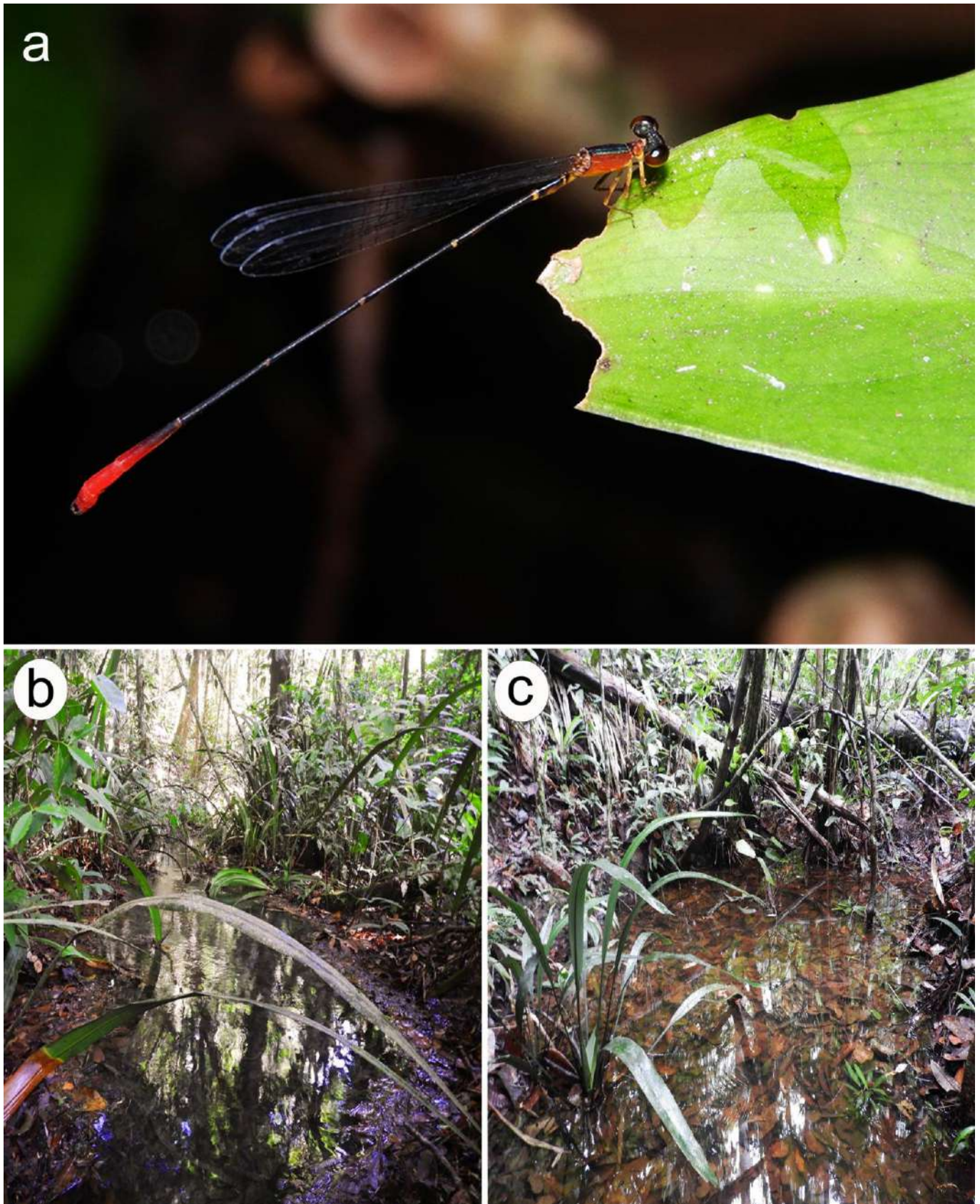


Figure 9. (a) Adult male of *Psaironeura tenuissima*, (b, c) habitat of larvae.

al., 2011) and that of *P. aurantiaca* has five (Novelo-Gutiérrez, 1994). On the other hand, the number of spines on the ventral margin of the paraproct can vary from less than 20 in *Protoneura*, between 12 and 24 in

Neoneura (De Souza et al., 2012), and between 22 and 43 in *Psaironeura* larvae. This suggests that this variation may be more useful for separating species at larval level within a genus than for separating genera.

Acknowledgments

We are very grateful to Jair da Costa Miranda Filho and Suellen Furtado Vinagre for their help with rearing larvae in the laboratory. Also, we thank Ana Pes, Gleison Desiderio and Jeferson Oliveira da Silva for their help and assistance in the fieldwork. Our thanks furthermore go to the UFPA Invertebrates Laboratory (LABINV) for the loan of equipment to take the photos here presented. CCMP thanks the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) for a doctoral scholarship (Proc. 88882.461690/2019-01). LJ and NH would also like to thank the National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) for a research productivity fellowship (Grant #304710/2019-9; 308970/2019-5, respectively); UGN thanks the CNPq for the fellowships provided (141872/2008-0). For the specimens from Pará, financial support was provided by the following sources: Brazilian National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) through processes 481015/2011-6; 303252/2013-8; 449315/2014-2 and 428961/2018-5, and the Pará State Foundation for Amazonian Research (FAPESPA), within project ICAAF 03/2011. For specimens from Amazonia, financial support was provided by the following sources: PRONEX-CNPq-FAPEAM; CAPES PRO-Equipamento, and INCT ADAPTA II were funded by the CNPq – Brazilian National Research Council (465540/2014-7), FAPEAM – Amazonas State Research Foundation (062.1187/2017).

References

- Anjos-Santos, D., Pessacq, P. & Costa, J. M. (2011). Description of the last instar larva of *Neoneura kiautai* Machado (Odonata: Protoneuridae). *Zootaxa*, 2916, 65–68. doi:10.11646/zootaxa.2916.1.6
- De Marmels, J. (2007). Thirteen new Zygoptera larvae from Venezuela (Calopterygidae, Polythoridae, Pseudostigmatidae, Platystictidae, Protoneuridae, Coenagrionidae). *Odonatologica*, 36(1), 27–51.
- De Souza, L. O. I., Pepinelli, M. & Neiss, U. G. (2012). The larva of *Neoneura ethela* Williamson, 1917 (Odonata: Protoneuridae). *Zootaxa*, 3318(1), 63–67. doi:10.11646/zootaxa.3318.1.5
- Garrison, R. W. (2004). An analysis of the *Psaironeura tenuissima* complex, including synonymy of *P. machadoi* De Marmels with *P. bifurcata* (Sjöstedt) (Zygoptera: Protoneuridae). *Odonatologica*, 33(1), 83–89.
- Garrison, R. W., von Ellenrieder, N. & Louton, J. A. (2010). *Damselfly genera of the New World. An Illustrated and Annotated Key to the Zygoptera*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. doi:10.56021/9781421410616
- Lozano, F., Muzón, J., Anjos-Santos, D. & Pessacq, P. (2018). Chapter 14.6 Order Odonata. In N. Hamada, J. H. Thorp, & D. C. Rogers (Eds.), *Keys to Neotropical Hexapoda. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*. pp. 475–494. London, UK, Academic Press. doi:10.1016/B978-0-12-804223-6.00020-2
- Mendoza-Penagos, C. C., Juen, L., Muzón, J. & Vilela, D. S. (2022). *Psaironeura jeronimoi* (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae) sp. nov. from the Brazilian Amazon rainforest, with a key for species of *tenuissima* group, and discussion on the significance of the genital ligula to the taxonomy of the group. *Zootaxa*, 5196(2), 291–300. doi:10.11646/zootaxa.5196.2.9
- Neiss, U. G. & Hamada, N. (2012). Larvae of *Epipleoneura manauensis* Santos and *Roppaneura beckeri* Santos with a key to the genera of known Neotropical Protoneuridae larvae (Odonata: Zygoptera). *International Journal of Odonatology*, 15(1), 31–43. doi:10.1080/13887890.2012.664102
- Neiss, U. G. & Hamada, N. (2014). Chapter 14 Ordem Odonata. In N. Hamada, J. L. Nessimian & R. B. Querino (Eds.), *Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia*. pp. 217–284. Manaus, Brasil: Editora do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA).
- Novelo-Gutiérrez, R. (1994). Las nayades de *Protoneura aurantiaca* Selys y *P. cupida* Calvert (Odonata: Zygoptera). *Folia Entomologica Mexicana*, 90, 25–31.
- Pessacq, P. (2008) Phylogeny of Neotropical Protoneuridae (Odonata: Zygoptera) and a preliminary study of their relationship with related families. *Systematic Entomology*, 33(3), 511–528. doi:10.1111/j.1365-3113.2007.00414.x
- Pessacq, P., Muzón, J. & Neiss, U. G. (2018). Chapter 14 Order Odonata. In N. Hamada, J. H. Thorp & D. C. Rogers (Eds.), *Keys to Neotropical Hexapoda. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*, Vol. 3. pp. 355–366. London, UK, Academic Press. doi:10.1016/B978-0-12-804223-6.00014-7
- Román-Herácleo, J., Novelo-Gutiérrez, R. & Springer, M. (2020). First description of the larva of *Psaironeura*, based on specimens of *P. angeloi* from Costa Rica (Odonata: Coenagrionidae: Protoneurinae), with a key to the genera of Central American Protoneurinae. *International Journal of Odonatology*, 23(2), 183–190. doi:10.1080/13887890.2020.1752829
- Tennessen, K. (2016). *Psaironeura angeloi*, a new species of damselfly (Zygoptera: Coenagrionidae) from Central and South America. *Zootaxa*, 4078(1), 28–37. doi:10.1080/13887890.2020.1752829
- Watson, M. C. (1956). The utilization of mandibular armature in taxonomic studies of anisopterous nymphs. *Transactions of the American Entomological Society*, 81, 155–202.

Capítulo 3

Um olhar na diversidade oculta da Bacia Amazônica:
uma análise integrativa mostra forte congruência entre a
variabilidade morfológica, genética e distribuição no
complexo de espécies *Psaironeura tenuissima* (*sensu*
Garrison, 2004) (Odonata: Coenagrionidae:
Protoneurinae)

O capítulo III desta Tese foi
elaborado e formatado conforme as
normas da revista ZOOTAXA, as quais se
encontram em anexo (Anexo C)

Resumo

O complexo *Psaironeura tenuissima* (*sensu* Garrison, 2004) envolve duas espécies de donzelinhas endêmicas da bacia amazônica e altamente dependentes das florestas. As similaridades morfológicas são evidentes, sendo diferenciadas principalmente pelo formato dos cercos nos machos, os quais apresentam uma ampla variação. Neste estudo, foi usado um enfoque integrativo para avaliar a diversidade e os limites deste complexo. Os oito morfótipos foram definidos, suportados em diferentes estruturas associadas à reprodução (protórax, lígula genital e cercos). Os resultados dessas análises mostram dois grupos denominados de Oriental e Central-Occidental, os quais são suportados pelas evidências morfológicas, molecular e de distribuição. As variáveis morfométricas lineares mostraram-se pouco informativas para discriminar entre os morfótipos, embora tenham sido úteis, ainda que com baixo poder explicativo, para distinguir entre as duas espécies. Pelo contrário, a morfometria geométrica reconheceu diferenças na forma das asas entre os morfótipos e com alto valor de suporte. Os genes COI e 16s foram usados nas análises moleculares, os quais apresentaram amplos valores de distâncias genéticas intra e interespecíficas, sugerindo diversidade críptica. As análises filogenéticas e de redes de haplótipos foram congruentes em todas as topologias, recuperando com altos valores de suporte três clados/haplogrupos principais. Os métodos de delimitação de espécies não mostraram congruência, sugerindo que este complexo envolve entre três e dez espécies. Foram revistados os tipos das espécies nominais e são fornecidas informações e comentários sobre as relações taxonômicas deste complexo, mas nenhum ato nomenclatorial é designado. Este estudo revela que o complexo *tenuissima* não se limita a duas espécies altamente variáveis, mas inclui uma diversidade críptica significativa. Também destaca a importância de integrar múltiplas linhas de evidência para elucidar as relações de espécies morfológicamente próximas em Zygoptera.

Palavras-chave: diversidade genética, espécies crípticas, florestas, morfometria geométrica, Zygoptera.

1. Introdução

Compreender os processos que geram e mantêm a diversidade de organismos é um tema central na pesquisa ecológica e evolutiva (De Salle et al. 2005). Essa diversidade pode ser analisada em contextos comportamentais, funcionais, genéticos, morfológicos ou taxonômicos, os quais podem estar relacionados a mecanismos que atuam em diferentes escalas temporais (Silvano et al. 2000) e/ou

espaciais (Morlon et al. 2011). Nesse sentido, reconhecer espécies com precisão torna-se uma habilidade essencial. Uma suposição incorreta sobre o que identificamos como "espécies" tem consequências diretas para nossa compreensão dos processos ecológicos, das estimativas de biodiversidade, dos padrões biogeográficos, além de impactar diretamente na conservação de espécies, na saúde humana e na economia (Boykin et al. 2011; Lin et al. 2017; Ribeiro et al. 2022; Struck & Cerca De Oliveira 2019).

Essa habilidade pode se tornar muito complexa e desafiadora quando o alvo são complexos de espécies com ampla distribuição geográfica e padrão morfológico uniforme (Kergoat et al. 2015). As delimitações tradicionais de espécies baseadas exclusivamente no contexto morfológico podem ser pouco informativas ao analisar esses tipos de complexos, subestimando o potencial de sua diversidade (Bickford et al. 2007). O desenvolvimento de abordagens que integram diferentes fontes de evidência (e.g., molecular, morfológica ou distribuição potencial) para analisar essas situações é fundamental (Dayrat 2005; Padial et al. 2010; Riedel et al. 2013). Assim, a taxonomia integrativa surge como uma abordagem robusta, baseada em congruência entre linhas de evidência independentes, desempenhando um papel crucial para a identificação de espécies crípticas, com aplicações diretas na classificação e conservação da biodiversidade (Bickford et al. 2007; Padial et al. 2010).

Em insetos, a maioria das descrições de espécies são baseadas no conceito morfológico ou tipológico de espécie, ou seja, um grupo de organismos que compartilham certas características morfológicas externas ou fenotípicas definidas e constantes (Bickford et al. 2007; Mutanen & Pretorius 2007). Geralmente, as variações internas ou até mesmo os comportamentos reprodutivos não são levados em consideração. Inclusive, dois organismos podem parecer morfolologicamente semelhantes, mas serem biologicamente distintos, ou, ao contrário, organismos com variações externas podem pertencer à mesma espécie (Losos & Mahler, 2010; Tobias et al. 2014; Winker 2009). As espécies são continuamente moldadas pelo contexto biótico (e.g., interações genéticas e ecológicas) e abiótico (e.g., clima, topografia, paisagem), influenciando diretamente os processos de formação das espécies (Futuyma & Moreno 1988). Numerosos eventos, baseados em processos ecológicos, morfológicos e genéticos, podem ocorrer numa sequência contínua à medida que duas linhagens divergem no caminho para o isolamento reprodutivo (De Queiroz 1998; 2007; Lowry & Gould 2016).

Odonata (libélulas e donzelinhas) compreendem uma das ordens de insetos mais ancestrais e conspícuas, com 6.377 espécies descritas atualmente (Paulson et al. 2024). Sua taxonomia é uma das mais bem resolvidas dentro de Insecta e suas relações filogenéticas estão bem suportadas ao nível de família (Bybee et al. 2008, 2021; Dijkstra et al. 2014). No entanto, dentro de Odonata, é comum o registro de complexos de espécies e espécies irmãs (Hinojosa et al. 2017; Vega-Sánchez et al. 2019, 2022). Isso é particularmente verdadeiro para espécies com ampla distribuição, nas quais populações mostram

variações morfológicas intraespecíficas em estruturas relacionadas à reprodução (e.g., cercos caudais, lígula genital), tornando a delimitação de espécies mais difícil (Garrison, 2004; Vega-Sánchez et al. 2019). Além disso, devido ao seu sistema único de acasalamento e às rápidas respostas às variáveis ambientais (Miguel et al. 2017), podem ocorrer processos de especiação que não são necessariamente acompanhados por grandes mudanças morfológicas (Svensson et al. 2006; Sánchez-Herrera 2010). Pesquisas baseadas em abordagens integrativas mostram um cenário no qual Odonata destaca como um grupo com alta diversidade críptica (Amaya-Perilla et al. 2014; Bota-Sierra & Sánchez Herrera 2023; Feindt & Hadrys 2022; Pimenta et al. 2019; Sadeghi & Dumont 2014; Sánchez Herrera et al. 2010; Sánchez-Guillén et al. 2011; Vega-Sánchez et al. 2019, 2022; Zhang et al. 2021).

Psaironeura Williamson, 1915 é um gênero de donzelinhas de esbeltas e delicadas pertencentes à Coenagrionidae, distribuído desde o sul do México, passando pela América Central até o norte da Bolívia (Garrison et al. 2010; Tennessen 2016; Mendoza-Penagos et al. 2022). Seis espécies são reconhecidas no gênero, as quais são divididas em dois grupos informais: *remissa* e *tenuissima* (Garrison 2004, Tennessen 2016). O segundo, contém três espécies que se distribuem dentro da bacia amazônica: *P. bifurcata* (Sjösted, 1918), *P. jeronimoi* Mendoza-Penagos, Juen, Muzón & Vilela, 2022 e *P. tenuissima* (Selys, 1886). Garrison (2004) estabeleceu a *P. bifurcata* e *P. tenuissima* como um complexo de espécies que apresentam uma alta variação na morfologia dos cercos. Ele desenhou oito variações de *P. tenuissima* (Fig. 1A) e seis de *P. bifurcata* (Fig. 1B), mas concluiu que não existe um padrão geográfico claro com distintas variações ocorrendo numa mesma localidade, devido à ampla distribuição e às variações na morfologia. Este complexo de espécies é um forte candidato a pesquisas focadas em diversidade críptica.

Portanto, foi usada uma abordagem taxonômica integrativa, combinando dados morfológicos, moleculares e de distribuição, para avaliar a diversidade e os limites das espécies no complexo *P. tenuissima* (*sensu* Garrison, 2004). Buscando responder as seguintes perguntas: (i) Existe variação em outras estruturas relacionadas à reprodução e à dispersão dentro deste complexo? (ii) Existe algum padrão geográfico associado às variações dos cercos ao longo de sua distribuição? (iii) Existe congruência entre a variação morfológica dos apêndices caudais e sua diversidade genética? (iv) O complexo *P. tenuissima* envolve apenas duas espécies muito variáveis?

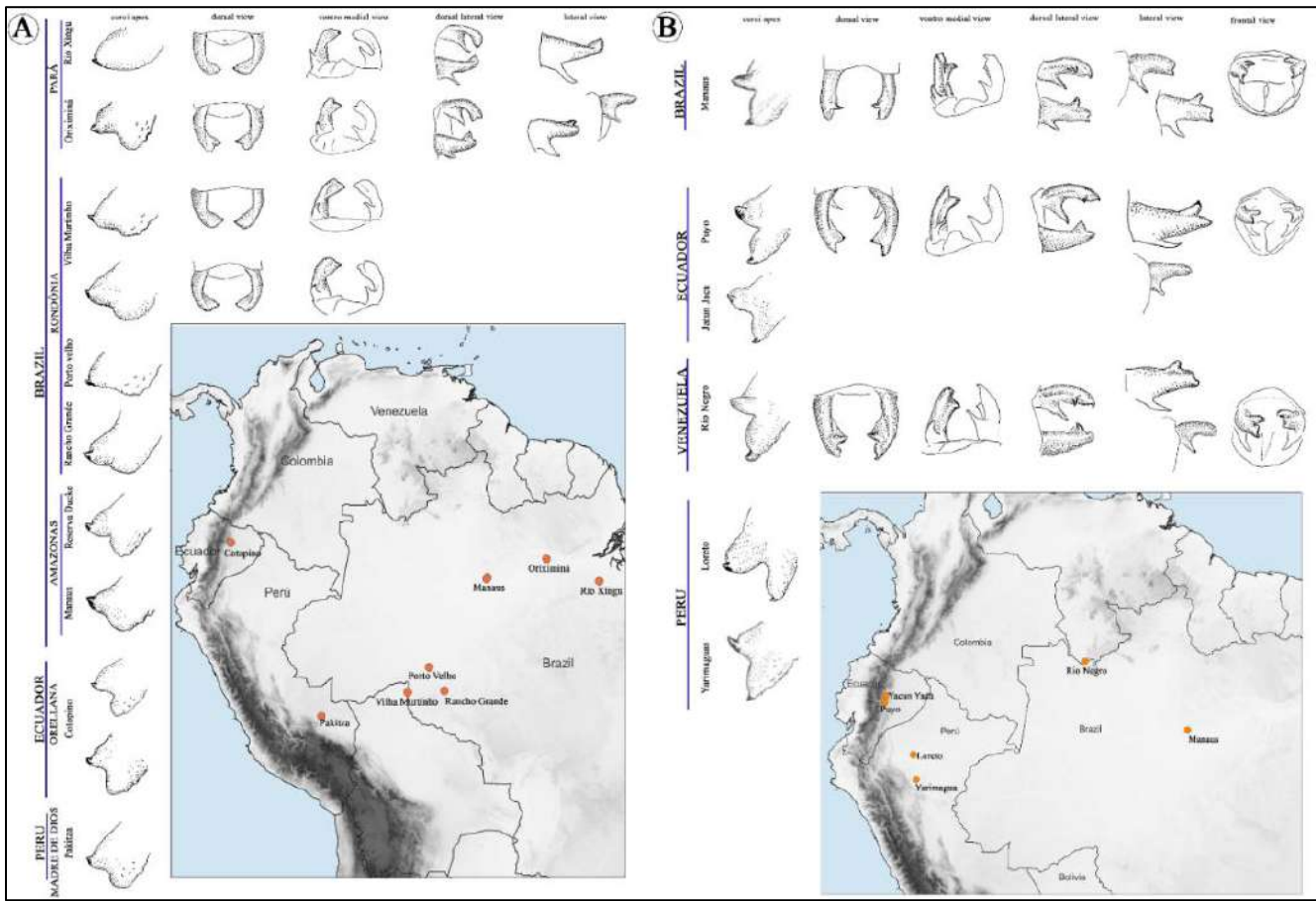


Figura 1. Ilustrações realizadas por Garrison (2004) mostrando a variação no ápice dos cercos e as localidades do material examinado de (A) *P. tenuissima*, (B) *P. bifurcata*.

2. Material e Métodos

2.1. Área de estudo

A área de estudo compreende a bacia amazônica, onde as espécies do complexo *P. tenuissima* (Garrison 2004) estão amplamente distribuídas. Com uma extensão de mais de 8.000.000 km², a bacia amazônica é o maior sistema hidrográfico do mundo (Goulding et al. 2003; Sioli 2012). Ao longo de sua extensão a paisagem é heterógena marcada por múltiplas fisionomias, tipo água, solo e vegetação (Myster 2016), resultantes da junção de diversos eventos geomorfológicos (e.g., formação dos Andes, mudanças no curso principal do rio, glaciação do quaternário) e dinâmicas climáticas mais recentes (regime bimodal de chuvas) (Nobre et al. 2009). Além disso, apresenta um gradiente de condições climáticas, influenciado principalmente pela variabilidade espacial das chuvas, assim como da influência dos ventos (Nobre et al. 2009).

Neste estudo, foram usadas a classificação de ecorregiões de água doce que foi elaborada com

base na composição e distribuição de peixes (Abell et al. 2008), com o intuito de fornecer um contexto para avaliar a hipótese e para interpretar os resultados.

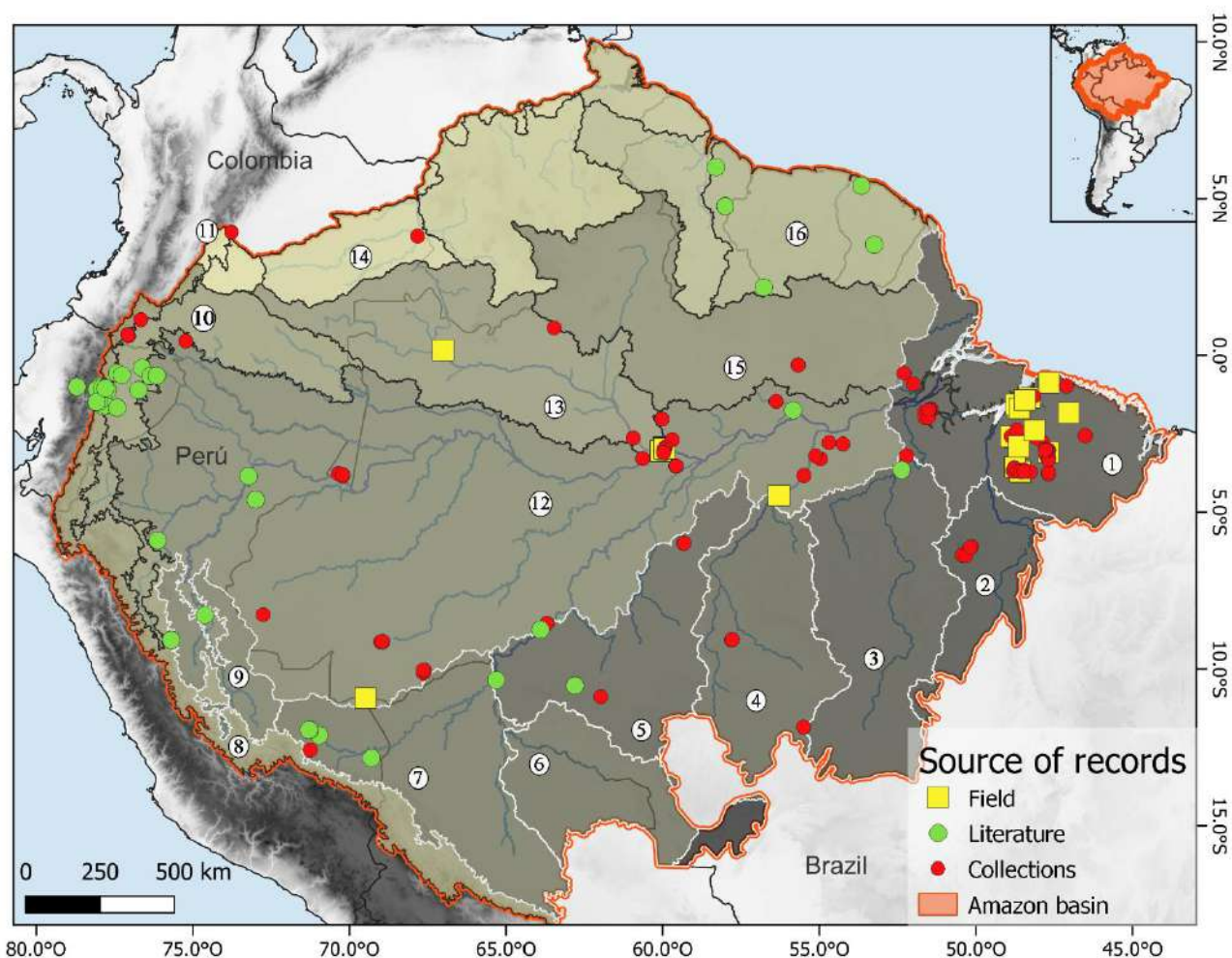


Figura 2. Mapa de distribuição com a procedência e as fontes de informação utilizadas. Os números dentro dos círculos denotam as ecorregiões de água doce baseadas na composição e distribuição de peixes (Abell et al. 2008): 1. Estuário e litoral do Amazonas; 2. Tocantins-Araguaia; 3. Xingú; 4. Tapajós-Juruena; 5. Escudo brasileiro do Madeira; 6. Guapore-Itenez; 7. Sopé Momore-Madre de Dios; 8. Amazonas dos Andes Altos; 9. Sopé Ucayali-Urabamba; 10. Sopé Amazonas Ocidental; 11. Orinoco dos Andes Altos; 12. Amazonas Terras baixas; 13. Rio Negro; 14. Orinoco-Llanos; 15. Escudo Guianês; 16. Guianas.

2.2. Obtenção do material

O modelo de registro biológico Darwin Core v. 3.5 (Wieczorek et al. 2012) foi usado para estruturar e padronizar os dados de ocorrências para cada uma das espécies, os quais foram obtidos a partir de três fontes de informação: *i*) Revisão de coleções biológicas; *ii*) Coletas em campo e *iii*) Literatura (artigos e bases de dados de especialistas) (Fig. 2).

Os espécimes examinados estão depositados nas seguintes instituições (acrônimos em negrito):

Bélgica: IRSNB—Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruxelas. **Brasil:** ABMM—Coleção pessoal de Ângelo B. M. Machado, Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte; FAAL—Coleção pessoal de Frederico A. A. Lencioni, Jacareí, São Paulo; INPA—Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas; LABECO—Laboratório de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém. **Colômbia:** ANDES-E—Colección de Entomología del Museo de Historia Natural C. J. Marinkelle de la Universidad de los Andes, Bogotá; CEUA—Colección de Entomología de la Universidad de Antioquia, Medellín; UARC—Colección de Odonata, Universidad del Atlántico Región Caribe, Barranquilla. **Estados Unidos:** UMMZ—Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan. **Suecia:** NHRS—Naturhistoriska riksmuseet, Stocolmo. **Venezuela:** Museo del Instituto de Zoología Agrícola “Francisco Fernández Yépez”, Maracay.

Dezessete locais foram amostrados ao longo da Amazônia brasileira, representando três das dezoito ecorregiões de água doce (Fig. 2, Tabela 1). Em cada local, foram mensuradas as seguintes variáveis ambientais: porcentagem de cobertura florestal (CD), largura (larg), profundidade (prof), temperatura (T°C), tipo de sedimento (sed) do igarapé e o índice de integridade ambiental IIH (Nessimian et al., 2008). Dentro das florestas, foram realizadas buscas ativas direcionadas ao estrato inferior da vegetação e próximo a poças laterais ou remansos, habitats onde se encontram larvas e adultos (Mendoza-Penagos et al. 2022, 2023). Os adultos foram capturados com ajuda de uma rede entomológica ou puçá (diâmetro: 40 cm, profundidade = 65 cm), guardados em sobres entomológicos, transportados vivos até a base científica/laboratório e colocados no freezer durante um período de duas horas. Após esse tempo, alguns dos espécimes foram selecionados para material genético. Com ajuda de umas pinças, uma amostra do músculo torácico foi isolada a partir da dissecação de três pernas por indivíduo e armazenada em etanol 96%. A fixação e preservação dos espécimes foi realizada seguindo a metodologia descrita por Garrison et al. (2010) substituindo a acetona por etanol 96% e reduzindo o tempo de secagem a 12 horas. Todos os espécimes foram depositados na coleção de Odonata adulto do laboratório de ecologia e conservação LABECO.

Tabela 1. Informações das localidades de coleta

Estado	Município	Local	Data coleta	Lat	Lon	Ecoregião	Alt	larg	prof	T°C	Sedimento	IIH	Espécie	Morfo	# indv
Amazonas	São Gabriel da Cachoeira	PD 09	12/3/2021	0.1646	-67.0100	Rio Negro	94	160	20	-	roxas	0.591	<i>P. bifurcata</i>	J	2m#
	Manaus	BIO14	19/06/2023	-2.9633	-59.9455	Rio Negro	82	134	25	-	roxas/areia/foliço	0.935	<i>P. bifurcata</i>	J	1m#
	Manaus	AM DK AC32	11/22/2021	-2.9530	-59.9568	Rio Negro	65	127	32	24.7	roxas/areia/foliço	0.914	<i>P. bifurcata</i>	J	1m#
Acre	Assis Brasil	PCPE-10	18/8/2022	-10.9306	-69.4920	Planícies Amazônicas	287	110	41	25.6	roxas/areia/foliço	0.447	<i>P. tenuissima</i>	H	12m#
Amazonas	Manaus	AM DK AC32	11/22/2021	-2.9530	-59.9568	Rio Negro	65	127	32	25.4	roxas/areia/foliço	0.914	<i>P. tenuissima</i>	F	4m#
		AM MN IgA	11/25/2021	-3.0414	-60.0697	Rio Negro	74	70	24	24.6	roxas/lama/foliço	0.512	<i>P. tenuissima</i>	G	13m#
		AM MN RD RB	11/23/2021	-2.9301	-59.9739	Rio Negro	69	114	27	24.6	Lama/Foliço	0.879	<i>P. tenuissima</i>	G	11m#
		Reserva Ducke	11/13/2021	-2.9450	-59.9564	Rio Negro	64	105	22	25.3	Lama/Foliço	0.902	<i>P. tenuissima</i>	G	8m#
Pará	Belém	PA Bel Uti	24/07/2022	-1.4195	-48.4419	Estuário e litoral do Amazonas	34	75	18	25.3	Lama/Foliço	0.546	<i>P. tenuissima</i>	A	8m#
	Goianesia	UPA7030-1	7/8/2021	-3.7097	-48.5617	Estuário e litoral do Amazonas	119	160	38	25	Lama/Foliço	0.641	<i>P. tenuissima</i>	A	2m#1f#
			9/8/2021	-3.7056	-48.5953	Estuário e litoral do Amazonas	124	162	40	25.4	Lama/Foliço	0.661	<i>P. tenuissima</i>	A	2m#
		UPA8UT41	6/8/2021	-3.7056	-48.5953	Estuário e litoral do Amazonas	74	150	30	26.3	Lama/Foliço	0.672	<i>P. tenuissima</i>	A	1m#
													<i>P. tenuissima</i>	B	1m#
		UPA16REF3	6/8/2021	-3.5514	-48.7538	Estuário e litoral do Amazonas	74	112	60	25.6	Lama/Foliço	0.4666	<i>P. tenuissima</i>	A	3m#
			9/8/2021										<i>P. tenuissima</i>	C	1f#
	Itaituba	PPN2/F2	20/05/2022	-4.4680	-56.2862	Planícies Amazônicas	36	-	-	-	Lama/Foliço	-	<i>P. tenuissima</i>	C	4m#1f#
	Magalhães Barata	CAL 01	7/9/2021	-0.8633	-47.6681	Estuário e litoral do Amazonas	20	84	25	26.2	Lama/Foliço	0.6625	<i>P. tenuissima</i>	A	18m#
	Paragominas	X-194	8/13/2021	-3.0867	-47.6872	Estuário e litoral do Amazonas	50	254	65	24.8	Areia/Foliço	0.6333	<i>P. tenuissima</i>	A	1m#
													<i>P. tenuissima</i>	B	7m#
	Tailândia	P1F1	3/8/2021	-2.6136	-48.7703	Estuário e litoral do Amazonas	17	157	45	23.5	Lama/Foliço	0.5366	<i>P. tenuissima</i>	A	5m#
		P2F2.1	4/8/2021	-2.5847	-48.8927	Estuário e litoral do Amazonas	18	148	80	26.5	Lama	0.668	<i>P. tenuissima</i>	A	1m#
		P3F3	4/8/2021	-2.5847	-48.8927	Estuário e litoral do Amazonas	35	134	36	25.7	Lama/Foliço	0.578	<i>P. tenuissima</i>	A	11m#1f#

2.3. Designação de morfótipos e avaliação morfológica

Os espécimes foram primeiramente classificados em morfótipos baseados na morfologia do protórax, lígula genital e apêndices caudais dos machos. Cada morfotipo delimitado foi usado como base para as subseqüentes análises. Aqui, adotamos e modificamos alguns dos critérios propostos por Garrison (2004) e Mendoza-Penagos et al. (2022) passando a utilizar a seguinte forma: cercos subcilíndricos e forcipados, compostos por um ramo dorsal (DB) e um ramo ventral (VB) (Fig. 3 A–C). O terço distal do ramo dorsal apresenta uma curvatura interna acentuada, ápice bifurcado acabando em dois lóbulos, um interno (lin) e outro externo (lex), os quais variam no seu desenvolvimento, reduzindo ou aumentando o espaço inter-lobular (inlb-spc) (Fig. 3 D–I). Os lóbulos podem ou não apresentar um dente esclerotizado. Apenas *P. bifurcata* (*sensu stricto*) apresenta no início do terço distal um dente ante apical (Aat), que inicia como uma carena no interior do cerco e se projeta transversalmente, apresentando variações em tamanho e robustez (Fig. 3 F, I). O ramo ventral se origina no terço basal e é projetado ventromedialmente, com ou sem uma constrição (vbcont) na porção basal.

A morfologia da lígula genital foi analisada através de técnicas de microscopia eletrônica de varredura (MEV). A disseção foi realizada seguindo (Mendoza-Penagos et al. 2022) e a preparação para examinação no MEV através do método da secagem de ponto crítico (CPD) adaptada do (Del Palacio et al. 2017). Foi realizada uma série alcoólica, consistindo num banho consecutivo da lígula numa solução de etanol-água destilada, iniciando na concentração de 70%, aumentando gradualmente 5% até chegar a 100% de etanol, onde a lígula foi armazenada antes do CPD. O tempo de duração em cada solução foi de duas horas. A terminologia da genitália dos machos foi adaptada de Kennedy (1916): lígula genital (Fig. 4A) com o segmento basal (S1) esclerotizado na superfície ectal; superfícies laterais adornados com dois tipos de microtriquias dispostas em séries imbricadas, umas individuais de base engrossada e ápice fino e outras compostas, parecidas com escamas, de base comprida, finalizando em quatro ou cinco cerdas; segmento médio (S2) levemente esclerotizado com dobra interna (IF); segmento distal (S3) membranoso sem folha terminal, sulcado na porção anterior formando um seio (sec) que varia em profundidade, acabando numa linha média (ml) que se estende até a margem distal (dm); porção distal com dois lóbulos (dl) dos quais se projetam um par de flagelos (fl) longos e enrolados (Fig. 4B).

Todas as fotografias de laboratório foram realizadas com um estereomicroscópio Leica M205 equipado com uma câmera digital Leica DFC 450 e processadas no Photoshop®. As ilustrações foram desenhadas com o *Autodesk Sketchbook*, seguindo a metodologia descrita por Cala-Riquelme (2021).

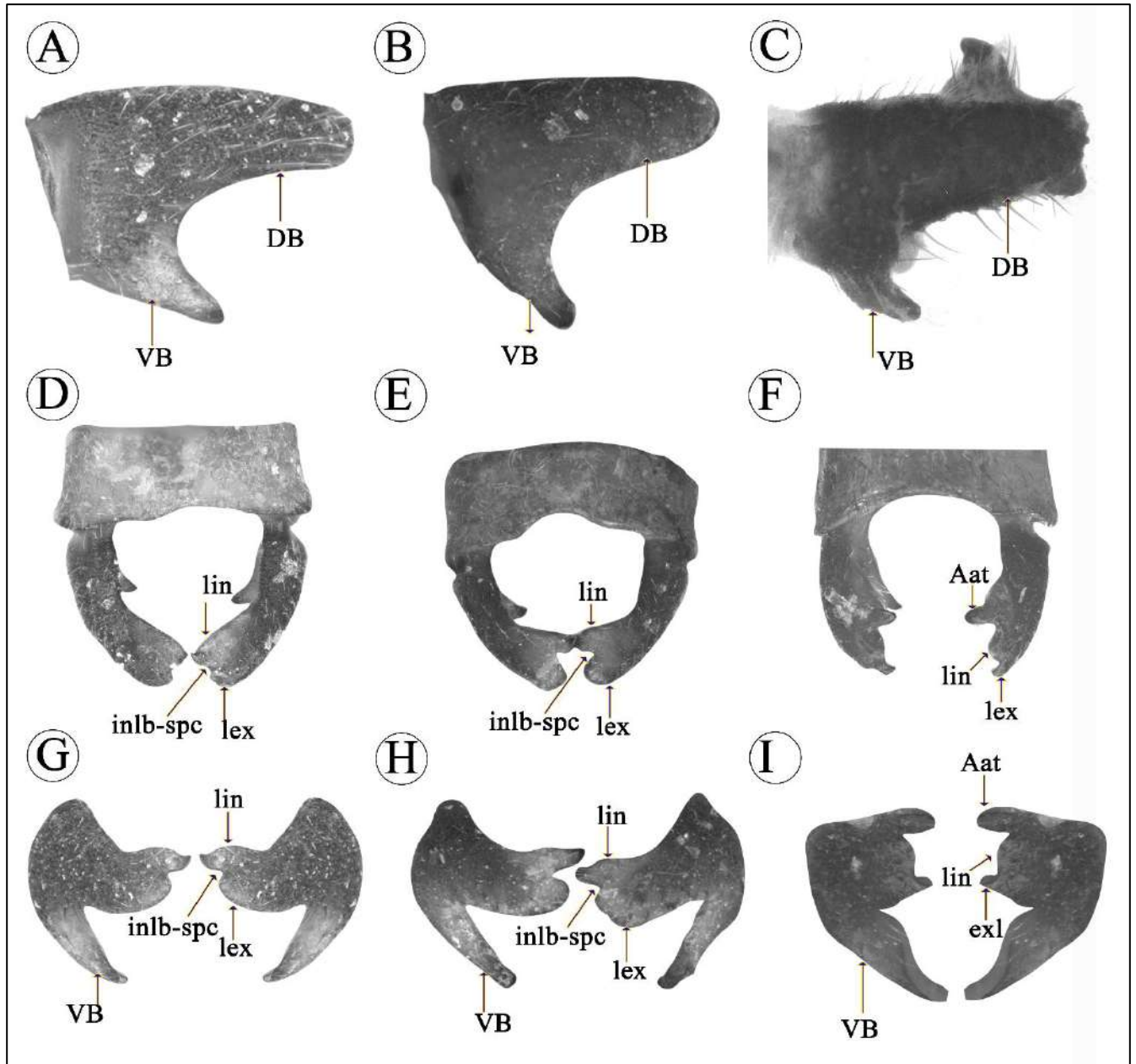


Figura 3. Características morfológicas de valor taxonômico nos apêndices caudais. (A-C) vista lateral. (D-F) vista dorsal. (G-I) vista posterior. Abreviações: Aat: dente ante-apical; inlb-spc: espaço interlobular; lin: lóbulo interno; lex: lóbulo externo; DB: ramo dorsal; VB: ramo ventral.

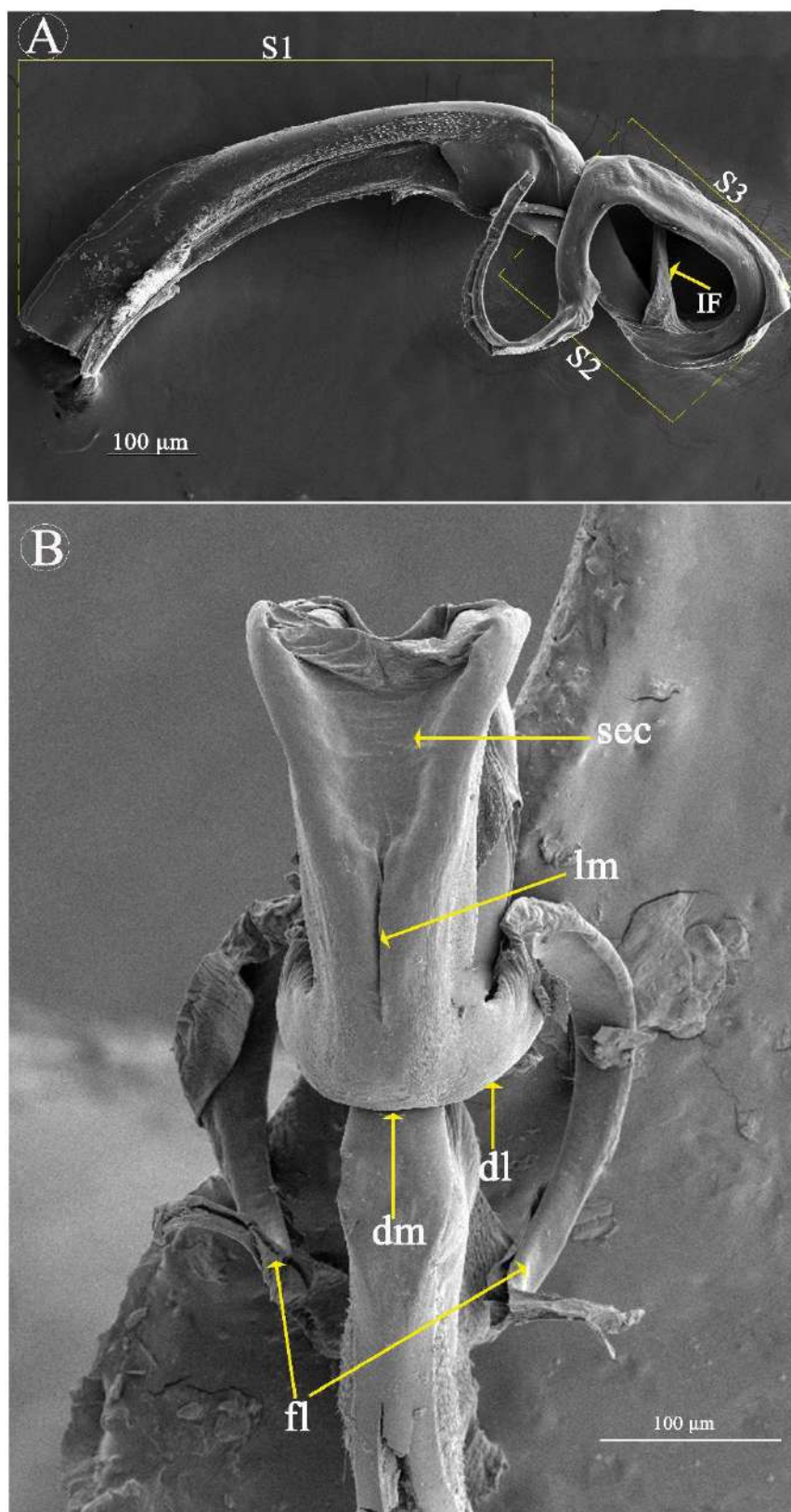


Figura 4. Estruturas morfológicas de importância taxonômica na lígula genital. (A) vista lateral. (B) vista ectal. Abreviações: dl: lóbulo distal; dm: margem distal; fl: flagelo; IF: dobra interna; lm: linha média; sec: seio ectal; S1: segmento 1; S2: segmento 2; S3: segmento 3.

2.4. Dados morfométricos

2.4.1. Morfometria lineal

Foram mensuradas vinte e três variáveis morfológicas do corpo e asas, para avaliar se existem diferenças entre os morfótipos (Fig. 5). Para cada variável, foram calculadas a variação (máxima e mínima), média (X) e desvio padrão (SD). Uma correlação múltipla foi realizada para reduzir a colinearidade entre as variáveis. As variáveis com coeficiente de correlação maior do que 0.7 foram selecionadas com base em informações disponíveis na literatura. Uma análise de componentes principais (PCA) foi executada com as variáveis resultantes. O modelo *Broken-stick* foi usado para selecionar os eixos a serem mantidos na análise. Adicionalmente, foram implementadas uma análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA – Anderson 2001) e uma análise de permutação multivariada de análise de dispersão (PERMDISP – Anderson 2001) para avaliar as diferenças da variação entre e dentro dos morfótipos. Como medida de distâncias nas duas análises foi utilizado a distância euclidiana e os dados foram anteriormente logaritimizados. Todas as análises foram desenvolvidas no Software R v4.3.2 (R Core Team, 2023) usando os pacotes: *tidyr* (Wickham & Henry 2020), *corrplot* (Wei et al. 2021), *vegan* (Oksanen 2010), *permute* (Simpson et al. 2022), *lattice* (Sarkar 2008), *ggplot2* (Wickham 2016), *factoextra* (Kassambara 2016). As medidas foram em milímetros (mm) e tomadas num estereomicroscópio Leica M80 equipado com uma régua ocular.

2.4.2. Morfometria geométrica

Devido ao baixo número de indivíduos de *P. bifurcata* as análises de morfometria geométrica foram realizadas apenas para *P. tenuissima* (*sensu stricto*). As asas posteriores de 70 espécimes foram removidas, montadas em lâminas e depois fotografadas num estereomicroscópio Leica M205 equipado com uma câmera digital Leica DFC 450. Cada imagem incluía uma escala, e os *landmarks* foram digitalizados por um único pesquisador usando os softwares *tps-UTILS* v1.38 e *tps-DIG* v2.05 (Rohlf 2015). Os *landmarks* foram escolhidos de modo a corresponder com pontos homólogos da veação (tipo I de (Bookstein 1997), seguindo os caracteres das asas propostos por Pessacq (Pessacq 2008), sendo 17 no total (Fig. 5D). As configurações de pontos de referência foram dimensionadas, traduzidas e giradas usando o método de sobreposição Procrustes de mínimos quadrados generalizados (GLS) (Bookstein 1996). Posteriormente, foi realizada uma análise “*thin-plate spline*” para visualizar as diferenças nas formas, como grades de deformação das configurações de consenso. Foram realizados testes de permutação (10.000

rodadas de permutação) para as distâncias de Mahalanobis e Procrustes entre os morfótipos. As variáveis de forma foram submetidas à análise de variância canônica (CVA). A porcentagem de classificação correta foi calculada pela análise discriminante linear (LDA) e pelo procedimento “jackknife”. Todas essas análises foram realizadas usando o software *MorphoJ* (Klinberg 2011).

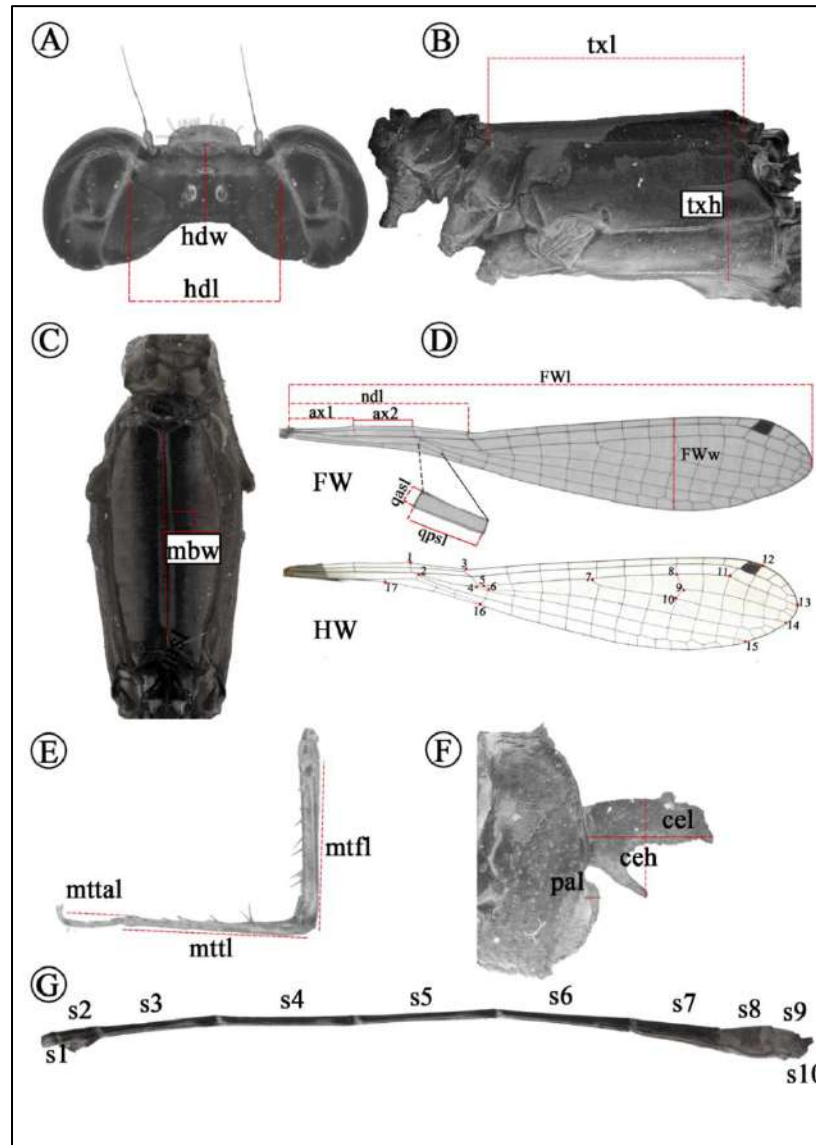


Figura 5. Estruturas morfológicas utilizadas para obtenção das variáveis morfométricas. (A) Cabeça em vista dorsal. (B) Sintórax em vista lateral. (C) Sintórax em vista dorsal. (D) Asas. (E) perna posterior. (F) Apêndices caudais em vista lateral. (G) Abdômen. **Abreviações:** *ax1*: espaço ante-nodal 1; *ax2*: espaço ante-nodal 2; *cel*: largura do cerco; *cel*: comprimento do cerco; *FW*: asa anterior; *FWw*: largura asa anterior; *hdl*: comprimento cabeça; *hdl*: largura cabeça; *HW*: asa posterior; *mbw*: largura banda mesepisternal; *mttal*: comprimento meta-tarso; *mtfl*: comprimento meta-fêmur; *mttl*: comprimento meta-tibia; *ndl*: comprimento até o nodo; *pal*: comprimento paraprocto; *qasl*: comprimento face anterior do quadrângulo; *qpsl*: comprimento face posterior do quadrângulo; *txh*: largura do ptero-tórax; *S1-S10*: comprimento segmentos S1-S10.

2.5. Dados moleculares

2.5.1. Amostragem de taxa e genes

Para a construção do banco de dados das análises moleculares, foram considerados dois critérios: i) abrangência do maior número de localidades ao longo da distribuição e ii) data de coleta, dando preferência para o material com data de coleta mais recente. No total, foram utilizados 131 espécimes. Entretanto, somente 48 deles apresentaram sequências com qualidade adequada para a realização das análises. Isso resultou em um sucesso de 36.64% em relação ao número total de espécimes utilizados.

A matriz de dados resultante inclui 48 terminais sequenciados para dois genes (citocromo oxidase subunidade I, COI – 658 bp; subunidade maior 16S do rDNA – 524 pb) (Anexo A, Tabela 1). Sequências disponíveis no Genbank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>) também foram adicionadas (Anexo A, tabela 1). O grupo externo incluiu outras espécies do gênero *Psaironeura*, *Forcepsioneura* Lencioni 1999 e *Idioneura* Selys 1860, para representar a hipótese morfológica mais abrangente de Protoneurinae (Pessacq 2008). A árvore filogenética foi enraizada usando a *Acanthagrion phallicorne* Leonard 1977.

2.5.2. Sequenciamento e análise do DNA

O DNA genômico completo foi extraído com o Blood & Tissue DNA Mini Kit (Ludwig, Brasil). As reações de PCR foram feitas usando os seguintes primers: COI-S0 (5'-TACCAATTATAATTGGAGGATTYGGG-3') e COI-AS0 (5'-CTTCTGGATGTCCAAARAATCA-3') (Futahashi 2011); 16S-H3080 (5'-CCGGTCTGAACTCAGATCACGT-3') e 16S-L2510 (5'-CGCCTGTTTATCAAAAACAT-3') (Palumbi 1991). Todas as PCRs consistiram em 25 µl de mistura de reagentes contendo: 10 × tampão de reação (Promega); 25 mM de MgCl₂; 2 mM de dNTPs; 2 mM de primers e GoTaq® G2 Hot Start Polymerase (Promega); 2 µl de DNA modelo. O programa de ciclagem de PCR foi executado da seguinte forma: etapa inicial de desnaturação com 3 min a 95 °C, 35 ciclos de desnaturação por 30 s a 95 °C, recozimento por 45 s a 48 °C e extensão por 1 min a 72 °C, e extensão final por 5 min a 72 °C. Os produtos de PCR foram sequenciados bidirecionalmente no ABI 3130 Genetic Analyzer (Applied Biosystems). A qualidade das sequências foi analisada no

software GENEIOUS PRIME v7.1.3 (Kearse et al. 2012) e quando necessário editadas manualmente. As ambiguidades nas duas fitas foram resolvidas tomando como base a qualidade dos respectivos cromatogramas. As sequências foram alinhadas usando o MAFFT v7.017 (Katoh & Standley, 2013) através de um plugin implementado no GENEIOUS PRIME. Foi usado o algoritmo E-INS-i com as configurações padrão para a abertura e extensão de gaps. O quadro de leitura dos alinhamentos foi verificado visualmente.

Após verificar a qualidade das sequências, todas as sequências de DNA resultantes foram consultadas no site do BLAST (NCBI- <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>; acessado em 09 de março de 2024) para determinar a ausência de contaminantes e para comparar as sequências obtidas com os dados já disponíveis no banco de dados do GenBank. A concatenação das sequências foi realizada no Mesquite v3.81 (Maddison & Maddison, 2023).

2.6. Análises Moleculares

2.6.1. Distancias genéticas e análises filogenéticas

Dois métodos de distâncias genéticas foram usados. Para o 16s foram usadas distancias par a par (*p-distance*) (Nei & Kumar 2000), enquanto para o COI as distâncias foram modeladas no Kimura-2-parâmetros (K2P) (Kimura 1980) para facilitar a comparação com outros estudos. As distâncias calculadas foram graficadas no software R v4.3.2 (R Core Team, 2023) usando os pacotes *ape* (Paradis & Schliep 2019), *ggplot2* (Wickham 2016) e *heatmap* (Kolde 2019).

As análises filogenéticas foram realizadas através da inferência bayesiana e da Máxima verossimilhança e executadas no portal CIPRES (Miller et al. 2010). Foi usada uma estratégia de modelo-misto realizada com base nos alinhamentos dos genes separados e concatenados. A busca pelo melhor modelo foi implementada no *jModeltest2* (Darriba et al. 2012) e selecionada com base no critério de informação de Akaike (Akaike 1974). Os modelos evolutivos mais adequados para os marcadores foram: COI (TIM2+I+G), 16S (TIM1+I+G) e COI+16S (GTR+I), respetivamente. Duas simulações independentes de Monte Carlo Markov Chain (MCMC) foram implementadas no *MrBayes* 3.2.7 (Ronquist et al. 2012) com quatro cadeias para 5.000.000 de gerações com uma frequência de amostragem de 1.000 gerações na análise dos genes individuais, e quatro cadeias de 10.000.000 para os genes concatenados. A convergência e a mistura dos parâmetros amostrados foram verificadas no *Tracer* v1.7 (Rambaut et al. 2018), com 25% das árvores descartadas como “*burn-in*”. O suporte dos ramos foi avaliado pelas probabilidades *a*

posteriori dos clados (Ronquist & Huelsenbeck 2003). As análises de máxima verossimilhança (ML) foram implementadas no *RAxML* 8.2.3 (Stamatakis 2014), usando o algoritmo de inicialização rápida e busca pela árvore com melhor pontuação (*Rapid Bootstrapping and search for best-scoring ML tree*) com 1000 réplicas de *bootstrap*. Para medir as relações entre morfótipos, foram construídas redes de haplótipos *médian-joining* para cada marcador utilizando o software *PopArt* v1.7 (Leigh et al. 2015).

2.6.2. Delimitação de espécies

Foram realizados métodos de delimitação de espécies baseados em árvores e em distâncias genéticas para distinguir as espécies de *Psaironeura*. O método *Automatic Barcoding Gap Discovery* (ABGD) (Puillandre et al. 2012) foi usado para identificar quebras entre a diversidade intraespecífica e interespecífica (conhecida como *barcode gap*). Esse método se baseia apenas em distâncias genéticas em pares e, portanto, não usa informações filogenéticas. A análise foi realizada por meio do servidor da Web (<https://bioinfo.mnhn.fr/abi/public/abgd/abgdweb.html>) usando as configurações padrão e a opção de distâncias Kimura-2-p para o COI e as distâncias p não corrigidas para o 16s. Os dois métodos restantes usados são baseados em árvores. O modelo coalescente geral misto de Yule - GMYC (Fujisawa & Barraclough 2013; Pons et al. 2006) foi usado e implementado através do servidor da Web GMYC (<https://species.h-its.org/gmyc/>). Esse método modela os processos de Yule e coalescentes em uma árvore ultramétrica para determinar a transição entre divergências intra e interespecíficas. A árvore ultramétrica foi estimada no BEAST v2.6.0 (Bouckaert et al. 2014) usando uma população constante coalescente como uma árvore prévia. Foi aplicado um relógio relaxado não correlacionado com distribuição logarítmica normal e modelo de substituição GTR+Gama para cada códon. Executamos a análise com 20 milhões de gerações de MCMC. As árvores e os parâmetros foram amostrados a cada 1.000 gerações, 20% das árvores foram descartadas como *burn-in* e o restante foi usado para calcular as probabilidades posteriores. Para verificar se a execução foi longa o suficiente para que as cadeias convergissem, as probabilidades dos parâmetros marginais foram observadas no *Tracer* v.1.7 (Rambaut et al. 2018). O *TreeAnnotator* versão 2.6.0 (pacote BEAST) foi usado para criar árvores de credibilidade máxima de clado. Para o segundo método, foi aplicada uma estrutura bayesiana do processo de árvore de Poisson PTP (Kapli et al. 2017).

3. Resultados

A base de dados resultante é composta por 547 registros, dos quais 274 corresponderam à revisão de coleções biológicas, 133 de coletas em campo e 142 da literatura. Existe uma diferença no número de registros por sexo, sendo os 95% machos e o restante, fêmeas ($\sigma\sigma = 519$, $\varphi\varphi = 30$).

3.1. Evidência morfológica

3.1.1. Avaliação e designação dos morfótipos

Foram examinados 378 indivíduos, dos quais 348 correspondem com *P. tenuissima* (*sensu stricto*) e 30 com *P. bifurcata* (*sensu stricto*). As fêmeas não foram consideradas para as análises devido ao baixo número ($n=7$). Foram observadas diferenças morfológicas no protórax, lígula genital, cercos e distribuição, possibilitando a caracterização de seis morfótipos dentro de *P. tenuissima*: A ($n = 126$), B ($n = 47$), C ($n = 41$), F ($n = 23$), G ($n = 76$) e H ($n = 35$) e dois dentro de *P. bifurcata*: I ($n = 10$) e J ($n = 20$). As principais características que diferenciam os morfótipos são descritas na tabela 2 e ilustradas nas figuras 6–12.

Seis morfotipos dentro de *P. tenuissima* (A, B, C, F, G e H) e dois em *P. bifurcata* (I e J) foram delimitados. Os morfotipos de *P. tenuissima* agrupam-se em dois conjuntos morfológicamente distintos, com diferenças marcantes em estruturas diagnósticas importantes, como os cercos, a lígula genital e o protórax. O primeiro grupo, composto pelos morfotipos A, B e C, apresenta cercos sem ápice bilobulado nem espaço inter-lobular definido. O lóbulo interno aparece como uma placa expandida (A e C) ou arredondado com pequena protuberância na margem interna (B), enquanto o lóbulo externo é ausente ou pouco definido. O ramo ventral dos cercos exhibe margem interna reta, sem constrições. Na lígula genital, o canal ectal é largo e raso (A e B) ou afilado e profundo (C), e a linha média não alcança a margem distal. O protórax possui lóbulos médios convexos e lateralmente expandidos; o lóbulo posterior tem margem média convexa e a margem lateral varia entre elíptica e constrita. Esses morfotipos ocorrem em ecorregiões ao leste amazônicas (ver figura 2. Ecorregiões 1, 2, 3 y 4).

O segundo grupo, formado pelos morfotipos F, G e H, distingue-se por apresentar ápice dos cercos nitidamente bilobulado, com lóbulos interno e externo bem definidos, separados por um espaço inter-lobular claro. A margem interna do ramo ventral possui constrição no terço médio. O lóbulo interno é arredondado, com (F) ou sem (G e H) protuberância na margem interna. O protórax mostra lóbulos médios convexos e margens posteriores onduladas e côncavas, com margens laterais constritas ou elípticas. A lígula genital é conhecida apenas para o morfotipo F, apresentando canal ectal afilado e profundo, com linha média invaginada que atinge a margem distal. Esses morfotipos ocorrem em

398 ecorregiões no centro e no oeste amazônicas (ver figura 2. Ecorregiões 5-16).

399 Os morfotipos I e J de *P. bifurcata* são morfologicamente semelhantes aos do grupo F–H, mas
400 distinguem-se pela presença de um dente ante-apical nos cercos, ausente nos demais morfotipos. No
401 morfotipo I, esse dente é esclerosado, reduzido e localizado no ápice, com forma de gancho. No
402 morfotipo J, o dente é de grande tamanho, fortemente esclerosado, em forma de pirâmide, com base larga
403 e ponta afilada. Ambos possuem lóbulos bem delimitados, com espaço inter-lobular visível, e o ramo
404 ventral apresenta margem interna reta (I) ou com constrição no terço médio (J). O morfotipos I ocorre
405 no sopé dos Andes (ver figura 2. Ecorregiões 10 y 12) enquanto o J ocorre ao longo da bacia do Rio
406 Negro (ver figura 2. Ecorregiões 13).

407

Tabela 2. Caracteres para diferenciar os morfótipos do complexo *P. tenuissima*. Para obter uma relação com a ecorregião, veja a Fig. 2.

Estrutura	Caracter	<i>P. tenuissima</i>						<i>P. bifurcata</i>	
		A (n = 126)	B (n = 47)	C (n = 41)	F (n = 23)	G (n = 76)	H (n = 35)	I (n = 10)	J (n = 20)
Protórax (Figs. 6–8)	Lóbulo médio	Placa convexa expandida lateralmente	Placa convexa expandida lateralmente	Placa convexa expandida lateralmente	Placa convexa expandida lateralmente	Placa convexa expandida lateralmente	Placa convexa expandida lateralmente	Placa convexa expandida lateralmente	Placa convexa expandida lateralmente
	Largura do lóbulo posterior	Igual do que lóbulo meio	Menor do que lóbulo meio	Menor do que lóbulo meio	Menor do que lóbulo meio	Menor do que lóbulo meio	Menor do que lóbulo meio	Menor do que lóbulo meio	Menor do que lóbulo meio
	Margem média do lóbulo posterior	Convexo	Convexo	Convexo	Ondulado /côncavo	Ondulado /côncavo	Ondulado /côncavo	Ondulado /côncavo	Ondulado /côncavo
	Margem lateral do lóbulo posterior	Convexo /elíptico	Convexo /constrito	Convexo /constrito	Convexo /constrito	Convexo /constrito	Convexo /elíptico	Convexo /arredondado	Convexo /arredondado
Lígula genital (Fig. 9)	Canal ectal (ec)	Ensanchado /raso	Ensanchado /raso	Afunilado /profundo	Afunilado /profundo	--	--	--	Ensanchado /raso
	Linea média (lm)	Não invaginada, não chega à margem distal	Invaginada, não chega à margem distal	não invaginada, chega à margem distal	Invaginada, chega à margem distal	--	--	--	Ausente
	Margem distal (dm)	Convexo	Convexo	Convexo	Côncavo	--	--	--	Côncavo
Cercos (Figs. 10–12)	Espaço inter- lobular (inlb- spc)	ausente	levemente diferenciado	Ausente	definido	definido	Definido	ausente	ausente
	Lóbulo interno (lin)	como uma placa expandida	arredondado; protuberância na margem interna	como uma placa expandida	arredondado; protuberância na margem interna	arredondado; sem protuberância na margem interna	arredondado; sem protuberância na margem interna	arredondado	arredondado
	Lóbulo externo (lex)	não diferenciado	levemente definido	não diferenciado	definido; igual do que lin	definido; maior do que lin	definido; menor do que lin	definido; com um dente esclerosado reduzida ao ápice	definido; com um dente esclerosado de tamanho grande
	Dente anteapical (Aat)	ausente	ausente	Ausente	ausente	ausente	Ausente	presente; assemelha a um gancho de base menor e ponta fortemente quitinizada	presente; em formato de pirâmide, de base larga que se estreita até o ápice
	Margem interna ramo ventral (VB)	Reto	Reto	Reto	constricção no médio	constricção no médio	constricção no médio	reto	constricção no médio
Distribuição (Fig. 13)	Ecorregião	1	1	1	12	11	12	10	13
		2	2	2	13	12			14
		3	4	3	15	13			
		4		4					

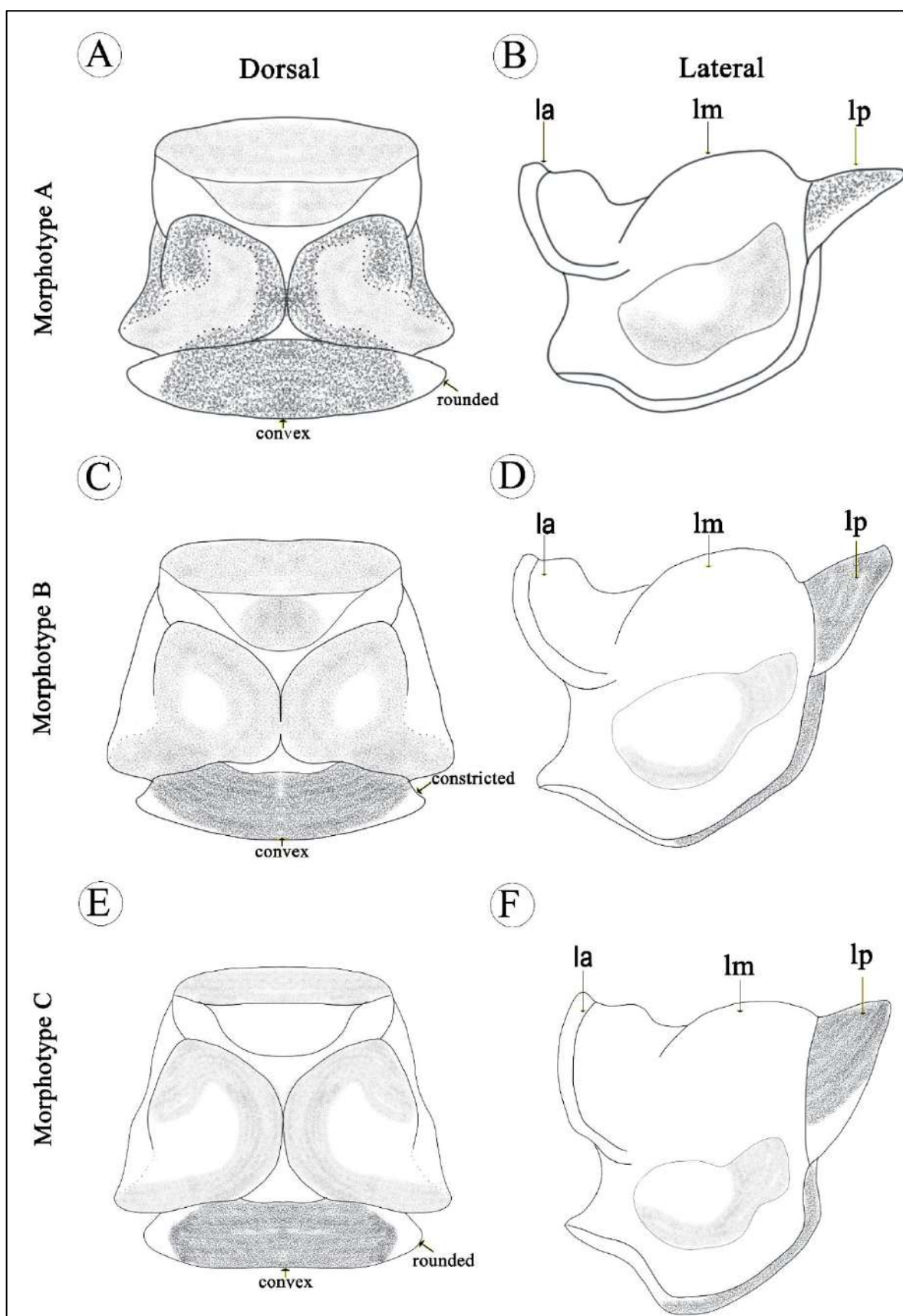


Figura 6. Diferenças morfológicas no protórax dos morfótipos A, B e C de *P. tenuissima*. Lóbulo anterior (la), segmento médio (lm), lóbulo posterior (lp).

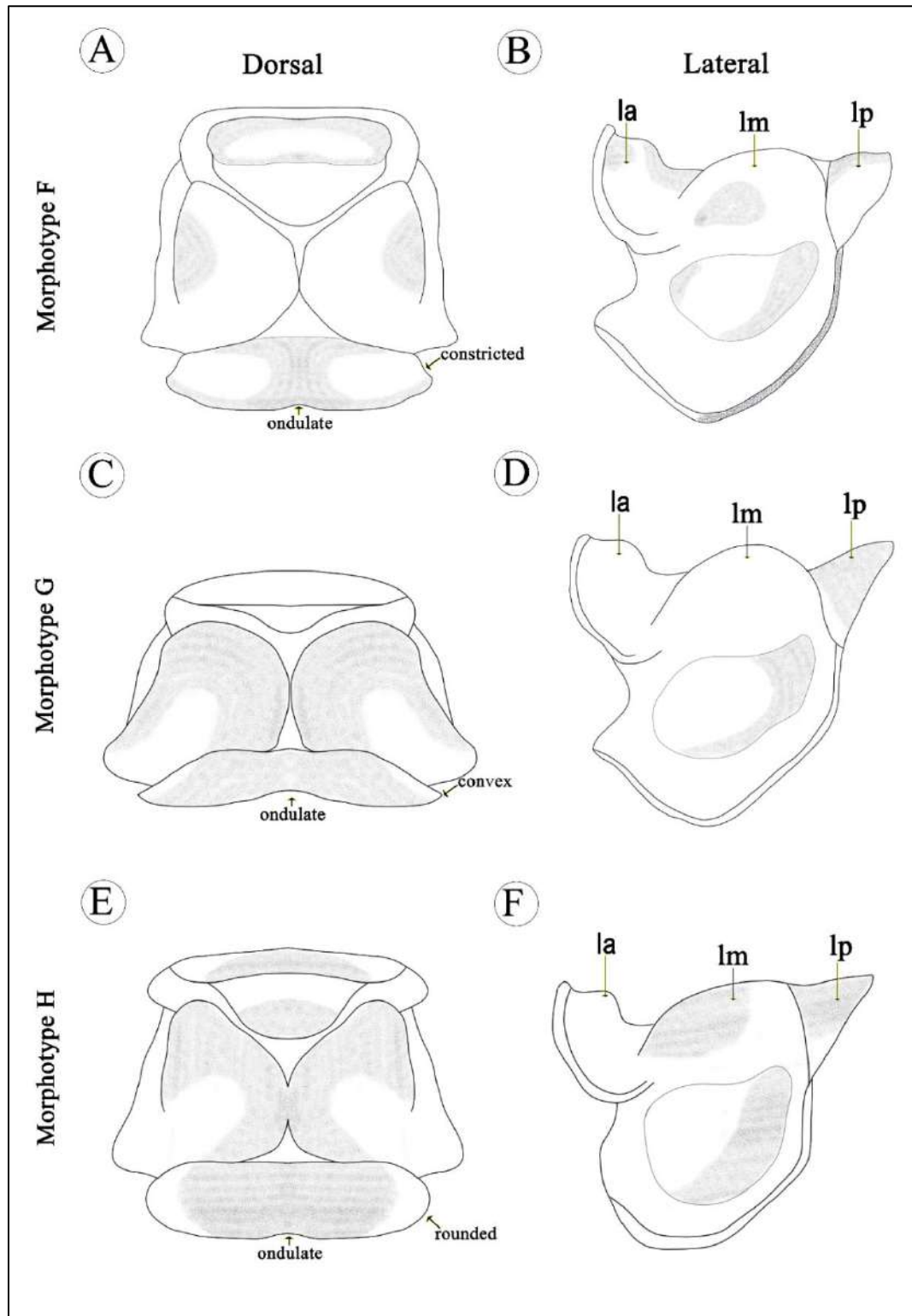


Figura 7. Diferenças morfológicas no protórax dos morfótipos F, G e H de *P. tenuissima*. Lóbulo anterior (la), segmento médio (lm), lóbulo posterior (lp).

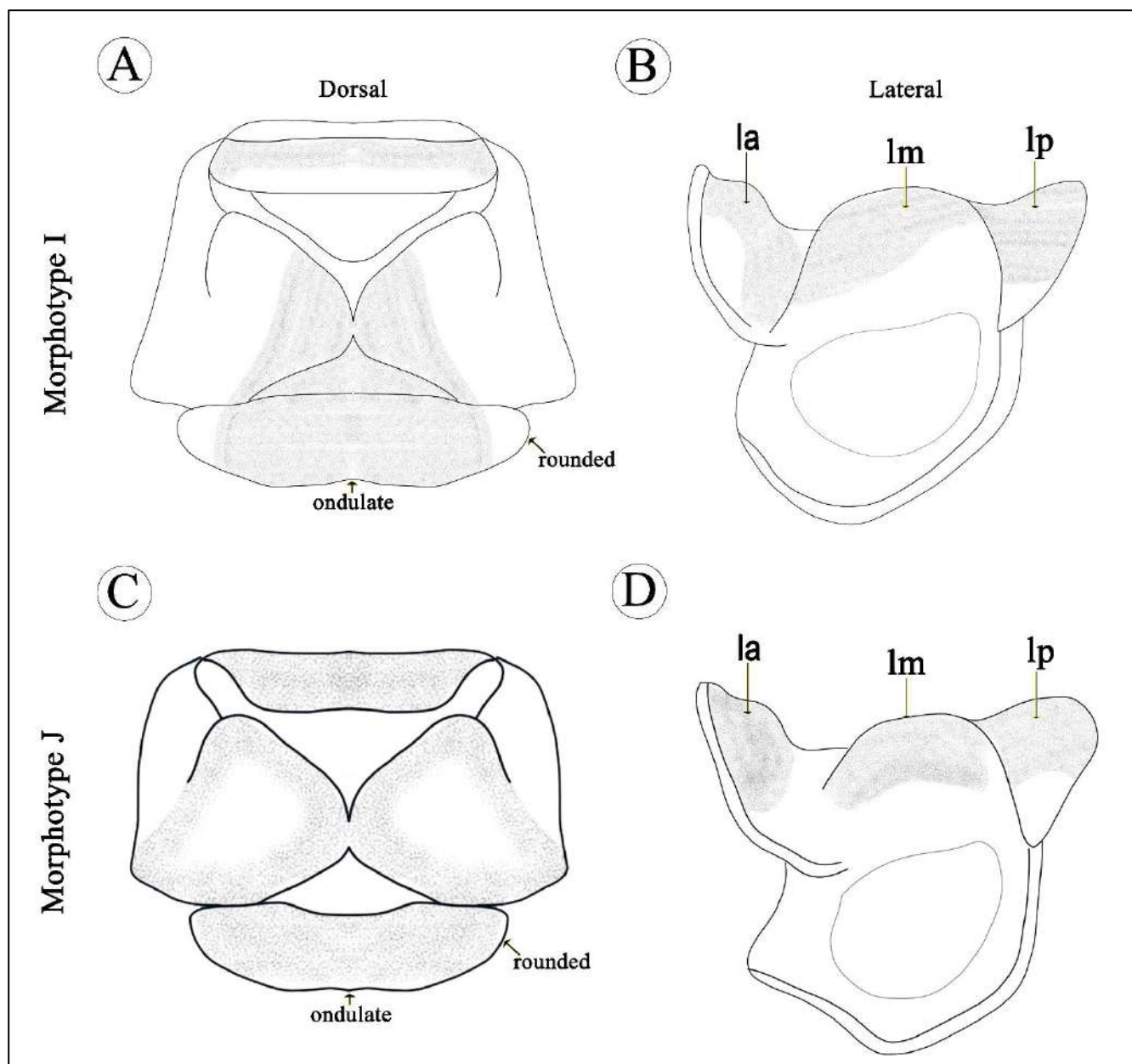


Figura 8. Diferenças morfológicas no protórax dos morfótipos I e J de *P. bifurcata*. Lóbulo anterior (la), segmento médio (lm), lóbulo posterior (lp).

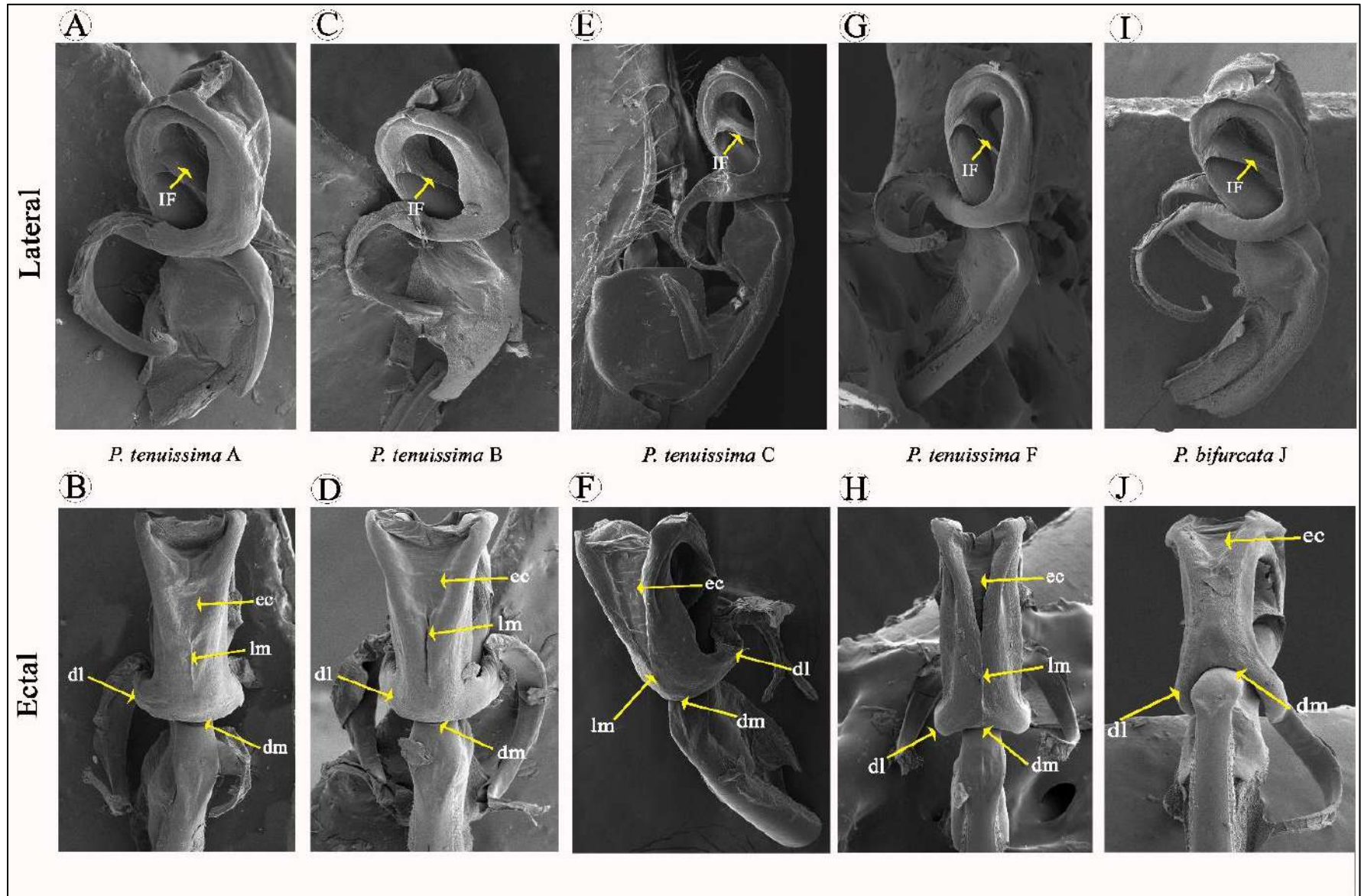


Figura 9. Lígulas genitais masculinas dos morfótipos de *P. tenuissima* (A – H) e *P. bifurcata* (I – J).

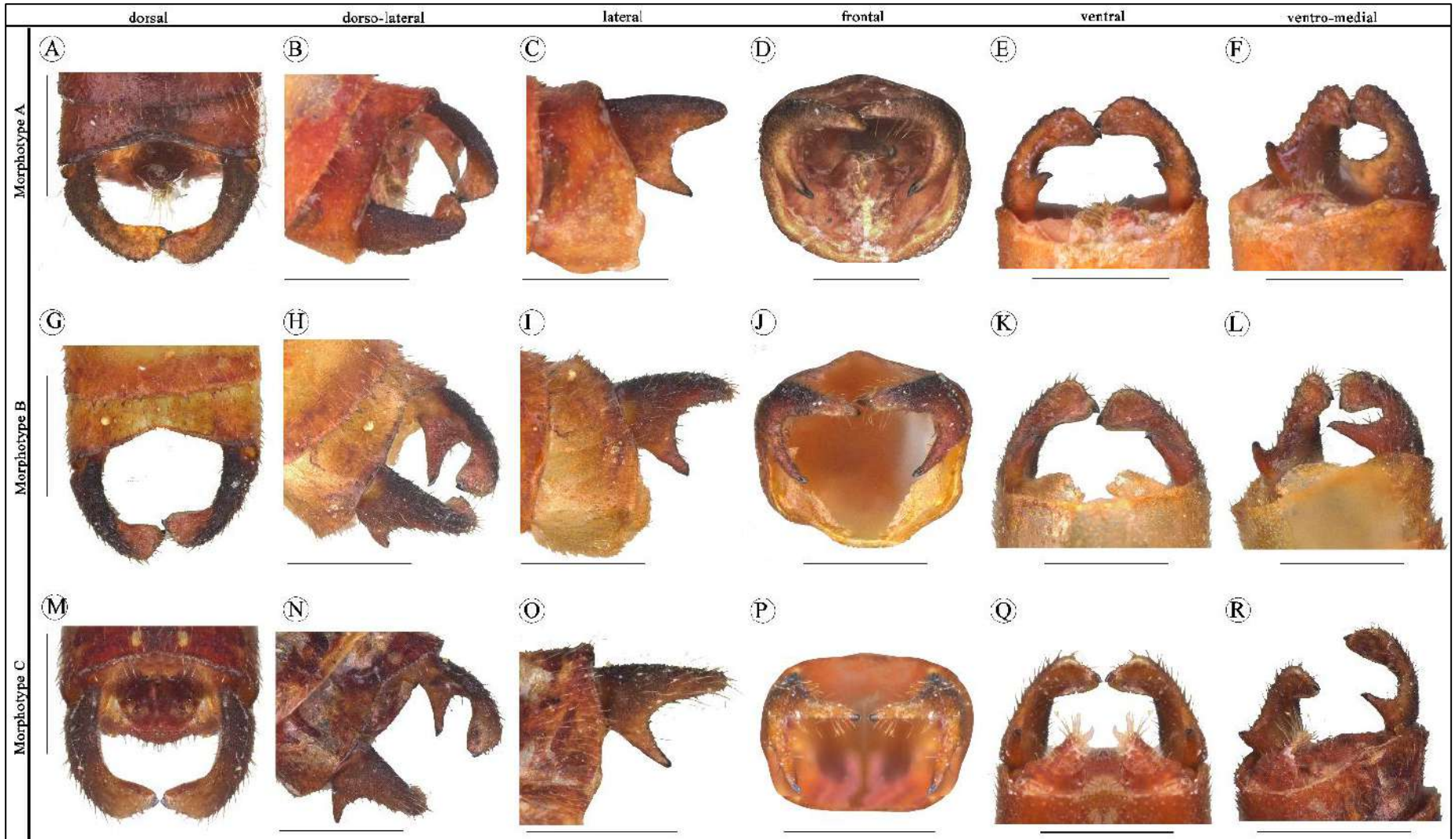


Figura 10. Apêndices caudais masculinos dos morfótipos A, B e C de *P. tenuissima*.

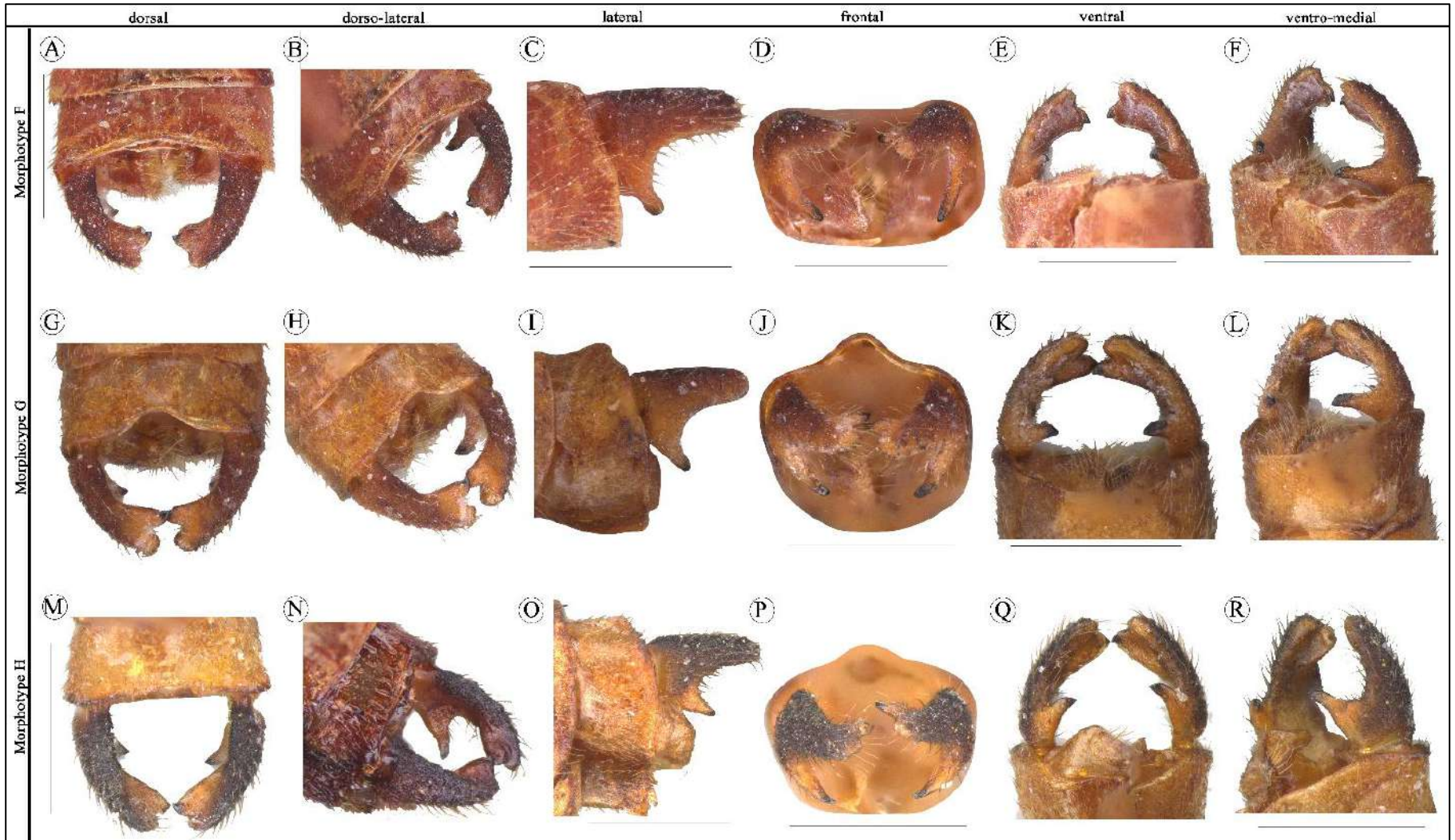


Figura 11. Apêndices caudais masculinos dos morfótipos F, G e H de *P. tenuissima*.

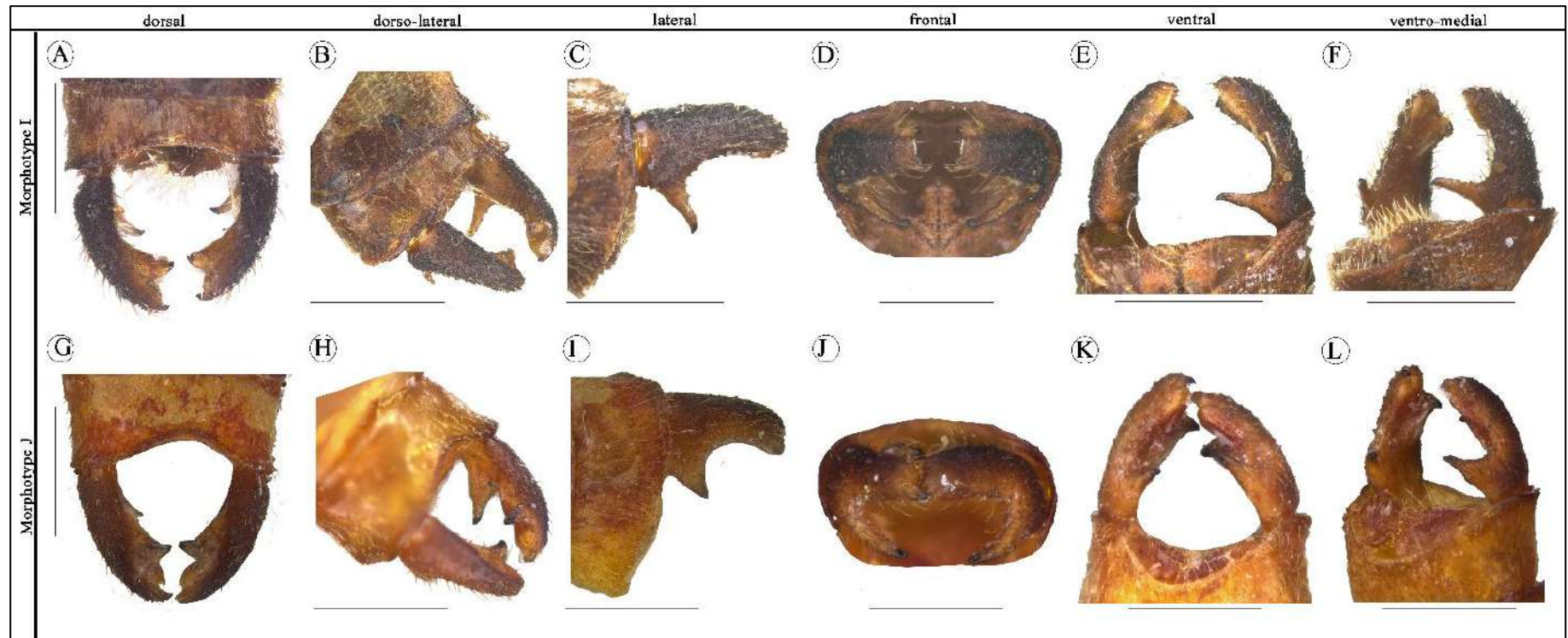


Figura 12. Apêndices caudais masculinos dos morfótipos I e J de *P. bifurcata*.

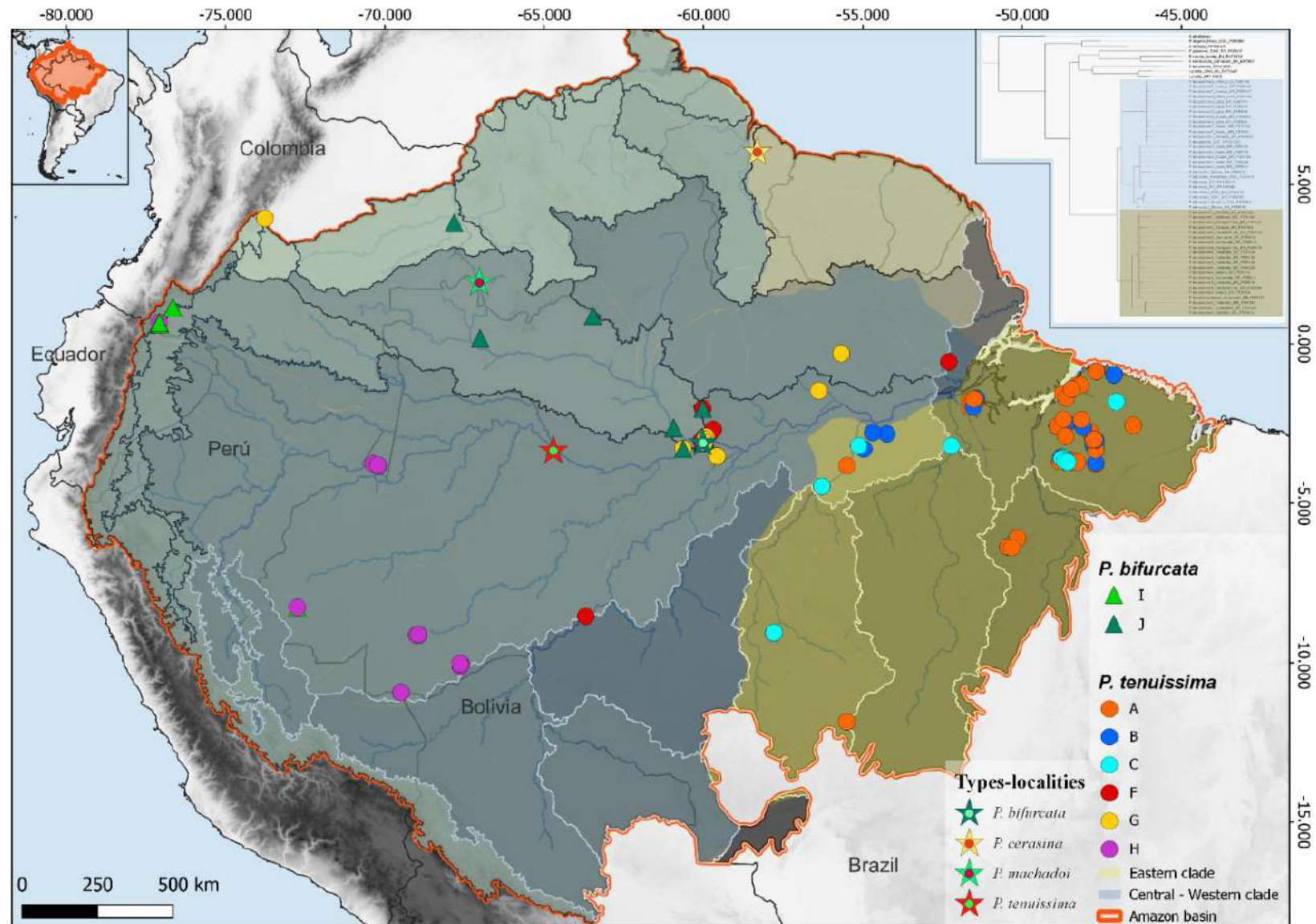


Figura 13. Mapa das distribuições geográficas dos morfótipos de *P. bifurcata* e *P. tenuissima*.

3.1.2. Morfometria linear

A variações totais entre os morfótipos para cada uma das vinte e três variáveis morfométricas são apresentadas na tabela 2 do anexo A. Em relação as análises multivariadas, dez variáveis foram selecionadas para serem utilizadas na PCA. A análise resultou em dez eixos, dos quais os dois primeiros descrevem o 36.30% da variação total (Fig. 14). O Primeiro eixo explicou o 20.50% da variação nas variáveis morfométricas, enquanto o segundo eixo não foi analisado por não ter sido selecionado pelo critério de parada utilizado no estudo, pois o valor do *Broken-Stick* foi maior do que o autovalor (Fig. 14). As variáveis que mais contribuíram para a formação do primeiro eixo estão relacionadas positivamente com as variáveis das asas (ndl = comprimento base da asa até o nodo; qpsl = comprimento lado posterior do quadrângulo) e o comprimento total do corpo (lengthtotal). A ordenação mostra que existe uma separação entre as duas espécies, porém não existem diferenças entre os morfótipos de *P. tenuissima* nem entre os morfótipos de *P. bifurcata* (Fig. 16). Essa diferenciação entre as duas espécies foi confirmada pelas análises de PERMANOVA ($F = 4.803$, $p < 0.01$) e PERMIDISP ($F = 2.506$, $p < 0.05$).

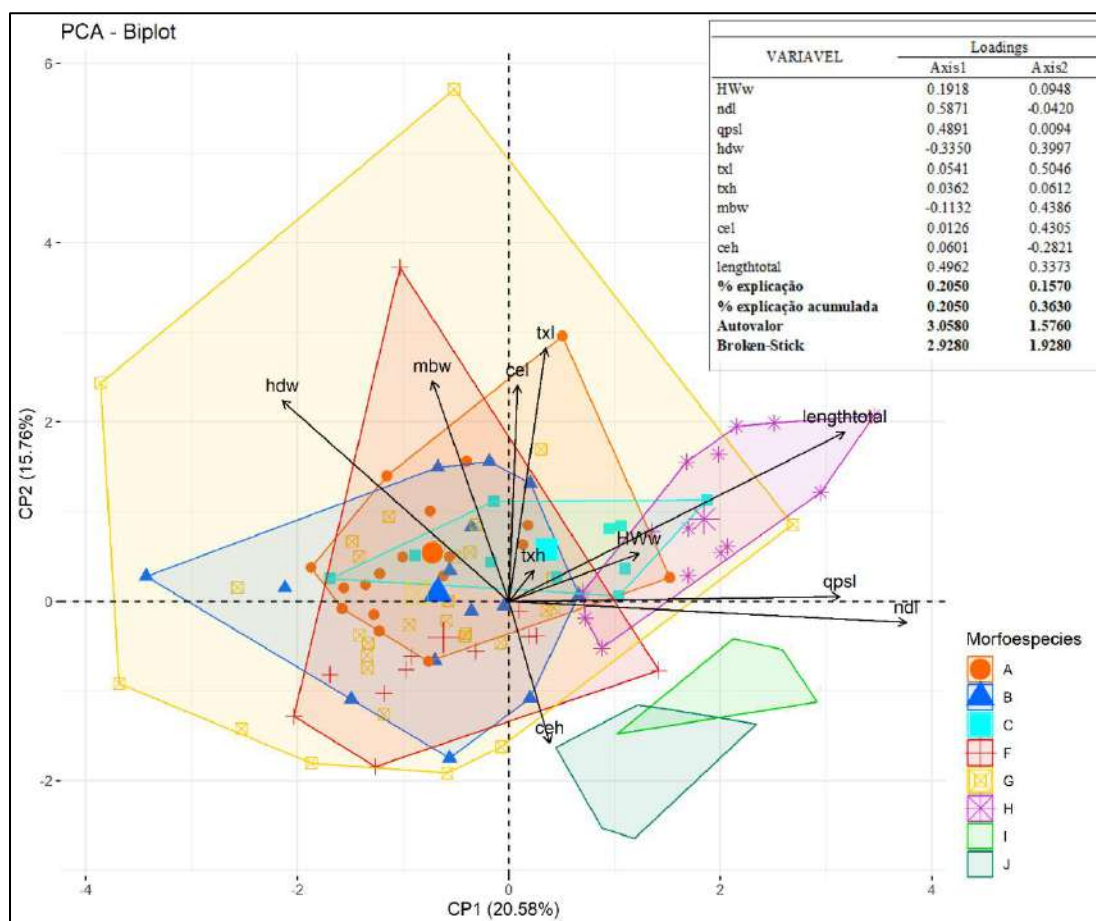


Figura 14. Ordenação PCA dos 8 morfótipos avaliados com base em 10 variáveis morfométricas. **Abreviações:** *ceh*: largura do cerco; *cel*: comprimento do cerco; *HWw*: largura asa posterior; *hdw*:

largura cabeça; *mbw*: largura banda mesepisternal; *ndl*: comprimento até o nodo; *qasl*: comprimento face anterior do quadrângulo; *qpsl*: comprimento face posterior do quadrângulo; *txh*: largura do pterotórax.

3.1.3. Morfometria geométrica

O gráfico de dispersão da análise de variância canônica (CVA) mostra que a forma da asa posterior entre os morfótipos de *P. tenuissima* ocupa diferentes morfoespaços (Fig. 15A). Os dois primeiros componentes da análise explicaram o 73.62% da variação, discriminando entre os morfótipos (CV1 = 49.04%; CV2 = 24.58%). As deformações parciais da asa posterior, representam alterações da forma associadas principalmente aos *landmarks* 1, 2, 4, 5, 7-10, 15 (Fig. 15B, C). Quando comparados entre os morfótipos, houve diferenças significativas das distâncias de Mahalanobis mas não nas distâncias de Procrustes (Anexo A, tabela 3 e 4). A percentagem de classificação correta foi de 100% pela análise discriminante linear (LDA) e procedimento *jackknife*.

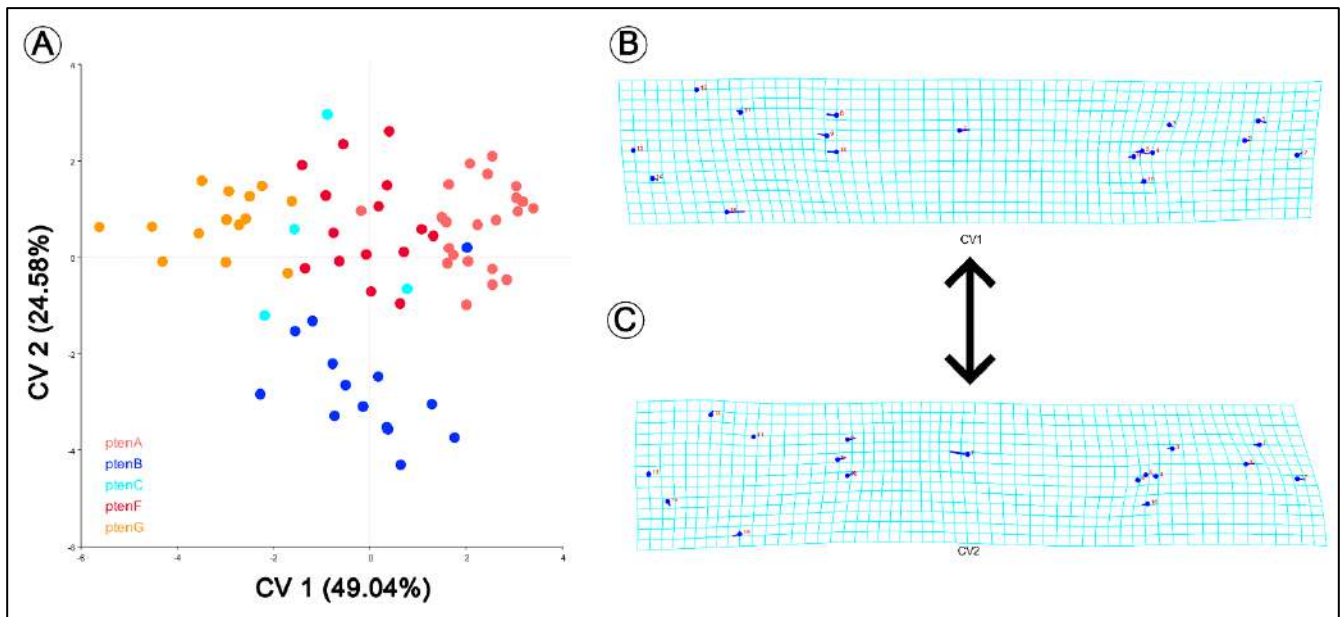


Figura 15. Análise de variantes canônicas (CVA) da forma da asa posterior.

3.2. Evidência molecular

3.2.1. Distancias genéticas e análises filogenéticas

As distâncias genéticas pareadas entre as sequências dos dois marcadores estudados são apresentadas na figura 16A, B e tabelas suplementares S3 – S4. A variação intraespecífica máxima das sequências 16S (tabela 3) foi analisada apenas entre os morfótipos de *P. tenuissima*

(*sensu stricto*), de 0.56% em *P. tenuissima* H, em 1.68% em *P. tenuissima* G, 2.88% em *P. tenuissima* B, 3.43% em *P. tenuissima* A, em 5.25% *P. tenuissima* C até 8.85% em *P. tenuissima* F. Por outro lado, a variação intraespecífica máxima das sequências COI (tabela 3) foi de 1.4% para *P. bifurcata* J, enquanto para os morfótipos de *P. tenuissima* (*sensu stricto*), 0.2% em *P. tenuissima* B e *P. tenuissima* H, em 2.85% *P. tenuissima* F, 3.54% em *P. tenuissima* A, 4.49% em *P. tenuissima* C, até 10.62% em *P. tenuissima* G.

As distâncias interespecíficas entre os morfótipos de *P. bifurcata* variaram de 0 a 1.30% para 16S, de 0 a 3.62% para COI respectivamente e nos morfótipos de *P. tenuissima* variaram de 0 a 9.44% para 16S, de 0 a 14.22% para COI respectivamente (tabelas 4 – 5).

482

483

484

Tabela 3. Intervalo (e média) da variação genética intraespecífica dos dois marcadores moleculares (COI e 16S) sequenciados, incluindo números de indivíduos (N) analisados.

Morfoespecie	N	K2P distancia (COI)	N	p-distancia (16s)
<i>P. bifurcata</i> I	1	-	1	-
<i>P. bifurcata</i> J	4	0 - 0.0140 (0.0073)	1	-
<i>P. tenuissima</i> A	7	0 - 0.0354 (0.0097)	8	0 - 0.0343 (0.0116)
<i>P. tenuissima</i> B	3	0 - 0.0020 (0.0013)	2	0.0288
<i>P. tenuissima</i> C	3	0 - 0.0449 (0.0292)	4	0.0111 - 0.0525 (0.0317)
<i>P. tenuissima</i> F	4	0.0020 - 0.0285 (0.0171)	5	0 - 0.0885 (0.0361)
<i>P. tenuissima</i> G	7	0 - 0.1062 (0.0332)	3	0.0018 - 0.0168 (0.0112)
<i>P. tenuissima</i> H	3	0 - 0.0020 (0.0013)	4	0 - 0.0056 (0.0022)

485

486

Tabela 4. Intervalo (e média) das distâncias K2P interespecíficas entre sequências COI dos morfótipos.

COI	<i>P. bifurcata</i> I	<i>P. bifurcata</i> J	<i>P. tenuissima</i> A	<i>P. tenuissima</i> B	<i>P. tenuissima</i> C	<i>P. tenuissima</i> F	<i>P. tenuissima</i> G	<i>P. tenuissima</i> H
<i>P. bifurcata</i> I	--							
<i>P. bifurcata</i> J	0 - 0.0362 (0.0181)	--						
<i>P. tenuissima</i> A	0.0876 - 0.1062 (0.0956)	0.0739 - 0.0967 (0.0875)	--					
<i>P. tenuissima</i> B	0.0959 - 0.0987 (0.0975)	0.0866 - 0.0924 (0.0898)	0 - 0.0308 (0.0054)	--				
<i>P. tenuissima</i> C	0.0876 - 0.1111 (0.0955)	0.0746 - 0.1104 (0.0920)	0 - 0.0449 (0.0235)	0.0141 - 0.0311 (0.0248)	--			
<i>P. tenuissima</i> F	0.1001 - 0.1258 (0.1121)	0.0814 - 0.1193 (0.0955)	0.0922 - 0.1422 (0.1138)	0.1058 - 0.1422 (0.1185)	0 - 0.0925 (0.0944)	--		
<i>P. tenuissima</i> G	0.0081 - 0.1129 (0.0892)	0.0830 - 0.0989 (0.0892)	0.0855 - 0.1422 (0.1080)	0.0935 - 0.1422 (0.1120)	0 - 0.1312 (0.0954)	0 - 0.0925 (0.0174)	--	
<i>P. tenuissima</i> H	0.0062 - 0.0101 (0.0082)	0.0254 - 0.0362 (0.0318)	0.0874 - 0.1050 (0.0966)	0.0954 - 0.1013 (0.0982)	0 - 0.1170 (0.0803)	0.0922 - 0.0925 (0.0174)	0 - 0.1070 (0.0754)	--

487

488

489

Tabela 5. Intervalo (e média) das distâncias interespecíficas não corrigidas entre sequências 16S dos morfótipos.

16s	<i>P. bifurcata</i> I	<i>P. bifurcata</i> J	<i>P. tenuissima</i> A	<i>P. tenuissima</i> B	<i>P. tenuissima</i> C	<i>P. tenuissima</i> F	<i>P. tenuissima</i> G	<i>P. tenuissima</i> H
<i>P. bifurcata</i> I	--							
<i>P. bifurcata</i> J	0.013	--						
<i>P. tenuissima</i> A	0.0263 - 0.0584 (0.0336)	0.0393 - 0.0720 (0.0467)	--					
<i>P. tenuissima</i> B	0.0263 - 0.0482 (0.0373)	0.0570 - 0.0393	0 - 0.0482 (0.0189)	--				
<i>P. tenuissima</i> C	0.0259 - 0.0543 (0.0386)	0.0388 - 0.0637 (0.0492)	0 - 0.0487 (0.0220)	0 - 0.0417 (0.0256)	--			
<i>P. tenuissima</i> F	0.0244 - 0.0808 (0.0400)	0.0375 - 0.0885 (0.0537)	0.0019 - 0.0904 (0.0472)	0.0019 - 0.0944 (0.0512)	0.0019 - 0.0942 (0.0517)	--		
<i>P. tenuissima</i> G	0.0330 - 0.0430 (0.0369)	0.0141 - 0.0425 (0.0324)	0 - 0.0885 (0.0175)	0.0393 - 0.0746 (0.0534)	0.0407 - 0.0768 (0.0553)	0.0055 - 0.0538 (0.0350)	--	
<i>P. tenuissima</i> H	0 - 0.0037 (0.0019)	0.0141 - 0.0167 (0.0151)	0.0389 - 0.0778 (0.0500)	0.0258 - 0.0524 (0.0379)	0.0258 - 0.0610 (0.0397)	0.0242 - 0.0846 (0.0474)	0 - 0.0168 (0.0064)	--

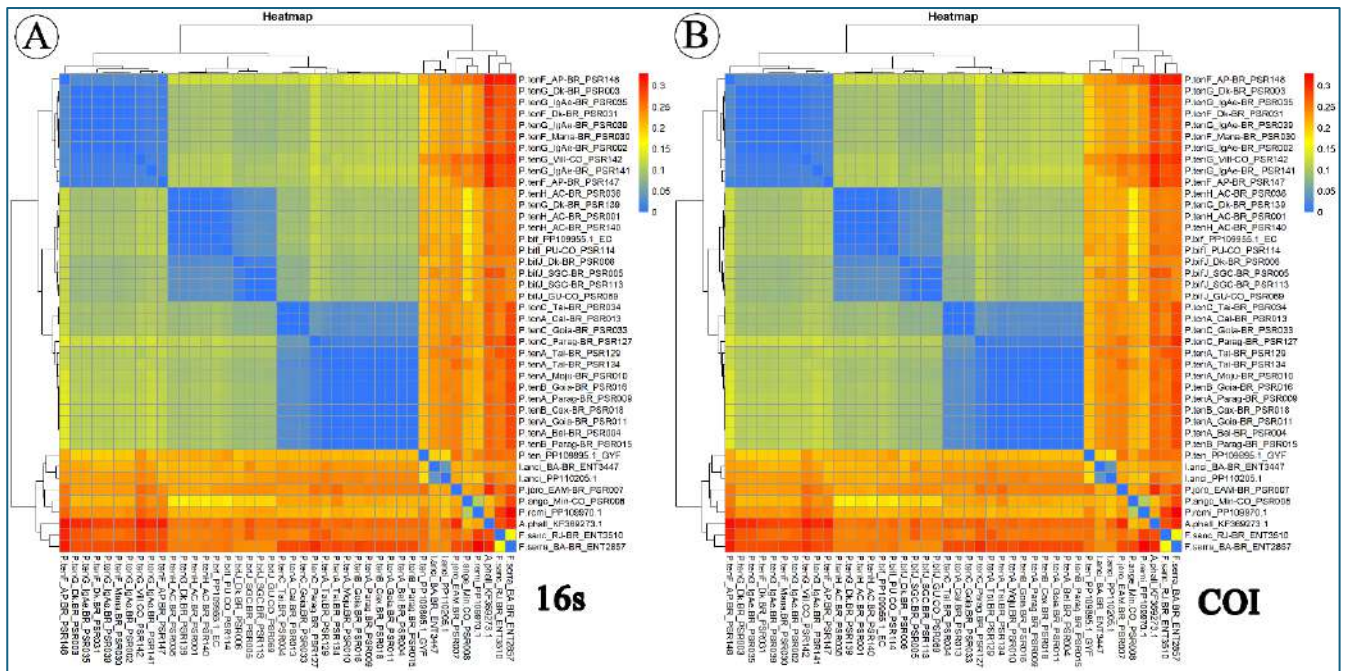


Figura 16. Mapas de calor mostrando as distâncias genéticas entre os morfótipos de *P. bifurcata* e *P. tenuissima* para os dois marcadores moleculares usados. (A) gene 16s. (B) gene COI.

3.2.2. Análises filogenéticas

As topologias das árvores das análises de máxima verossimilhança e de inferência bayesiana, para as duas estratégias usadas, foram congruentes em recuperar com métricas de alto suporte a monofilia do complexo *P. tenuissima*, envolvendo três clados bem suportados (figuras 17–19). Um primeiro clado (azul/violeta) envolve os morfótipos *P. tenuissima* F e *P. tenuissima* G. O segundo clado (amarelo/laranja) envolve os morfótipos *P. bifurcata* I, *P. bifurcata* J e *P. tenuissima* H, enquanto o terceiro clado (vermelho/rosa) envolve os morfótipos *P. tenuissima* A, *P. tenuissima* B, e *P. tenuissima* C. Entretanto, as principais discrepâncias entre os clados são mencionadas a continuação.

Para o gene 16S, ambos os métodos recuperam topologias muito semelhantes, sugerindo o clado amarelo/laranja [H, I, J] como grupo irmão do clado vermelho/rosa [A, B, C] (Fig. 17A, B). No entanto, os valores de suporte diferem entre os dois métodos, sendo a topologia da inferência bayesiana mais robusta (pp = 0.719) do que a máxima verossimilhança (bootstrap = 48%). Além disso, existem ligeiras diferenças na posição exata de alguns taxa, embora estas diferenças não sejam grandes e não pareçam alterar muito as relações globais. Para o gene COI as topologias recuperadas sugerem ao clado amarelo/laranja [H, I, J] como

grupo irmão do clado azul/violeta [F, G] (Fig. 18A, B). Por fim, para as árvores concatenadas a topologia recuperada da máxima verossimilhança sugere o clado amarelo/laranja [H, I, J] como grupo irmão do clado vermelho/rosa [A, B, C] com um suporte baixo (bootstrap = 49%) (Fig. 19A), enquanto na análise bayesiana a topologia sugere ao clado amarelo/laranja [H, I, J] como grupo irmão do clado azul/violeta [F, G] com suporte moderado (pp = 0.639) (Fig. 19B).

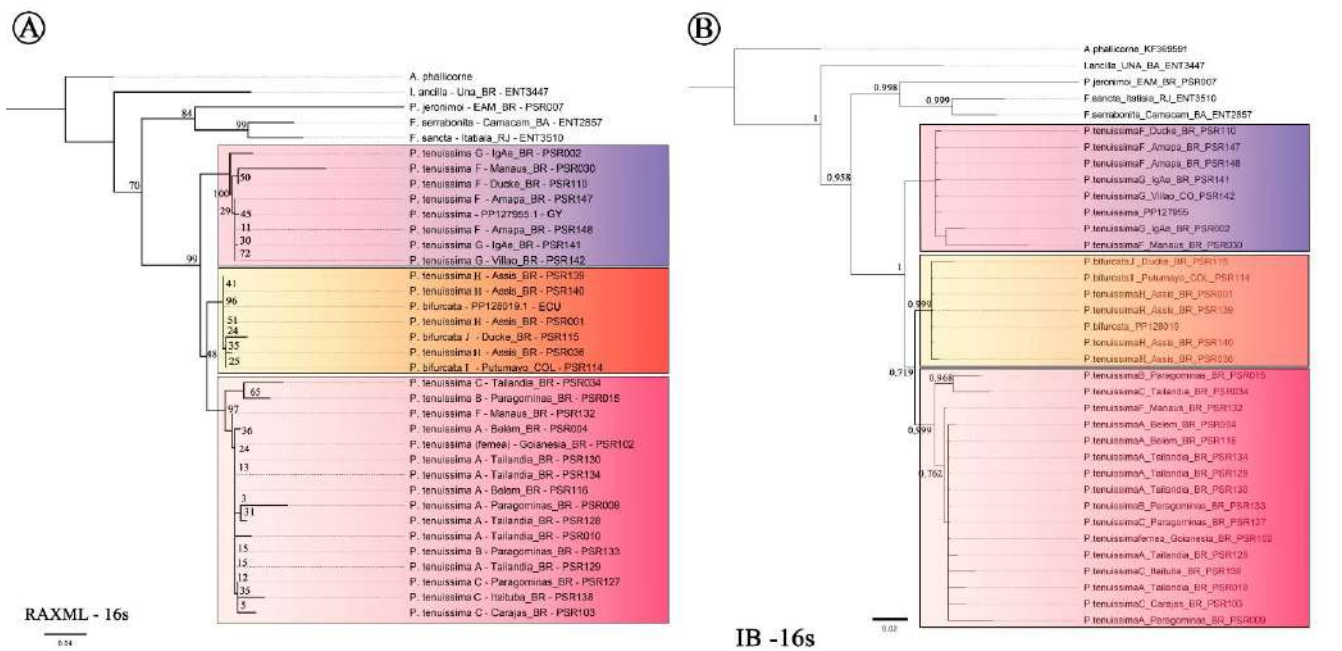


Figura 17. Árvores filogenéticas baseadas no marcador 16s. (A) Máxima verossimilhança. (B) Inferência bayesiana.

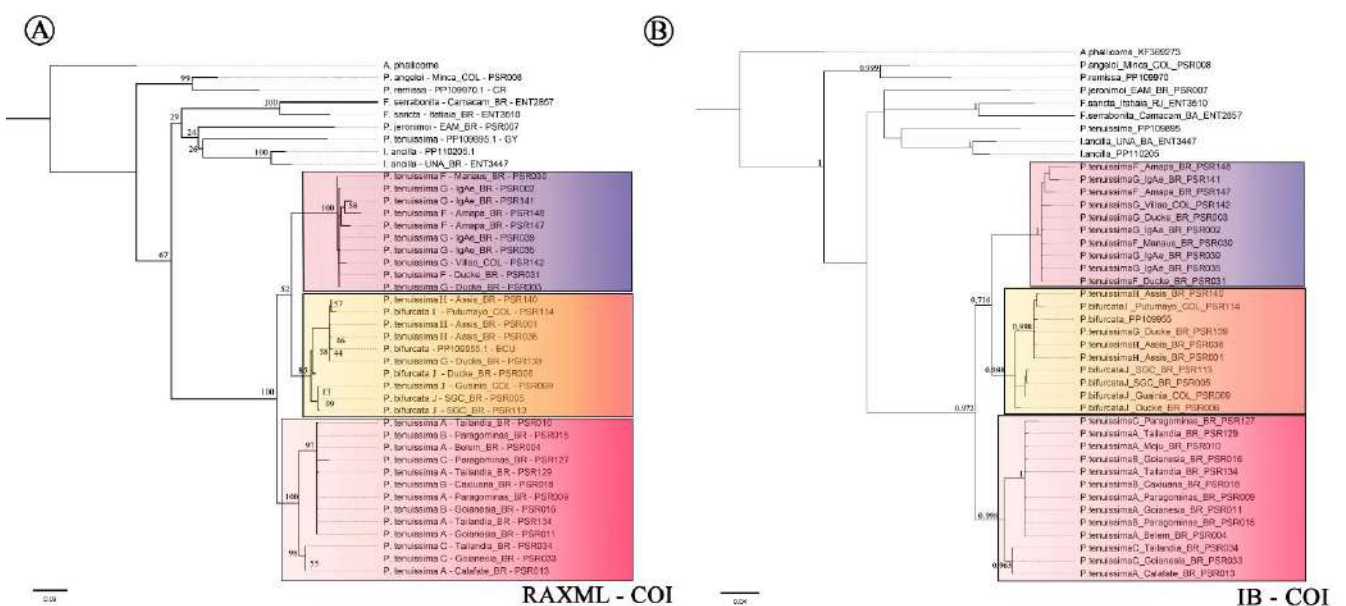


Figura 18. Árvores filogenéticas baseadas no marcador COI. (A) Máxima verossimilhança. (B) Inferência bayesiana.

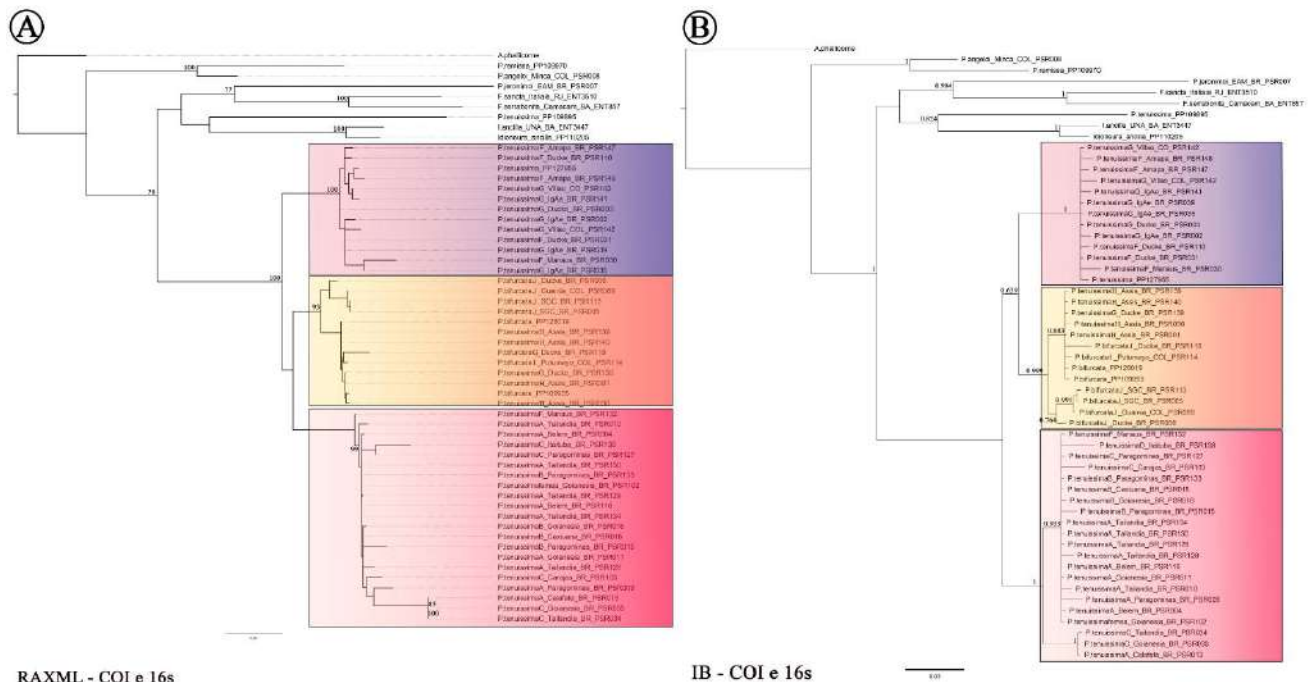


Figura 19. Árvores filogenéticas baseadas nos dois marcadores concatenados 16s+COI. (A) Máxima verossimilhança. (B) Inferência bayesiana.

3.2.3. Redes de haplótipos

As redes de haplótipos para os dois genes indicam uma forte diferenciação genética revelando três haplogrupos principais [A, B, C]; [H, I, J]; [F-G] os quais são congruentes com os clados recuperados nas análises filogenéticas (Fig. 20A, B). Para o gene 16s o haplogrupo [A, B, C] foi separado do [H, I, J] por 11 mutações, e [H, I, J] separado do [F-G] por 15 mutações. Além disso, foram recuperados um total de 15 haplótipos, dos quais 12 são exclusivos: *P. bifurcata* J (1 haplótipo) *P. tenuissima* A (3 haplótipos), *P. tenuissima* B (1 haplótipo), *P. tenuissima* C (3 haplótipos), *P. tenuissima* F (2 haplótipos), *P. tenuissima* G (2 haplótipos); e 3 compartilhados *P. tenuissima* F-G (1 haplótipo), *P. bifurcata* J e *P. tenuissima* H (1 haplótipo), *P. tenuissima* A, B, C, F (1 haplótipo) (Fig. 20A).

Para o gene COI o haplogrupo [A, B, C] foi separado do [F, G, H, I, J] por 23 mutações, e [F, G, H, I, J] separado do [F-G] por 22 mutações. Além disso, foram recuperados um total de 16 haplótipos, dos quais 12 são exclusivos: *P. bifurcata* I (1 haplótipo), *P. bifurcata* J (2 haplótipos), *P. tenuissima* A (2 haplótipos), *P. tenuissima* B (1 haplótipo), *P. tenuissima* C (1 haplótipo), *P. tenuissima* F (2 haplótipos), *P. tenuissima* G (2 haplótipos); e 4 compartilhados *P. tenuissima* F-G (1 haplótipo), *P. tenuissima* G-H (1 haplótipo), *P. tenuissima* A-B (1

haplótipo) *P. tenuissima* A-C (1 haplótipo) (Fig. 20B).

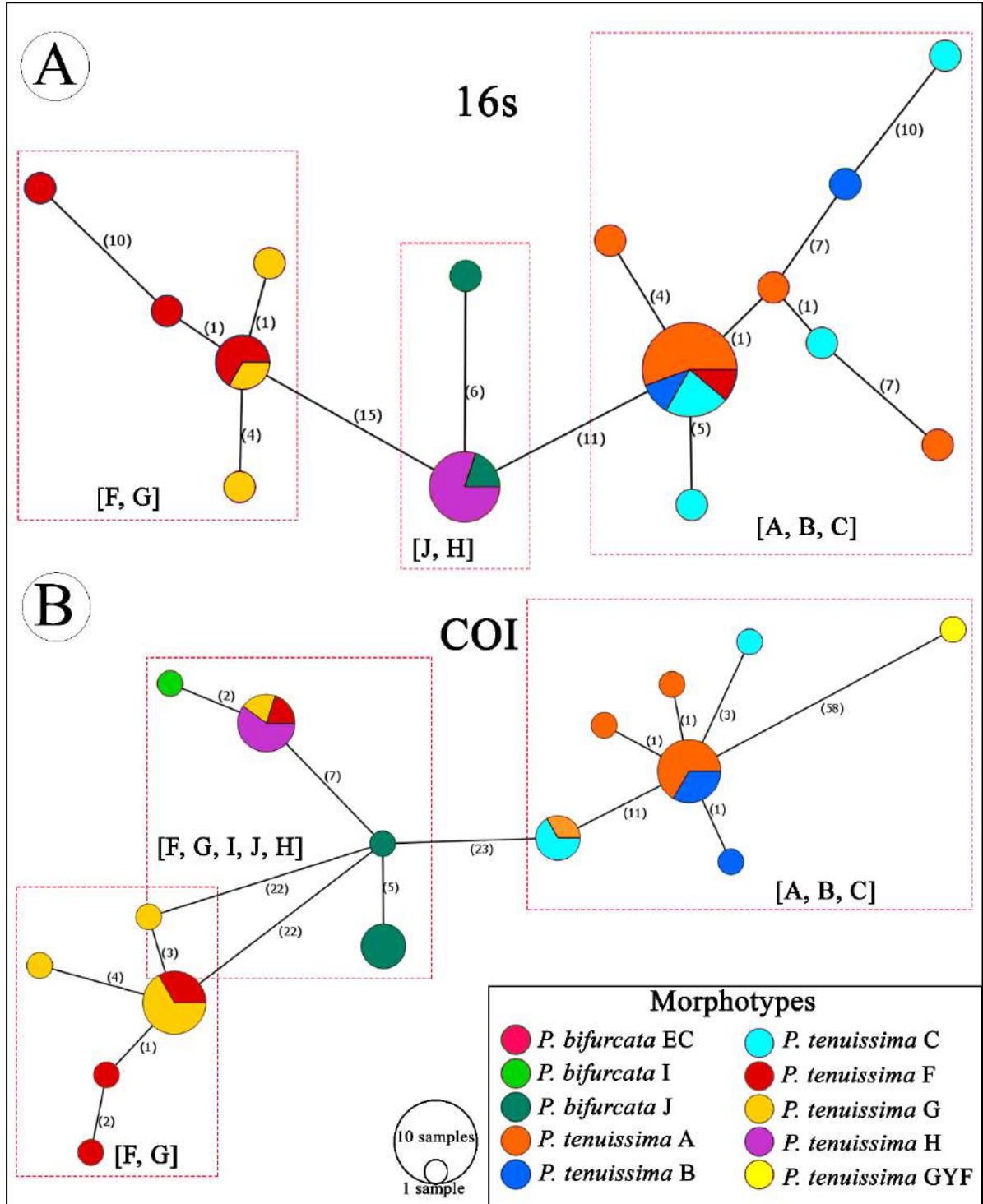


Figura 20. Rede de haplótipos construída pelo método *median joining* para os marcadores 16s e COI. Os números nos ramos indicam o número de mutações entre haplótipos. Os retângulos e as letras entre as chaves indicam os principais haplogrupos achados para cada gene.

3.2.4. Delimitação de espécies

Os resultados combinados da delimitação de espécies dos diferentes métodos baseados no gene COI são apresentados na figura 21. Todos os métodos foram congruentes em apresentar a sequência de *P. tenuissima* da Guiana Francesa como uma espécie diferente. O método ABGD indica cinco espécies putativas, com todos os espécimes dos morfótipos F e G agrupados como uma única espécie. Os espécimes do morfotipo J se agrupam como outra espécie. Os espécimes dos morfótipos I, H mais a sequência *P. bifurcata* do Equador, e um espécime do morfotipo G da reserva Ducke no Estado do Amazonas se agrupam como outra espécie. Dentro do grupo que contém os espécimes dos morfótipos A, B e C, são reconhecidas duas espécies. O método do ASAP indicou um resultado similar, indicando uma sexta espécie putativa, com os espécimes do morfotipo J se agrupando em duas espécies. O método GMYC indicou três espécies, com os morfótipos F e G formando uma única espécie. Os espécimes dos morfotipo H, I, J agrupando-se como outra espécie e os espécimes dos morfótipos A, B e C como outra espécie. O método PTP indicou dez espécies putativas, com os espécimes dos morfótipos F e G se agrupando em cinco espécies. Os demais agrupamentos foram iguais aos do método do ASAP.

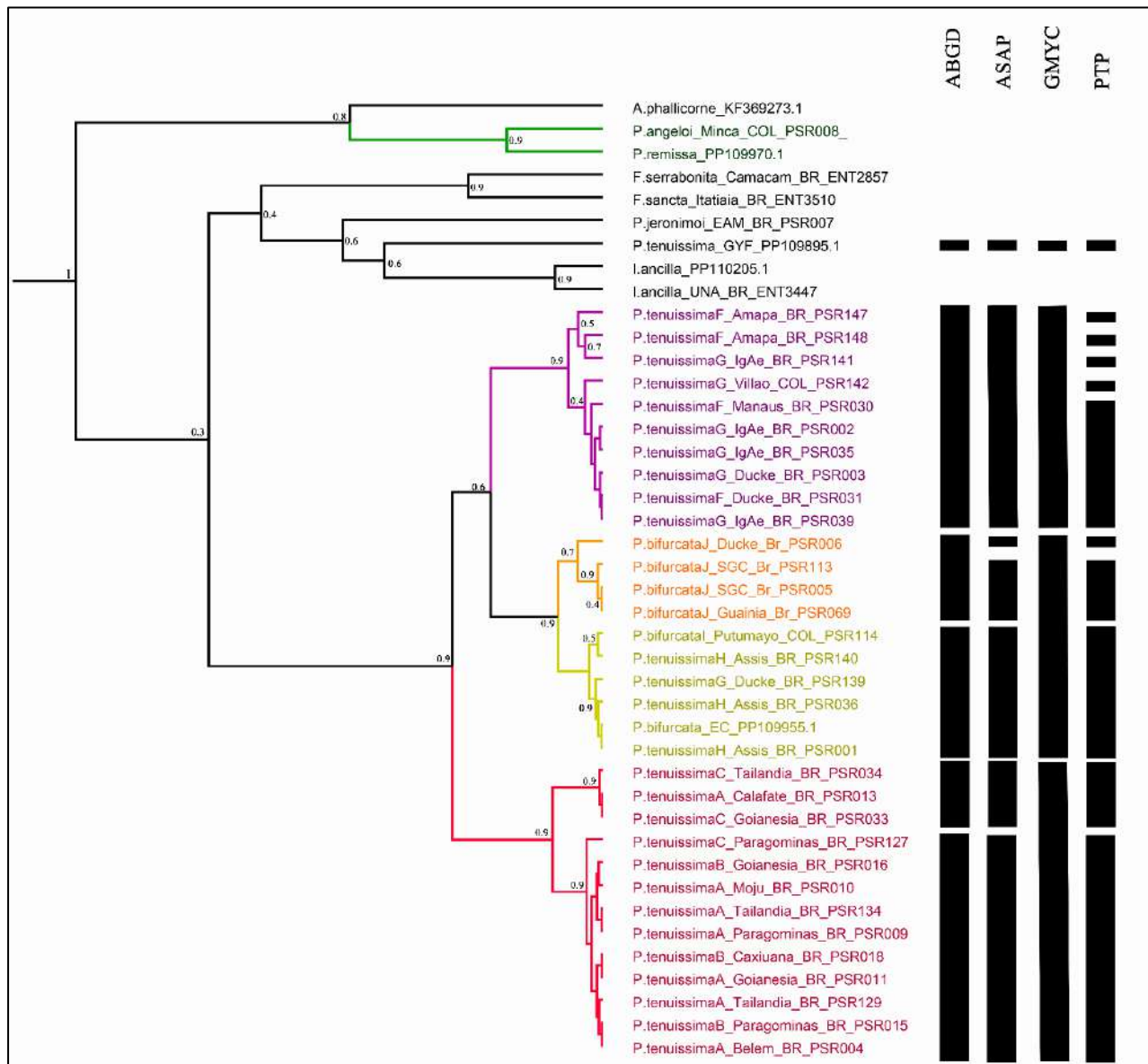


Figura 21. Resumo do número de OTU para cada uno dos métodos de delimitação de espécies utilizados no complexo *P. tenuissima* (*sensu* Garrison 2004). Métodos baseados em distância genética: ABGD (5 OTU); ASAP (6 OTU). Métodos baseados em árvore de inferência bayesiana (IB): GMYC (3 OTU); PTP (10 OTU).

3.3. Distribuição

A distribuição dos morfótipos é congruente com as análises filogenéticas, mostrando uma agrupação geográfica, sendo possível reconhecer os grupos (Fig. 13). O grupo oriental (verde) inclui os morfótipos A, B e C os quais se encontram distribuídos à direita do rio Amazonas desde a costa Atlântica no Leste até a bacia do Rio Tapajós no Oeste, ocorrendo em simpatria nas ecorregiões Estuário do Amazonas e drenagens costeiras, Tocantins - Araguaia, Xingu, Tapajós – Juruena e planícies do Amazonas.

O grupo Central – Ocidental (azul) inclui os morfótipos F, G e H de *P. tenuissima* e os morfótipos I e J de *P. bifurcata*. Esses morfótipos ocorrem desde à esquerda da bacia do rio Tapajós no Leste até o sopé dos Andes no Oeste, e desde a bacia do Orinoco ao norte até a bacia do rio Madeira no sul. O morfotipo F ocorre principalmente na Amazonia Central nas ecorregiões do rio Negro e planícies do Amazonas, no entanto, ocorre também no oriente na ecorregião de Estuário do Amazonas e drenagens costeiras. O morfotipo G ocorre na Amazônia Central, à esquerda do rio Amazonas, nas ecorregiões do rio Negro, planícies do Amazonas e no Escudo da Guiana Amazônica, mas também se estende até o sopé dos Andes na região do Orinoco Altos Andes. Os morfótipos H e I ocorrem na Amazônia ocidental nas ecorregiões das planícies do Amazonas, sopé da Amazônia Ocidental e Amazônia Altos Andes. Por fim, o morfotipo J ocorre desde a convergência entre as ecorregiões das planícies do Amazonas e do rio Negro até Orinoco Llanos (Fig. 13).

3.4. Comentários taxonômicos: avaliação do material tipo de *P. tenuissima* (Selys, 1886) e *P. bifurcata* (Sjödsted, 1918)

Os resultados das evidências morfológicas, moleculares e de distribuição são congruentes em mostrar que o complexo *P. tenuissima* é composto por diferentes clados. Além disso, no contexto taxonômico, as duas espécies nominais deste complexo possuem um sinônimo júnior: *Psaironeura machadoi* (De Marmels, 1989) para *P. bifurcata* e *Psaironeura cerasina* (Williamson, 1915) para *P. tenuissima*. Portanto, revisamos o material-tipo e as descrições das espécies para realizar uma delimitação correta e determinar se há relação entre os morfótipos desses clados e os tipos.

A avaliação dos tipos de *P. cerasina* (Fig. 22) e de *P. tenuissima* (Fig. 23) foi realizada através de fotografias, gentilmente enviadas pelo Darrin O'Brien do UMMZ e pelo Jérôme Constant do IRSNB, respectivamente. A localidade tipo de *P. cerasina* é ‘Wismar, Guiana Britânica’ [Linden, Guiana] (Fig. 13), enquanto a do *P. tenuissima* não tem sido localizada com precisão. Machado (1985) discute sobre ambiguidade da localidade tipo, devido à que as palavras ‘Peba’ (município no Peru) e ‘Teffé’ (município no Brasil) se encontram nas etiquetas do material tipo, concluindo que: “a localidade-tipo de *P. tenuissima* não pode ser localizada com precisão (nem mesmo para o país), embora esteja certamente na região do alto Amazonas”. Seehausen (2023) publica os manuscritos de H. Bates sobre os Odonata da Amazônia, trazendo novas informações que permitem a delimitação da localidade tipo. O material coletado por Bates e

posteriormente enviado para Selys, tinha uma codificação baseada em cores, as quais representavam as localidades de coleta (Seehausen 2023, pp. 11). No caso de *P. tenuissima* toda a série tipo tem uma etiqueta de cor verde (Fig. 24; ver Machado 1985), que, segundo a codificação de Bates, corresponde a ‘Elga’ [Egá], atual cidade de Tefé, no estado do Amazonas, Brasil (Fig. 13) (Seehausen 2023, pp. 38). Ao examinar os cercos de ambos os tipos, verificou-se que apresentam semelhança com as características descritas para o morfotipo F (ver tabela 2) e, pelas suas localidades, também se encontram dentro da distribuição do grupo central-ocidental (Fig. 13). Portanto, os resultados indicam que *P. tenuissima* (*sensu stricto*) deve ser restrito a este grupo, em princípio com associação ao morfotipo F, enquanto os morfótipos do clado oriental correspondem a outra espécie que deve ser formalmente descrita.

A avaliação do holótipo de *P. machadoi* foi realizada por meio de fotografias e da análise de um parátipo, gentilmente enviado pelo Dr. Jurg De Marmels, do **MIZA** (Fig. 24), enquanto o tipo de *P. bifurcata* foi avaliado mediante fotografias, gentilmente enviadas por Niklas Apelqvist, do **NHRS**, além de redesenhos da descrição e dos originais utilizados por Garrison (2004) (Fig. 25). A localidade-tipo de *P. machadoi* é o município de San Carlos, departamento de Río Negro, na Venezuela (Fig. 13), enquanto a de *P. bifurcata* é a cidade de Manaus, no Brasil (Fig. 13). Ao examinar os cercos de ambos os tipos, esses mostram uma semelhança com as características descritas para o morfotipo J (ver tabela 2), que se distribui principalmente na bacia do Rio Negro e no Orinoco. Pela morfologia dos cercos, distâncias genéticas e distribuição, o morfo I corresponderia a uma espécie diferente. No entanto, o baixo número de espécimes avaliados e os resultados da filogenia indicam que a separação entre esses dois morfótipos deve ser avaliada com um tamanho de amostra maior.

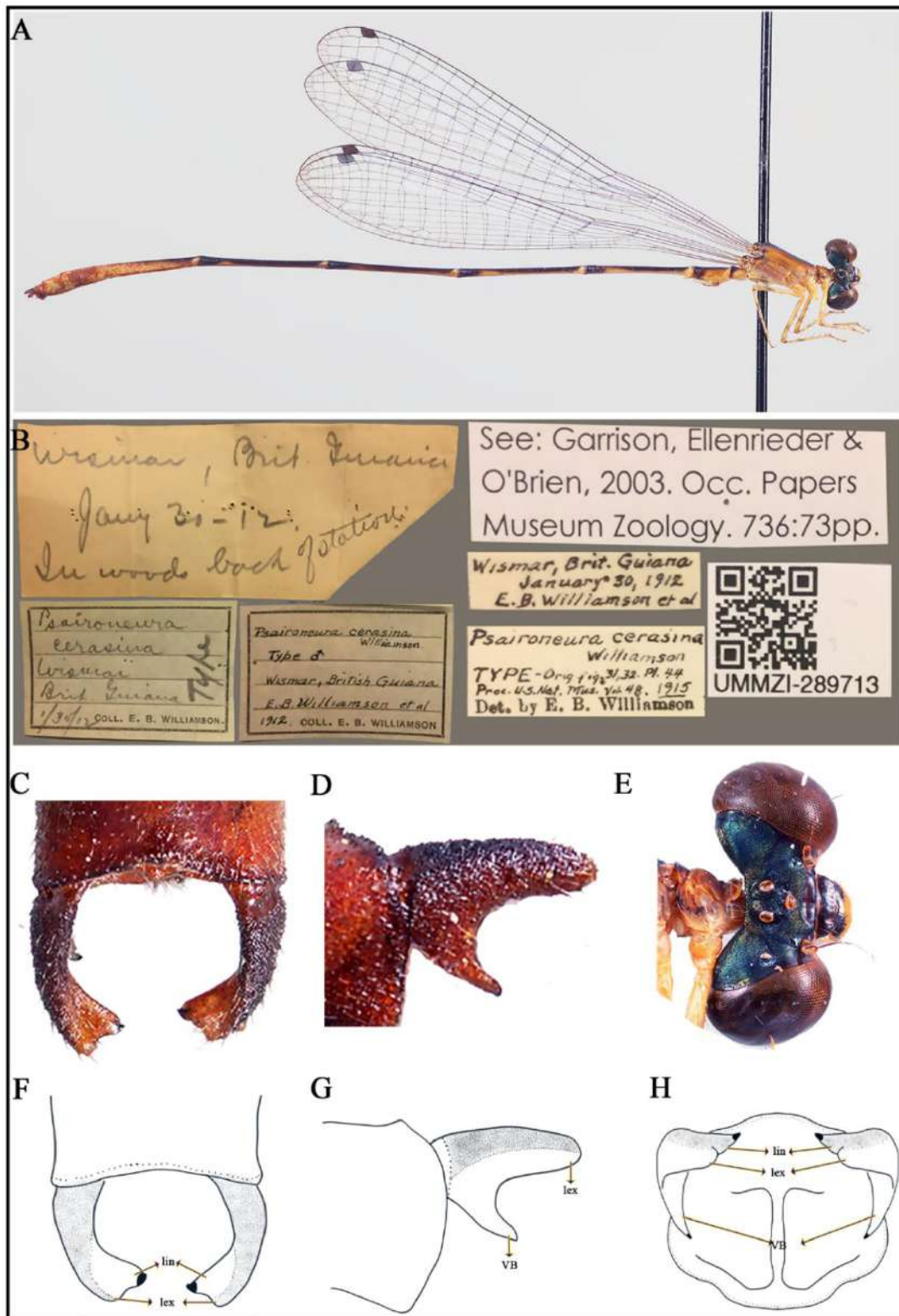


Figura 22. Holótipo de *Psaironeura cerasina* (Williamson, 1915). (A) *Habitus* em vista lateral. (B) detalhe das etiquetas. (C) Cercos em vista dorsal. (D) Cercos em vista lateral. (E) Cabeça vista dorsal. (F) Desenho dos cercos em vista dorsal. (G) Desenho dos cercos em vista lateral. (H) Desenho dos cercos em vista posterior. Abreviações: lin: lóbulo interno; lex: lóbulo externo; VB: ramo ventral.

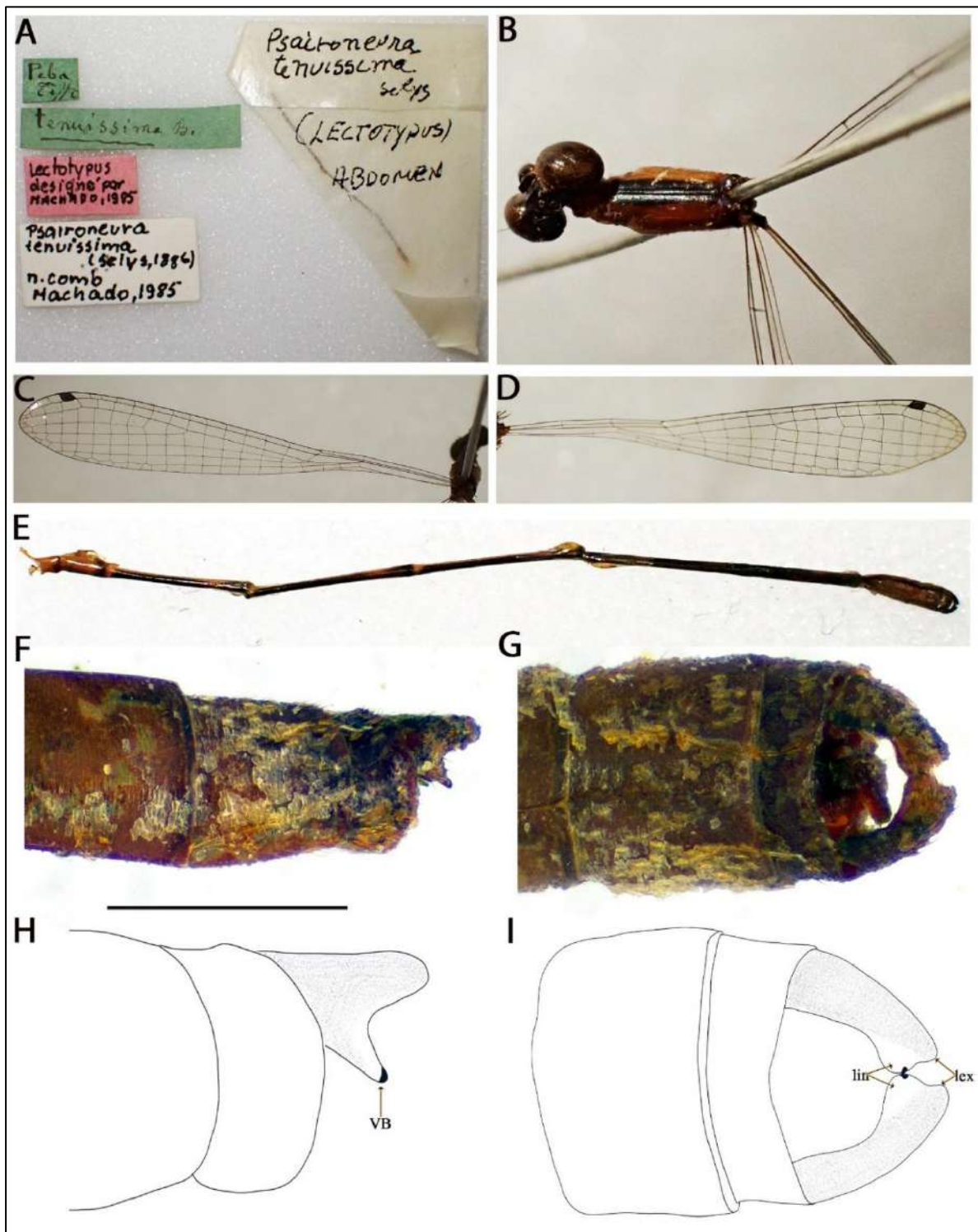


Figura 23. Sintipo de *Psaironeura tenuissima* (Selys, 1886). (A) Detalhe das etiquetas. (B) Pterotórax em vista dorsal. (C) Asa dianteira esquerda. (D) Asa traseira esquerda. (E) Abdômen. (F) S8-S10 e cercos em vista lateral. (G) S9-S10 e cercos em vista dorsal. (H) Desenho S8-S10 e cercos em vista lateral. (I) Desenho S9-S10 e cercos em vista dorsal. Abreviações: lin: lóbulo interno; lex: lóbulo externo; VB: ramo ventral.

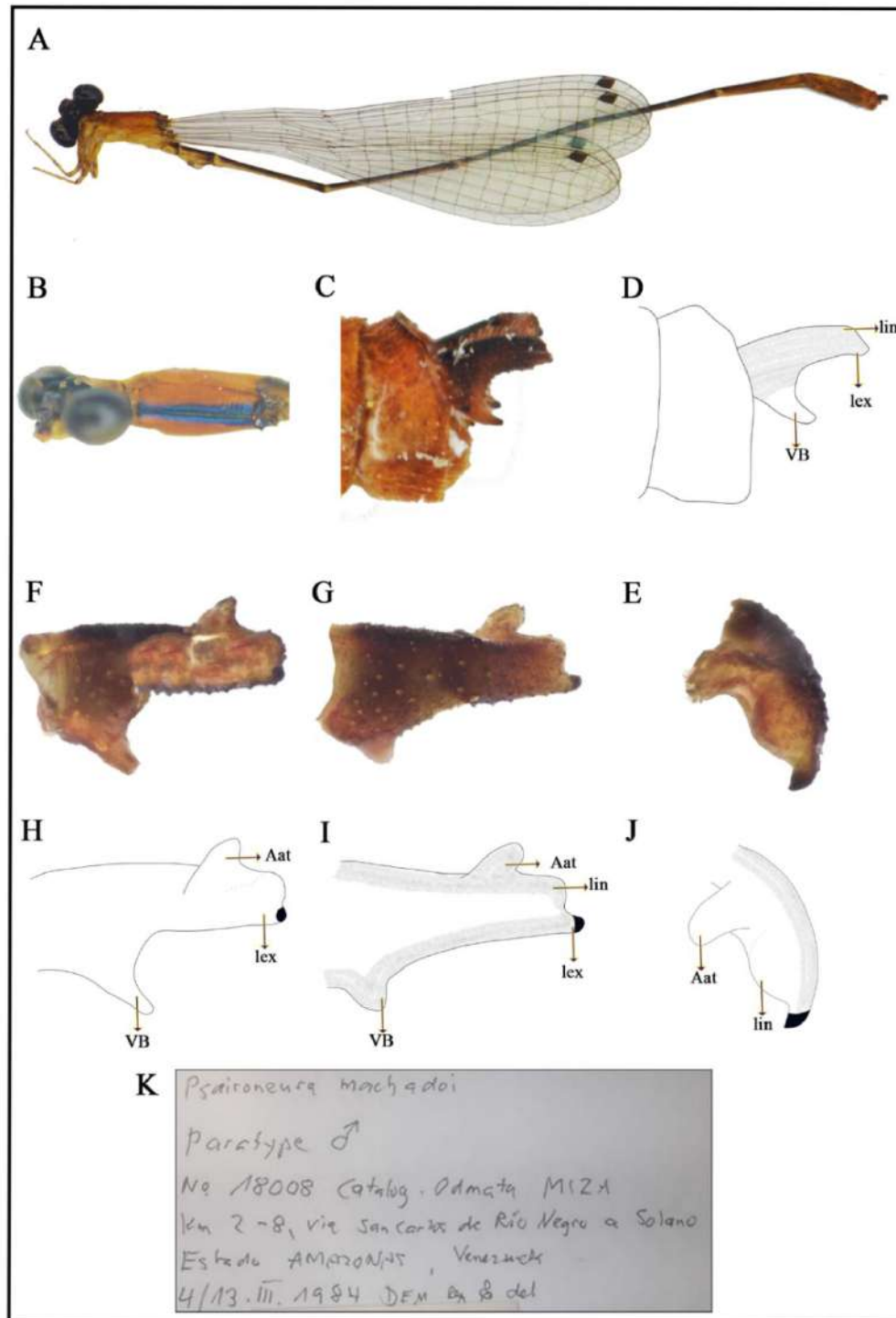


Figura 24. Holótipo de *Psaironeura machadoi* (De Marmels, 1989) fotos A-C. (A) *Habitus* em vista lateral. (B) Pterotórax em vista dorsal. (C) Cercos em vista lateral. (D) Desenho cercos em vista lateral. (E) Cerco esquerdo do parátipo em vista posterior. (F) Cerco esquerdo do parátipo em vista lateral interna. (G) Cerco esquerdo do parátipo em vista lateral externa. (H) Desenho do cerco esquerdo do parátipo em vista posterior. (I) Desenho do cerco esquerdo do parátipo em vista lateral interna. (J) Desenho do cerco esquerdo do parátipo em vista lateral externa. (K) Detalhe das informações de coleta do parátipo. Abreviações: Aat: dente ante-apical; lin: lóbulo interno; lex: lóbulo externo; VB: ramo ventral.

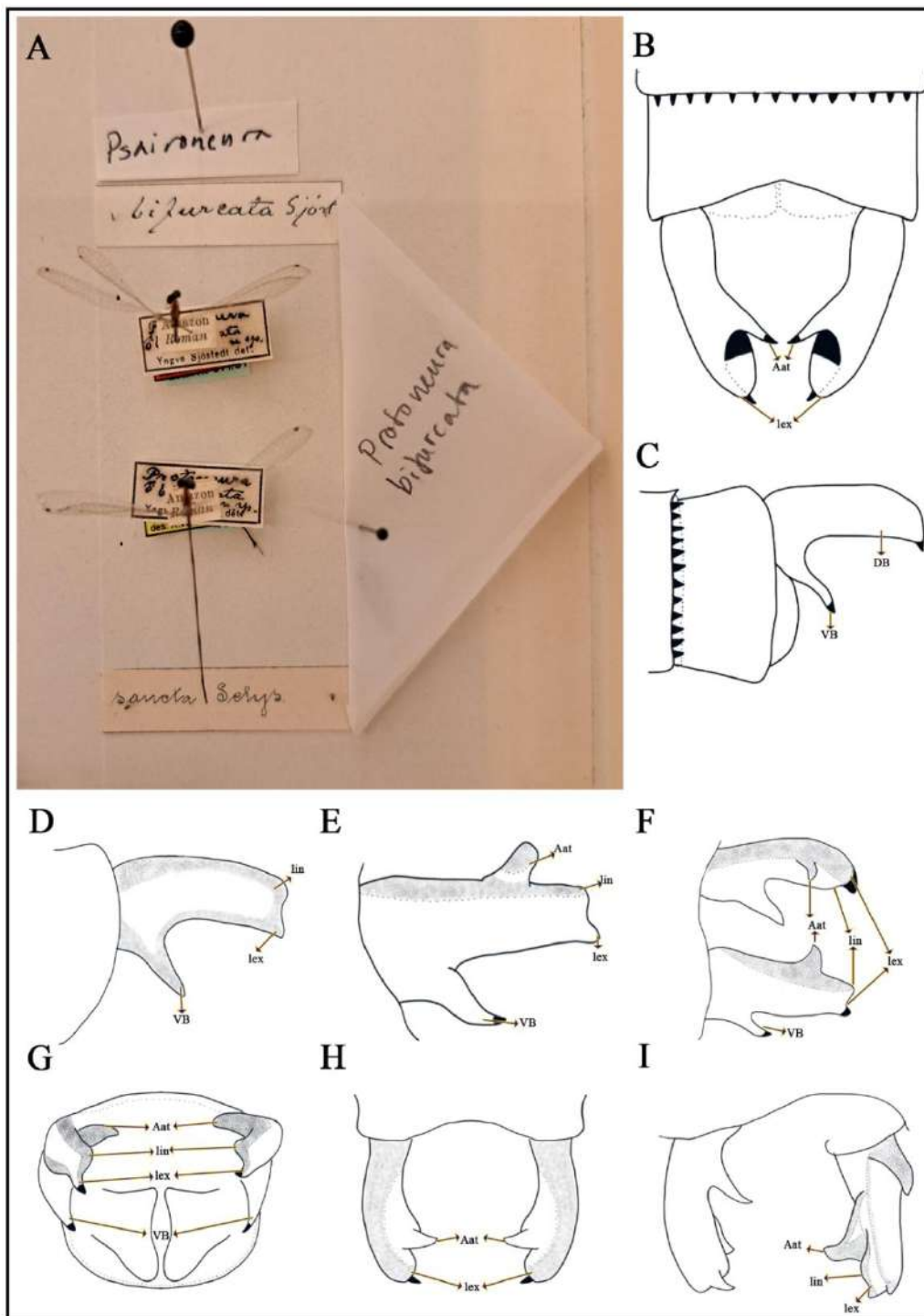


Figura 25. Sintipos de *Psaironeura bifurcata* (Sjödsted, 1918). (A) Detalhe dos sintipos em vista dorsal (B) Desenho dos cercos em vista dorsal publicados na descrição original. (C) Desenho dos cercos em vista lateral publicados na descrição original. Desenhos realizados a partir dos desenhos realizados por Garrison 2004. (D-E) Desenho do cerco esquerdo do parátipo em vista lateral (F) Desenho dos cercos em vista lateral dorso-lateral. (G) Desenho dos cercos em vista posterior. (H) Desenho dos cercos em vista dorsal. (I) Desenho dos cercos em vista posterior em vista ventrolateral. Abreviações: Aat: dente ante-apical; lin: lóbulo interno; lex: lóbulo externo; VB: ramo ventral.

4. Discussão

4.1. Evidência morfológica

A identificação das espécies do complexo *tenuissima* baseia-se predominantemente na morfologia do ápice dos cercos. *Psaironeura bifurcata* (*sensu stricto*) pode ser identificada pela condição bi-dentada do ápice, enquanto *P. tenuissima* (*sensu stricto*) apresenta um ápice uni-dentado. No entanto, é evidente que essa região apresenta grande variação. Garrison (2004) foi o primeiro a notar essa variação ao examinar aproximadamente 160 espécimes. Apesar da diversidade observada, ele reconheceu dois padrões gerais dentro de cada espécie. Em *P. bifurcata*, os espécimes do Equador e do Peru apresentam um dente ante-apical menos robusto e pronunciado em comparação com o parátipo de *P. machadoi* (de San Carlos, Venezuela) e o lectótipo de *P. bifurcata* (de Manaus, Brasil), ambos provenientes da bacia do rio Negro (Fig. 4m). Em *P. tenuissima*, ele reconheceu a possibilidade de que os espécimes provenientes do Rio Xingú representassem uma espécie nova, porque o ápice dos cercos é quase inteiramente arredondado, diferindo de todas as ilustrações conhecidas de *P. tenuissima* na época, que mostram ápices com dois lóbulos (ver Fig. 22, 23).

Neste estudo, foram examinados um número significativamente maior de espécimes (N = 416) provenientes de 80 localidades ao longo da bacia amazônica. Os oito morfótipos, baseados na avaliação morfológica dos cercos, concordam com os padrões gerais observados por Garrison (2004). Em *P. bifurcata*, os espécimes do morfotipo [I] examinados de novas localidades no Acre (Brasil) e em Putumayo (Colômbia) exibem o mesmo padrão descrito para os espécimes do Equador e do Peru, apresentando um dente ante-apical que se assemelha a um gancho de base menor e ponta fortemente quitinizada. A situação é similar para os espécimes do morfotipo [J]: os indivíduos examinados de diversas localidades ao longo da bacia do rio Negro (Manaus, Presidente Figueiredo, São Gabriel da Cachoeira) e da Guainía exibem o mesmo padrão previamente reportado, com um dente ante-apical menos quitinizado, em formato de pirâmide, de base larga que se estreita até o ápice.

Os morfótipos [A, B, C] de *P. tenuissima* possuem o ápice dos cercos quase totalmente arredondado, enquanto os morfótipos [F, G, H] apresentam dois lóbulos diferenciados. De Marmels (1989) ilustrou os cercos de um espécime proveniente de Belém, no qual são visíveis dois lóbulos (ver De Marmels, 1989, lâmina 9, Fig. 89). No entanto, em todo o material examinado de Belém e suas áreas adjacentes, nenhum dos espécimes apresentou essa condição; pelo contrário, mostraram variações sutis ilustradas na Fig. 11. De Marmels não forneceu informações adicionais sobre esse espécime, e sua origem não pôde ser relacionada a uma localidade

específica. Essas características foram consistentes nos espécimes dos morfótipos, sugerindo a existência de padrões morfológicos constantes e definidos espacialmente.

A análise também revelou que certos caracteres dos cercos, anteriormente desconsiderados, ajudam na distinção das espécies e de suas variações (Fig. 4, 10–12, Tabela 2). Por exemplo, o grau de desenvolvimento dos lóbulos interno e externo resulta na formação de um espaço inter-lobular mais pronunciado nos morfótipos [F, G, H], enquanto nos morfótipos [A, B, C] e em *P. bifurcata* essa região é contínua. No complexo *tenuissima*, o ramo ventral (VB) é longo e pode apresentar ou não uma constrição basal, o que também auxilia na diferenciação dos morfótipos. Embora alguns desses caracteres já tenham sido ilustrados em trabalhos anteriores (De Marmels 1989; Garrison 2004; Mendoza-Penagos et al. 2022; Sjöstedt 1918), são de difícil observação e exigem posições específicas para serem diferenciados, o que pode comprometer a preservação dos espécimes. Pinto & Kompier (2018) sugerem que o comprimento do ramo ventral (VB) seja um caráter importante na definição genérica em *Protoneurinae*. Sendo assim, os resultados apoiam essa hipótese e sugerem que o ápice dos cercos também possa ter importância taxonômica; no entanto, essa importância deve ser testada por meio de uma análise filogenética.

A genitália e o protórax mostraram diferenças, contrariando os estudos que os apontaram como pouco informativos para fins de identificação taxonômica (De Marmels 1989; Garrison 2004). O uso da microscopia eletrônica de varredura (MEV) revelou diferenças na morfologia da lígula, especialmente no segmento 3 (Fig. 9). Esses resultados reforçam o reportado por (Mendoza-Penagos et al. 2022) que mostraram que padrão de orientação dos flagelos auxilia na identificação interespecífica. Em *Peristicta* Hagen in Selys (1860), a identificação de suas espécies é possível apenas por meio das diferenças na lígula evidenciadas pelo MEV (Anjos-Santos & Pessacq, 2013), reforçando assim a importância dessa estrutura na diferenciação de espécies muito similares. O lóbulo posterior do protórax também mostrou diferenças, principalmente na região média do lóbulo posterior, que foram consistentes com os dois grupos resultantes da avaliação dos cercos. As variações no protórax são mais frequentes nas fêmeas, ajudando na sua identificação, mostrando uma correlação com a morfologia dos cercos nos machos (Garrison et al. 2010; Vilela et al. 2020). O baixo número de fêmeas disponíveis nas coleções e no campo — fato pelo menos intrigante — limitou uma análise mais detalhada dessa premissa.

No caso da morfometria linear, as variáveis utilizadas apresentaram altos níveis de correlação. A utilização de análises multivariadas permitiu identificar variáveis que contribuíram para a separação entre *P. bifurcata* (*sensu stricto*) e *P. tenuissima* (*sensu stricto*), embora com

resíduos superiores aos valores explicados. Entre as variáveis mais úteis, destaca-se a distância até o nó, o lado posterior do quadrângulo e o tamanho total.

Em contraste, as análises de morfometria geométrica foram capazes de diferenciar a forma das asas posteriores nos morfótipos de *P. tenuissima*. Essa técnica mostrou-se eficiente e com alto poder explicativo para distinguir espécies com alta variabilidade em Odonata (Amaya-Perilla et al. 2014; Sánchez-Herrera et al. 2015; Tarrís-Samaniego et al. 2023). O padrão de inervação das asas nos grupos de Protoneurinae é o mais reduzido dentro de Odonata (Fraser, 1957). Qualquer deslocamento de uma das veias maiores nas asas poderia causar reajustes significativos no arranjo de outras veias e na sua forma, o que impactaria sua funcionalidade (Williamson, 1915). Isso é ainda mais evidente quando comparado a espécies de famílias com uma veação mais reticulada (por exemplo, Polythoridae ou Calopterygidae). As principais diferenças na forma das asas foram observadas nos setores subnodal, médio e do triângulo superior, especificamente no início das veias IR2, RP3 e MP, as quais apresentam alto valor taxonômico na separação de gêneros (Pessacq, 2008; Williamson, 1915). Além disso, esses setores estão fortemente relacionados à aerodinâmica do voo em libélulas, submetidos a pressões mecânicas intensas e, portanto, à seleção (Bomphrey & Walker, 2023). Este é o primeiro esforço para integrar essa metodologia na diferenciação de espécies dentro do grupo Protoneurinae, evidenciando que a forma das asas é essencial para a avaliação de complexos de espécies.

4.2. Evidência molecular

As distâncias genéticas são amplamente utilizadas na delimitação de espécies, com a expectativa de altos valores de divergência entre espécies diferentes e baixos valores entre indivíduos da mesma espécie (Hebert et al. 2003). Contudo, o limiar de divergência genética para definir espécies não é único ou universal (Pinto et al. 2023). Uma meta-análise recente sobre a lacuna de código de barras em 497 espécies de Zygoptera reportou uma variação intraespecífica de 0 a 22%, com apenas cerca de 10% das espécies apresentando valores de divergência acima de 3% (Koroiva & Kvist, 2018). Nossos resultados refletem essa variabilidade, mostrando uma ampla variação nas distâncias genéticas intraespecíficas para o gene COI, com valores entre 0.2 e 10.62% (Tabela 3). Nesse contexto, apenas os morfótipos B, J e H exibiram baixa diversidade intraespecífica, segundo estudos anteriores que apontam valores máximos de divergência intraespecífica abaixo de 2% para espécies de Zygoptera, sugerindo coespecificidade (Koroiva et al. 2017; Koroiva & Kvist 2018; Pimenta et al. 2019). Em contraste, os morfótipos A, C, F e G apresentaram alta diversidade intraespecífica, com valores superiores a 3%, o que pode indicar a

presença de diversidade críptica significativa.

Pimenta et al. (2019) reportaram valores de distância interespecífica para espécies de *Forcepsioneura* Lencioni, 1999, um gênero filogeneticamente próximo de *Psaironeura*, com intervalos de 3.8 a 16.2%. As análises das duas espécies do complexo *tenuissima* e seus morfótipos resultaram em distâncias interespecíficas entre 3.6 e 14.2%, indicando uma divergência genética semelhante à de outras espécies congêneres de Protoneurinae. Além disso, observamos uma sobreposição entre os valores intra e interespecíficos, o que sugere a ausência de uma lacuna de código de barras clara para separar os morfótipos deste complexo, o que está em linha com o estudo de Koroiva & Kvist (2017) para Zygoptera. No entanto, a ausência de lacuna ocorre apenas entre morfótipos de um mesmo clado [A, B, C] e [F, G, H, I, J], mas não entre clados diferentes, com divergências entre 3 e 7%. Tem se sugerido que a ausência de lacuna dentro de cada clado sugere a ocorrência de: (i) eventos de radiação rápidos e/ou recentes e (ii) a presença de espécies crípticas (Koroiva & Kvist 2018) o que explicaria tanto a semelhança morfológica dos morfótipos dentro desses clados quanto a elevada diversidade intraespecífica em alguns de seus morfótipos.

A forte diferenciação entre os haplogrupos principais [A, B, C], [H, I, J] e [F-G], separados por várias mutações para ambos os genes (11 e 15 mutações no 16S; 23 e 22 mutações no COI), sugere uma divergência significativa entre esses grupos. Esse padrão sugere também eventos de especiação ou de um processo de isolamento genético prolongado. Por outro lado, a presença de muitos haplótipos exclusivos (12 no gene 16S e 12 no COI) reforça a ideia de que esses clados tiveram tempo para acumular mutações independentes, o que é esperado em casos de polimorfismo de linhagem incompleto (Maddison & Knowles 2006). No entanto, o fato de existirem haplótipos compartilhados entre alguns grupos, especialmente entre os haplogrupos [F-G] e, em menor grau, entre [A, B, C], indica fluxo genético entre esses grupos.

A alta variação intraespecífica reportada aqui também pode ser explicada pela ampla amostragem dos espécimes ao longo de sua distribuição, o que capturou uma maior variação geográfica deste complexo. No entanto, é importante ressaltar que tanto a escala geográfica como o número de espécimes afetam diretamente o valor das distâncias genéticas, com um aumento da divergência genética em escalas regionais ou globais (Galimberti et al. 2021; Koroiva & Kvist 2018) em contraste com as diminuições em escalas locais (Casas et al. 2018; Nolan et al. 2007). Essas limitações indicam que não é recomendado usar apenas distâncias genéticas para a delimitação de espécies (Pinto et al. 2023). O uso complementar de métodos de inferência filogenética e análises multilocus pode ser crucial para auxiliar na análise de grupos mal

resolvidos (Pimenta et al. 2019; Sánchez Herrera et al. 2010).

O gene 16S é amplamente utilizado em análises filogenéticas em Odonata (Ballare & Ware 2011; Pimenta et al. 2019). Isso o torna mais adequado para resolver relações evolutivas profundas. No entanto, neste estudo, os resultados obtidos com o 16S estiveram alinhados com os do COI, mostrando valores de distâncias intra e interespecíficas similares. Pimenta et al. (2019) também reportaram distâncias elevadas ao utilizar o gene 16S, sugerindo que este marcador pode, em certos casos, refletir variabilidade suficiente para contribuir na delimitação de espécies.

As análises filogenéticas recuperaram o complexo *tenuissima* como um grupo monofilético com altos valores de suporte. Cabe ressaltar que outras espécies de *Psaironeura* foram incluídas nas análises para testar a monofilia deste complexo, incluindo a espécie recentemente descrita *Psaironeura jeronimoi* Mendoza-Penagos Juen, Muzón e Vilela 2022. Estes resultados contrariam a proposta de Mendoza-Penagos et al. (2022) de incluir a *P. jeronimoi* dentro deste grupo, assim como a proposta de Garrison (2004) que sugere que este grupo está conformado apenas por duas espécies muito variáveis. Independente do marcador molecular usado (COI ou 16S), da estratégia (genes individuais ou concatenados), ou método de análise (máxima verossimilhança ou Inferência Bayesiana), todas as topologias recuperaram três clados principais [A, B, C], [H, I, J] e [F-G] com altos valores de suporte dentro deste complexo.

As relações entre os três clados foram instáveis, com variações entre os métodos analisados, sugerindo uma divergência recente entre eles, o que dificulta a resolução das relações filogenéticas. Isso pode ser atribuído às diferenças nos marcadores moleculares utilizados e aos processos genéticos envolvidos. O COI é um gene que apresenta uma maior taxa de substituição e reflete eventos evolutivos recentes (Hebert et al. 2003; Bota-Sierra & Sánchez Herrera 2023), enquanto o 16S é mais conservado, recuperando relações mais profundas (Misof et al. 2002). Essas diferenças podem gerar sinais filogenéticos contraditórios, especialmente em clados evolutivamente próximos. Além disso, o polimorfismo de linhagem incompleta e a introgressão podem estar influenciando os resultados, uma vez que os alelos podem ter se distribuído de maneira desigual entre os clados, o que pode gerar a presença de haplótipos compartilhados. Ambos os processos têm sido amplamente reportados em Odonata, sendo associados à manutenção da variação genética, adaptação e especiação (Bybee et al. 2021; Hayashi et al. 2005; Sánchez-Guillén et al. 2011; Zhang et al. 2021). No entanto, os dados disponíveis são limitados, e essas questões exigem investigação adicional.

4.3. Evidência de distribuição

Os dados demonstram a existência de um padrão geográfico nas variações dos cercos, o que contraria o proposto por Garrison (2004). Nenhum dos morfótipos [A, B, C] foi encontrado na margem esquerda do rio Tapajós nem na direita do rio Amazonas; de forma análoga, nenhum dos morfótipos [F, G, H] foi encontrado na margem direita do rio Tapajós. Isso sugere que, para *P. tenuissima* (*sensu stricto*), a bacia do rio Tapajós atua como uma barreira geográfica. É importante ressaltar que a avaliação de um número maior de amostras, provenientes de diferentes localidades em ambos os lados do rio Tapajós, levaria a conclusões mais robustas. No entanto, esse padrão mostra uma congruência substancial com os dados da literatura sobre peixes (Dagosta & Pinna 2017), anfíbios e répteis (Albert et al. 2021), aves (Ribas & Aleixo 2019), primatas (Boubli et al. 2015), que também indicam uma diferenciação faunística entre a Amazônia oriental e a Amazônia centro-ocidental (Campos & Grazia 2006).

No grupo oriental, os três morfótipos são simpátricos e microparapátricos, nunca ocorrendo na mesma localidade, porém presentes em localidades diferentes a apenas alguns quilômetros de distância. Esse mesmo padrão foi encontrado no grupo central-ocidental, na convergência do rio Solimões e do rio Negro para os morfótipos [F, G] e [J] e para [H] e [I] em Acre e Putumayo. Garrison (2004) se baseia na simpatria de *P. bifurcata* e *P. tenuissima* em algumas localidades, para separá-las como diferentes espécies.

A existência desses padrões sugere, em princípio, que os grandes rios têm um efeito sobre a distribuição desses clados, seja limitando sua dispersão ou como resultado de processos históricos vicariantes. Na bacia amazônica, a distribuição das espécies de Zygoptera em grandes escalas espaciais está fortemente associada às áreas de endemismo correspondentes aos interflúvios dos grandes rios amazônicos (Alves-Martins et al. 2019; Brasil et al. 2018; Juen & De Marco 2012). A limitada capacidade de dispersão dos Zygoptera faz com que os grandes rios amazônicos atuem como barreiras geográficas (Brasil et al. 2018). No entanto, essa explicação não se aplica a espécies de ampla distribuição, como as espécies do complexo *tenuissima*. Neste caso, é necessário considerar tanto os processos históricos quanto as propriedades intrínsecas das espécies, pois ambos podem fornecer pistas sobre esses padrões de distribuição.

Dagosta & Pinna (2017) propõem que a atividade neotectônica da bacia amazônica e a dispersão biológica (geodispersão) desempenham um papel fundamental como fatores geradores de diversidade em peixes de água doce, principalmente em táxons amplamente distribuídos. Os rearranjos nas redes de drenagem, resultantes de eventos geomorfológicos ao longo do tempo, influenciam a diversidade de uma área ao “capturá-la” e dispersá-la para novas regiões. Isso significa que as habilidades intrínsecas de dispersão dos indivíduos não são fatores exclusivos

para explicar sua distribuição, uma vez que eles podem ser dispersados por fatores externos, como a “captura” de rios causada pela erosão ou pelos efeitos das dinâmicas de seca e chuva. A incapacidade dos indivíduos para retornar aos ambientes de origem faz com que estes se estabeleçam nas novas áreas e deem os primeiros passos de divergência numa espécie (*sensu* De Queiroz, 2007), neste caso por efeitos espaciais.

As espécies do complexo *tenuissima* são dependentes das áreas florestadas, estando associadas a pequenos rios de primeira e segunda ordem. Os adultos apresentam uma capacidade de voo baixa, estando frequentemente pousadas nas pontas de galhos e folhas, quase sempre em áreas sombreadas dos estratos baixos da vegetação. Enquanto as larvas se encontram no fundo dos corpos d'água entre folhas e raízes (Mendoza-Penagos et al. 2023). Portanto, a dispersão biológica é um processo que pode explicar a sua ampla distribuição. Além disso, os padrões moleculares e geográficos que mostram os morfótipos, parecem estar segundo apontado por Hall & Harvey (2002) que sugerem que em organismos que dependem das florestas, pode se esperar uma prolífica especiação devido às flutuações nas condições climáticas, físicas e ecológicas geradas pelas fragmentações e descontinuidades nas paisagens.

Identificar padrões de distribuição em espécies morfologicamente semelhantes e amplamente distribuídas não é tarefa simples, pois requer avaliar o maior número possível de espécimes ao longo de sua área de ocorrência (Feindt & Hadrys, 2022). As espécies do complexo *tenuissima* são elementos únicos da odonatofauna amazônica. Garrison (2004) forneceu informações úteis para delimitar suas distribuições, embora amplas regiões tenham ficado sem amostragem. Esse estudo ajudou a reduzir essas lacunas ao integrar registros da literatura, de campo e de coleções biológicas, incorporando espécimes de áreas pouco exploradas, como o extremo oriental da Amazônia, a Amazônia central e a bacia do rio Negro. Esse esforço é considerável, dado que, apesar de sua ampla distribuição, as espécies desse complexo são escassas tanto no campo quanto em coleções (Mendoza-Penagos et al., 2022, 2023). No entanto, grandes áreas, como os extremos norte e sudoeste amazônico, ainda carecem de amostras, sendo essencial aumentar o esforço de amostragem para fortalecer as inferências sobre os padrões de distribuição do complexo.

Conclusões

Os resultados deste estudo mostram um padrão congruente entre a evidência morfológica, molecular e de distribuição. Os oito morfótipos foram definidos, os quais têm diferenças morfológicas em estruturas relacionadas à reprodução (e.g., cercos, lígula genital e protórax) e ao voo (asas), além

de ter um padrão geográfico definido ao longo da bacia. Por outro lado, os dois marcadores moleculares utilizados recuperaram três principais clados dentro deste complexo, os quais mostraram valores de diferenciação intra e interespecíficos congruentes com a avaliação morfológica. Essas evidências sugerem, fortemente, que o complexo *tenuissima* envolve uma alta diversidade críptica, possivelmente, como resultado de processos de especiação recentes. Esta foi a primeira tentativa de estabelecer relações filogenéticas entre um complexo de espécies de libélulas exclusivas da bacia amazônica usando um enfoque integrativo.

Referências bibliográficas

- Abell, R., Thieme, M.L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., Coad, B., Mandrak, N., Balderas, S.C., Bussing, W., Stiassny, M.L.J., Skelton, P., Allen, G.R., Unmack, P., Naseka, A., Ng, R., Sindorf, N., Robertson, J., Armijo, E., Higgins, J.V., Heibel, T.J., Wikramanayake, E., Olson, D., López, H.L., Reis, R.E., Lundberg, J.G., Sabaj Pérez, M.H. & Petry, P. (2008) Freshwater Ecoregions of the World: A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation. *BioScience*, 58 (5), 403–414. <https://doi.org/10.1641/B580507>
- Akaike, H. (1974) A new look at the statistical model identification. *IEEE transactions on automatic control*, 19 (6), 716–723.
- Albert, J.S., Bernt, M.J., Fronk, A.H., Fontenelle, J.P., Kuznar, S.L. & Lovejoy, N.R. (2021) Late Neogene megariver captures and the Great Amazonian Biotic Interchange. *Global and Planetary Change*, 205, 103554. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2021.103554>
- Alves-Martins, F., Calatayud, J., Medina, N.G., De Marco, P., Juen, L. & Hortal, J. (2019) Drivers of regional and local diversity of Amazonian stream Odonata. *Insect Conservation and Diversity*, 12 (3), 251–261. <https://doi.org/10.1111/icad.12327>
- Amaya-Perilla, C., Marinov, M., Holwell, G., Varsani, A., Stainton, D., Krabberger, S., Dayaram, A., Curtis, N. & Paterson, A. (2014) Comparative study of the Chatham Islands Odonata, II: Morphometric and molecular gcomparison between *Xanthocnemis tuanuii* Rowe, 1981 and *X. zealandica* (McLachlan, 1873) with notes on the taxonomic position of *Xanthocnemis sinclairi* Rowe, 1987 (Zygoptera: Coenagrionidae). *Journal of the International Dragonfly Fund*, 1–27.
- Anderson, W. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance - Anderson - 2001 - Austral Ecology - Wiley Online Library. Available from: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x?casa_token=46uFMNOKBs0AAAAA%3A6QBdt3IUD9vReZQ5r_i1NhxPpTCxO-J_pj6BRu_uV3dYRbP9f9dEjQfctTd3mRGWvNuv4l31F0C5d9GoPQ (accessed 25 September 2024)
- Ballare, E.F. & Ware, J.L. (2011) Dragons fly, biologists classify: an overview of molecular odonate studies, and our evolutionary understanding of dragonfly and damselfly (Insecta: Odonata)

- behavior. *International Journal of Odonatology*, 14 (2), 137–147.
<https://doi.org/10.1080/13887890.2011.579538>
- Bickford, D., Lohman, D.J., Sodhi, N.S., Ng, P.K.L., Meier, R., Winker, K., Ingram, K.K. & Das, I. (2007) Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 22 (3), 148–155. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.004>
- Bookstein, F.L. (1996) Combining the Tools of Geometric Morphometrics. In: Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P., & Slice, D. E. (Eds), *Advances in Morphometrics*. Springer US, Boston, MA, pp. 131–151.
- Bookstein, F.L. (1997) *Morphometric tools for landmark data*. Available from: <https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/1997mtld.book.....B/abstract> (accessed 26 September 2024)
- Bota-Sierra, C. & Sánchez Herrera, M. (2023) A new species of bannerwing damselfly, *Polythore albistriata* sp. nov. (Odonata: Polythoridae). *International Journal of Odonatology*, 26, 82–92. <https://doi.org/10.48156/1388.2023.1917037>
- Boubli, J.P., Ribas, C., Lynch Alfaro, J.W., Alfaro, M.E., da Silva, M.N.F., Pinho, G.M. & Farias, I.P. (2015) Spatial and temporal patterns of diversification on the Amazon: A test of the riverine hypothesis for all diurnal primates of Rio Negro and Rio Branco in Brazil. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82, 400–412. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.09.005>
- Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C.-H., Xie, D., Suchard, M.A., Rambaut, A. & Drummond, A.J. (2014) BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLOS Computational Biology*, 10 (4), e1003537. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003537>
- Boykin, L.M., Armstrong, K.F., Kubatko, L. & Barro, P.D. (2011) Species Delimitation and Global Biosecurity. *Evolutionary Bioinformatics*. <https://doi.org/10.4137/EBO.S8532>
- Brasil, L.S., Oliveira-Júnior, J.M., Calvão, L.B., Carvalho, F.G., Monteiro-Júnior, C.S., Dias-Silva, K. & Juen, L. (2018) Spatial, biogeographic and environmental predictors of diversity in Amazonian Zygoptera. *Insect Conservation and Diversity*, 11 (2), 174–184. <https://doi.org/10.1111/icad.12262>
- Brasil, L.S., Oliveira-Júnior, J.M., Calvão, L.B., Carvalho, F.G., Monteiro-Júnior, C.S., Dias-Silva, K. & Juen, L. (2018) Spatial, biogeographic and environmental predictors of diversity in Amazonian Zygoptera. *Insect Conservation and Diversity*, 11 (2), 174–184. <https://doi.org/10.1111/icad.12262> Bybee, S.M., Kalkman, V.J., Erickson, R.J., Frandsen, P.B., Breinholt, J.W., Suvorov, A., Dijkstra, K.-D.B., Cordero-Rivera, A., Skevington, J.H., Abbott, J.C., Sanchez Herrera, M., Lemmon, A.R., Moriarty Lemmon, E. & Ware, J.L. (2021) Phylogeny and classification of Odonata using targeted genomics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 160, 107115. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107115>
- Bybee, S.M., Ogden, T.H., Branham, M.A. & Whiting, M.F. (2008) Molecules, morphology and fossils: a comprehensive approach to odonate phylogeny and the evolution of the odonate wing. *Cladistics*, 24 (4), 477–514. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2007.00191.x>

- 980 Cala-Riquelme, F. (2021) Autodesk Sketchbook: An application that minimizes time and maximizes
 981 results of taxonomic drawing. *Zootaxa*, 4963, 577–586.
 982 <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4963.3.10>
- 983 Casas, P.A.S., Sing, K.-W., Lee, P.-S., Nuñez, O.M., Villanueva, R.J.T. & Wilson, J.-J. (2018) DNA
 984 barcodes for dragonflies and damselflies (Odonata) of Mindanao, Philippines. *Mitochondrial*
 985 *DNA Part A*, 29 (2), 206–211. <https://doi.org/10.1080/24701394.2016.1267157>
- 986 Dagosta, F.C.P. & Pinna, M. de (2017) Biogeography of Amazonian fishes: deconstructing river
 987 basins as biogeographic units. *Neotropical Ichthyology*, 15, e170034.
 988 <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170034>
- 989 Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R. & Posada, D. (2012) jModelTest 2: more models, new
 990 heuristics and high-performance computing. *Nature methods*, 9 (8), 772.
 991 <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- 992 Dayrat, B. (2005) Towards integrative taxonomy: INTEGRATIVE TAXONOMY. *Biological Journal*
 993 *of the Linnean Society*, 85 (3), 407–415. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x>
- 994 De Marmels, J. (1989) Odonata from Cerro de la Neblina Venezuela 1 Adults.
- 995 De Queiroz, K. (1998) The General Lineage Concept of Species, Species Criteria, and the Process of
 996 Speciation. In: *Endless forms: species and speciation*.
- 997 De Queiroz, K. (2007) Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology*, 56 (6), 879–
 998 886. <https://doi.org/10.1080/10635150701701083>
- 999 Del Palacio, A., Sarmiento, P.L. & Javier, M. (2017) A new method using Scanning Electron
 1000 Microscopy (SEM) for preparation of anisopterous odonates. *Microscopy Research and*
 1001 *Technique*, 80 (10), 1085–1088. <https://doi.org/10.1002/jemt.22903>
- 1002 De Salle, R., Egan, M. & Sidall, M. (2005) The unholy trinity: taxonomy, species delimitation and DNA barcoding |
 1003 Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. *The Royal Society*
 1004 *Publishing*. 360.1462 (2005): 1905-1916
- 1005 Dijkstra, K.B., Kalkman, V.J., Dow, R.A., Stokvis, F.R. & Van Tol, J. (2014) Redefining the damselfly
 1006 families: a comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata). *Systematic*
 1007 *Entomology*, 39 (1), 68–96. <https://doi.org/10.1111/syen.12035>
- 1008 Feindt, W. & Hadrys, H. (2022) The damselfly genus *Megaloprepus* (Odonata: Pseudostigmatidae):
 1009 Revalidation and delimitation of species-level taxa including the description of one new
 1010 species. *Zootaxa*, 5115 (4), 487–510. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5115.4.2>
- 1011 Fujisawa, T. & Barraclough, T.G. (2013) Delimiting Species Using Single-Locus Data and the
 1012 Generalized Mixed Yule Coalescent Approach: A Revised Method and Evaluation on
 1013 Simulated Data Sets. *Systematic Biology*, 62 (5), 707–724.
 1014 <https://doi.org/10.1093/sysbio/syt033>
- 1015 Futahashi, R. (2011) A revisional study of Japanese dragonflies based on DNA analysis. *Tombo*, 56,
 1016 57.

- 1017 Futuyma, D.J. & Moreno, G. (1988) The Evolution of Ecological Specialization. *Annual Review of*
1018 *Ecology and Systematics*, 19, 207–233.
- 1019 Galimberti, A., Assandri, G., Maggioni, D., Ramazzotti, F., Baroni, D., Bazzi, G., Chiandetti, I.,
1020 Corso, A., Ferri, V., Galuppi, M., Ilahiane, L., La Porta, G., Laddaga, L., Landi, F.,
1021 Mastropasqua, F., Ramellini, S., Santinelli, R., Soldato, G., Surdo, S. & Casiraghi, M. (2021)
1022 Italian odonates in the Pandora's box: A comprehensive DNA barcoding inventory shows
1023 taxonomic warnings at the Holarctic scale. *Molecular Ecology Resources*, 21 (1), 183–200.
1024 <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13235>
- 1025 Garrison, R. W. (2004). An analysis of the *Psaironeura tenuissima* complex, including synonymy of
1026 *P. machadoi* De Marmels with *P. bifurcata* Sjöstedt (Zygoptera:
1027 Protoneuridae). *Odonatologica*, 33(1), 83–89.
- 1028 Garrison, R.W., Ellenrieder, N. von & Louton, J.A. (2010) *Damselfly genera of the New World: an*
1029 *illustrated and annotated key to the Zygoptera*. Johns Hopkins University Press, Baltimore,
1030 Md, 490 pp.
- 1031 Goulding, M., Barthem, R. & Ferreira, E.J.G. (2003) The Smithsonian atlas of the Amazon.
- 1032 Hayashi, F., Dobata, S. & Futahashi, R. (2005) Disturbed Population Genetics: Suspected
1033 Introgressive Hybridization between Two Mnais Damselfly Species (Odonata). *Zoological*
1034 *Science*, 22 (8), 869–881. <https://doi.org/10.2108/zsj.22.869>
- 1035 Hebert, P.D.N., Cywinska, A., Ball, S.L. & deWaard, J.R. (2003) Biological identifications through
1036 DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*,
1037 270 (1512), 313–321. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2218>
- 1038 Juen, L. & De Marco, P. (2012) Dragonfly endemism in the Brazilian Amazon: competing hypotheses
1039 for biogeographical patterns. *Biodiversity and Conservation*, 21 (13), 3507–3521.
1040 <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0377-0>
- 1041 Kapli, P., Lutteropp, S., Zhang, J., Kobert, K., Pavlidis, P., Stamatakis, A. & Flouri, T. (2017) Multi-
1042 rate Poisson tree processes for single-locus species delimitation under maximum likelihood
1043 and Markov chain Monte Carlo. *Bioinformatics*, 33 (11), 1630–1638.
1044 <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btx025>
- 1045 Kassambara, A. (2016) Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. *R*
1046 *package version*, 1.
- 1047 Katoh, K. & Standley, D.M. (2013) MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7:
1048 Improvements in Performance and Usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30 (4), 772–
1049 780. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst010>
- 1050 Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper,
1051 A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Meintjes, P. & Drummond, A. (2012)
1052 Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization
1053 and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28 (12), 1647–
1054 1649. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199>

- 1055 Kergoat, G.J., Toussaint, E.F.A., Capdevielle-Dulac, C., Clamens, A.-L., Ong'amo, G., Conlong, D.,
 1056 van Den Berg, J., Cugala, D., Pallangyo, B., Mubenga, O., Chipabika, G., Ndemah, R.,
 1057 Sezonlin, M., Bani, G., Molo, R., Ali, A., Calatayud, P.-A., Kaiser, L., Silvain, J.-F. & Le Ru,
 1058 B. (2015) Integrative taxonomy reveals six new species related to the Mediterranean corn
 1059 stalk borer *Sesamia nonagrioides* (Lefèbvre) (Lepidoptera, Noctuidae, Sesamiina). *Zoological*
 1060 *Journal of the Linnean Society*, 175 (2), 244–270. <https://doi.org/10.1111/zoj.12275>
- 1061 Klinberberg, C.P. (2011) CorrSieve: Software for Summarizing and Evaluating Structure Output.
 1062 *Molecular Ecology Resources*, 11 (2).
- 1063 Kolde, R. (2019, February). *pheatmap: Pretty Heatmaps. R package version 1.0. 12.*
- 1064 Koroiva, R. & Kvist, S. (2018) Estimating the barcoding gap in a global dataset of *cox1* sequences
 1065 for Odonata: close, but no cigar. *Mitochondrial DNA Part A*, 29 (5), 765–771.
 1066 <https://doi.org/10.1080/24701394.2017.1357709>
- 1067 Koroiva, R., Pepinelli, M., Rodrigues, M.E., Roque, F. de O., Lorenz-Lemke, A.P. & Kvist, S. (2017)
 1068 DNA barcoding of odonates from the Upper Plata basin: Database creation and genetic
 1069 diversity estimation. *PLOS ONE*, 12 (8), e0182283.
 1070 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182283>
- 1071 Leigh, J.W., Bryant, D. & Nakagawa, S. (2015) POPART: full-feature software for haplotype network
 1072 construction. *Methods in Ecology & Evolution*, 6 (9).
- 1073 Lin, Y.-P., Edwards, R.D., Kondo, T., Semple, T.L. & Cook, L.G. (2017) Species delimitation in
 1074 asexual insects of economic importance: The case of black scale (*Parasaissetia nigra*), a
 1075 cosmopolitan parthenogenetic pest scale insect. *PLOS ONE*, 12 (5), e0175889.
 1076 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175889>
- 1077 Losos, J. & Mahler, L. (2010) Adaptive Radiation: The Interaction of Ecological Opportunity,
 1078 Adaptation, and Speciation. In: *Evolution since Darwin: The first 150 years*. Sinauer
 1079 Associates, Sunderland, Massachusetts, USA., p. xv + 688.
- 1080 Lowry, D.B. & Gould, B.A. (2016) Speciation Continuum. In: *Encyclopedia of Evolutionary Biology*.
 1081 Elsevier, pp. 159–165.
- 1082 Maddison, W.P. & Knowles, L.L. (2006) Inferring Phylogeny Despite Incomplete Lineage Sorting.
 1083 *Systematic Biology*, 55 (1), 21–30. <https://doi.org/10.1080/10635150500354928>
- 1084 Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (2023) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis.
 1085
- 1086 Mendoza-Penagos, C.C., Juen, L., Muzón, J. & Vilela, D.S. (2022) *Psaironeura jeronimoi* (Odonata:
 1087 Zygoptera: Coenagrionidae) sp. nov. from the Brazilian Amazon rainforest, with a key for
 1088 species of tenuissima group, and discussion on the significance of the genital ligula to the
 1089 taxonomy of the group. *Zootaxa*, 5196 (2), 291–300.
 1090 <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5196.2.9>
- 1091 Mendoza-Penagos, C.C., Juen, L., Neiss, U.G., Hamada, N. & Muzón, J. (2023) Description of the
 1092 final-instar larva of *Psaironeura tenuissima* (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae) from

- Amazonia. *International Journal of Odonatology*, 26, 197–204.
<https://doi.org/10.48156/1388.2023.1917238>
- Miller, M.A., Pfeiffer, W. & Schwartz, T. (2010) Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *In: 2010 Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*. , pp. 1–8.
- Misof, B., Anderson, C.L., Buckley, T.R., Erpenbeck, D., Rickert, A. & Misof, K. (2002) An Empirical Analysis of mt 16S rRNA Covarion-Like Evolution in Insects: Site-Specific Rate Variation Is Clustered and Frequently Detected. *Journal of Molecular Evolution*, 55 (4), 460–469. <https://doi.org/10.1007/s00239-002-2341-1>
- Morlon, H., Schwilk, D.W., Bryant, J.A., Marquet, P.A., Rebelo, A.G., Tauss, C., Bohannan, B.J.M. & Green, J.L. (2011) Spatial patterns of phylogenetic diversity. *Ecology Letters*, 14 (2), 141–149. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01563.x>
- Mutanen, M. & Pretorius, E. (2007) Subjective visual evaluation vs. traditional and geometric morphometrics in species delimitation: a comparison of moth genitalia. *Systematic Entomology*, 32 (2), 371–386. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2006.00372.x>
- Myster, R.W. (2016) The Physical Structure of Forests in the Amazon Basin: a Review. *The Botanical Review*, 82 (4), 407–427. <https://doi.org/10.1007/s12229-016-9174-x>
- Nobre, C.A., Obregón, G.O., Marengo, J.A., Fu, R. & Poveda, G. (2009) Characteristics of Amazonian climate: Main features. *In: Keller, M., Bustamante, M., Gash, J., & Silva Dias, P. (Eds), Geophysical Monograph Series. Vol.186 American Geophysical Union, Washington, D. C., pp. 149–162.*
- Nolan, L., Hogg, I.D., Sutherland, D.L., Stevens, M.I. & Schnabel, K.E. (2007) Allozyme and mitochondrial DNA variability within the New Zealand damselfly genera *Xanthocnemis*, *Austrolestes*, and *Ischnura* (Odonata). *New Zealand Journal of Zoology*, 34 (4), 371–380. <https://doi.org/10.1080/03014220709510097>
- Oksanen, J. (2010) Vegan: community ecology package. <http://vegan.r-forge.r-project.org/>.
- Padial, J.M., Miralles, A., De la Riva, I. & Vences, M. (2010) The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7 (1), 16. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>
- Palumbi (1991) The simple fool's guide to PCR, version 2.0. *University of Hawaii, Honolulu*, 1991, vol. 45, p. 26-28.
- Paradis, E. & Schliep, K. (2019) ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35 (3), 526–528. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>
- Paulson, D., Schorr, M., Abbot, J., Bota-Sierra, C.A., Deliry, C., Dijkstra, K.-D.B. & Lozano, F. (2024) World Odonata List. OdonataCentral, University of Alabama. *Odonata Central*. Available from: <https://www.odonatacentral.org/#/> (accessed 24 October 2024)
- Pessacq, P. (2008) Phylogeny of Neotropical Protoneuridae (Odonata: Zygoptera) and a preliminary study of their relationship with related families. *Systematic Entomology*, 33 (3), 511–528. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2007.00414.x>

- 1131 Pimenta, A.L.A., Pinto, Â.P. & Takiya, D.M. (2019) Integrative taxonomy and phylogeny of the
1132 damselfly genus *Forcepsioneura* Lencioni, 1999 (Odonata: Coen-agrio-nidae: Protoneurinae)
1133 with description of two new species from the Brazilian Atlantic Forest.
1134 <https://doi.org/10.26049/ASP77-3-2019-2>
- 1135 Pinto, A.P., Bota-Sierra, C.A. & Marinov, M.G. (2023) Species identification and description. *In:*
1136 *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*.
1137 Oxford University Press.
- 1138 Pons, J., Barraclough, T.G., Gomez-Zurita, J., Cardoso, A., Duran, D.P., Hazell, S., Kamoun, S.,
1139 Sumlin, W.D. & Vogler, A.P. (2006) Sequence-Based Species Delimitation for the DNA
1140 Taxonomy of Undescribed Insects. *Systematic Biology*, 55 (4), 595–609.
1141 <https://doi.org/10.1080/10635150600852011>
- 1142 Puillandre, N., Lambert, A., Brouillet, S. & Achaz, G. (2012) ABGD, Automatic Barcode Gap
1143 Discovery for primary species delimitation. *Molecular Ecology*, 21 (8), 1864–1877.
1144 <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05239.x>
- 1145 Rambaut, A., Drummond, A.J., Xie, D., Baele, G. & Suchard, M.A. (2018) Posterior Summarization
1146 in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 67 (5), 901–904.
1147 <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- 1148 Ribas, C.C. & Aleixo, A. (2019) Diversity and evolution of Amazonian birds: implications for
1149 conservation and biogeography. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 91, e20190218.
1150 <https://doi.org/10.1590/0001-3765201920190218>
- 1151 Ribeiro, B.R., Guidoni-Martins, K., Tessarolo, G., Velazco, S.J.E., Jardim, L., Bachman, S.P. &
1152 Loyola, R. (2022) Issues with species occurrence data and their impact on extinction risk
1153 assessments. *Biological Conservation*, 273, 109674.
1154 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109674>
- 1155 Riedel, A., Sagata, K., Suhardjono, Y.R., Tänzler, R. & Balke, M. (2013) Integrative taxonomy on the
1156 fast track - towards more sustainability in biodiversity research. *Frontiers in Zoology*, 10 (1),
1157 15. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-10-15>
- 1158 Rohlf, F.J. (2015) The tps series of software. *Hystrix*, 26 (1), 9–12.
- 1159 Ronquist, F. & Huelsenbeck, J.P. (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed
1160 models. *Bioinformatics*, 19 (12), 1572–1574. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>
- 1161 Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L.,
1162 Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.P. (2012) MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic
1163 Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Systematic Biology*, 61 (3), 539–
1164 542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- 1165 Sadeghi, S. & Dumont, H.J. (2014) Variation in the shape of the wings and taxonomy of Eurasian
1166 populations of the *Calopteryx splendens* complex (Odonata: Calopterygidae). *European*
1167 *Journal of Entomology*, 111 (4), 575–583. <https://doi.org/10.14411/eje.2014.073>
- 1168 Sánchez Herrera, M., Realpe, E. & Salazar, C. (2010) A neotropical polymorphic damselfly shows
1169 poor congruence between genetic and traditional morphological characters in Odonata.

- 1170 *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57 (2), 912–917.
 1171 <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.08.016>
- 1172 Sánchez-Guillén, R.A., Wellenreuther, M., Cordero-Rivera, A. & Hansson, B. (2011) Introgression
 1173 and rapid species turnover in sympatric damselflies. *BMC Evolutionary Biology*, 11 (1), 210.
 1174 <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-210>
- 1175 Sánchez-Herrera, M., Kuhn, W.R., Lorenzo-Carballa, M.O., Harding, K.M., Ankrom, N., Sherratt,
 1176 T.N., Hoffmann, J., Gossum, H.V., Ware, J.L., Cordero-Rivera, A. & Beatty, C.D. (2015)
 1177 Mixed Signals? Morphological and Molecular Evidence Suggest a Color Polymorphism in
 1178 Some Neotropical Polythore Damselflies. *PLOS ONE*, 10 (4), e0125074.
 1179 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125074>
- 1180 Sarkar, D. (2008) *Lattice: Multivariate Data Visualization with R*. Springer New York, New York,
 1181 NY.
 1182 Available from: <http://link.springer.com/10.1007/978-0-387-75969-2> (accessed 25 September
 1183 2024)
- 1184 Silvano, R.A.M., do Amaral, B.D. & Oyakawa, O.T. (2000) Spatial and Temporal Patterns of
 1185 Diversity and Distribution of the Upper Juruá River Fish Community (Brazilian Amazon).
 1186 *Environmental Biology of Fishes*, 57 (1), 25–35. <https://doi.org/10.1023/A:1007594510110>
- 1187 Simpson, G.L., Team, R.C., Bates, D.M., Oksanen, J. & Simpson, M.G.L. (2022) Package ‘permute’:
 1188 functions for generating restricted permutations of data. *Version 0.9-7*, 1–29.
- 1189 Sioli, H. (2012) *The Amazon: Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its*
 1190 *basin*. Springer Science & Business Média, 762 pp.
- 1191 Stamatakis, A. (2014) RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large
 1192 phylogenies. *Bioinformatics*, 30 (9), 1312–1313.
 1193 <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
- 1194 Struck, T.H. & Cerca De Oliveira, J. (2019) Cryptic Species and Their Evolutionary Significance.
 1195 *Encyclopedia of Life Sciences*, 1–9.
- 1196 Tarrís-Samaniego, S., Muzón, J. & Iglesias, M.S. (2023) When size and shape matter: morphometric
 1197 characterization of two sympatric dragonflies of the genus *Perithemis* (Odonata: Libellulidae).
 1198 *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 95 (suppl 1), e20220583.
 1199 <https://doi.org/10.1590/0001-3765202320220583>
- 1200 Tobias, J.A., Cornwallis, C.K., Derryberry, E.P., Claramunt, S., Brumfield, R.T. & Seddon, N. (2014)
 1201 Species coexistence and the dynamics of phenotypic evolution in adaptive radiation. *Nature*,
 1202 506 (7488), 359–363. <https://doi.org/10.1038/nature12874>
- 1203 Vega-Sánchez, Y.M., Mendoza-Cuenca, L. & González-Rodríguez, A. (2022) Morphological
 1204 variation and reproductive isolation in the *Hetaerina americana* species complex. *Scientific*
 1205 *Reports*, 12 (1), 10888. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-14866-8>
- 1206 Vega-Sánchez, Y.M., Mendoza-Cuenca, L.F. & González-Rodríguez, A. (2019) Complex
 1207 evolutionary history of the American Rubyspot damselfly, *Hetaerina americana* (Odonata):

- 1208 Evidence of cryptic speciation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 139, 106536.
1209 <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106536>
- 1210 Vilela, D.S., Neiss, U.G., Koroiva, R., Guillermo-Ferreira, R. & Hamada, N. (2020) **The**
1211 female of *Epipleoneura* *spatulata* Rácenis, 1960 (Odonata:
1212 Protoneurinae). *Zootaxa*, 4803 (2), 381–387.
1213 <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4803.2.9>
- 1214 Wei, T., Simko, V.R., Levy, M., Xie, Y., Jin, Y. & Zemla, J. (2021) package ‘corrplot’: Visualization
1215 of a Correlation Matrix. 2017. *Version 0.84*.
- 1216 Wickham, H. (2016) Data Analysis. In: *ggplot2*. Use R! Springer International Publishing, Cham, pp.
1217 189–201.
- 1218 Wickham, H. & Henry, L. (2020) tidyr: Tidy Messy Data. R package version 1.1. 2. *CRAN. R-project*.
1219 [org/package= tidyr](https://cran.r-project.org/package=tidyr).
- 1220 Wieczorek, J., Bloom, D., Guralnick, R., Blum, S., Döring, M., Giovanni, R., Robertson, T. &
1221 Vieglaiss, D. (2012) Darwin Core: An Evolving Community-Developed Biodiversity Data
1222 Standard. *PLOS ONE*, 7 (1), e29715. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029715>
- 1223 Winker, K. (2009) Reuniting Phenotype and Genotype in Biodiversity Research. *BioScience*, 59 (8),
1224 657–665. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.8.7>
- 1225 Zhang, H., Ning, X., Yu, X. & Bu, W.-J. (2021) Integrative species delimitation based on COI, ITS,
1226 and morphological evidence illustrates a unique evolutionary history of the genus *Paracercion*
1227 (Odonata: Coenagrionidae). *PeerJ*, 9, e11459. <https://doi.org/10.7717/peerj.11459>
1228
- 1229
1230
1231

Capítulo 4

Sistemática de *Psaironeura* Williamson, 1915
(Zygoptera: Coenagrionidae) com a revisão taxonômica
de suas espécies e o estabelecimento de um novo gênero

Este capítulo foi
elaborado e formatado conforme as
normas da revista ZOOTAXA, as quais se
encontram em anexo (Anexo C)

Resumo

Psaironeura Williamson, 1915 é um gênero de pequenas e delicadas donzelinhas que compreende seis espécies. Dois grupos informais são reconhecidos dentro do gênero, os quais apresentam diferenças na morfologia dos cercos, coloração e distribuição. Por essas razões, já foi sugerido que *Psaironeura* não seria um grupo monofilético. Até o momento, nenhuma revisão taxonômica foi realizada para este gênero, e a hipótese filogenética mais abrangente disponível o posicionou como parte de um clado de relações incertas e com baixo suporte. Neste estudo, foi testada a monofilia de *Psaironeura* por meio da revisão taxonômica de suas espécies. Foram utilizados 70 caracteres baseados na morfologia externa de adultos e larvas, além de dois genes mitocondriais, para realizar as análises filogenéticas. Os resultados dessas análises demonstraram que *Psaironeura* não é monofilético, com os dois grupos informais sendo recuperados com altos valores de suporte. Portanto, *Psaironeura* foi rediagnosticado para conter três espécies com distribuição transandina, enquanto um novo gênero foi proposto para incluir as espécies com distribuição amazônica. Os tipos das espécies nominais foram revisados, e informações detalhadas e comentários sobre cada espécie são apresentados.

Palavras-chave: donzelinha, transandino, cisandino, Odonata, Protoneurinae.

1. Introdução

Psaironeura Williamson, 1915 é um gênero de donzelinhas esbeltas e delicadas, de distribuição exclusiva do neotrópico. Williamson (1915), baseado numa análise detalhada da posição das veias nas asas, transferiu algumas das espécies contidas em *Protoneura* Selys, 1886 para propor três novos gêneros: *Epipleoneura*, *Epipotoneura* e *Psaironeura*. Além disso, forneceu uma chave para diferenciar os gêneros e suas espécies, além de descrições e notas de distribuição para a maioria dos táxons. Especificamente, definiu *Psaironeura* pela veia MP (média posterior) encerrando na veia transversal que descende do subnodo e porque os três espaços antenodais são do mesmo comprimento. Embora, não tenha fornecido uma diagnose formal para o gênero, Williamson (1915) propõe uma chave para identificar as quatro espécies, estabelecendo dois grupos informais diferenciados pelo padrão de coloração do tórax e dos últimos segmentos

abdominais: principalmente vermelhos (*P. tenuissima* (Selys, 1886) e *P. cerasina* Williamson, 1915) e principalmente verdes (*P. remissa* (Calvert, 1903) e *P. sancta* (Hagen in Selys, 1860)).

Desde Williamson (1915), houve alguns eventos que marcaram a taxonomia do grupo, sem gerar mudanças drásticas no gênero. Foram descritas quatro novas espécies (*Protoneura bifurcata* Sjöstedt, 1918; *Psaironeura machadoi* De Marmels, 1989; *Psaironeura selvatica* Esquivel, 1993 e *Psaironeura angeloi*, Tennessen, 2016). A espécie *Psaironeura sancta* foi transferida ao gênero *Phasmoneura* (Machado, 1999). Machado (1985) e Garrison (2004) estabelecem a *Ps. cerasina* e *Ps. machadoi* como sinônimos júnior de *Ps. tenuissima* e *Ps. bifurcata*, respectivamente. Os grupos informais se mantêm desde o trabalho do Williamson, sendo apoiados por outras diferenças como a distribuição e morfologia dos cercos (Garrison, 2004). Dessa forma, o grupo *remissa* é conformado por espécies de distribuição transandina, com cercos foliados e padrão de cor no tórax principalmente verde (*P. angeloi*, *P. remissa* e *P. selvatica*). Enquanto o grupo *tenuissima* compreende espécies de distribuição amazônica, com cercos filiformes e padrão de cor no tórax principalmente vermelho (*P. bifurcata* e *P. tenuissima*).

Psaironeura foi recuperado junto a outros quatro gêneros (*Forcepsioneura* Lencioni, 1999; *Lamproneura* De Marmels, 2003; *Phasmoneura*, Williamson, 1916 e *Roppaneura* Santos, 1966) como parte de um clado monofilético com baixo suporte e cujas relações internas não estão esclarecidas (*Roppanoneura* + (*Forcepsioneura* + (*Forcepsioneura* + *Psaironeura*) + (*Phasmoneura* + *Lamproneura*))) (ver Pessacq 2008, Nodo 25). Dentro desse clado, apenas *Forcepsioneura* e *Psaironeura* não possuía sinapomorfias, sendo definidos por um conjunto de caracteres que são homoplásicos dentro de Protoneurinae (Pessacq, 2008). Além disso, devido às dificuldades em diagnosticar e às diferenças na morfologia dos cercos, padrão de coloração e da distribuição, tem se hipotetizado que *Psaironeura* poderia não ser monofilético.

Nenhuma revisão formal tem sido desenvolvida para *Psaironeura*. No entanto, os dois grupos informais têm sido tratados de forma independente. Garrison (2004) revisou em detalhes o grupo *tenuissima* o qual compreende um complexo de duas espécies estreitamente relacionadas que apresentam uma alta variação na morfologia dos cercos. Tennessen (2016), fez algumas comparações morfológicas das espécies do grupo *remissa*, evidenciando as similaridades morfológicas nos cercos e na lígula genital. Baseado nesse contexto, *Psaironeura* requer uma atenção especial, uma vez que suas espécies apresentam alto grau de variação dificultando o

reconhecimento dos limites entre os táxons.

O objetivo deste capítulo é avaliar a monofilia de *Psaironeura* baseando-se em dados morfológicos e moleculares. Além disso realizar uma revisão taxonômica de suas espécies. Por fim, fornecer características diagnósticas para machos e fêmeas e atualizar os dados distribuição geográfica.

2. Material e Métodos

2.1. Amostragem dos taxa e seleção do grupo-externo

Para testar o monofiletismo de *Psaironeura* foram selecionadas espécies que incluem representantes do clado “*Roppaneura*” (*Forcepsioneura*, *Lamproneura*, *Phasmoneura*, *Roppaneura*), bem como representantes de *Amazoneura* Machado, 2004 e *Epipleoneura* Williamson, 1915 seguindo a filogenia morfológica mais abrangente dos protoneurídeos neotropicais (Pessacq, 2008) considerando que uma amostragem completa está além do escopo do presente trabalho. *Argia oculata* Hagen in Selys, 1865 foi usada para enraizar as árvores. No grupo interno, foram incluídas as seis espécies conhecidas de *Psaironeura*, com o maior número possível de espécimes, com o objetivo de abarcar a maior diversidade morfológica intraespecífica possível nas diferentes localidades de ocorrência. Embora os espécimes das localidades-tipo não estivessem disponíveis, os tipos foram consultados em coleções e/ou descrições originais para garantir a correta identificação.

Os espécimes examinados estão depositados nas seguintes instituições (acrônimos em negrito): **Bélgica: IRSNB**—Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruxelas. **Brasil: ABMM**—Coleção pessoal de Ângelo B. M. Machado, Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte; **FAAL**—Coleção pessoal de Frederico A. A. Lencioni, Jacareí, São Paulo; **INPA**—Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas; **LABECO**—Laboratório de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém. **Colômbia: ANDES-E**—Colección de Entomología del museo de historia natural C. J. Marinkelle de la Universidad de los Andes, Bogotá; **CEUA**—Colección de Entomología de la Universidad de Antioquia, Medellín; **UARC**—Colección de Odonata, Universidad del Atlántico Región Caribe, Barranquilla. **Estados Unidos: UMMZ**—Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan. **Peru: UNMSM**—Colección de entomología, Museo de Historia

Natural Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima. **Suécia:** NHRS—Naturhistoriska riksmuseet, Stocolmo. **Venezuela:** Museo del Instituto de Zoología Agrícola “Francisco Fernández Yépez”, Maracay.

2.2. Dados moleculares

2.2.1. Amostragem de genes

O DNA genômico completo foi extraído com o Blood & Tissue DNA Mini Kit (Ludwig, Brasil). As reações de PCR foram feitas usando os seguintes primers: COI-S0 (5'-TACCAATTATAATTGGAGGATTYGGG-3') e COI-AS0 (5'-CTTCTGGATGTCCAAARAATCA-3') (Futahashi 2011); 16S-H3080 (5'-CCGGTCTGAACTCAGATCACGT-3') e 16S-L2510 (5'-CGCCTGTTTATCAAAAACAT-3') (Palumbi 1991). Todas as PCRs consistiram de 25 µl de mistura de reagentes contendo: 10 × tampão de reação (Promega); 25 mM de MgCl₂; 2 mM de dNTPs; 2 mM de primers e GoTaq® G2 Hot Start Polymerase (Promega); 2 µl de DNA modelo. O programa de ciclagem de PCR foi executado da seguinte forma: etapa inicial de desnaturação com 3 min a 95 °C, 35 ciclos de desnaturação por 30 s a 95 °C, recozimento por 45 s a 48 °C e extensão por 1 min a 72 °C, e extensão final por 5 min a 72 °C. Os produtos de PCR foram sequenciados bidirecionalmente no ABI 3130 Genetic Analyzer (Applied Biosystems).

2.2.2 Sequenciamento e análise do DNA

A qualidade das sequências foi analisada no software GENEIOUS PRIME v9.1.3 (Kearse et al. 2012) e quando necessário editadas manualmente. As ambiguidades nas duas fitas foram resolvidas tomando como base a qualidade dos respectivos cromatogramas. As Sequências foram alinhadas usando o MAFFT v7.017 (Katoh & Standley 2013) através de um plugin implementado no GENEIOUS PRIME. Foi usado o algoritmo E-INS-i com as configurações padrão para a abertura e extensão de gaps. O quadro de leitura dos alinhamentos foi verificado visualmente.

Após verificar a qualidade, todas as sequências de DNA resultantes foram consultadas no site do BLAST (NCBI- <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>; acessado em 14 de setembro de 2024) para determinar a ausência de contaminantes e para comparar as sequências obtidas com os

dados já disponíveis no banco de dados do GenBank. A concatenação das Sequências foi realizada no Mesquite v3.81 (Maddison & Maddison 2023).

Além das sequências obtidas no presente trabalho, também foram utilizadas sequências de COI e 16S de onze espécies selecionadas como grupo externo depositadas no Genbank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>) (Tabela 1, Anexo B).

2.3. Dados morfológicos

Foram analisados setenta (70) caracteres da morfologia externa, baseados em (Pessacq 2008), de informações compartilhadas pelo Pablo Pessacq (não publicadas) e da examinação dos taxa. Devido ao escasso conhecimento dos estágios larvais e à baixa disponibilidade de espécimes, a maioria deles (58) foram baseadas no estágio adulto. A declaração dos caracteres é listada nesta seção e a matriz de dados apresentada na tabela 2 do Anexo B.

Os caracteres foram obtidos a partir da examinação direta dos espécimes, com exceção de quatro taxa: *Forcepsioneura gabriela* Pimenta, Pinto & Takiya, *F. sancta* (Hagen in Selys, 1860) *Lamproneura lucerna* De Marmels, 2003 e *Roppaneura beckeri* Santos, 1966 os quais foram obtidos a partir das descrições originais e complementadas com informações contidas em (Pessacq 2008; Pimenta et al. 2019; Polizeli & Pinto 2021; Silva Vilela et al. 2020). Apenas a larva de *Psaironeura tenuissima* foi avaliada a partir de espécimes criados em laboratório. Os caracteres das larvas de *Argia oculata* Hagen in Selys, 1865, *Eplipleoneura metallica* Rácenis, 1955 *F. sancta* *R. beckeri* *P. angeloi* foram obtidos de: Limongi 1983; De Marmels 2007; Anjos Dos Santos & Pessacq 2012; Neiss & Hamada 2012 e Román-Herácleo et al. 2020, respectivamente.

Todas as fotografias de laboratório foram realizadas com um estereomicroscópio Leica M205 equipado com uma câmera digital Leica DFC 450 e processadas no Photoshop®. As ilustrações foram desenhadas com o Autodesk Sketchbook, seguindo a metodologia descrita por (Cala-Riquelme 2021). A morfologia da lígula genital foi analisada através de técnicas de microscopia eletrônica de varredura (MEV).

A declaração e independência dos caracteres foram garantidas seguindo a metodologia de estrutura lógica proposta por Sereno (2007). Os caracteres contínuos (1–12) foram discretizados com base na metodologia proposta por Thiele (1993), que divide o intervalo total observado — ou

147 seja, a diferença entre os valores máximos e mínimos registrados — em um número predefinido
 148 de estados. Para os caracteres contínuos, o número de estados foi fixado em 9. Os caracteres 5, 9,
 149 19 e 20 foram codificados como multiestado. Os caracteres 21, 22, 39, 59 e 63 foram codificados
 150 como multiestado não aditivos.

151

Caracteres quantitativos (Figura 1 Anexo B)

1. Relação entre o cerco e o paraprocto: comprimento cercos/comprimento paraproctos
2. Comprimento relativo do cerco: comprimento do ramo dorsal do cerco/comprimento do segmento abdominal 10.
3. Comprimento relativo do paraproctos: Comprimento do paraproctos/Comprimento do segmento abdominal 10.
4. Relação do tórax: Comprimento máximo do tórax/Altura máxima do tórax.
5. Relação de células discoidais na asa posterior: comprimento da face anterior da célula discoidal/Comprimento da face posterior.
6. Comprimento total do abdômen: Somatória do comprimento S1-S10 (excluindo os apêndices caudais)..
7. Relação da asa posterior: Comprimento máximo da asa/largura máxima da asa;
8. Relação entre o fêmur e o tórax: Comprimento do fêmur III/Comprimento do tórax
9. Relação entre o nódulo e o comprimento da asa posterior: Distância da base da asa ao nódulo/Comprimento da asa
10. Relação dos espaços antenodais na asa anterior: Comprimento do espaço antenodal 1/Comprimento do espaço antenodal 2
11. Comprimento relativo do abdômen: Comprimento do abdômen/comprimento do tórax
12. Gracilidade: Largura máxima do tórax/comprimento máximo do abdômen.

Cabeça (Figura 2 Anexo B)

13. Carena dorsal do antenifero: (0) Ausente; (1) Presente
14. Fronte: (0) Rredonda; (1) Angulada.

15. Sutura pós-frontal: (0) presente; (1) ausente.
16. Linha de clivagem em forma de Y entre os ocelos (Ramos frontais da linha ecdisial): (0) Desenvolvida; (1) Vestigial/Ausente.

Protórax (Figura 3 Anexo B)

17. Margem póstero-lateral do lóbulo médio do protórax: (0) Não projetado; (1) Projetado
18. Forma da projeção da margem póstero-lateral do lóbulo médio do protórax: (0) Como uma pirâmide; (1) Como uma protuberância.

Obs: Estado (1) observado nas espécies de *Forcepsioneura*

Pernas (Figura 4 Anexo B)

19. Dente da garra do tarso; (0) Bem desenvolvido; (1) Vestigial/Ausente.

Venação das asas (Figura 5 Anexo B)

20. CuA: (0) Presente; (1) Ausente.
21. CuP&AA': (0) Livre, surgindo entre Cu-C e a primeira veia cruzada; (1) Completamente fundida à margem da asa; (2) Livre, terminando na margem posterior do quadrilátero.
22. MP: (0) Longa, mais de cinco células além da veia cruzada que desce do subnódus; (1) Intermediário em comprimento, de duas a quatro células além da veia cruzada que desce do subnódus; (2) Curto, alcançando a margem da asa na primeira célula além da veia cruzada que desce do subnódus; (3) Muito curto, não ultrapassando a veia cruzada que desce do subnódus.
23. Origem da IR2: (0) Na veia cruzada que desce do subnódus; (1) Distal à veia cruzada que desce do subnódus.
24. Divergência de RP-RA (posição do arculus): (0) Coincidente com o 2º postnodal; (1) Distal ao 2º postnodal.
25. Posição do subarculo: (0) Distal à bifurcação RP-MA; (1) Na bifurcação Rp-Ma ou proximal a ela.
26. Veia transversal curta separando IR2 e RP3 além de sua origem: (0) Presente; (1) Ausente ou extremamente reduzido, IR2 e RP3 unidos além de sua origem.

Lígula genital (Figura 6 Anexo B)

- 27. Segmento II com margem lateral serrilhada: (0) Ausente; (1) Presente.
- 28. Dobra interna: (0) Ausente; (1) Presente.
- 29. Longitude da dobra interna: (0) Curta, sem contato com SIII; (1) Diferencialmente longa, em contato com SIII.
- 30. Processo interno da lígula genital: (0) Ausente; (1) Presente.
- 31. Espinhos do segmento I (eixo): (0) Ausente; (1) Presente.
- 32. Projeções póstero-laterais do segmento II: (0) Ausente; (1) Presente.
- 33. Lóbulos laterais do segmento II: (0) Ausente; (1) Presente.
- 34. Espinhos nos lóbulos laterais do segmento II: (0) Ausente; (1) Presente.
- 35. Seio ectal no segmento III: (0) Ausente; (1) Presente.
- 36. Largura do seio ectal no segmento III: (0) Estreito; menor que a largura do segmento III; (1) Largo; quase da mesma largura do que o segmento III.
- 37. Lóbulos no seio ectal do segmento III: (0) Ausente; (1) Presente.

Cercos (Figura 7 Anexo B)

- 38. Forma ramo dorsal: (0) Não forcipado; (1) Forcipado.
- 39. Ápice ramo dorsal: (0) Forliforme; (1) Em forma de gancho; (2) Bilobulado.

Obs: Cercus de *Roppaneura*

- 40. Processo ventro-apical: (0) Ausente; (1) Presente.
- 41. Formato do processo ventro apical: (0) Com superfície convexa, seção aproximadamente arredondada, cerco aproximadamente filiforme; (1) Com estruturas bífidas.

Obs: de *Lamproneura* (1)

- 42. Estruturas acessórias do ramo dorsal: (0) Ausente; (1) Presente.
- 43. Posição das estruturas acessórias: (0) Processo médio-basal; (1) Processo ante-apical.
- 44. Ramo ventral: (0) Ausente; (1) Presente.
- 45. Formato do ramo ventral: (0) Truncado; (1) Filiforme; (2) Amplamente foliáceo.
- 46. Longitude ramo ventral: (0) Curto; (1) Longo.

Paraproctos (Figura 7, Anexo B)

47. Paraprocto: (0) Vestigial, pouco desenvolvido; (1) Desenvolvido.

Epiproctos (Figura 7 Anexo B)

48. Epiprocto: (0) Pouco desenvolvido; (1) Bem desenvolvido, com $\frac{1}{2}$ do comprimento do cerco ou mais.

Abdômen (Figura 7, Anexo B)

49. Margem posterior do 10º segmento abdominal masculino: (0) Inteiro ou com uma pequena fenda; (1) Dividida longitudinalmente em quase a metade de seu comprimento.

50. Margem lateral do 10º segmento abdominal masculino: (0) Redondada/Reta; (1) Angulada.

51. Pruiniscência segmentos 9º-10º abdominal masculino: (0) Ausente; (1) Presente.

Fêmea (Figura 8 Anexo B)

52. Comprimento do ovipositor: (0) Não ultrapassa o ápice abdominal; (1) Ultrapassa o ápice abdominal em uma distância igual ou superior ao comprimento do décimo segmento abdominal.

53. Dentes no ovipositor: (0) Ausente; (1) Presente.

54. Formato dos dentes no ovipositor: (0) uniformes; (1) irregulares.

55. Placa subasal: (0) Reduzida; (1) Desenvolvida.

56. Formato placa subasal: (0) Quadrada; (1) Triangular.

57. Tergo do 10º segmento: (0) Dividido dorsalmente; (1) Não dividido dorsalmente.

Coloração (Figura 9 Anexo B)

58. Cor dorsal da cabeça: (0) Uniformemente escura, sem marcas claras; (1) Com manchas pós-oculares e barra médiana; (2) Apenas com a barra médiana.

59. Cor mesotorácica: (0) Com listras ante umeral e médio-dorsal; (1) Sem áreas claras e escuras bem definidas, uniformemente escuras; (2) Apenas com a faixa dorsal média.

60. Cor mesotorácica escura: (0) Não se estende ventralmente atrás das coxas; (1) Estendendo-se ventralmente atrás das coxas.

61. Iridescência: (0) Ausente; (1) Presente.

Larva (Figura 10 Anexo B)

62. Cabeça, margem occipital: (0) Reto; (1) Concavo.
63. Margem lateral do pronoto (Projeção pontiaguda do protórax); projeção pontiaguda: (0) Ausente; (1) Arredondada; (2) Fortemente aguda.
64. Setas raptorais no palpo labial da larva: (0) Ausente; (1) Presente.
65. Nódulo das lamelas caudais: (0) Ausente; (1) Presente.
66. Visibilidade do nódulo das lamelas caudais: (0) Pouco desenvolvido; (1) Bem desenvolvido.
67. Formato das lamelas caudais: (0) Lamelar; (1) Sacoide; (2) Triquetral.
68. Ápice lamelas caudais: (0) Inteiro; (1) Não inteiro.
69. Número de cerdas labiais: (0) Nenhum; (1) Um par; (2) Dois pares ou mais.
70. Margem posterior do premento: (0) Menor do que o a metade do comprimento do palpo labial (1) Igual o maior do que o a metade do comprimento do palpo labial.

2.4. Análises filogenéticas

Foram utilizadas duas metodologias para as reconstruções filogenéticas: máxima parcimônia para os dados morfológicos e inferência bayesiana para os dados moleculares e de evidência total.

2.4.1 Máxima Parcimônia

A reconstrução filogenética foi realizada no software T.N.T. v. 1.6 (Goloboff, Farris & Nixon 2003) com as buscas heurísticas implementadas através da função TBR (*Tree Bisection Reconnection*). Foram realizadas 1000 réplicas, salvando 100 árvores por réplica e usando valor de *random seed* = 1. A análise foi realizada com a estratégia de pesagem implícita usando um valor de concavidade de concavidade $k = 3$. O suporte dos ramos foi calculado através de reamostragem de *Jackknife*, com 1000 réplicas e uma probabilidade de 35%. Os índices de consistência (IC) e retenção (IR) foram calculados através dos comandos base do TNT.

2.4.2 Inferência bayesiana

As análises filogenéticas realizadas através da inferência bayesiana foram executadas no programa *Mr. Bayes* 3.2.7 (Ronquist et al. 2012). Foram usadas as seguintes estratégias: genes individuais, genes concatenados e evidencia total. A busca pelo melhor modelo foi implementada

no *jModeltest2* (Darriba et al. 2012) e selecionado com base no critério de informação de Akaike (Akaike 1974). Os modelos evolutivos mais adequados para os marcadores foram: COI (TIM2+I+G, AIC = 8134.546), 16S (TIM3+I+G, AIC = 3831.073) e COI+16S (GTR+I, AIC = 7059.888), respetivamente. Para análise de evidência total, os dados morfológicos (partição 3 do conjunto de dados), foi implementado o modelo *Mk* com distribuição Gamma e sem proporção de sítios invariáveis. Essa é uma abordagem comum e adequada para análises filogenéticas baseadas em dados morfológicos o que permite capturar a variação na taxa de evolução entre diferentes caracteres morfológicos sem excluir caracteres invariáveis explicitamente, o que pode melhorar a resolução da árvore filogenética (Lewis 2001).

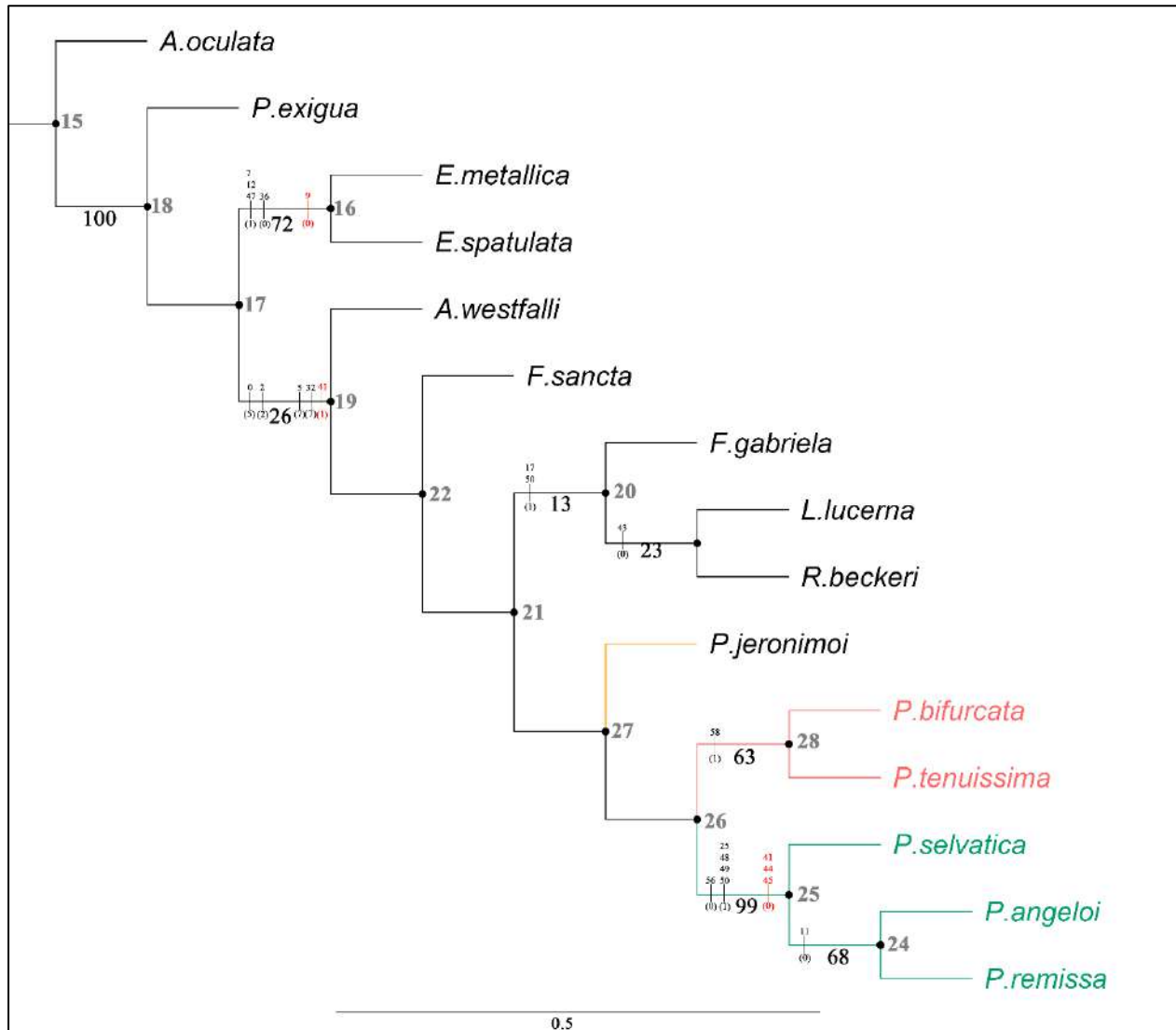
Duas simulações independentes de Monte Carlo Markov Chain (MCMC) foram implementadas no *MrBayes* 3.2.7 (Ronquist et al. 2012) com quatro cadeias para 5.000.000 de gerações com uma frequência de amostragem de 1.000 gerações na análise dos genes individuais (COI e 16s), e quatro cadeias de 10.000.000 para os genes concatenados (COI+16s) e evidência total (ET). A convergência e a mistura dos parâmetros amostrados foram verificadas no *Tracer* v1.7 (Rambaut et al. 2018) com 25% das árvores descartadas como “burn-in”. O suporte dos ramos foi avaliado pelas probabilidades *a posteriori* dos clados (Ronquist & Huelsenbeck 2003).

3. Resultados

3.1. Hipótese filogenética – dados morfológicos

As análises cladísticas resultaram em três árvores mais parcimoniosas, sendo retido apenas uma árvore com o *best score hit* = 868 das 1000 réplicas realizadas. As métricas da árvore recuperada foram: comprimento = 10.67, índice de retenção (IR) = 0.608 e índice de consistência (IC) = 0,723. A topologia da árvore obtida é apresentada na Figura 1. As relações internas deste grupo mostram a *Phasmoneura exigua* como grupo-irmão do clado que contém a *Epipleoneura* (nó 16, suporte *jackknife* = 72) mais os restantes representantes do clado *Roppaneura* (*sensu* Pessacq, 2014) (nó 19, suporte *jackknife* = 26), embora com baixo suporte. As espécies de *Psaironeura* foram recuperadas como um clado monofilético, de suporte baixo, com *P. jeronimoi* como grupo irmão dos grupos formados *P. bifurcata* + *P. tenuissima* (suporte médio, nó 28, *jackknife* = 23) suportado por seis sinapomorfias sem ambiguidade e *P. selvatica* + (*P. angeloi* + *P. remissa*) (nó 25, *jackknife* = 99) suportado por uma sinapomorfia sem ambiguidade.

198



199

200

201

202

203

204

205

206

207

208

Figura 1. Topologia da hipótese filogenética para as espécies de *Psaironeura* e suas relações dentro do clado *Roppaneura* reconstruída com base na análise de Máxima Parcimônia a partir dos dados morfológicos. Números em cinza indicam o número do nó. Valores embaixo dos ramos representam o valor de suporte do ramo baseado no reamostragem do *Jackknife* (valor de 35%). Os traços verticais representam a polarização das séries de transformação, onde os números acima dos traços indicam o carácter e embaixo o estado de polarização. Caracteres em preto indicam sinapomorfias ou autapomorfias sem ambiguidade, e os vermelhos sinapomorfias ou autapomorfias ambíguas.

3.2 Hipóteses filogenéticas – dados moleculares

As relações internas deste clado mostraram variações as quais são descritas a continuação:

COI

A topologia recuperada para o COI é apresentada na Figura 2. *Phasmoneura exigua* foi recuperada como o táxon basal do grande clado interno, que agrupa os demais táxons analisados. O gênero *Epipleoneura* não foi recuperado como monofilético: *E. metallica* e *E. venezuelensis* formam um clado bem suportado (pp = 1), enquanto *E. spatulata* se posiciona separadamente, como o táxon basal de dois clados bem definidos.

A análise filogenética recuperou três clados principais: o primeiro clado (nó 12) inclui *Roppaneura beckeri* como grupo-irmão das espécies de *Forcepsioneura* (pp = 1); o segundo clado (nó 15) agrupa *A. westfalli*, posicionada como táxon basal de *Psaironeura* (pp = 1); e o terceiro clado (nó 17) reúne as espécies de *Psaironeura*, com *P. jeronimoi* como grupo-irmão das demais (pp = 0,93). As demais espécies dividem-se em dois subclados: o subclado do nó 18, agrupa as espécies do grupo *remissa* e é composto por *P. angeloi* e *P. remissa* (pp = 1); e o subclado do nó 20 agrupa as espécies do grupo *tenuissima* e é composto por *P. tenuissima* e *P. bifurcata* com suporte máximo (pp = 1), exibindo subdivisões internas correspondentes às variantes morfológicas identificadas nos morfotipos. Essa topologia confirma a monofilia de *Psaironeura*, embora com níveis de suporte que variam entre os diferentes nós.

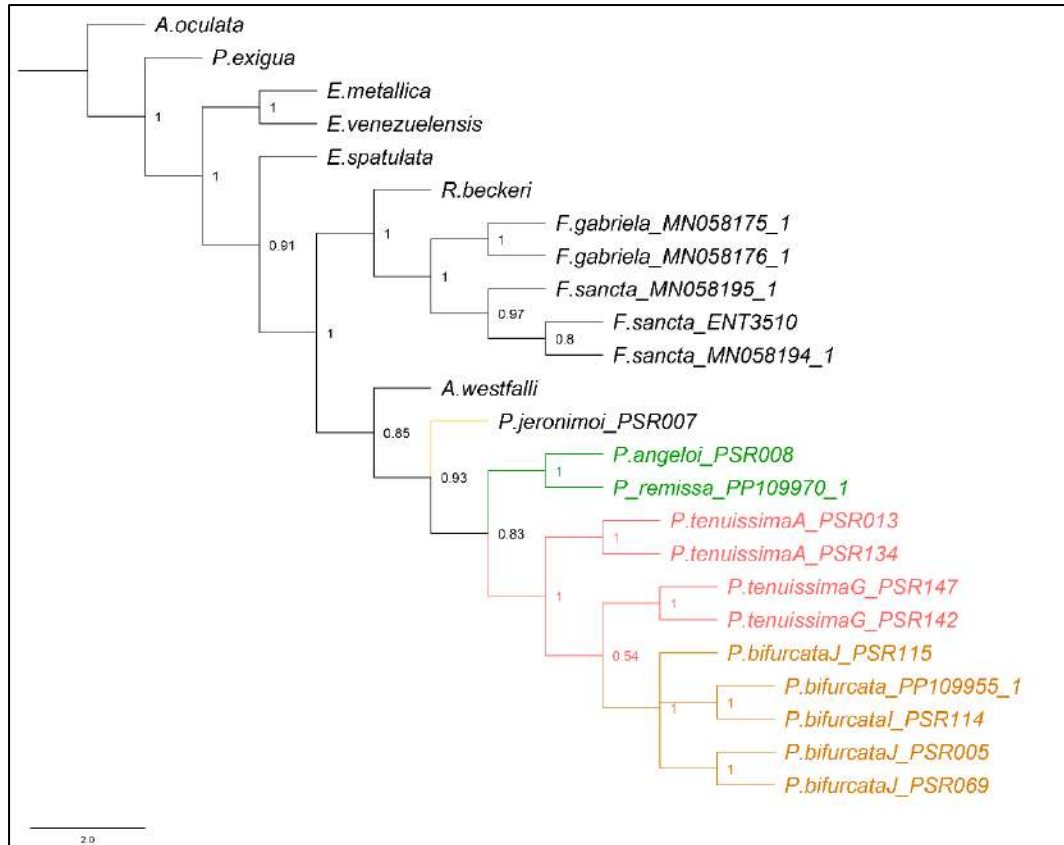


Figura 2. Hipótese filogenética reconstruída com base na análise de Inferência Bayesiana para o marcador molecular COI. Número nos nós = valor do suporte (probabilidade a posteriori).

16s

A topologia recuperada para o 16s é apresentada na Figura 3. A reconstrução filogenética recuperou dois clados bem suportados. *Psaironeura* foi recuperado como um grupo polifilético, com *Ps. remissa* posicionada na base do clado (sem suporte); *Ps. jeronimoi* foi recuperada em um clado de suporte moderado junto com *F. sancta* (pp = 0.53). Por outro lado, as espécies *Ps. tenuissima* e *Ps. bifurcata* foram recuperadas em um clado bem suportado (pp = 1), que tem como grupo irmão a *Ph. exigua*.

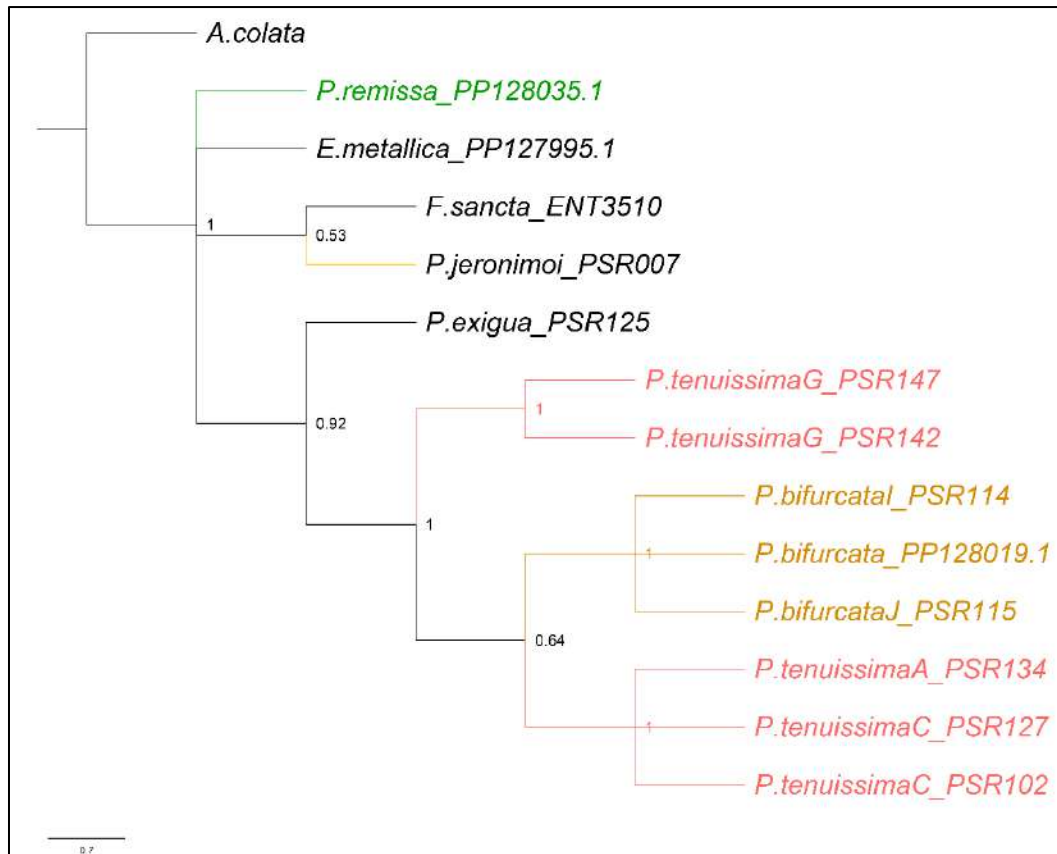


Figura 3. Hipótese filogenética reconstruída com base na análise de Inferência Bayesiana para o marcador molecular 16s. Número nos nós = valor do suporte (probabilidade a posteriori).

COI e 16s (concatenados)

A topologia recuperada para os genes concatenados é apresentada na Figura 4. A reconstrução filogenética foi congruente com as análises morfológica e de COI, recuperando *Ph. exigua* como o táxon basal de um clado principal bem suportado (pp = 1) que agrupa os demais táxons. Dentro deste clado, foram recuperados quatro grupos bem suportados.

O gênero *Epipleoneura* foi recuperado como monofilético, embora com suporte moderado (pp = 0.51). Outro clado inclui *R. beckeri* como grupo irmão das espécies de *Forcepsioneura*, com suporte alto (pp = 0.99). Por outro lado, *Psaironeura* foi recuperado como um grupo polifilético, com *P. jeronimoj* posicionada na base do clado (sem suporte). Além disso, *Ps. angeloi* e *Ps. remissa* formam um clado independente de alto suporte (pp = 1), separado do clado que agrupa *P. tenuissima* e *Ps. bifurcata* (pp = 1), também com suporte alto.

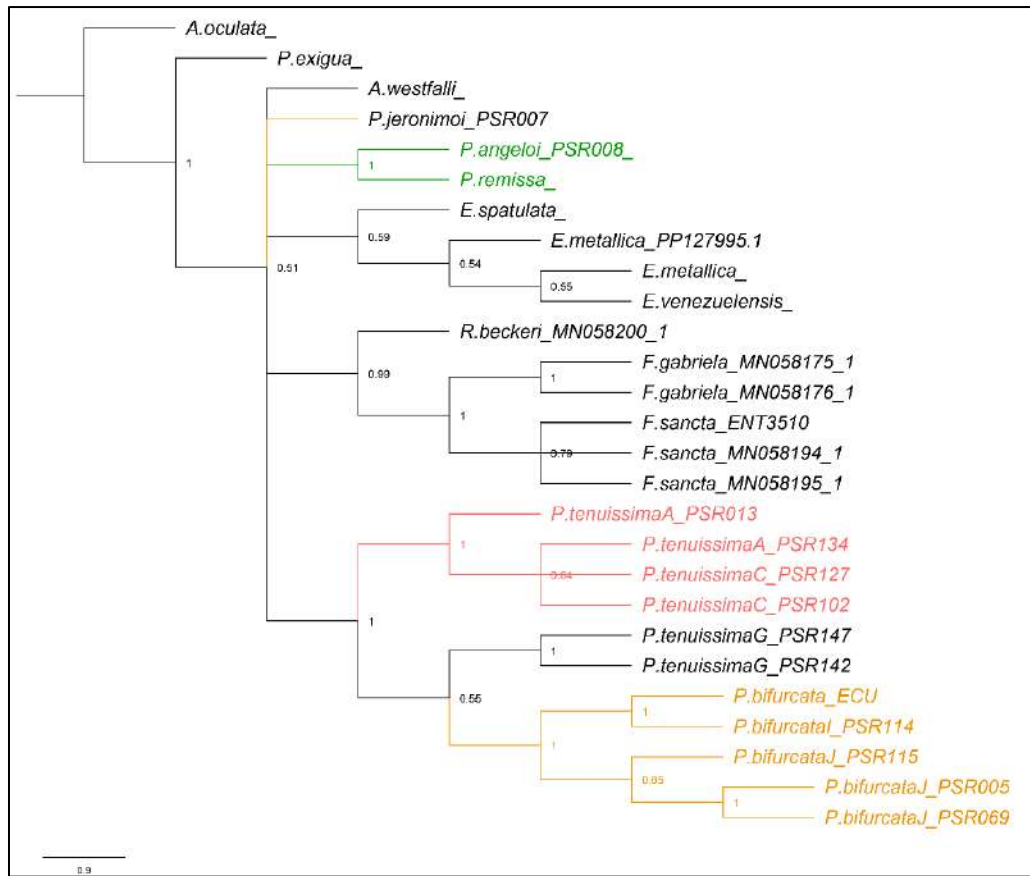


Figura 4. Hipótese filogenética reconstruída com base na análise de Inferência Bayesiana para os marcadores moleculares COI e 16s. Número nos nós = valor do suporte (probabilidade a posteriori).

Evidência total

A topologia recuperada de evidência total é apresentada na Figura 5. A reconstrução filogenética foi congruente com as análises morfológica, COI e concatenada, recuperando *Ph. exigua* como o táxon basal de um clado principal bem suportado ($pp = 1$), que agrupa os demais táxons. Diferentemente da análise concatenada, dentro deste clado foram recuperados três grupos bem suportados.

O gênero *Epipleoneura* foi recuperado como monofilético, com alto suporte ($pp = 1$), refletindo a coesão evolutiva desse grupo. Um segundo clado inclui *P. jeronimoj* como o táxon basal de um agrupamento mais amplo que reúne as espécies de *Amazonuera*, *Roppaneura* e

Forcepsioneura. Esse clado, embora bem definido, apresenta suporte médio no nó basal ($pp = 0.61$), indicando possíveis incertezas nas relações internas.

Por outro lado, os grupos *remissa* e *tenuissima* foram recuperados como clados monofiléticos e irmãos, ambos com suporte alto ($pp = 1$). Dentro do clado *tenuissima*, as relações internas revelam subgrupos bem definidos, o que sugere um padrão de diversificação recente

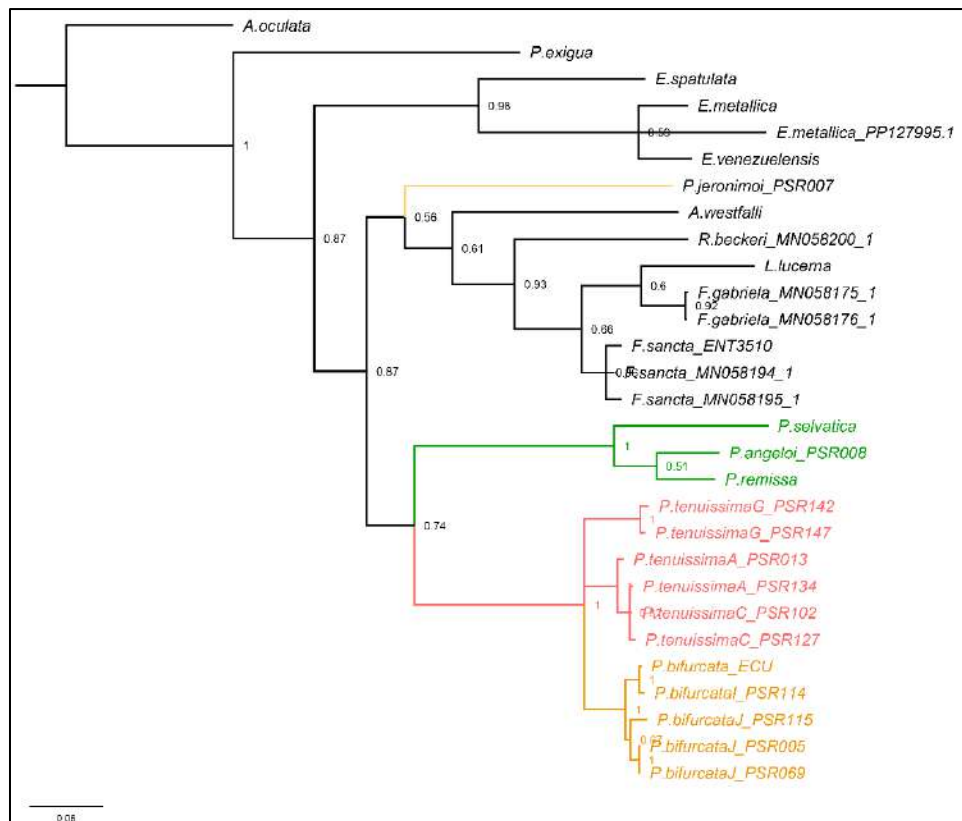


Figura 26. Hipótese filogenética reconstruída com base na análise de Inferência Bayesiana com base na evidencia total. Número nos nós = valor do suporte (probabilidade a posteriori).

3. Discussão

Os resultados em geral sugerem algumas mudanças no clado *Roppaeneura*, como definido por Pessacq (2008), que merecem destaque. Apesar de não serem totalmente congruentes, as relações de *Phasmoneura* e *Psaironeura* mostraram variações. Exceto pela reconstrução obtida com o marcador 16S, as demais análises foram consistentes em recuperar *Phasmoneura* como externa ao clado que inclui os demais representantes de *Roppaeneura*.

Esses resultados podem ser explicados pelas sinapomorfias exclusivas que o gênero apresenta, que, apesar de não terem sido recuperadas na análise de máxima parcimônia, justificam e estão em concordância com os resultados obtidos. Por exemplo, a ausência de uma unha pretarsal bem desenvolvida, a fronte arredondada, a presença de um processo anteapical em forma de expansão côncava nos cercos dos machos, a morfologia única da lígula genital, que apresenta uma dobra interna muito reduzida sem contato com o SIII, com um processo em forma de "U" e a margem lateral do SII serrilhada, além da ausência de lóbulos laterais projetados no segmento SII.

Dessa forma, o clado *Roppaneura* inclui todos os gêneros cujos representantes possuem as seguintes características em comum: frente angulada, unha pretarsal desenvolvida e dobra interna da lígula genital presente. Esses caracteres são compartilhados, estando presentes nos representantes dos gêneros *Amazonaura*, *Forcepsioneura*, *Lamproneura*, *Psaironeura* e *Roppaneura*, cujas relações internas apresentaram diferentes topologias, limitando qualquer tipo de inferência sólida sobre seus vínculos de parentesco.

E no final... o que acontece com *Psaironeura*?

Psaironeura, por sua vez, não é um grupo natural, embora as análises de parcimônia e do marcador COI tenham recuperado a monofilia do gênero. No entanto, as demais três topologias não agruparam todos os táxons do gênero em um único clado. Além disso, o número de sinapomorfias exclusivas do grupo *remissa*, assim como os altos valores de suporte para ambos os grupos (*remissa* e *tenuissima*), são considerados evidências suficientes para sustentar essa afirmação.

Psaironeura jeronimoi apresentou a maior variação nas relações do gênero, sendo recuperada em várias topologias como um táxon separado dos grupos *remissa* e *tenuissima*. Mendoza-Penagos et al. (2022) relacionaram *P. jeronimoi* às espécies do segundo grupo, apresentando o padrão morfológico dos cercos coerente com essas espécies, diferenciando-se apenas pela coloração do protórax. Contudo, os resultados obtidos aqui contradizem essa proposta e mostram que esta espécie não está relacionada a nenhum dos grupos, sugerindo que se trata de um táxon independente. É necessário ressaltar que, entre os táxons avaliados, não foi possível realizar a avaliação morfológica pelo procedimento de MEV em *P. jeronimoi* e *P. selvatica*, e a ausência de alguns caracteres pode ter influenciado as reconstruções filogenéticas. Além disso, as

análises de reconstrução filogenética baseadas no gene 16S apresentaram a maior divergência nos resultados o que poderia ter sido influenciado pelo baixo amostragem dos taxa.

A partir desses resultados, neste trabalho propõe-se uma reorganização de *Psaironeura*. De acordo com a análise de evidência total (Figura 5), a topologia recuperada indica claramente que os grupos de espécies *remissa* e *tenuissima* são dois grupos bem estabelecidos e nesse contexto, justifica-se elevar os à categoria taxonômica de gêneros, conforme apresentado a seguir:

***Psaironeura* Williamson, 1915**

Fig. 36 (distribuição espécies)

Williamson (1915): 618, 620 (gênero proposto com *P. remissa* como a espécie-tipo, incluindo *Protoneura tenuissima*, *Protoneura sancta* e *Psaironeura cerasina* sp. nov.);— Williamson (1916): 30 (relações de *Psaironeura* com *Phasmoneura* gen. nov.);— Santos (1968): 221 (medidas de *P. remissa* e *P. cerasina*);—Esquivel (1993): 703-707 (descrição de *P. selvatica*);—Bridges (1994): 43, 52, 60, 141, 200, 208, 232 (Catálogo de nomes de famílias, gêneros e espécies de Odonata, lista de espécies, ilustrações);— Heckman (2008): 580 (chave, ilustrações, distribuição);—Pessacq (2008): 523, 525, 526 (chave, diagnóstico, filogenia);— Hoffman (2009): 65 (lista de espécies do Peru);—Garrison et al. (2010): 341, 381-383 (chave genérica, diagnóstico, ilustrações, distribuição, habitat, comentários);—Pessacq et al. (2012): 7, 12-13 (distribuição no Brasil, comentários);—Tennesen (2016): 28-37 (descrição de *P. angeloi* sp. nov.)—Roman-Heracleo et al. (2021): 1-6 (descrição da larva do instar final de *P. angeloi*).

Espécie-tipo: *Protoneura remissa* (Calvert, 1903), por designação original.

Diagnose. Macho: lígula genital com lóbulos laterais do SII projetados em forma de flagelo; presença de espinhas (uma série de pequenos espinhos ou uma única cumprida), margem lateral do S10 angulado, margem dorsal do 10 dividido, mas do que a metade do seu comprimento, mesotórax escuro, sem manchas claras, e com iridescência.

Espécies incluídas: *Psaironeura angeloi* Tennesen, 2016; *Psaironeura remissa* Calvert, 1903; *Psaironeura selvatica* Ramirez, 1993.

Distribuição: Sul do México até norte do Equador, incluindo Colômbia, Costa Rica, Nicarágua, Panamá e Venezuela.

Psaironeura angeloi Tennessen, 2016

Fig. 6 (#m e #f *habitus*), Fig. 7 (#m e #f tórax), Fig. 8 (#m e #f apêndices caudais), Fig. 9 (#m lígula genital), Fig. 10 (foto em campo).

***Psaironeura angeloi*:** Tennessen (2016): 28-37 (descrição original m# e f#).

Etimologia: Nomeado em homenagem ao Dr. Angelo B. M. Machado, em reconhecimento à sua contribuição para a entomologia.

Localidade-tipo: Província de Esmeraldas, Equador.

Distribuição geográfica: Colômbia, Costa Rica, Equador, Nicarágua, Panamá e Venezuela.

Descrição da fêmea: Sim

Descrição da larva: Sim, Román-Herácleo et al., 2021.

Faixa altitudinal: 129–429 m.

Estado de conservação (IUCN): DD (Dados Deficientes), segundo Tennessen et al. (2016).

Material tipo: não examinado.

Material examinado: (128m#m#, 8f# f#). Anexo B.

Características morfológicas: Machos e fêmeas são predominantemente verdes com brilho metálico, cabeça escura, exceto pelo labro, clípeo e mandíbulas que são marrons claros. Mesepisterno completamente verde escuro com iridescência, metepsiterno, metepimeron e pecto marrom claro (Fig. 7). **Cercos** (Fig. 8-d): em vista dorsal de aspecto forcipado e na lateral de aspecto foliáceo; ramo dorsal com ápice em forma do gancho; ramo ventral amplamente expandido e côncavo; margem externa com formato oval, projetada posteriormente; margem ventral curvada

366 para dentro diferenciando uma indentação (Fig. 8 a e c); bordas externas dos dois cercos
 367 convergentes no ápice do ramo ventral, não paralelas (Fig. 8b). *Paraproctos*: pouco desenvolvidos
 368 e de forma arredondada. **Lígula genital** (Fig. 9 a-d): dobra interna desenvolvida entrando em
 369 contato com SIII; SIII em vista ectal de largura menor ao SII; seio ectal presente e estreito sem
 370 presença de lóbulos; dobra interna mais larga do que SIII, com micro ornamentações (Fig. 8d);
 371 lóbulos laterais no SIII projetados em forma de flagelos, fortemente curvados, com presença de
 372 uma série de espinho na superfície ectal (Fig. 8c). **Coloração** (Fig. 10 a-c): espécies de olhos
 373 vermelhos; tórax com iridescência; machos com S8-S10 pruiniscentes.

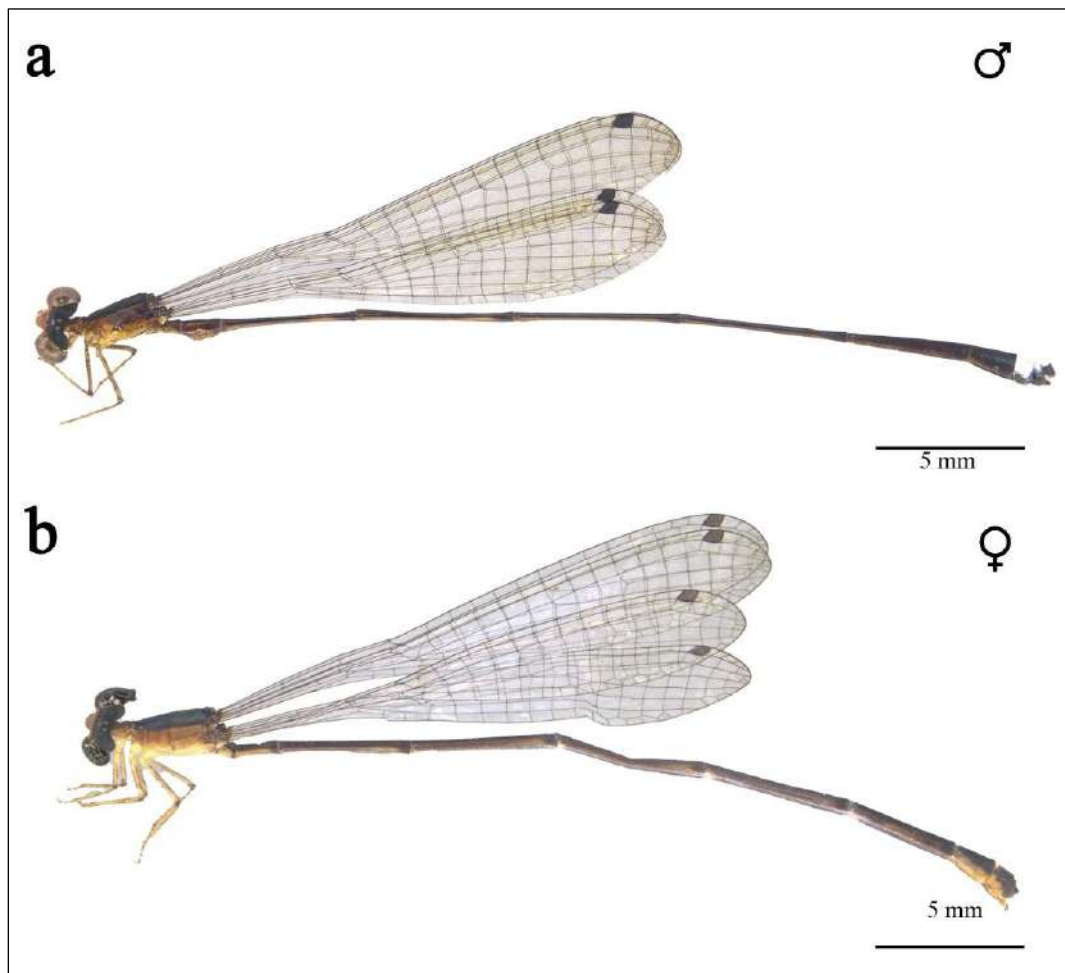


Figura 6. *Habitus de Psaironeura angeloi* Habitus (a) macho, (b) fêmea.

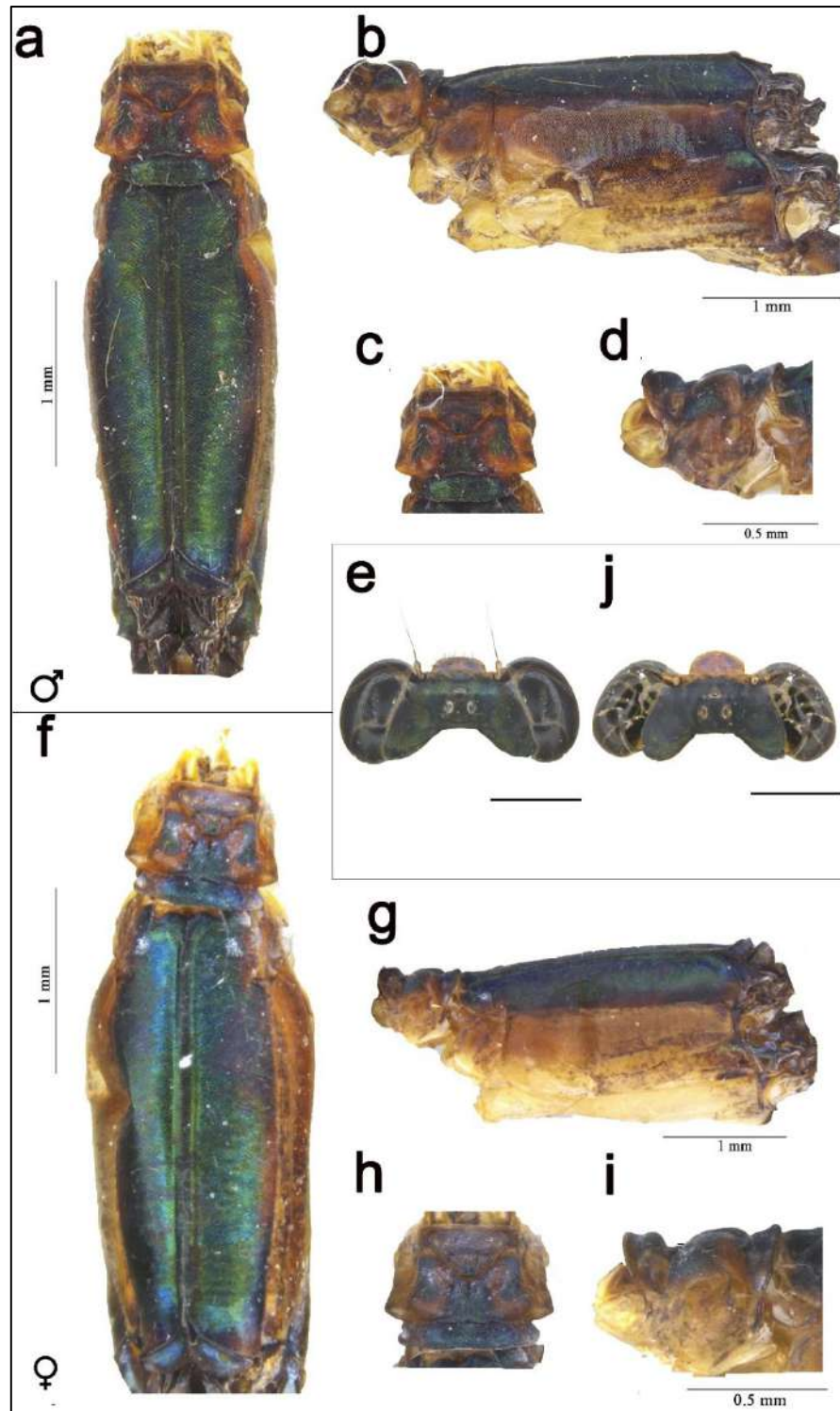


Figura 7. Detalhes da cabeça, protórax e tórax de *Psaironeura angeloi* (a-e) macho, (f-j) fêmea. (a, f) sintórax em vista dorsal. (b, g) sintórax em vista lateral. (c, h) protórax em vista dorsal. (d, i) protórax em vista lateral. (e, j) Cabeça em vista dorsal.

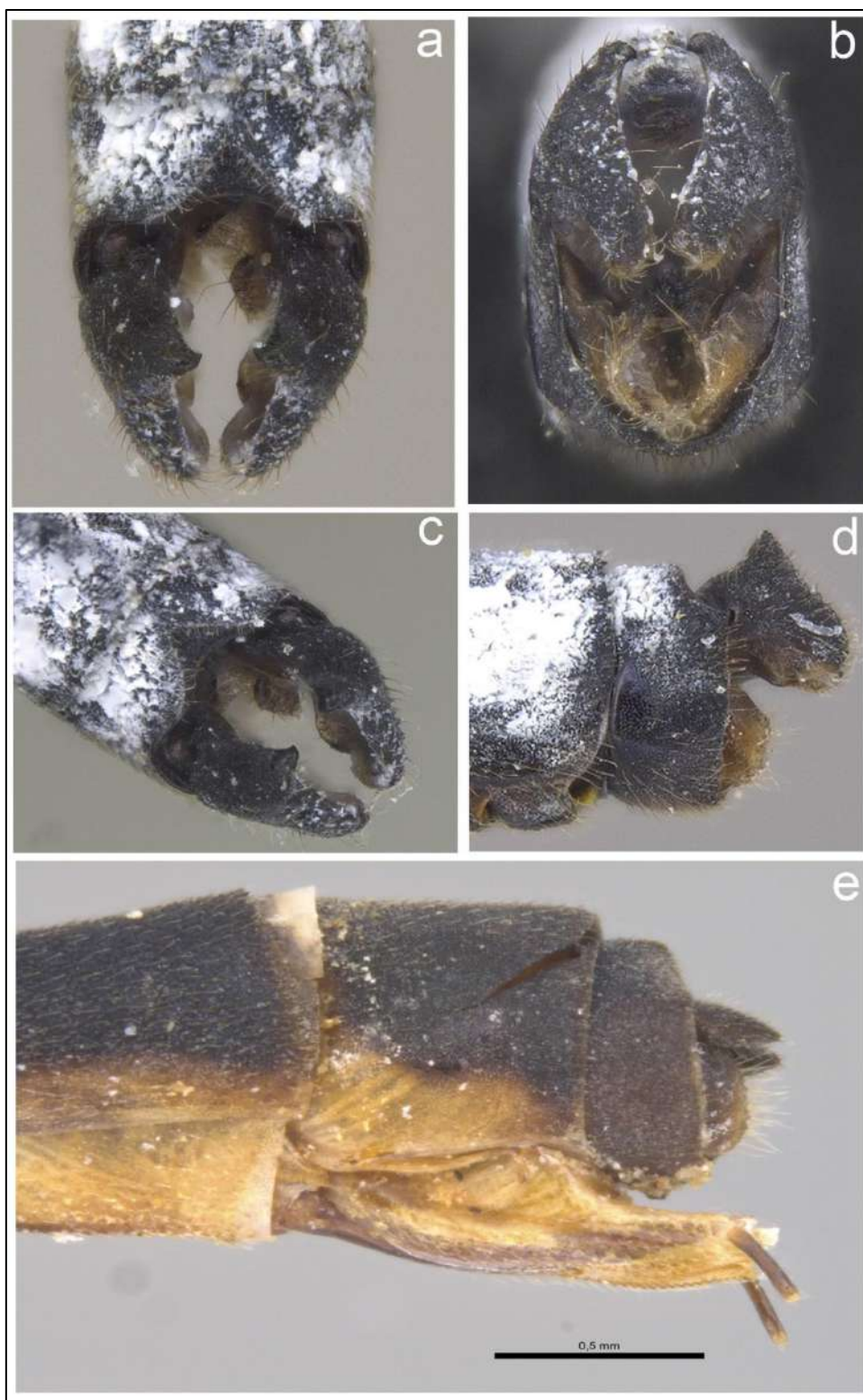


Figura 8. Detalhe dos apêndices caudais em *Psaironeura angeloi*: (a-d) cercos do macho, (f) ovipositor da fêmea. (a) cercos em vista dorsal. (b) cercos em vista posterior. (c) cercos em vista dorso-lateral. (d) cercos em vista lateral. (e) ovipositor da fêmea em vista lateral.

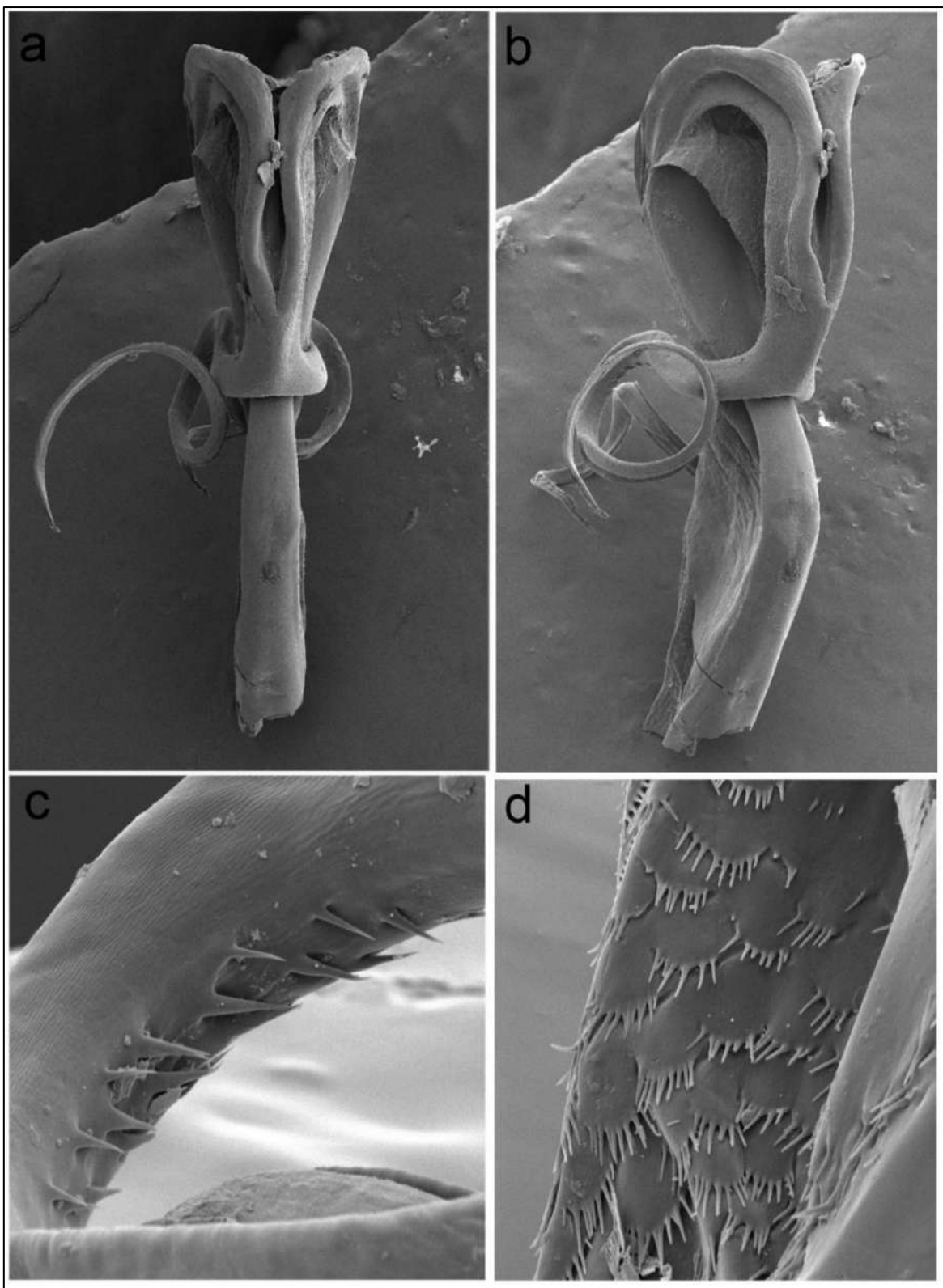


Figura 9. Lígula genital de *Psaironeura angeloi*: (a) vista ectal. (b) vista ecto-lateral, (c) filera de espinhos na superfície ectal do flagelo, (d) micro ornamentações dobra interna.



Figura 10. Fotografias em campo de *Psaironeura angeloi*: (a-b) macho, (c) fêmea. Autoria das fotos: Ken Tennessen (a), Deniss Paulson (b-c).

***Psaironeura remissa* Williamson, 1915**

Fig 11. (foto holótipo), Fig. 12 (#m e #f *habitus*), Fig. 13 (#m e #f tórax), Fig. 14 (#m e #f apêndices caudais), Fig. 15 (#m lígula genital), Fig. 16 (foto em campo), Fig. 36 (mapa de distribuição)

Protoneura remissa Calvert, 1903: 141, 144, 145, placa V figura 43 (descrição original m# e f#, 921 ilustrações do cercus do macho).

Psaironeura remissa Williamson (1915): 618, 620, 629 (transferência de *Protoneura* para *Psaironeura*, chaves para gênero e espécie, comentários sobre variações das populações da Costa Rica.

Etimologia: *remissa*: em homenagem à sua forma de voar, "remissa" em latim.

404 **Localidade-tipo:** Teapa - Tabasco, México.

405 **Distribuição geográfica:** México, Costa Rica.

406 **Descrição da fêmea:** Sim

407 **Descrição da larva:** Não

408 **Faixa altitudinal:** 129–429 m.

409 **Estado de conservação (IUCN):** DD (Dados Deficientes), segundo Tennessen et al. (2016).

410 **Material tipo revisado:** sim (Fig. 11, por fotos)

411 **Material examinado:** (12m#m#, 2f#f#), Anexo B.

412

413 **Características morfológicas:** Machos e fêmeas predominantemente verdes com brilho metálico,
 414 cabeça escura, exceto pelo labro, clípeo e mandíbulas que são marrom claro; Mesepisterno e
 415 Metepimeron principalmente verdes escuro com iridescência, pecto marrom claro (Fig. 13).
 416 **Cercos** (Fig. 15 a-d): em vista dorsal de aspecto forcipado e na lateral de aspecto foliáceo; ramo
 417 dorsal com ápice em forma de gancho não levantado; ramo ventral amplamente expandido,
 418 côncavo com a margem interior reta e a margem posterior com formato oval, parte posterior não
 419 projetado posteriormente; margem ventral curvada para dentro diferenciando sem indentação (Fig.
 420 14 c); bordas externas dos cercos paralelas (Fig. 14b); *Paraproctos*: pouco desenvolvidos e de
 421 forma arredondada; *ovipositor*: curto não superando o comprimento dos cercos; placa subasal
 422 triangular. **Lígula genital** (Fig. 15 a-d): dobra interna desenvolvida entrando em contato com SIII
 423 (15b, na foto não parece, mas é possível por conta do efeito do vácuo); SIII em vista ectal de largura
 424 igual ao SII; seio ectal presente e largo na parte anterior e estreito na parte posterior, com presença
 425 de lóbulos; dobra interna mais larga do que SIII, com micro ornamentações (Fig. 14d); lóbulos
 426 laterais no SIII projetados em forma de flagelos, fortemente curvados, com presença de um único
 427 espinho na superfície ectal (Fig. 8c). **Coloração** (Fig. 16): espécies de olhos verdes; tórax com
 428 iridescência; machos com S8-S10 pruiniscentes.



Figura 11. Holótipo de *Psaironeura remissa* Calvert, 1909. (a) *Habitus* em vista dorsal e detalhe das etiquetas, (b) *Habitus* em vista lateral.

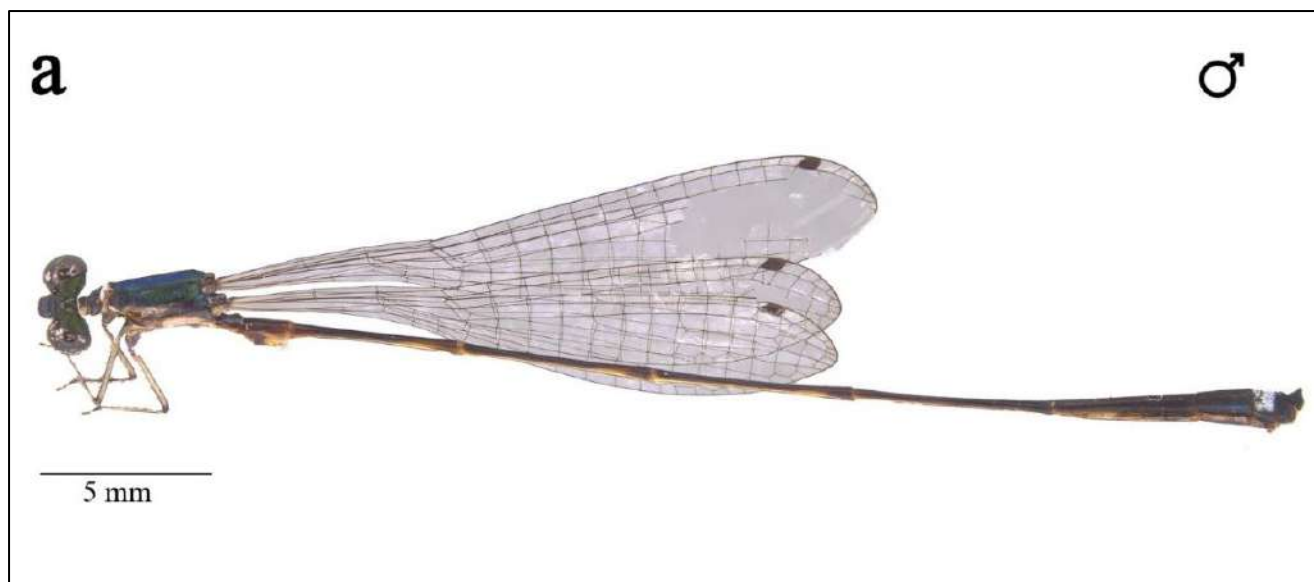


Figura 12. *Habitus de Psaironeura remissa* macho.

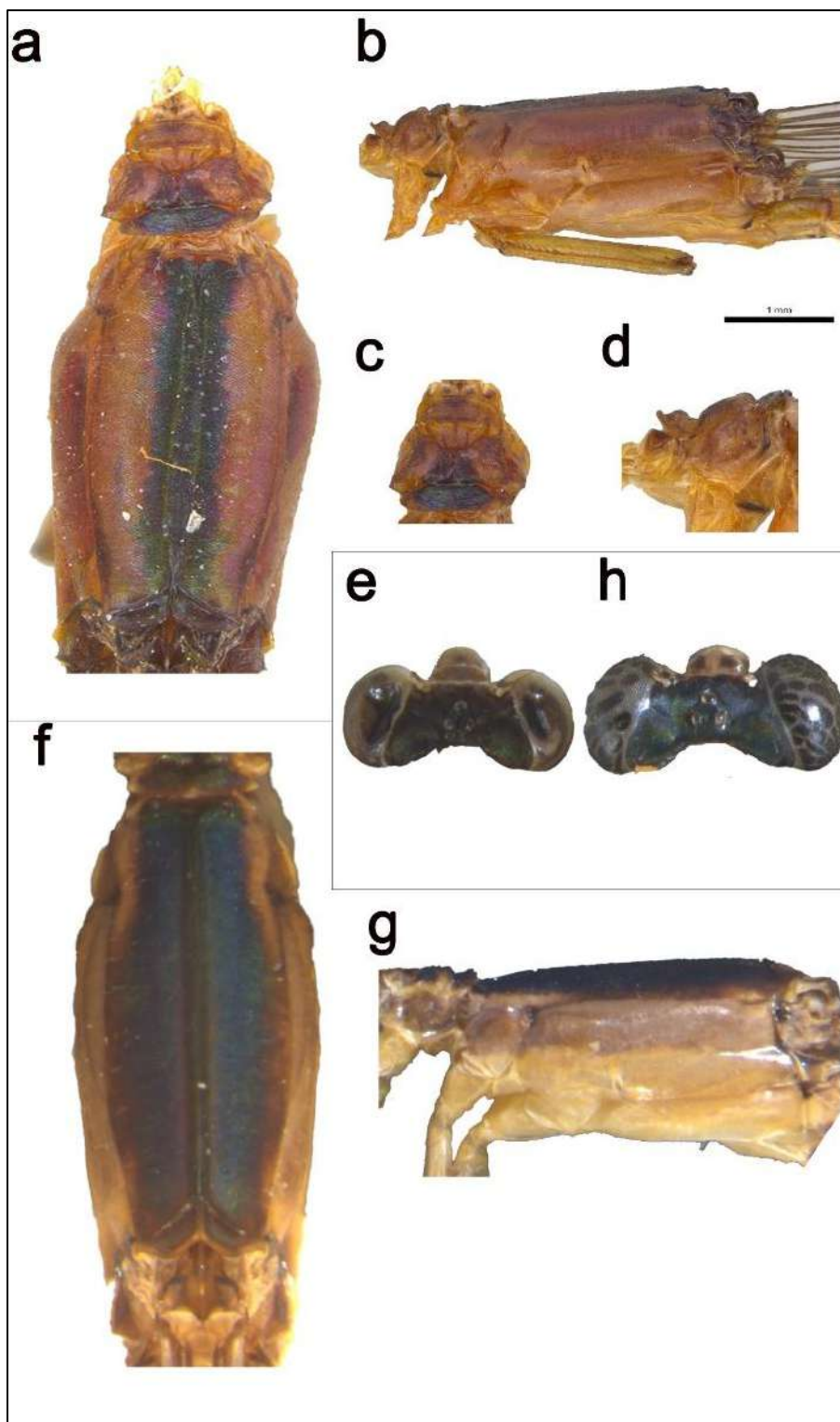


Figura 13. Detalhes da cabeça, protórax e tórax de *Psaironeura remissa*. (a-d) macho, (f-h) fêmea. (a, f) sintórax em vista dorsal. (b, g) sintórax em vista lateral. (c) protórax em vista dorsal. (d) protórax em vista lateral. (e, h) Cabeça em vista dorsal.

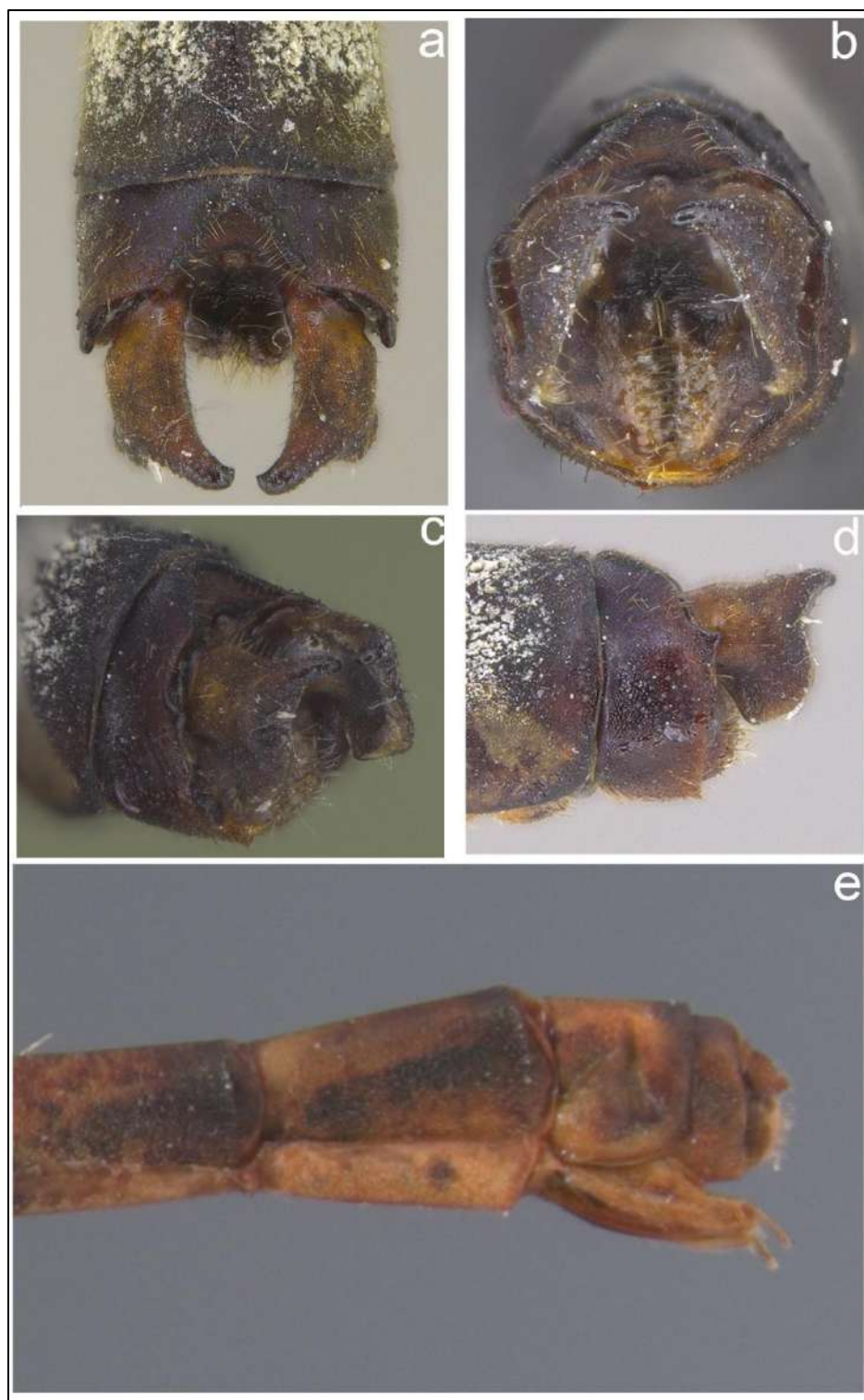


Figura 14. Detalhe dos apêndices caudais em *Psaironeura remissa*: (a-d) cercos do macho, (f) ovipositor da fêmea. (a) cercos em vista dorsal. (b) cercos em vista posterior. (c) cercos em vista dorso-lateral. (d) cercos em vista lateral. (e) ovipositor da fêmea em vista lateral.

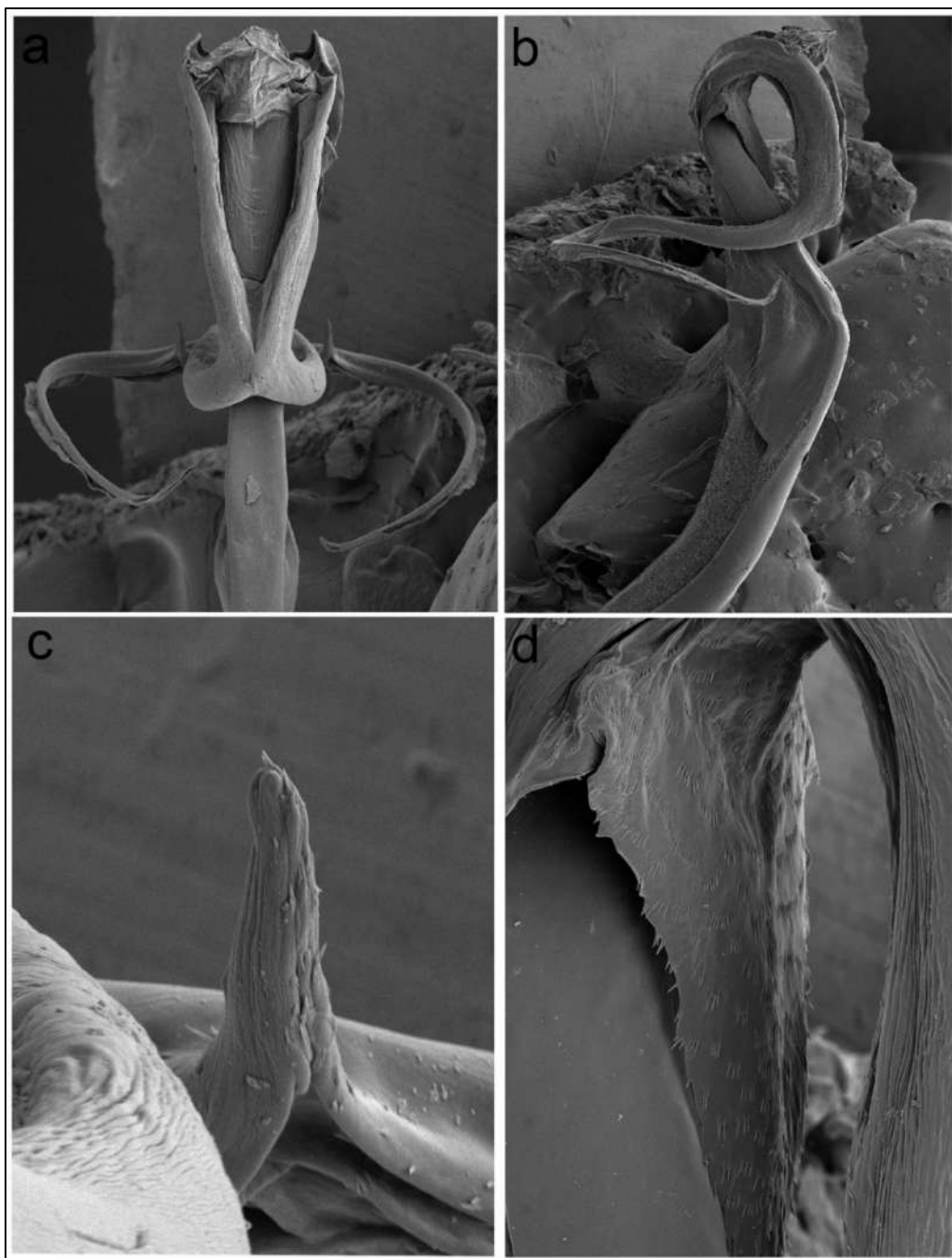


Figura 15. Lígula genital de *Psaironeura remissa*: (a) vista ectal. (b) vista lateral, (c) detalhe do único espinho na superfície ectal do flagelo, (d) micro ornamentações dobra interna.



Figura 16. Fotografias em campo de *Psaironeura remissa*: Autoria da foto: Deniss Paulson.

Psaironeura selvatica Esquivel, 1997

Fig. 17 (#m e #f *habitus*), Fig. 18 (#m e #f tórax), Fig. 19 (#m e #f apêndices caudais), Fig. 20 (foto em campo), Fig. 36 (mapa de distribuição)

***Psaironeura selvatica*:** Esquivel (1993): 703-707 (descrição macho e fêmea).

Etimologia: *selvatica*: em homenagem à floresta onde foi coletada “La Selva”.

Localidade-tipo: Puerto Rico, Sarapiquí, Provincia Heredia, Costa Rica.

Distribuição geográfica: Costa Rica.

Descrição da fêmea: Sim

Descrição da larva: Não

Faixa altitudinal: 129–429 metros acima do nível do mar.

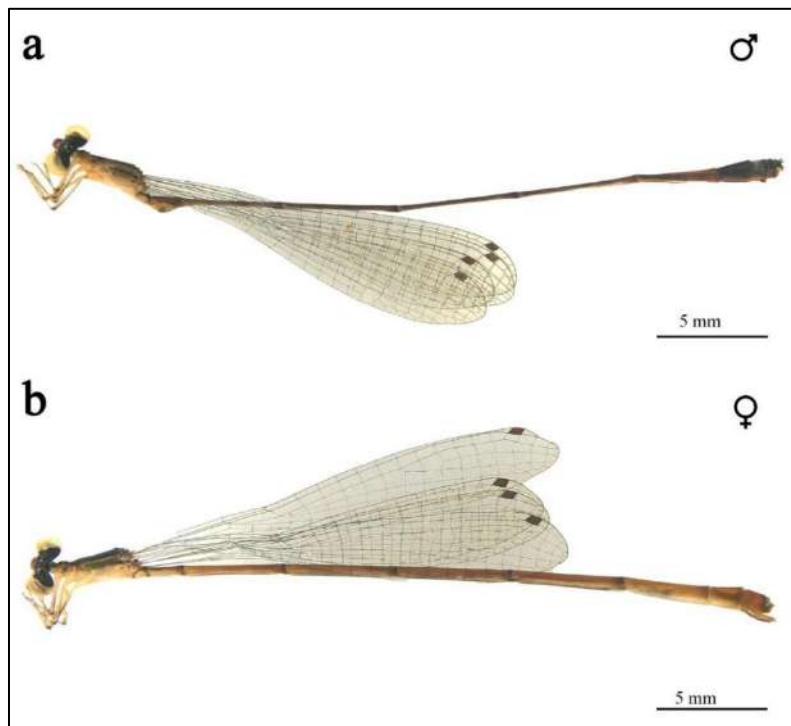
463 **Estado de conservação (IUCN):** DD (Dados Deficientes), segundo Tennessen et al. (2016).

464 **Material tipo revisado:** sim (Fig. 17 por fotos).

465 **Material examinado:** (3m#m#, 1f#f#) Anexo B.

466

467 **Características morfológicas:** Machos e fêmeas predominantemente verdes com brilho metálico,
 468 cabeça escura, exceto pelo labro, clípeo e mandíbulas que são marrom claro; Mespisterno verde
 469 com banda antehumeral marrom, metepimeron principalmente verdes escuro com iridescência,
 470 pecto marrom claro (Fig. 18). **Cercos** (Fig. 20 a-c): em vista dorsal de aspecto forcipado e na lateral
 471 de aspecto foliáceo; ramo dorsal com tubérculo na base, ápice em forma de espinho; ramo ventral
 472 amplamente expandido projetado posteriormente, côncavo com a margem quadrado; margem
 473 ventral curvada para dentro sem indentação (Fig. 19 a); bordas externas dos cercos paralelas;
 474 *Paraproctos*: pouco desenvolvidos de forma arredondada; *ovipositor*: longo superando o
 475 comprimento dos cercos; placa subasal triangular. **Coloração** (Fig. 20): espécies de olhos
 476 vermelhos; tórax com iridescência; machos com S8 pruiniscente.



477

478 **Figura 17.** *Habitus* de *Psaironeura selvatica* (a) macho, (b) fêmea.

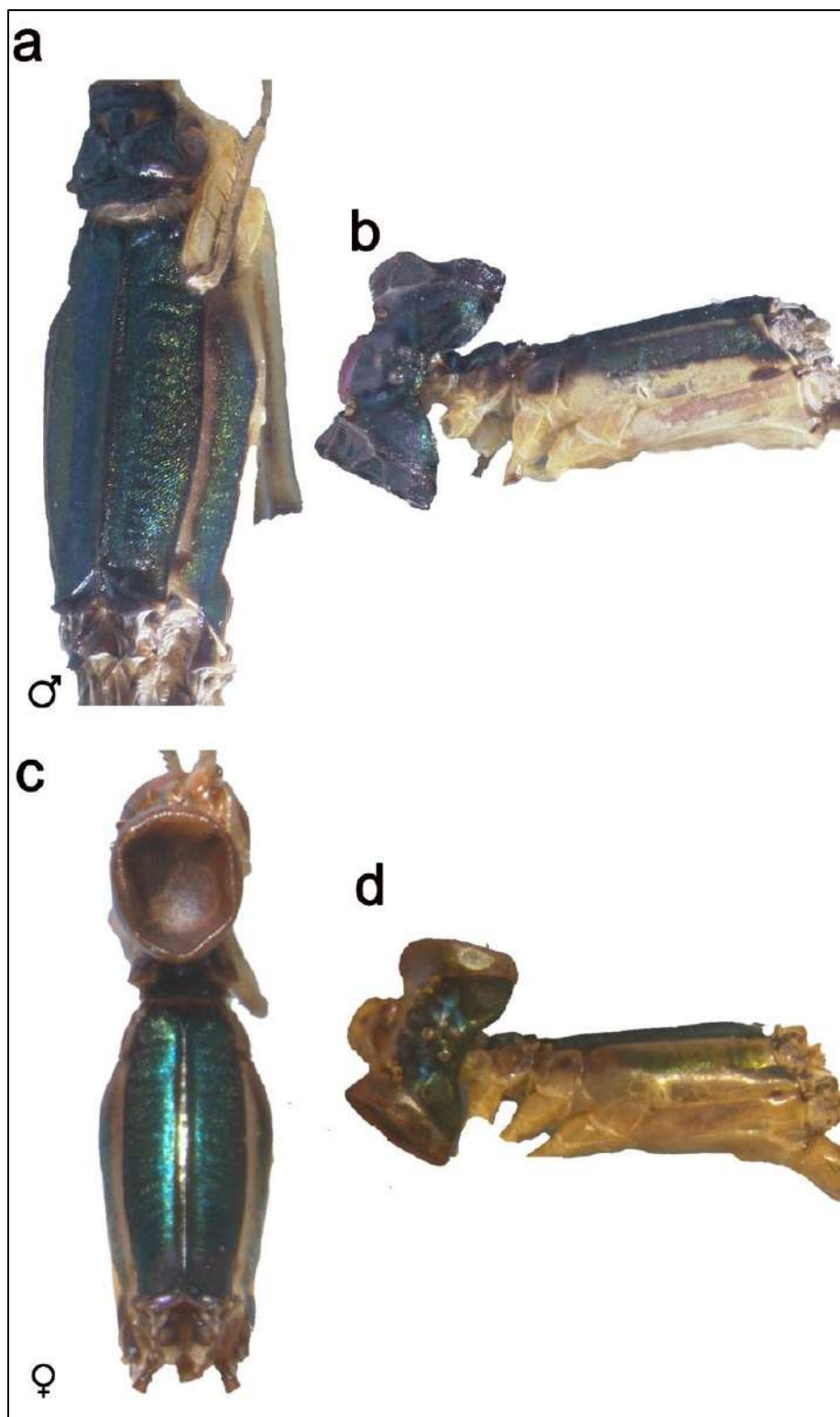


Figura 18. Detalhes da cabeça, protórax e tórax de *Psaironeura selvatica*. (a-b) macho, (c-d) fêmea. (a, c) sintórax em vista dorsal. (b, d) sintórax em vista lateral.

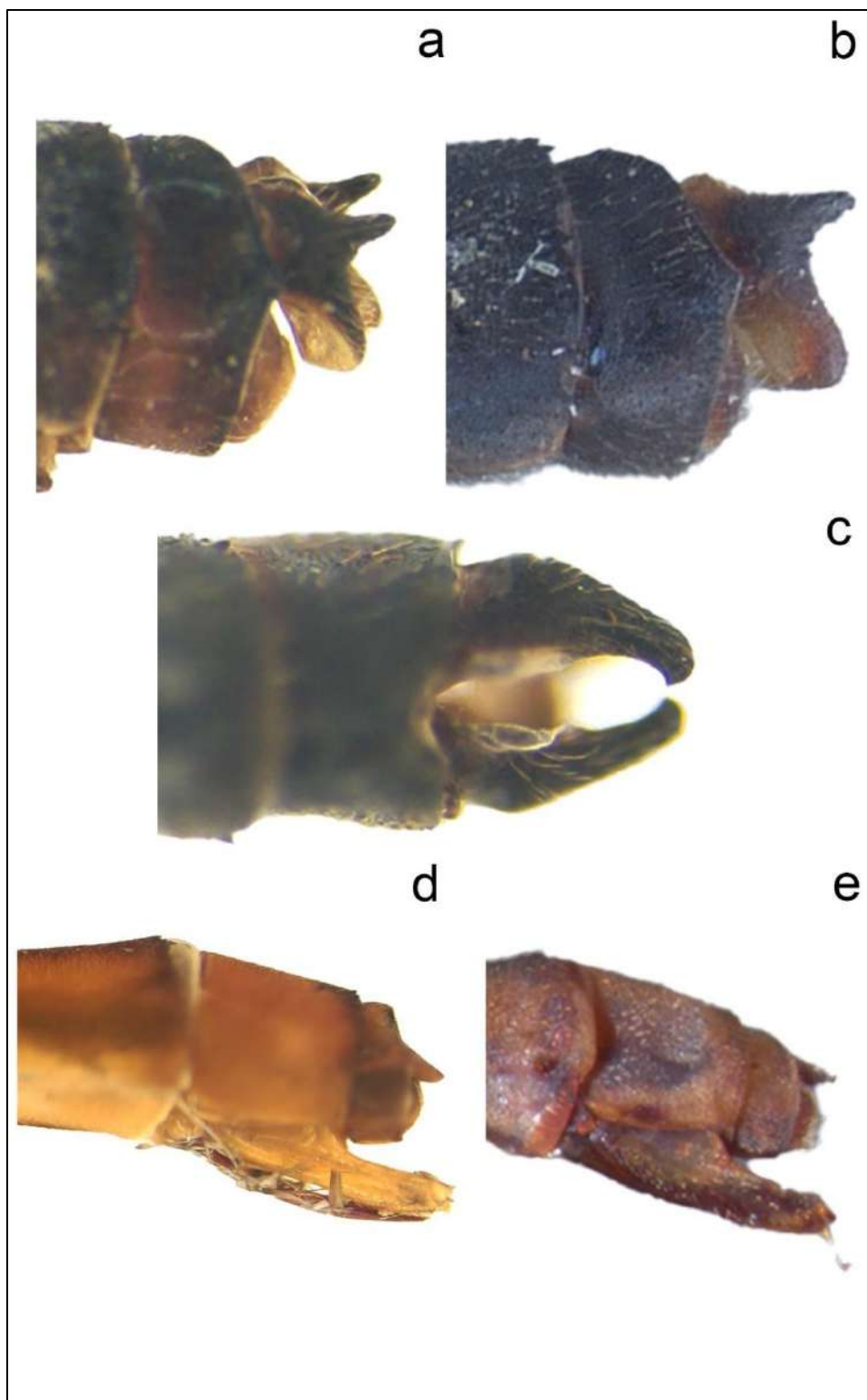


Figura 19. Detalhe dos apêndices caudais em *Psaironeura selvatica*: (a-c) cercos do macho, (d-e) ovipositor da fêmea. (a) cercos em vista lateral. (b) cercos em vista posterior. (c) cercos em vista dorso-lateral. (d) cercos em vista lateral. (e) ovipositor da fêmea em vista lateral.



Figura 20. Fotografia em campo de *Psaironeura selvatica*. Autoria da foto: Dennis Paulson.

Phyroneura gen. nov.

Fig. 36 (distribuição das espécies)

Selys (1886): (descrição de *Protoneura tenuissima*); Williamson (1915): 618, 620 (gênero proposto com *P. remissa* como a espécie-tipo, incluindo *Protoneura tenuissima*, *Protoneura sancta* e *Psaironeura cerasina* sp. nov.);—Williamson (1916): 30 (relações de *Psaironeura* com *Phasmoneura* gen. nov.);—Sjödsted (1918): 28, 54 (descrição original de *Protoneura bifurcata*, ilustrações dos cercos do macho);—Santos (1968): 221 (medidas de *Psaironeura remissa* e *Psaironeura cerasina*);—Machado (1985): (comentários sobre os tipos de *Psaironeura tenuissima* e sua localidade-tipo);—De Marmels (1989): 25, 69 (descrição de *Psaironeura machadoi* sp. nov.,

e comparações com *P. bifurcata* e *P. tenuissima*, ilustrações dos cercos);—Bridges (1994): 43, 52, 60, 141, 200, 208, 232 (Catálogo de nomes de famílias, gêneros e espécies de Odonata, lista de espécies, ilustrações);—Garrison (2004): 83-89 (nova sinonímia de *Psaironeura machadoi* com *Psaironeura bifurcata*, revisão, comentários, ilustrações e distribuição das espécies do grupo *tenuissima*);—Lencioni (2005): 170, 172, 225-227 (diagnóstico, ilustrações, distribuição);—Heckman (2008): 580 (chave, ilustrações, distribuição);—Pessacq (2008): 523, 525, 526 (chave, diagnóstico, filogenia);—Hoffman (2009): 65 (lista de espécies do Peru);—Garrison et al. (2010): 341, 381-383 (chave genérica, diagnóstico, ilustrações, distribuição, habitat, comentários);—Pessacq et al. (2012): 7, 12-13 (distribuição no Brasil, comentários);—von Ellenrieder & Garrison (2011): 44 (lista de espécies do Equador);—Pérez-Gutiérrez & Palacino-Rodriguez (2011): 213 (lista de espécies da Colômbia);—Bota-Sierra et al. (2017): 120-122 (novo registro de *Psaironeura bifurcata* na Colômbia);—Mendoza-Penagos et al. (2022): 291-300 (descrição de *Psaironeura jeronimoi* sp. nov. e comentários);—Mendoza-Penagos et al. (2023): 197-204 (descrição da larva de *Psaironeura tenuissima* e comentários).

Espécie-tipo: *Protoneura tenuissima* Selys, 1886, por designação original.

Etimologia: (πυρός - grego) ‘Phyro’ significa fogo, ardente ou impressionante, como o brilho ou intensidade de uma chama; ‘neura’ é um sufixo comum para gêneros de protoneurídeos.

Diagnose. Macho: lígula genital sem presença de espinhos na superfície ectal do flagelo; margem lateral do S10 reto não angulado, margem dorsal do 10 inteiro, mesotórax escuro com banda médio dorsal, o resto marrom escuro; ápice dos cercos bilobulados; ramo ventral do cerco filiforme projetado posteriormente.

Espécies incluídas: *Phyroneura bifurcata* (Sjödsted, 1918) **comb. nov.**; *Phyroneura jeronimoi* (Mendoza-Penagos, Juen, Muzón & Vilela, 2022); *Phyroneura tenuissima* (Selys, 1886) **comb. nov.**.

Distribuição: panamazônica, ao longo de toda bacia amazônica.

Phyroneura bifurcata (Sjödsted, 1918) **comb. nov.**

Fig 21. (foto holótipo), Fig. 22 (#m e #f *habitus*), Fig. 23 (#m e #f tórax), Fig. 24 (#m e #f

528 apêndices caudais), Fig. 25 (m# lígula genital), Fig. 26 (foto em campo), Fig. 36 (mapa de
529 distribuição)

530 ***Protoneura bifurcata*** Sjöstedt, 1918 lâmina II figura 5 e 6 (descrição original m# e f#).

531 ***Psaironeura machadoi*** De Marmels, 1989: 25, 69 (descrição de *P. machadoi* sp. nov., e
532 comparações com *P. bifurcata* e *P. tenuissima*, ilustrações dos cercos).

533 ***Psaironeura bifurcata*** Garrison, 2004: 83-89 (nova sinonímia de *P. machadoi* com *P.*
534 *bifurcata*, revisão, comentários, ilustrações e distribuição das espécies do grupo *tenuissima*).

535

536 **Etimologia:** *bifurcata* em relação ao ápice dos cercos bifurcados.

537 **Localidade-tipo:** Manaus, Amazonas, Brasil.

538 **Distribuição geográfica:** Brasil, Colômbia, Equador, Venezuela.

539 **Descrição da fêmea:** Sim

540 **Descrição da larva:** Não.

541 **Faixa altitudinal:** 25–950 m.

542 **Estado de conservação (IUCN):** DD (Dados Deficientes), segundo Tennessen et al. (2016).

543

544 **Material tipo:** sim (Fig, 21 por fotos).

545 **Material examinado:** (28m#m#, 2f# f#). Anexo B.

546

547 **Características morfológicas:** Machos e fêmeas são predominantemente vermelhos sem brilho
548 metálico, cabeça escura, exceto pelo labro, clípeo e mandíbulas que são marrons claros.
549 Mespisterno com banda média dorsal escura e o restante marrom escuro, metepsiterno,
550 metepimeron e pecto marrom claro (Fig, 23). **Cercos** (Fig. 24 a-d): em vista dorsal de aspecto
551 forcipado e na lateral ramo ventral filiforme; ramo dorsal com ápice bilobulado, com um dente no
552 lóbulo externo e no interno sem; dente ante apical de base larga estreitando-se até o ápice; ramo
553 ventral filiforme projetado posteriormente. *Paraproctos*: pouco desenvolvidos de forma
554 arredondada. *Ovipositor*: curto, não excedendo a longitude do S10, placa sub basal triangular.

cercos em vista lateral publicados na descrição original. Desenhos realizados a partir dos
desenhos realizados por Garrison 2004. (D-E) Desenho do cerco esquerdo do parátipo em vista
lateral (F) Desenho dos cercos em vista lateral dorso-lateral. (G) Desenho dos cercos em vista
posterior. (H) Desenho dos cercos em vista dorsal. (I) Desenho dos cercos em vista posterior em
vista ventrol-lateral. Abreviações: Aat: dente ante-apical; lin: lóbulo interno; lex: lóbulo externo;
VB: ramo ventral.

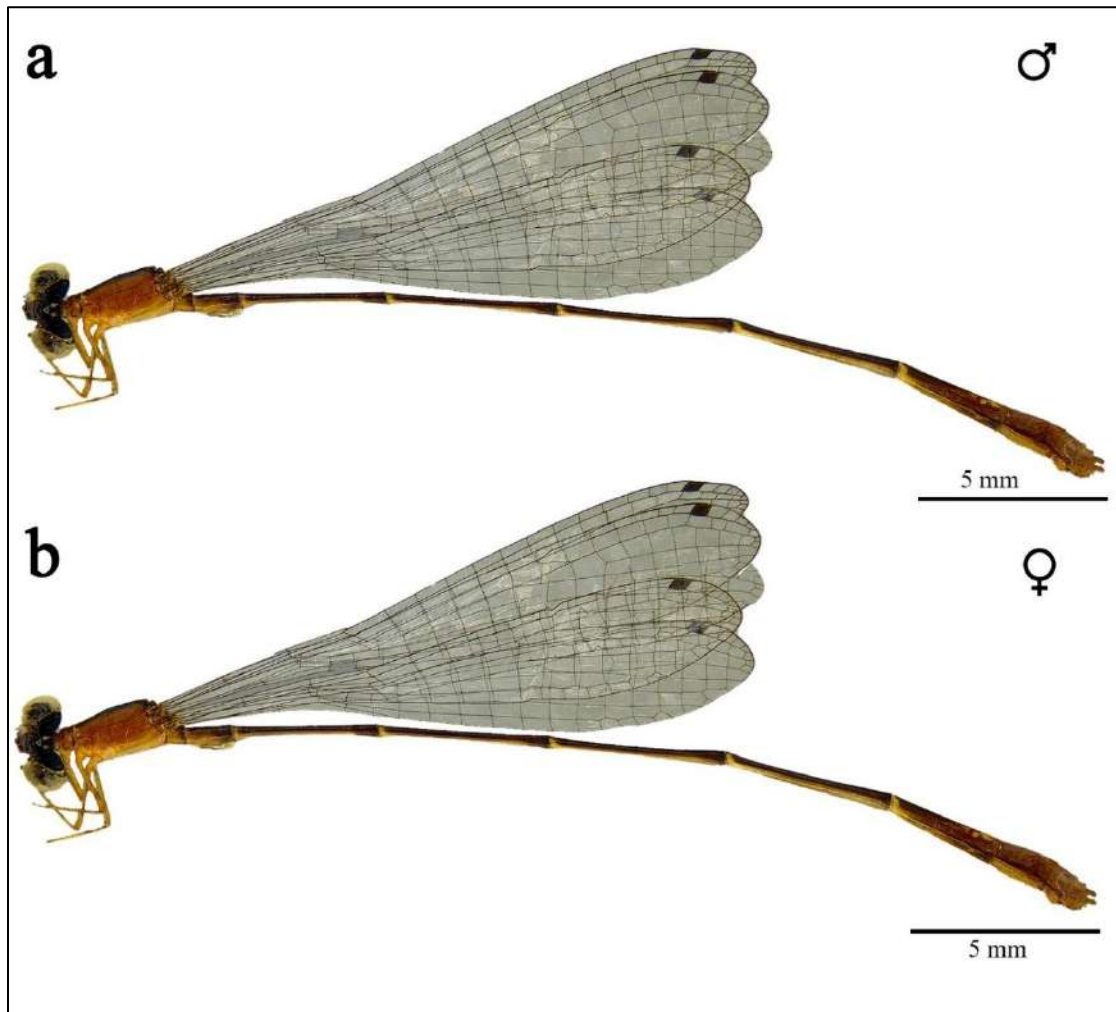


Figura 22. *Habitus* de *Phyroneura bifurcata* (a) macho, (b) fêmea.

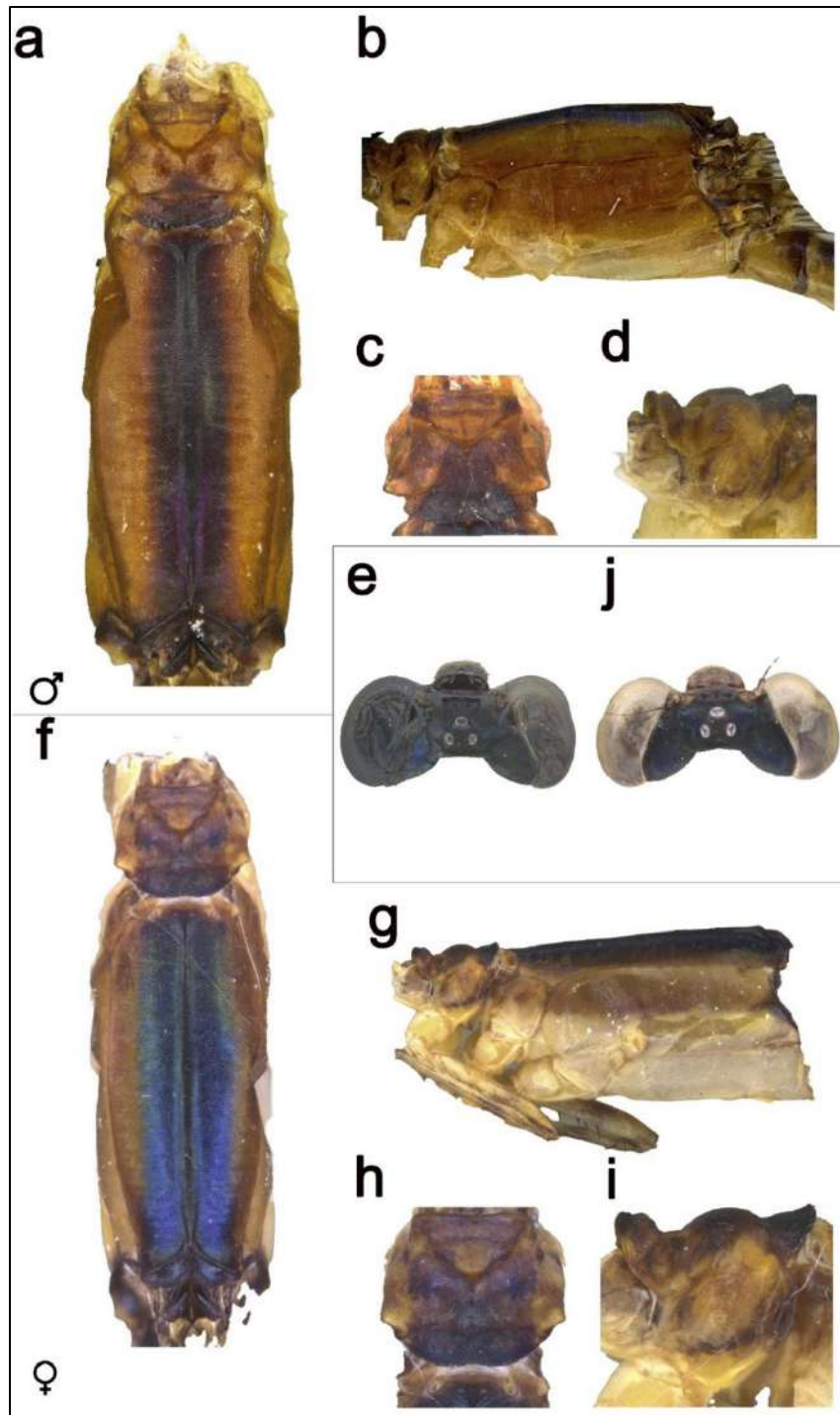


Figura 23. Detalhes da cabeça, protórax e tórax de *Phyroneura bifurcata*. (a-e) macho, (f-j) fêmea. (a-d) macho, (f-h) fêmea. (a, f) sintórax em vista dorsal. (b, g) sintórax em vista lateral. (c,h) protórax em vista dorsal. (d, i) protórax em vista lateral. (e, j) Cabeça em vista dorsal.

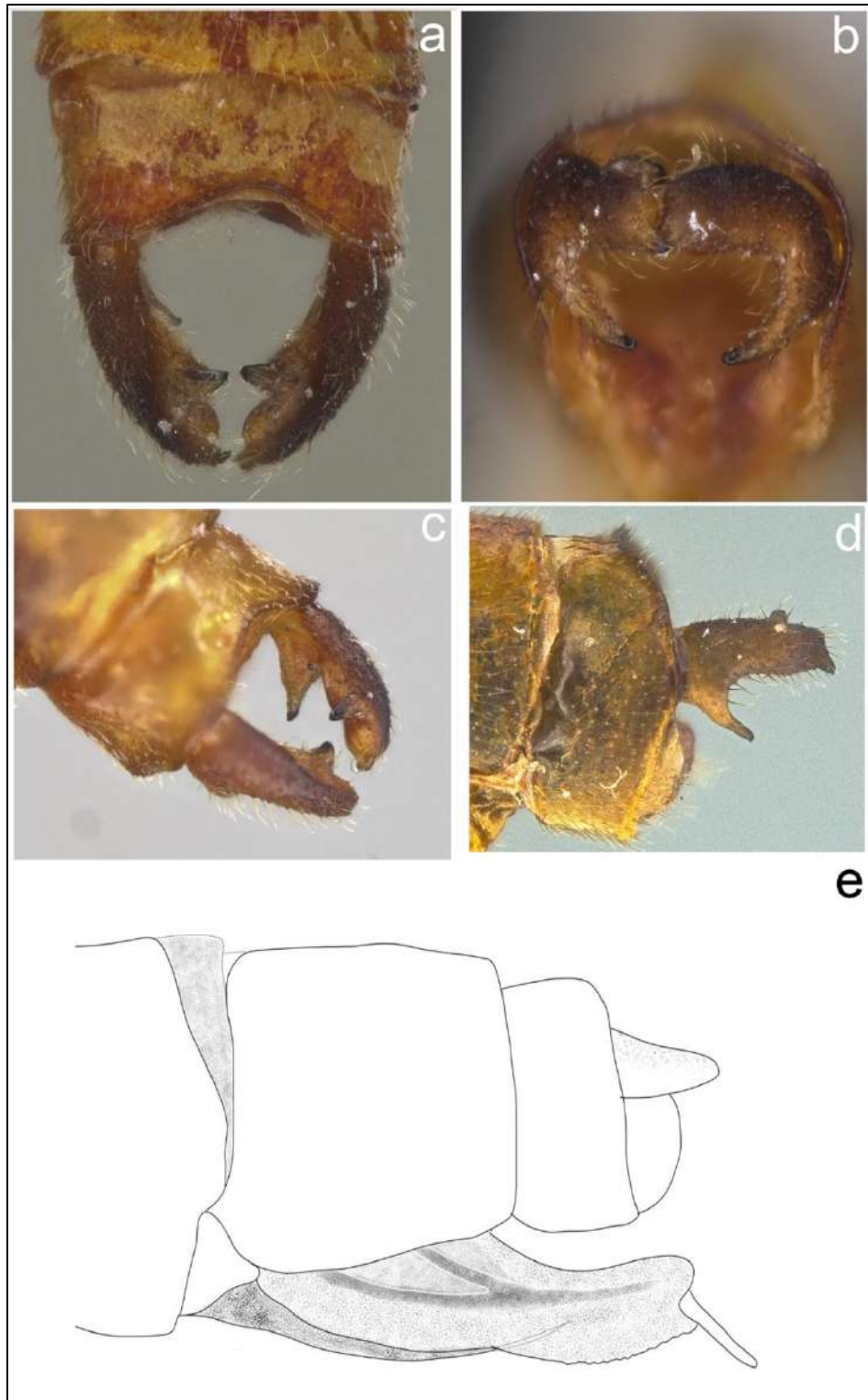


Figura 24. Detalhe dos apêndices caudais em *Phyroneura bifurcata*: (a-d) cercos do macho, (e) ovipositor da fêmea. (a) cercos em vista dorsal. (b) cercos em vista posterior. (c) cercos em vista dorso-lateral. (d) cercos em vista lateral. (e) ovipositor da fêmea em vista lateral.

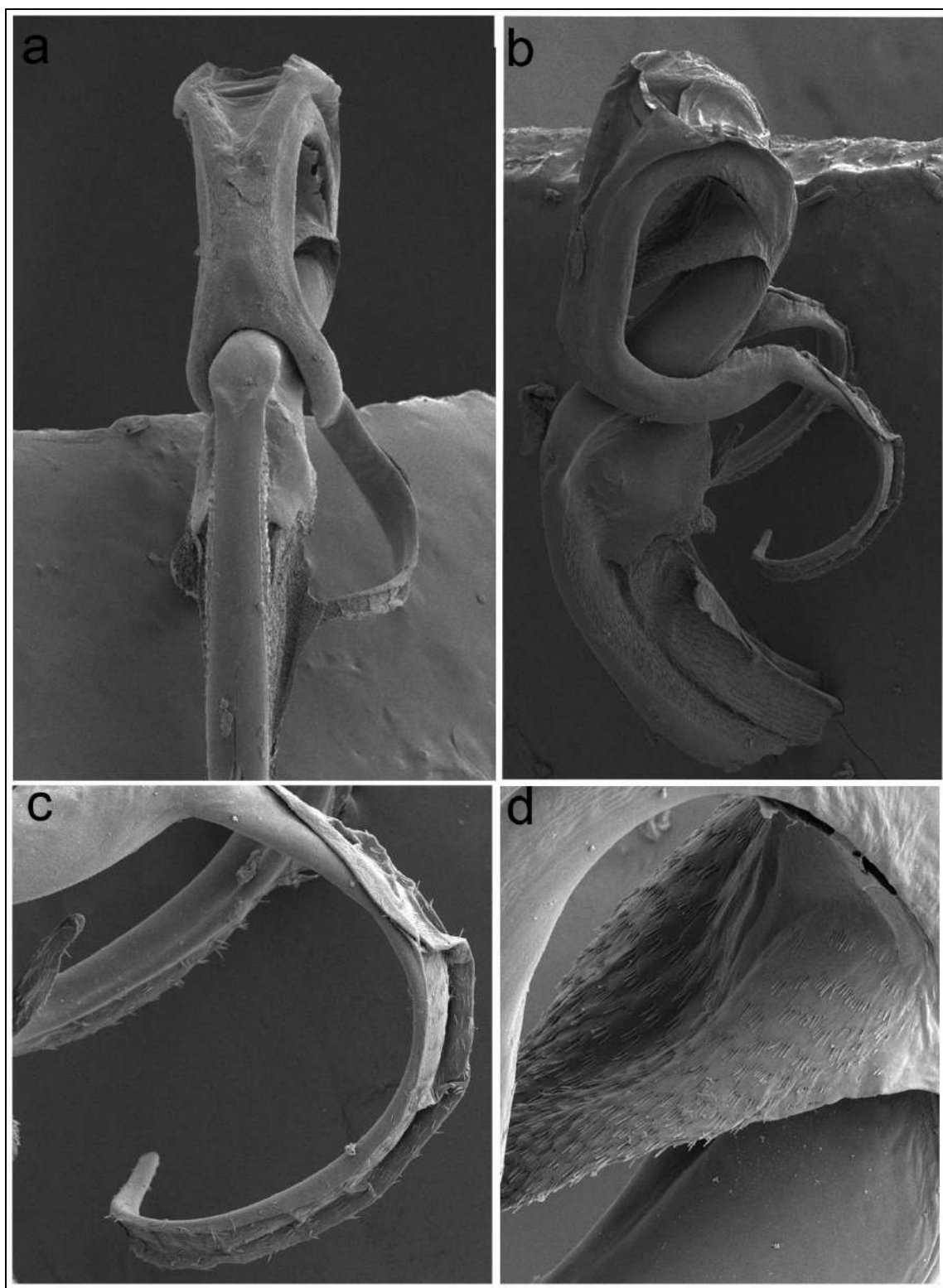


Figura 26. Lígula genital de *Phyroneura bifurcata*: (a) vista ectal. (b) vista lateral. (c) detalhe do flagelo, sem espinhos na superfície ectal. (d) micro ornamentações dobra interna.



Figura 27. Fotografias em campo de *Phryneura bifurcata*: (a) macho, (b) tândem. Autoria das fotos Cristian-Mendoza.

587

588 ***Phyroneura tenuissima*** (Selys, 1886) comb. nov.

589 Fig 26. (foto lectótipo), Fig. 28 (#m e #f *habitus*), Fig. 29 (#m e #f tórax), Fig. 30 (#m e #f
590 apêndices caudais), Fig. 31 (#m lígula genital), Fig. 32 (foto em campo), Fig. 36 (mapa de
591 distribuição)

592

593 *Protoneura tenuissima* Selys (1886): 217–219 (Descrição original m#, f#).

594 *Psaironeura cerasina* Williamson (1915): 629 (Descrição original m#).

595 *Psaironeura tenuissima* Williamson (1915): 620 (transferida de *Protoneura* para
596 *Psaironeura*)

597

598 **Etimologia:** *tenuissima* do latim “tenuissimus” = delicado.

599 **Localidade-tipo:** Tefé, Amazonas, Brasil (comentários na discussão do cap 3).

600 **Distribuição geográfica:** Bacia amazônica.

601 **Descrição da fêmea:** Sim

602 **Descrição da larva:** Sim

603 **Faixa altitudinal:** 0–130 m.

604 **Estado de conservação (IUCN):** DD (Dados Deficientes), segundo Tennessen et al. (2016).

605

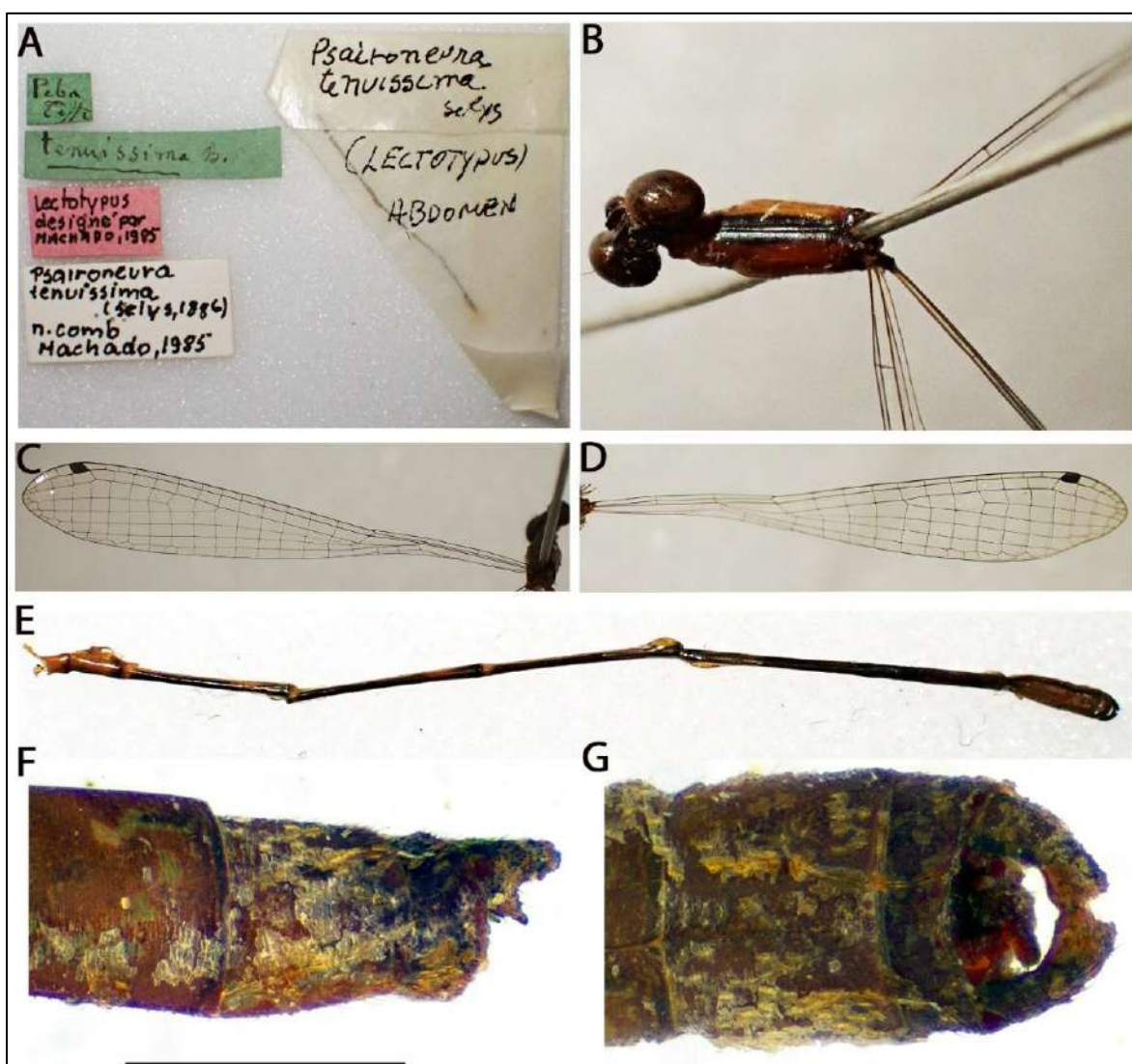
606 **Material tipo:** sim (Fig. 27 por fotos).

607 **Material examinado:** (350m#m#, 25f# f#). Anexo B.

608

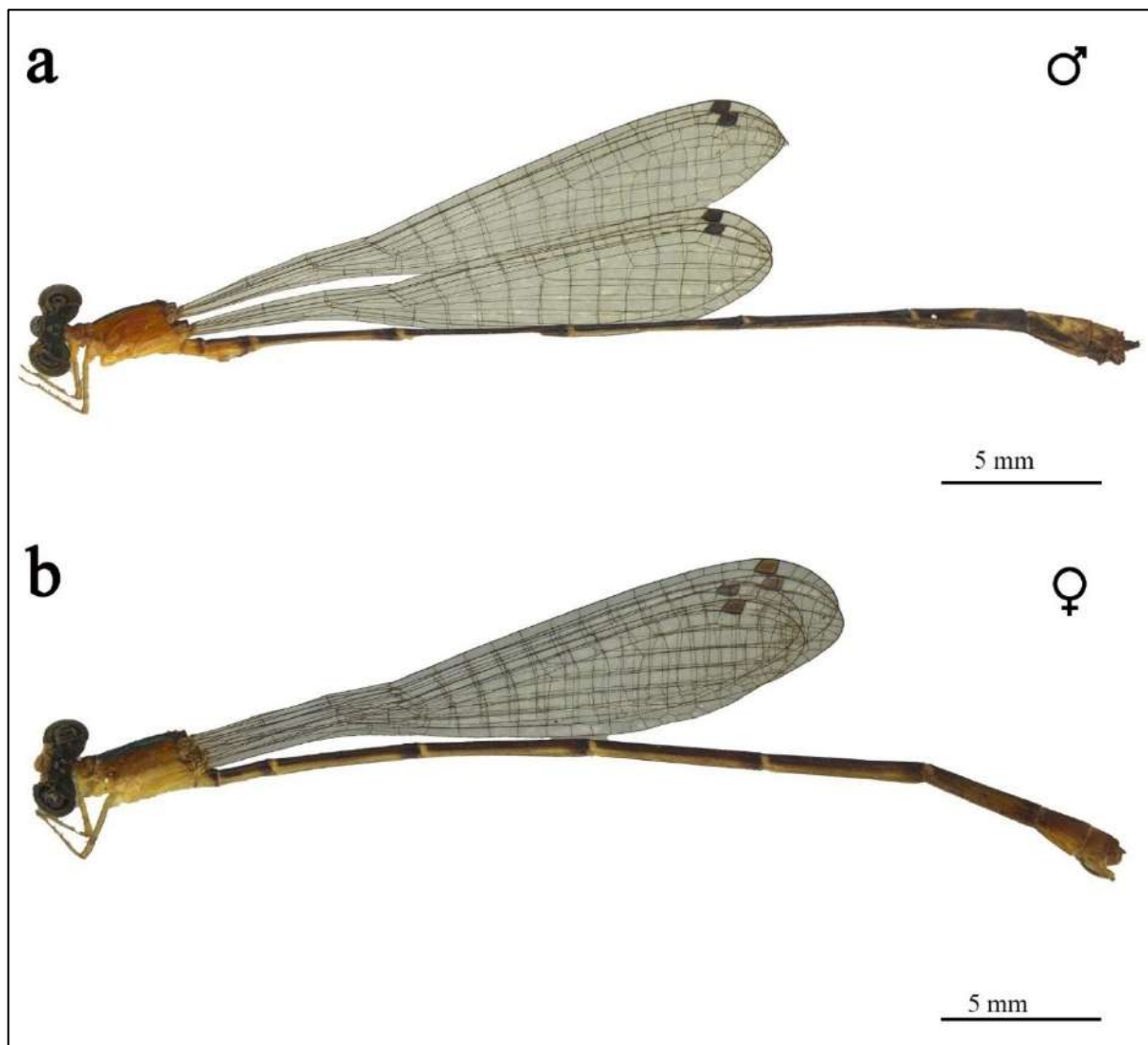
609 **Características morfológicas:** Machos e fêmeas são predominantemente vermelhos sem brilho
610 metálico, cabeça escura, exceto pelo labro, clipeo e mandíbulas que são marrons claros.
611 Mespisterno com banda média dorsal escura e o restante marrom escuro, metepsiterno,
612 metepimeron e pecto marrom claro (Fig. 29). **Cercos** (Fig. 30 a-d): em vista dorsal de aspecto

613 forcipado e na lateral ramo ventral filiforme; ramo dorsal com ápice bilobulado, com um dente no
 614 lóbulo externo e no interno sem; sem dente ante apical; ramo ventral filiforme projetado
 615 posteriormente. *Paraproctos*: pouco desenvolvidos e de forma arredondada. *Ovipositor*: curto, não
 616 excedendo a longitude do S10, placa sub basal triangular. **Lígula genital** (Fig. 31 a-f): dobra interna
 617 desenvolvida entrando em contato com SIII; SIII em vista ectal de largura igual ao SII; seio ectal
 618 presente, largo na região anterior e estreito posterior sem lóbulos; dobra interna com micro
 619 ornamentações (Fig. 31c-d); lóbulos laterais no SIII projetados em forma de flagelos, fortemente
 620 curvados, sem espinhos na superfície ectal. **Coloração** (Fig. 26 a-b): espécies de olhos marrons;
 621 machos com S8-S10 vermelhos.



622 **Figura 28.** Fotografas do lectótipo de *Phyroneura tenuissima*. (Selys, 1886). (A) Detalhe das
 623 etiquetas. (B) Pterotórax em vista dorsal. (C) Asa dianteira esquerda. (D) Asa traseira esquerda.
 624 (E) Abdômen. (F) S8-S10 e cercos em vista lateral. (G) S9-S10 e cercos em vista dorsal.
 625

626



627

628

629

Figura 29. *Habitus* de *Phyroneura tenuissima* (a) macho, (b) fêmea.

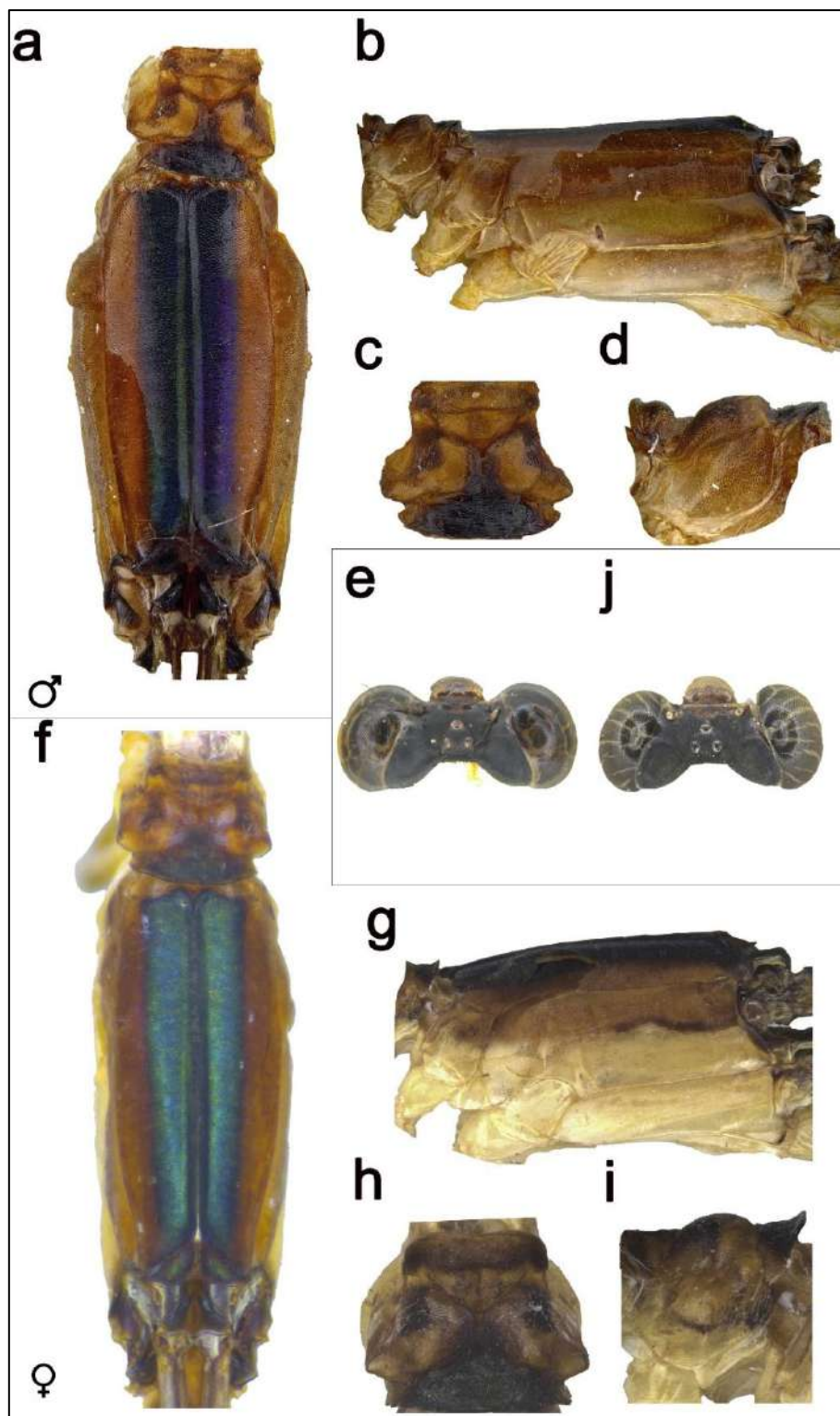
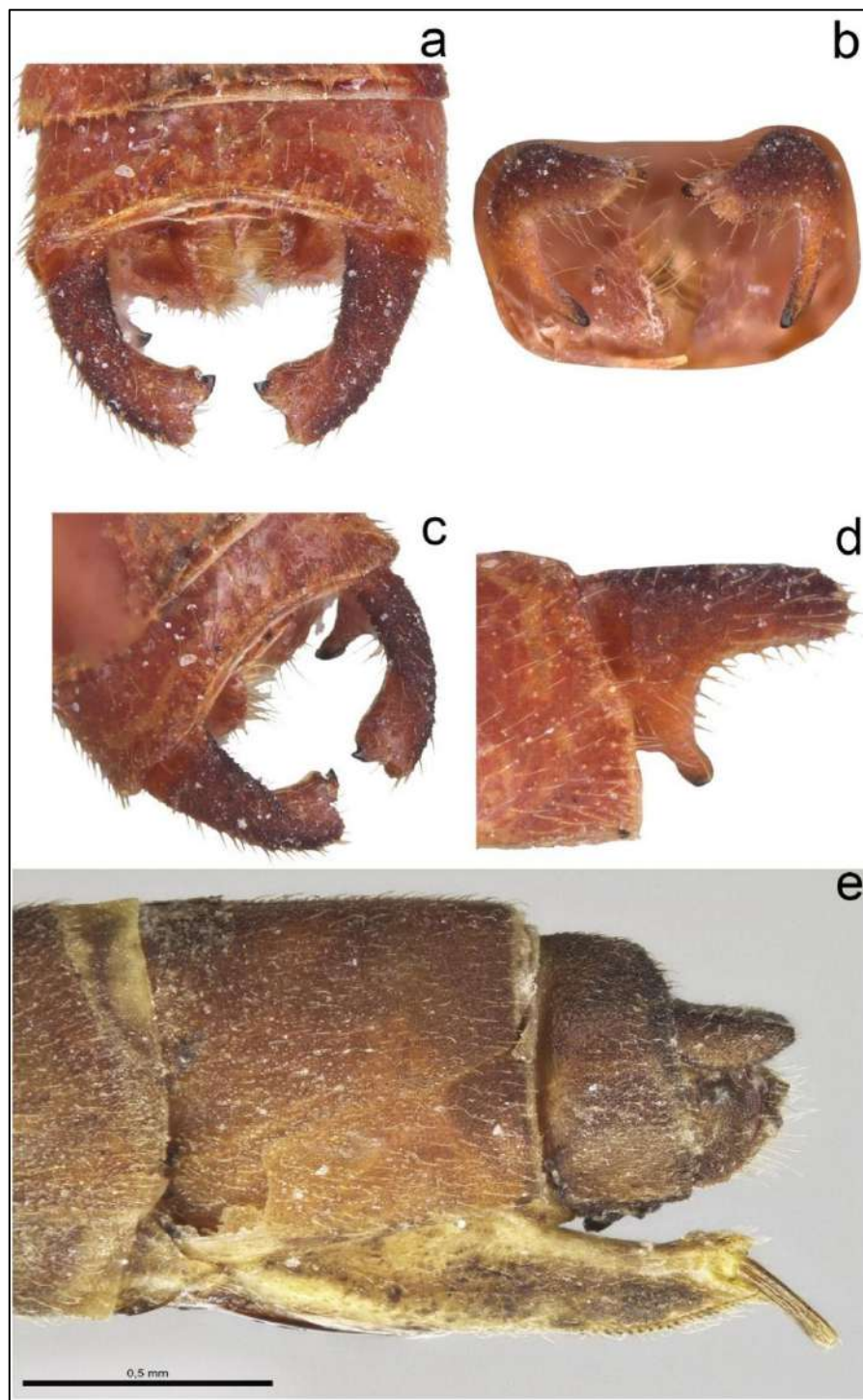


Figura 30. Detalhes da cabeça, protórax e tórax de *Phyroneura tenuissima*. (a-e) macho, (f-j) fêmea. (a, f) sintórax em vista dorsal. (b, g) sintórax em vista lateral. (c,h) protórax em vista dorsal. (d, i) protórax em vista lateral. (e, j) Cabeça em vista dorsal.

634



635

636 **Figura 31.** Detalhe dos apêndices caudais em *Phyroneura tenuissima* (a-d) cercos do
637 macho, (f) ovipositor da fêmea. (a) cercos em vista dorsal. (b) cercos em vista posterior. (c)
638 cercos em vista dorso-lateral. (d) cercos em vista lateral. (e) ovipositor da fêmea em vista lateral.

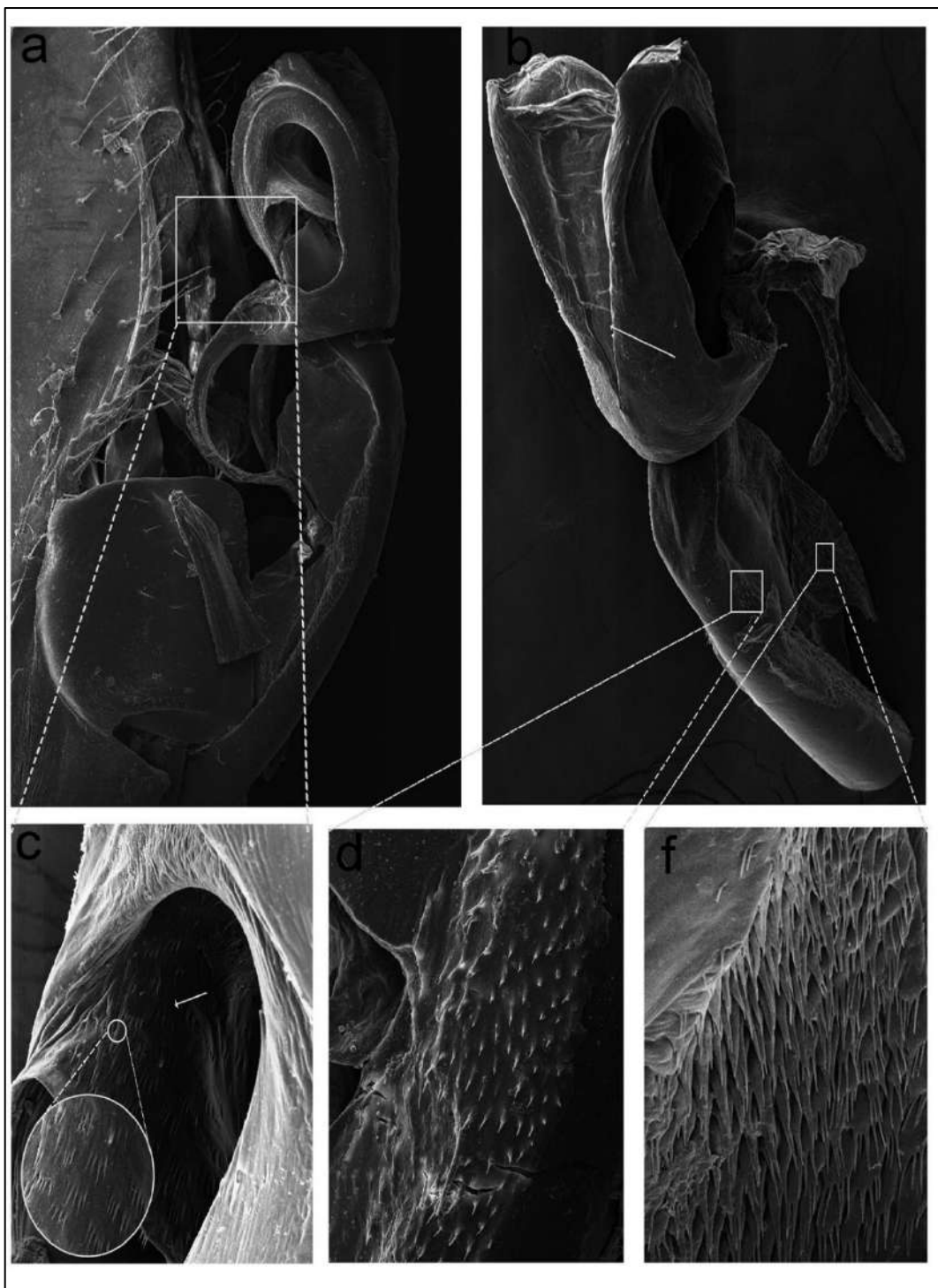


Figura 32. Lígula genital de *Phyroneura tenuissima*: (a) vista ectal. (b) vista lateral, (c-d) micro ornamentações dobra interna.

642



643

644

Figura 33. Fotografia em campo de *Phyroneura tenuissima*.

645

Phyroneura jeronimoi Mendoza-Penagos, Juen, Muzón & Vilela, 2022 comb. nov.

Fig 33. (#m e #f *habitus*), Fig. 34 (#m e #f tórax), Fig. 35 (#m e #f apêndices caudais), Fig. 36 (mapa de distribuição)

Psaironeura jeronimoi Mendoza-Penagos, Juen, Muzón & Vilela, 2022 (Descrição original m#)

650

Etimologia: *jeronimoi* em homenagem a Jerónimo Mendoza-Ruiz.

Localidade-tipo: Borbas, Amazonas, Brasil.

Distribuição geográfica: Estado de Amazonas e Pará, Brasil.

Descrição da fêmea: Sim

Descrição da larva: Sim

656 **Faixa altitudinal:** 0–130 m.

657 **Estado de conservação (IUCN):** Não avaliada.

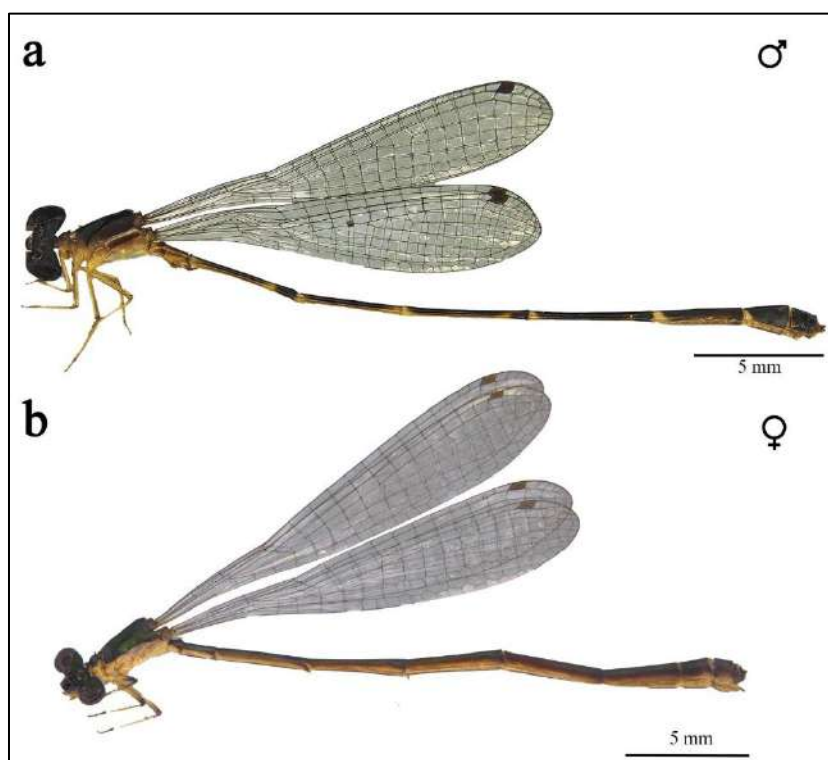
658

659 **Material tipo:** sim (Fig. 33 por fotos).

660 **Material examinado:** (7m#m#, 1f#). Anexo B.

661

662 **Características morfológicas:** Machos e fêmeas são predominantemente pretos com brilho
663 metálico, cabeça escura, exceto pelo labro, clipeo e mandíbulas que são marrons claros;
664 metepsiterno com uma banda amarela, metepimeron e pecto marrom claro (Fig, 34). **Cercos** (Fig.
665 35 a-c): em vista dorsal de aspecto forcipado e na lateral com ramo ventral filiforme; ramo dorsal
666 com ápice lobulado acabando num dente robusto, com lóbulo antea pical; ramo ventral filiforme
667 projetado posteriormente quase da mesma longitude do que o ramo dorsal. *Paraproctos*: vestigiais.
668 *Ovipositor*: curto, não excedendo a longitude do S10, placa sub basal como uma protuberância.



669 **Figura 34.** Habitus de *Phyroneura jeronimoi* (a) macho, (b) fêmea.

671

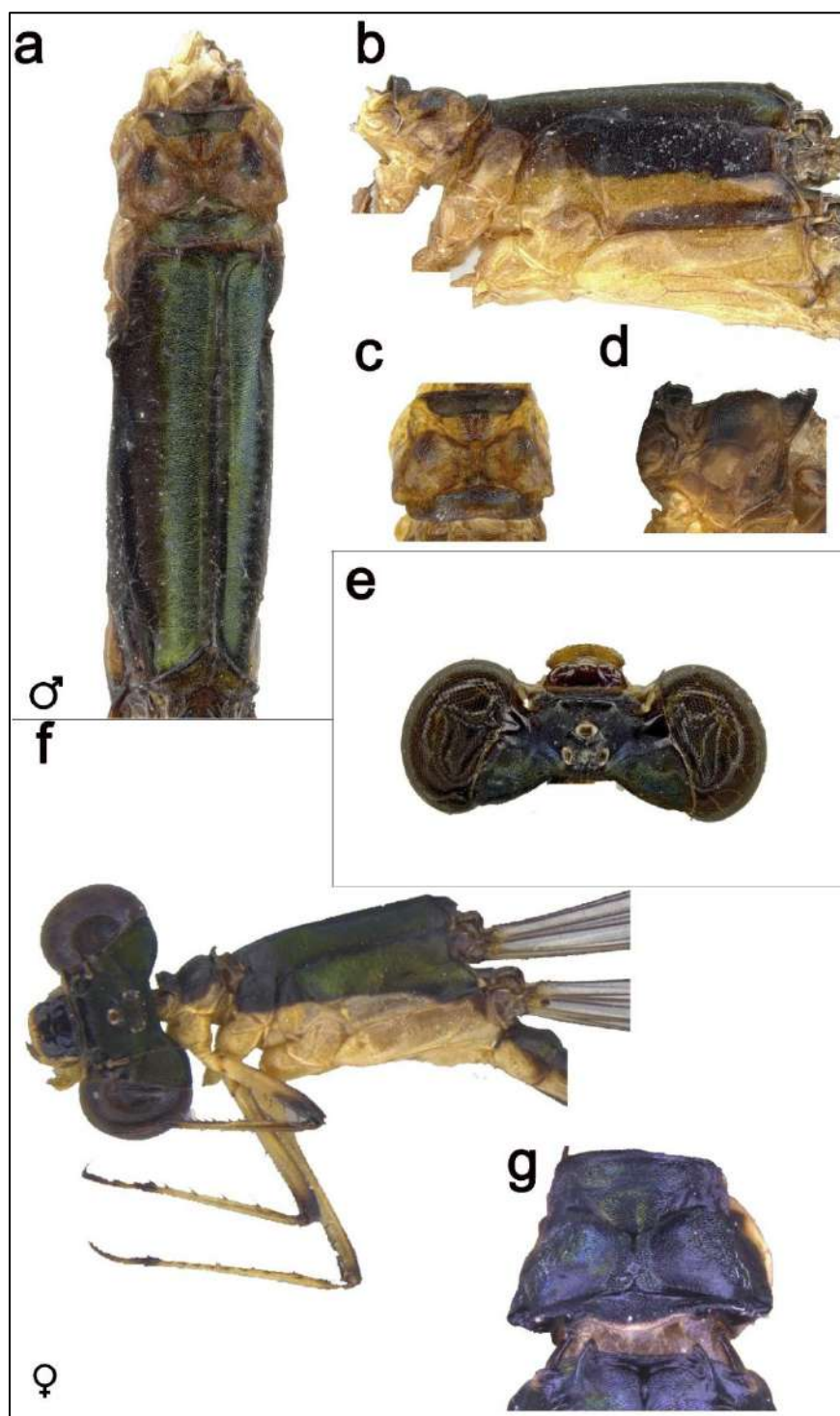


Figura 35. Detalhes da cabeça, protórax e tórax de *P. jeronimoi*. (a-e) macho, (f-g) fêmea. (a) sintórax em vista dorsal. (b, f) sintórax em vista lateral. (c,g) protórax em vista dorsal. (d protórax em vista lateral. (e) Cabeça em vista dorsal.

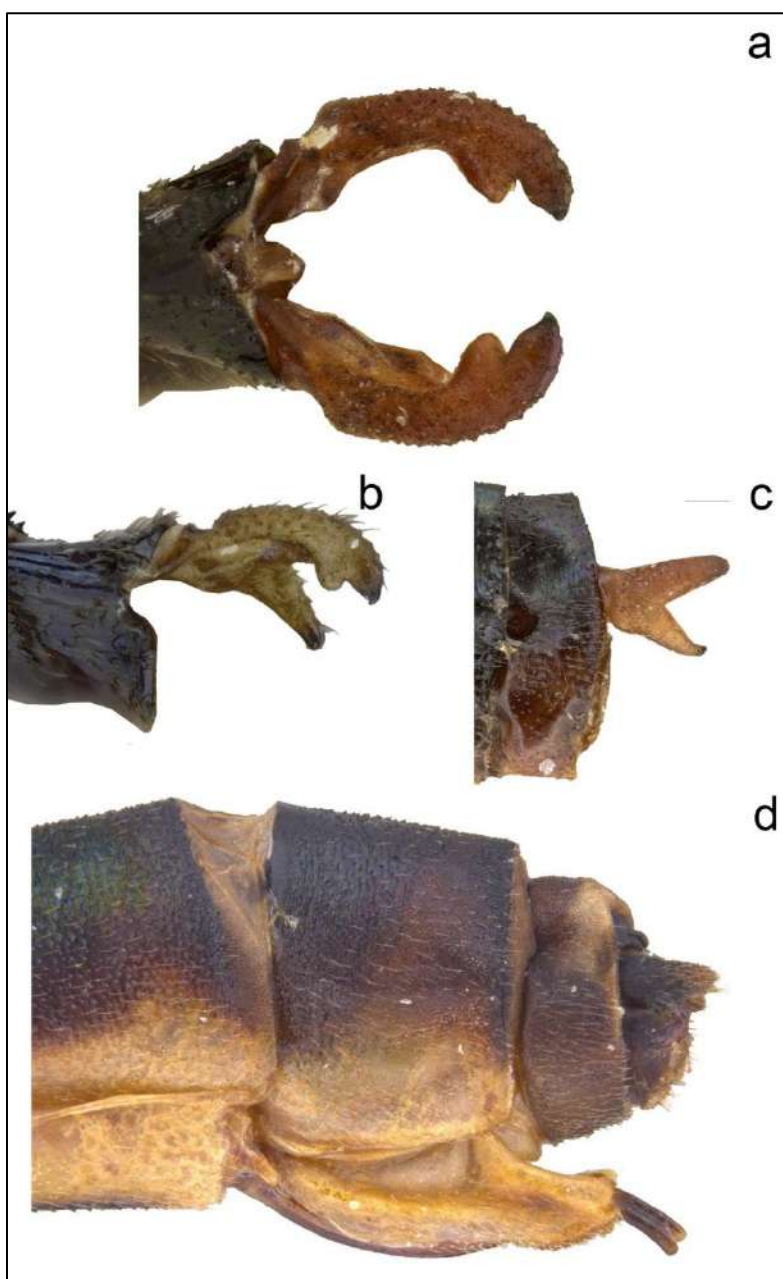


Figura 36. Detalhe dos apêndices caudais em *P. jeronimoi*: (a-c) cercos do macho, (d) ovipositor da fêmea. (a) cercos em vista dorsal. (b) cercos em vista dorso-lateral. (c) cercos em vista lateral. (d) ovipositor da fêmea em vista lateral.

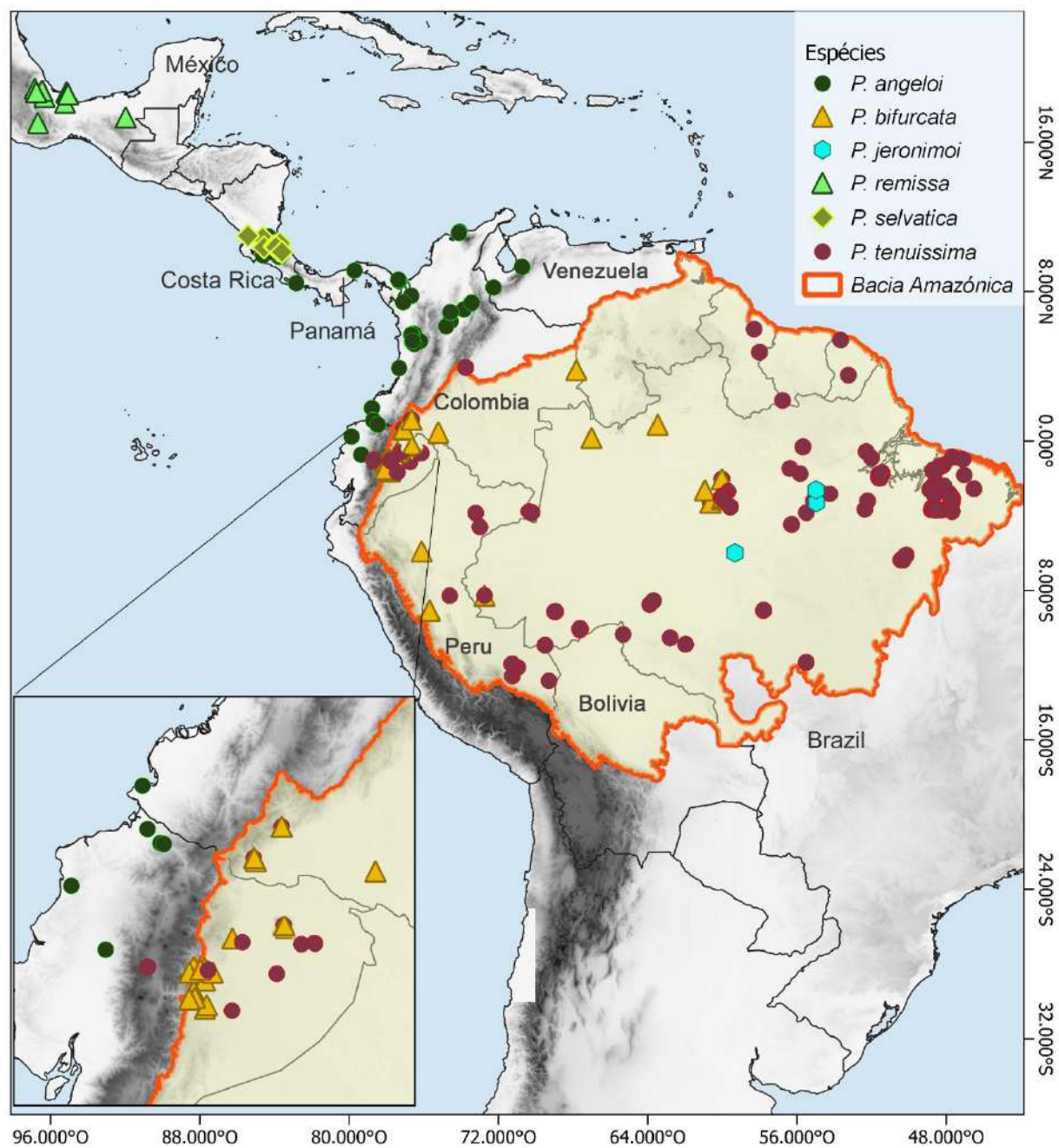


Figura 37. Mapa de distribuição das espécies de *Psaironeura* (verdes) e *Phyroneura* (vermelhas, laranjas e azuis).

690 Taxonomia de *Psaironeura* após os resultados deste trabalho.

691 **Ordem:** Odonata

692 **Subordem:** Zygoptera Selys, 1954

693 **Superfamília:** Coenagrionoidea Kirby, 1890

694 **Família:** Protoneuridae Fraser, 1957

695 **Gênero:** *Psaironeura* Williamson, 1915

696 *Psaironeura angeloi* Tennessen, 2016

697 *Psaironeura remissa* (Calvert, 1909)

698 *Psaironeura selvatica* Esquivel, 1993

699 **Gênero:** *Phyroneura* **gen. nov.**

700 *Phyroneura bifurcata* (Sjödsted, 1918) **comb. nov.**

701 *Phyroneura jeronimoi* (Mendoza-Penagos, Juen, Muzón &
702 Vilela, 2022) **comb. nov.**

703 *Phyroneura tenuissima* (Selys, 1886) **comb. nov.**

704

705 **Referências**

706 Akaike, H. (1974) A new look at the statistical model identification. *IEEE transactions on*
707 *automatic control*, 19 (6), 716–723.

708 Anjos Dos Santos, D. & Pessacq, P. (2012) Description of the last instar larva of *Forcepsioneura*
709 *sancta* (Hagen in Selys 1860) (Odonata: Protoneuridae).
710 <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3495.1.5>
711

712 Bota-Sierra, C. & Sánchez Herrera, M. (2023) A new species of bannerwing damselfly, *Polythore*
713 *albistriata* sp. nov. (Odonata: Polythoridae). *International Journal of Odonatology*, 26,
714 82–92. <https://doi.org/10.48156/1388.2023.1917037>
715

716 De Marmels, J. (1989). Odonata or dragonflies from Cerro de la Neblina and the adjacent
717 lowland between the Rio Baria, The Casiquiare and the Rio Negro (Venezuela). 1. Adults.
718 Academia de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales y Fundación para el Desarrollo
719 de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales., Caracas 25: 11-78, 89-91.
720
721

- Esquivel, C. (1993). *Psaironeura selvatica* sp. nov. (Odonata: Protoneuridae), a new damselfly from. *Revista de biología tropical*, 41(3A), 703-707.
- Futahashi, R. (2011) A revisional study of Japanese dragonflies based on DNA analysis. *Tombo*, 56, 57.
- Garrison, R. W. (2004). An analysis of the *Psaironeura tenuissima* complex, including synonymy of *P. machadoi* De Marmels with *P. bifurcata* Sjöstedt (Zygoptera: Protoneuridae). *Odonatologica*, 33(1), 83-89.
- Garrison, R.W., Ellenrieder, N. von & Louton, J.A. (2010) *Damselfly genera of the New World: an illustrated and annotated key to the Zygoptera*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Md, 490 pp.
- Katoh, K. & Standley, D.M. (2013) MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in Performance and Usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30 (4), 772–780. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst010>
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Meintjes, P. & Drummond, A. (2012) Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28 (12), 1647–1649. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199>
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (2023) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis.
- Machado ABM (1985) Studies on neotropical Protoneuridae. 4. Notes on some Selysian types of *Protoneura* (Zygoptera). *Odonatologica*, 14 (3), 211–217.
- Mendoza-Penagos, C.C., Juen, L., Muzón, J. & Vilela, D.S. (2022) *Psaironeura jeronimoi* (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae) sp. nov. from the Brazilian Amazon rainforest, with a key for species of *tenuissima* group, and discussion on the significance of the genital ligula to the taxonomy of the group. *Zootaxa*, 5196 (2), 291–300. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5196.2.9>
- Mendoza-Penagos, C.C., Juen, L., Neiss, U.G., Hamada, N. & Muzón, J. (2023) Description of the final-instar larva of *Psaironeura tenuissima* (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae) from Amazonia. *International Journal of Odonatology*, 26, 197–204. <https://doi.org/10.48156/1388.2023.1917238>.
- Neiss, U.G. & Hamada, N. (2012) Larvae of *Epipleoneura manauensis* Santos and *Roppaneura beckeri* Santos with a key to the genera of known Neotropical Protoneuridae larvae

- 759 (Odonata: Zygoptera). *International Journal of Odonatology*, 15 (1), 31–43.
 760 <https://doi.org/10.1080/13887890.2012.664102>
- 761 Palumbi (1991) The simple fool's guide to PCR, version 2.0. *University of Hawaii, Honolulu*,
 762 1991, vol. 45, p. 26-28.
- 763
- 764 Pessacq P (2008) Phylogeny of Neotropical Protoneuridae (Odonata: Zygoptera) and a preliminary
 765 study of their relationship with related families Systematic. Entomology 33 (3): 511-528.
- 766 Pinto, Â.P. & de Araujo, B.R. A new damselfly of the genus *Forcepsioneura* from the Atlantic
 767 Forest of south-eastern Brazil (Odonata: Coenagrionidae).
- 768 Pinto, Â.P. & Kompier, T. (2018) In honor of conservation of the Brazilian Atlantic Forest:
 769 description of two new damselflies of the genus *Forcepsioneura* discovered in private
 770 protected areas (Odonata: Coenagrionidae). *Zoologia*, 35, 1–19.
 771 <https://doi.org/10.3897/zoologia.35.e21351>
- 772 Román-Heráclio, J., Novelo-Gutiérrez, R. & Springer, M. (2020). First description of the larva of
 773 *Psaironeura*, based on specimens of *P. angeloi* from Costa Rica (Odonata:
 774 Coenagrionidae: Protoneurinae), with a key to the genera of Central American
 775 Protoneurinae. *International Journal of Odonatology*, 23(2), 183–190. doi:1
 776 0.1080/13887890.2020.1752829
- 777
- 778 Tennessen K (2016) *Psaironeura angeloi*, a new species of damselfly (Zygoptera: Coenagrionidae)
 779 from Central and South America. *Zootaxa* 4078 (1): 28-37.
- 780 Vilela, D.S., Neiss, U.G., Koroiva, R., Guillermo-Ferreira, R. & Hamada, N. (2020) The female
 781 of *Epipleoneura spatulata* Rácenis, 1960 (Odonata: Protoneurinae). *Zootaxa*, 4803 (2),
 782 381–387. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4803.2.9>
- 783 Williamson, E. B. (1915). *Notes on neotropical dragonflies, or Odonata* (Vol. 48). US
 784 Government Printing Office.
- 785

CONCLUSÕES GERAIS

Os resultados da presente tese representam uma contribuição significativa para o conhecimento dos protoneurídeos neotropicais. *Psaironeura* é um dos gêneros que demandavam um estudo mais aprofundado para determinar as relações entre suas espécies, bem como suas relações intergenéricas. Por meio da integração de diferentes fontes de informação e métodos de análise, foi possível avaliar a monofilia deste gênero, reconhecer e descrever uma nova espécie, identificar diversidade críptica e reconhecer sinapomorfias que permitem uma melhor diagnose do gênero.

No **Capítulo I**, é descrita uma nova espécie para o gênero. As informações fornecidas possibilitaram uma melhor interpretação da morfologia da lígula genital nas espécies que ocorrem na região amazônica, auxiliando na sua identificação. Além disso, são apresentadas fotografias detalhadas das principais estruturas de cada uma das espécies, permitindo uma melhor comparação e separação entre elas.

No **Capítulo II**, é descrita a segunda larva conhecida para espécies de *Psaironeura* e a primeira para as espécies amazônicas. São realizadas comparações morfológicas que permitem o reconhecimento de diferenças significativas em estruturas de relevância taxonômica.

O **Capítulo III** teve como objetivo principal avaliar a diversidade do complexo de espécies *tenuissima*. A integração de múltiplas linhas de evidência (morfologia linear e geométrica, dados moleculares e distribuição geográfica) possibilitou a identificação de uma elevada diversidade críptica dentro deste complexo. Essa abordagem se apresenta como uma base sólida para avaliar a diversidade e os limites das espécies em grupos polimórficos e amplamente distribuídos.

No **Capítulo IV**, foi testado o monofiletismo de *Psaironeura*. Os resultados das análises filogenéticas indicaram que *Psaironeura* não é um grupo natural, sendo que os dois grupos informais estão bem sustentados com base em informações morfológicas e moleculares. Assim, *Psaironeura* foi rediagnosticado, e um novo gênero foi proposto para as espécies com ocorrência na bacia amazônica.

ANEXO A

Tabela 6. Espécies incluídas na análise filogenética do complexo *tenuissima* com o código do espécime e a localidade de coleta, e códigos de acesso ao GenBank para marcadores moleculares sequenciados neste estudo.

Genbank voucher / Código sequencia	Taxon	COI	16s	País	Localidades	Publicação
KF369273.1	<i>A. phallicorne</i>	x		Peru	Tamshiyacu-Tahuayo Reserve	Dijkstra et al. 2014
KF369591.1	<i>A. phallicorne</i>		x	Peru	Tamshiyacu-Tahuayo Reserve	Dijkstra et al. 2014
MN058197.1	<i>F. serrabonita</i>	x		Brasil	Camacam	Pimenta et al. 2019
MN023132.1	<i>Forcepsioneura</i>		x	Brasil	Camacam	Pimenta et al. 2019
MN058190.1	<i>F. sancta</i>	x		Brasil	Itaitaia	Pimenta et al. 2019
MN023128.1	<i>F. sancta</i>		x	Brasil	Itaitaia	Pimenta et al. 2019
PP110205.1	<i>I. ancilla</i>	x		NA	NA	Não publicado
MN058198.1	<i>I. ancilla</i>		x	Brasil	Camacam	Pimenta et al. 2019
PP109955.1	<i>P. bifurcata</i>	x		Ecuador	NA	Não publicado
PP109970.1	<i>P. remissa</i>	x		Costa Rica	NA	Não publicado
PP109895.1	<i>P. tenuissima</i>	x		GuianaFrancesa	NA	Não publicado
PP128019.1	<i>P. bifurcata</i>		x	Ecuador	NA	Não publicado
PP127955.1	<i>P. tenuissima</i>		x	GuianaFrancesa	NA	Não publicado
PSR_001	<i>P. tenuissima</i> H	x		Brasil	Assis	Este trabalho
PSR_002	<i>P. tenuissima</i> G	x		Brasil	Igarapé manaus	Este trabalho
PSR_003	<i>P. tenuissima</i> G	x		Brasil	Ducke	Este trabalho
PSR_004	<i>P. tenuissima</i> A	x		Brasil	Belém	Este trabalho
PSR_005	<i>P. bifurcata</i> J	x		Brasil	São Gabriel	Este trabalho
PSR_006	<i>P. bifurcata</i> J	x		Brasil	Ducke	Este trabalho
PSR_009	<i>P. tenuissima</i> A	x		Brasil	Paragominas	Este trabalho
PSR_010	<i>P. tenuissima</i> A	x		Brasil	Tailândia	Este trabalho
PSR_011	<i>P. tenuissima</i> A			Brasil	Goianêsia	Este trabalho
PSR_013	<i>P. tenuissima</i> A	x		Brasil	Calafate	Este trabalho
PSR_015	<i>P. tenuissima</i> B	x		Brasil	Paragominas	Este trabalho
PSR_016	<i>P. tenuissima</i> B	x		Brasil	Goianêsia	Este trabalho
PSR_018	<i>P. tenuissima</i> B		x	Brasil	Caxiuana	Este trabalho
PSR_030	<i>P. tenuissima</i> F	x		Brasil	Manaus	Este trabalho
PSR_031	<i>P. tenuissima</i> F	x		Brasil	Ducke	Este trabalho
PSR_033	<i>P. tenuissima</i> C	x		Brasil	Tailândia	Este trabalho
PSR_034	<i>P. tenuissima</i> C	x		Brasil	Tailândia	Este trabalho
PSR_035	<i>P. tenuissima</i> G	x		Brasil	Igarapé manaus	Este trabalho
PSR_036	<i>P. tenuissima</i> H	x		Brasil	Assis	Este trabalho
PSR_039	<i>P. tenuissima</i> G	x		Brasil	Igarapé manaus	Este trabalho

PSR_069	<i>P. bifurcata</i> J	x		Colômbia	Guainía	Este trabalho
PSR_102	<i>P. tenuissima</i> C	x	x	Brasil	Goianêsia	Este trabalho
PSR_110	<i>P. tenuissima</i> F	x		Brasil	Ducke	Este trabalho
PSR_113	<i>P. bifurcata</i> J	x		Brasil	São Gabriel	Este trabalho
PSR_114	<i>P. bifurcata</i> I	x	x	Colômbia	Putumayo	Este trabalho
PSR_115	<i>P. bifurcata</i> J	x	x	Brasil	Ducke	Este trabalho
PSR_127	<i>P. tenuissima</i> C	x	x	Brasil	Paragominas	Este trabalho
PSR_129	<i>P. tenuissima</i> C	x	x	Brasil	Paragominas	Este trabalho
PSR_130	<i>P. tenuissima</i> A	x	x	Brasil	Tailândia	Este trabalho
PSR_132	<i>P. tenuissima</i> F	x	x	Brasil	Manaus	Este trabalho
PSR_134	<i>P. tenuissima</i> A	x	x	Brasil	Tailândia	Este trabalho
PSR_139	<i>P. tenuissima</i> H	x	x	Brasil	Assis	Este trabalho
PSR_140	<i>P. tenuissima</i> H	x	x	Brasil	Assis	Este trabalho
PSR_141	<i>P. tenuissima</i> G	x	x	Brasil	Igarapé manaus	Este trabalho
PSR_142	<i>P. tenuissima</i> G	x	x	Colômbia	Villavicencio	Este trabalho
PSR_147	<i>P. tenuissima</i> F	x	x	Brasil	Amapá	Este trabalho
PSR_148	<i>P. tenuissima</i> F	x	x	Brasil	Amapá	Este trabalho
PSR_007	<i>P. jeronimoi</i>	x	x	Brasil	Alto Maués	Este trabalho
PSR_008	<i>P. angeloi</i>		x	Colômbia	Minca	Este trabalho

Tabela 7. Variações totais entre os morfótipos para cada uma das vinte três variáveis morfométricas.

	<i>P. tenuissima</i>																	<i>P. bifurcata</i>						
	Morfortipo A			Morfortipo B			Morfortipo C			Morfortipo F			Morfortipo G			Morfortipo H			Morfortipo I			Morfortipo J		
Variavel	max - min	média	sd	max - min	média	sd	max - min	média	sd	max - min	média	sd	max - min	média	sd	max - min	média	sd	max - min	média	sd	max - min	média	sd
FWl	1.75 - 1.55	1.663	0.062	1.82 - 1.58	1.692	0.073	1.82 - 1.64	1.729	0.065	1.7 - 1.53	1.606	0.048	1.95 - 1.52	1.632	0.081	1.91 - 1.67	1.787	0.070	1.87 - 1.72	1.782	0.065	1.85 - 1.65	1.731	0.060
FWw	0.3 - 0.26	0.280	0.010	0.31 - 0.26	0.281	0.015	0.29 - 0.28	0.285	0.005	0.29 - 0.25	0.271	0.013	0.33 - 0.23	0.272	0.017	0.33 - 0.27	0.293	0.013	0.32 - 0.28	0.292	0.018	0.3 - 0.27	0.285	0.010
ax1	0.21 - 0.19	0.198	0.007	0.2 - 0.18	0.196	0.006	0.22 - 0.19	0.201	0.010	0.21 - 0.19	0.195	0.007	0.22 - 0.17	0.197	0.010	0.21 - 0.18	0.201	0.009	0.21 - 0.19	0.202	0.008	0.22 - 0.19	0.203	0.011
ax2	0.2 - 0.17	0.183	0.010	0.19 - 0.17	0.179	0.008	0.2 - 0.17	0.182	0.008	0.19 - 0.16	0.175	0.009	0.19 - 0.16	0.177	0.008	0.19 - 0.17	0.184	0.006	0.2 - 0.17	0.186	0.011	0.21 - 0.17	0.189	0.011
HWl	1.67 - 1.44	1.544	0.064	1.67 - 1.43	1.557	0.076	1.65 - 1.47	1.587	0.061	1.59 - 1.41	1.492	0.052	1.81 - 1.38	1.515	0.084	1.8 - 1.57	1.645	0.068	1.73 - 1.55	1.646	0.071	1.69 - 1.56	1.619	0.050
HWw	0.29 - 0.25	0.271	0.011	0.31 - 0.26	0.274	0.015	0.29 - 0.27	0.276	0.008	0.29 - 0.25	0.269	0.011	0.37 - 0.23	0.272	0.024	1.28 - 0.26	0.426	0.362	0.29 - 0.27	0.276	0.009	0.28 - 0.26	0.273	0.006
ndl	0.56 - 0.5	0.526	0.018	0.54 - 0.5	0.522	0.015	0.57 - 0.49	0.542	0.025	0.56 - 0.5	0.527	0.019	0.6 - 0.49	0.529	0.022	0.59 - 0.54	0.563	0.017	0.61 - 0.54	0.572	0.026	0.59 - 0.55	0.563	0.012
qasl	0.02 - 0.01	0.015	0.004	0.02 - 0.01	0.013	0.003	0.02 - 0.0125	0.013	0.002	0.02 - 0.02	0.020	0.000	0.02 - 0.0125	0.020	0.002	0.02 - 0.0125	0.018	0.004	0.02 - 0.02	0.020	0.000	0.02 - 0.02	0.020	0.000
qpsl	0.09 - 0.05	0.072	0.008	0.08 - 0.02	0.067	0.015	0.09 - 0.07	0.076	0.007	0.09 - 0.06	0.074	0.008	0.08 - 0.06	0.071	0.007	0.1 - 0.07	0.082	0.007	0.08 - 0.08	0.080	0.000	0.09 - 0.07	0.079	0.007
hdl	0.16 - 0.106	0.144	0.013	0.154 - 0.1	0.131	0.022	0.352 - 0.102	0.148	0.076	0.352 - 0.098	0.162	0.062	0.172 - 0.1	0.145	0.015	0.16 - 0.142	0.151	0.004	0.1 - 0.082	0.094	0.007	0.106 - 0.082	0.097	0.006
hdw	0.15 - 0.066	0.100	0.030	0.13 - 0.064	0.083	0.018	0.09 - 0.074	0.081	0.005	0.086 - 0.05	0.077	0.009	0.312 - 0.052	0.111	0.046	0.09 - 0.078	0.083	0.004	0.048 - 0.042	0.046	0.003	0.056 - 0.044	0.050	0.004
txl	0.19 - 0.148	0.163	0.012	0.174 - 0.14	0.158	0.010	0.174 - 0.15	0.159	0.008	0.162 - 0.14	0.150	0.007	0.354 - 0.134	0.163	0.037	0.186 - 0.146	0.162	0.011	0.164 - 0.148	0.157	0.006	0.16 - 0.134	0.151	0.007
txh	0.15 - 0.1	0.112	0.012	0.124 - 0.104	0.112	0.005	0.122 - 0.11	0.115	0.004	0.12 - 0.104	0.109	0.005	0.304 - 0.092	0.113	0.036	0.124 - 0.106	0.116	0.005	0.112 - 0.094	0.105	0.008	0.114 - 0.1	0.107	0.005
mbw	0.056 - 0.026	0.035	0.008	0.034 - 0.014	0.025	0.005	0.032 - 0.016	0.026	0.006	0.184 - 0.018	0.038	0.046	0.052 - 0.012	0.027	0.009	0.036 - 0.026	0.029	0.003	0.018 - 0.012	0.016	0.003	0.014 - 0.006	0.011	0.002
mtfl	0.208 - 0.13	0.181	0.080	0.2 - 0.13	0.181	0.077	0.2 - 0.136	0.183	0.041	0.208 - 0.13	0.182	0.083	0.208 - 0.13	0.181	0.088	0.2 - 0.136	0.188	0.087	NA	NA	NA	0.124 - 0.132	0.126	0.057
mttl	0.218 - 0.132	0.184	0.083	0.218 - 0.132	0.184	0.079	0.218 - 0.138	0.189	0.042	0.218 - 0.132	0.185	0.085	0.218 - 0.132	0.184	0.090	0.218 - 0.138	0.192	0.090	NA	NA	NA	0.13 - 0.128	0.129	0.058
mttal	0.078 - 0.04	0.058	0.030	0.078 - 0.04	0.057	0.030	0.07 - 0.04	0.058	0.030	0.078 - 0.04	0.058	0.030	0.078 - 0.04	0.058	0.029	0.07 - 0.046	0.063	0.031	NA	NA	NA	0.044 - 0.046	0.044	0.020
cel	0.052 - 0.024	0.040	0.009	0.056 - 0.014	0.042	0.012	0.052 - 0.04	0.047	0.004	0.044 - 0.024	0.040	0.005	0.046 - 0.012	0.038	0.008	0.048 - 0.042	0.046	0.002	0.036 - 0.026	0.031	0.004	0.032 - 0.026	0.029	0.002
ceh	0.028 - 0.016	0.022	0.004	0.028 - 0.014	0.023	0.005	0.026 - 0.014	0.021	0.004	0.028 - 0.022	0.025	0.002	0.028 - 0.02	0.024	0.002	0.028 - 0.014	0.023	0.005	0.024 - 0.022	0.024	0.001	0.026 - 0.022	0.025	0.001
pal	0.004 - 0.002	0.004	0.001	0.004 - 0.002	0.004	0.001	0.004 - 0.002	0.004	0.001	0.006 - 0.004	0.004	0.001	0.006 - 0.004	0.004	0.000	0.004 - 0.004	0.004	0.000	0.004 - 0.004	0.004	0.000	0.004 - 0.004	0.004	0.000
abd	2.63 - 2.34	2.488	0.075	2.715 - 2.4	2.534	0.083	2.625 - 2.42	2.541	0.073	2.52 - 2.34	2.425	0.064	2.69 - 2.235	2.453	0.103	2.82 - 2.51	2.635	0.096	2.745 - 2.585	2.670	0.061	2.715 - 2.3	2.581	0.097
lengthtotal	2.972 - 2.642	2.796	0.086	3.019 - 2.694	2.823	0.088	2.926 - 2.747	2.848	0.057	2.863 - 2.624	2.737	0.082	2.964 - 2.541	2.761	0.102	3.146 - 2.806	2.949	0.104	3.007 - 2.841	2.921	0.068	2.945 - 2.544	2.829	0.099

Tabela 8. Distância de Mahalanobis

	P. tenuissima A	P. tenuissima B	P. tenuissima C	P. tenuissima F	P. tenuissima G
P. tenuissima A	--	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
P. tenuissima B	4.0904	--	0.0006	<0.0001	<0.0001
P. tenuissima C	5.449	5.4777	--	0.0001	<0.0001
P. tenuissima F	3.2105	3.7457	5.2548	--	<0.0001
P. tenuissima G	5.3729	4.6633	5.2612	3.8183	--

Tabela 9. Distancias de Procrustes

	P. tenuissima A	P. tenuissima B	P. tenuissima C	P. tenuissima F	P. tenuissima G
P. tenuissima A	--	0.5576	0.5265	0.1045	0.103
P. tenuissima B	0.0089	--	0.5932	0.1233	0.1788
P. tenuissima C	0.0145	0.0123	--	0.2776	0.7413
P. tenuissima F	0.0157	0.0162	0.0171	--	0.4377
P. tenuissima G	0.0167	0.0158	0.0123	0.0112	--

ANEXO B

Parte 1

Tabla 1. Espécies incluídas na análise filogenética com o código do espécime e a localidade de coleta, e códigos de acesso ao GenBank para marcadores moleculares sequenciados neste estudo.

Genbank voucher / Código sequencia	Taxon	COI	16s	País	Localidades	Publicacao
PP109970.1	<i>A. oculata</i>	x		Costa Rica	NA	Unpublished
PP109895.1	<i>A. oculata</i>	x		French Guiana	NA	Unpublished
PP128019.1	<i>A. westfalli</i>		x	Ecuador	NA	Unpublished
PSR_005	<i>E. metallica</i>	x		Brazil	São Gabriel	Este trabalho
PSR_013	<i>E. metallica</i>	x		Brazil	Calafate	Este trabalho
PSR_069	<i>E. spatulata</i>			Colombia	Guainía	Este trabalho
PSR_102	<i>E. spatulata</i>	x	x	Brazil	Goianêsia	Este trabalho
PSR_114	<i>E. venezuelensis</i>	x	x	Colombia	Putumayo	Este trabalho
PSR_115	<i>E. venezuelensis</i>	x	x	Brazil	Ducke	Este trabalho
PSR_127	<i>F. gabriela</i>	x	x	Brazil	Paragominas	Este trabalho
PSR_134	<i>F. gabriela</i>	x	x	Brazil	Tailândia	Este trabalho
PSR_142	<i>F. sancta</i>	x	x	Colombia	Villavicencio	Este trabalho
PSR_147	<i>F. sancta</i>	x	x	Brazil	Amapá	Este trabalho
PSR_008	<i>P. angeloi</i>		x	Colombia	Minca	Este trabalho
KF369306.1	<i>P. bifurcata</i>	x		Surinam	Sipaliwini	Dijkstra et al. 2014
KF369627.1	<i>P. bifurcata I</i>		x	Surinam	Sipaliwini	Dijkstra et al. 2014
MN058175.1	<i>P. bifurcata J</i>	x		Brazil	NA	Pimenta et al. 2019
MN058176.1	<i>P. bifurcata J</i>	x		Brazil	NA	Pimenta et al. 2019
MN058194.1	<i>P. bifurcata J</i>	x		Brazil	NA	Pimenta et al. 2019
MN058195.1	<i>P. remissa</i>	x		Brazil	NA	Pimenta et al. 2019
PP109968.1	<i>P. tenuissima</i>	x		Ecuador	NA	Unpublished
OL806711.1	<i>P. tenuissima A</i>	x		Brazil	NA	Koroiva et al. 2022
PP127995.1	<i>P. tenuissima A</i>		x	Venezuela	NA	Unpublished
PP109886.1	<i>P. tenuissima F</i>	x		Guyana	NA	Unpublished
PP155782.1	<i>P. tenuissima G</i>		x	Guyana	NA	Unpublished
PP109900.1	<i>P. tenuissima C</i>	x		Colombia	NA	Unpublished
PP155796.1	<i>P. tenuissima C</i>		x	Colombia	NA	Unpublished
MN058200.1	<i>P. exigua</i>	x		Brazil	NA	Pimenta et al. 2019
PP128135.1	<i>P. jeronimoi</i>		x	Brazil	NA	Unpublished
PSR_007	<i>P. remissa</i>	x	x	Brazil	Alto Maués	Este trabalho
PP128035.1	<i>R. beckeri</i>		x	Costa Rica	X	Unpublished

Table 2. Matriz de Caracteres e respectivo estados. “-” = caracteres não comparáveis “?” = caracteres desconhecidos.

[illegible]

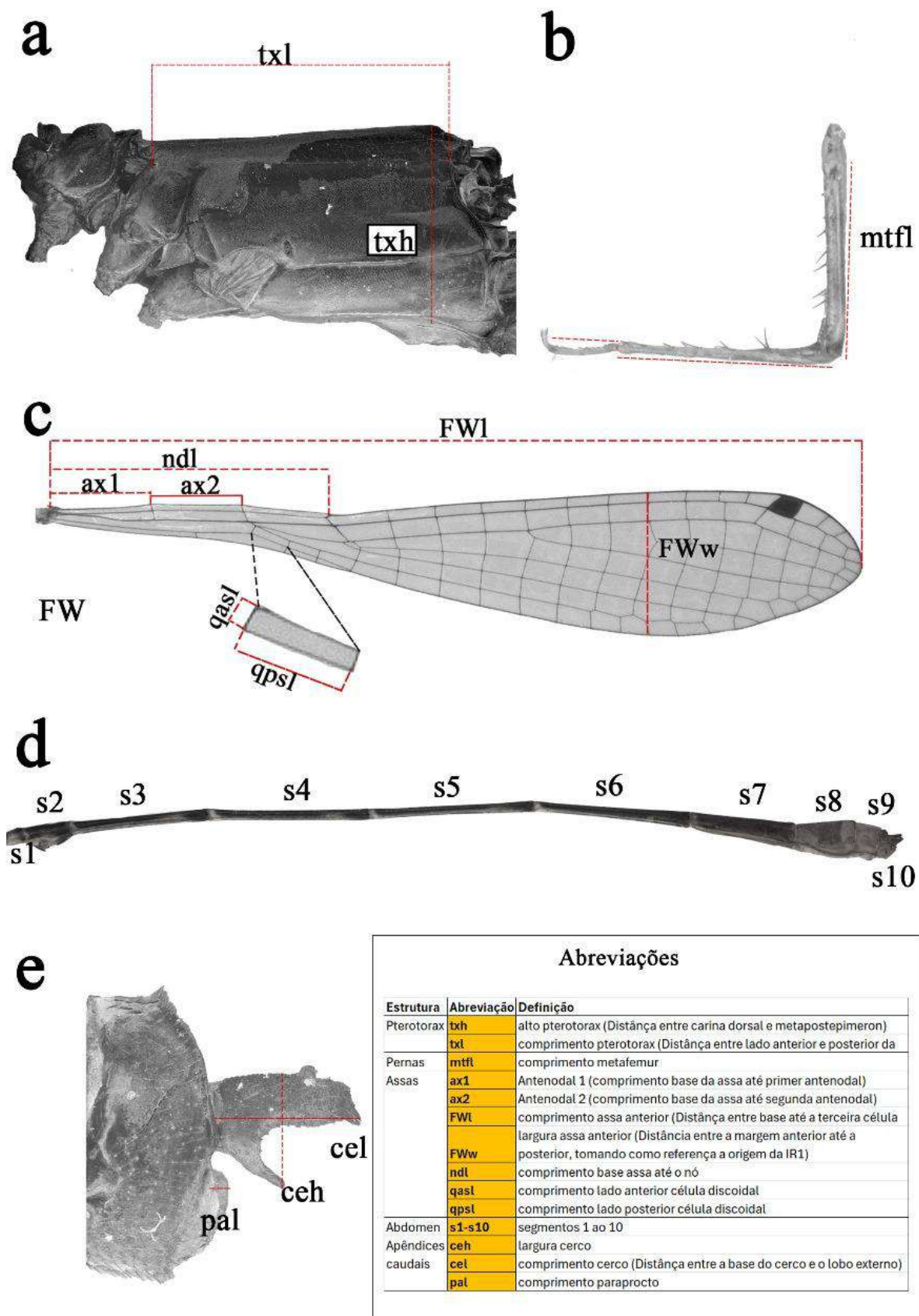


Figura 27: Caracteres quantitativos

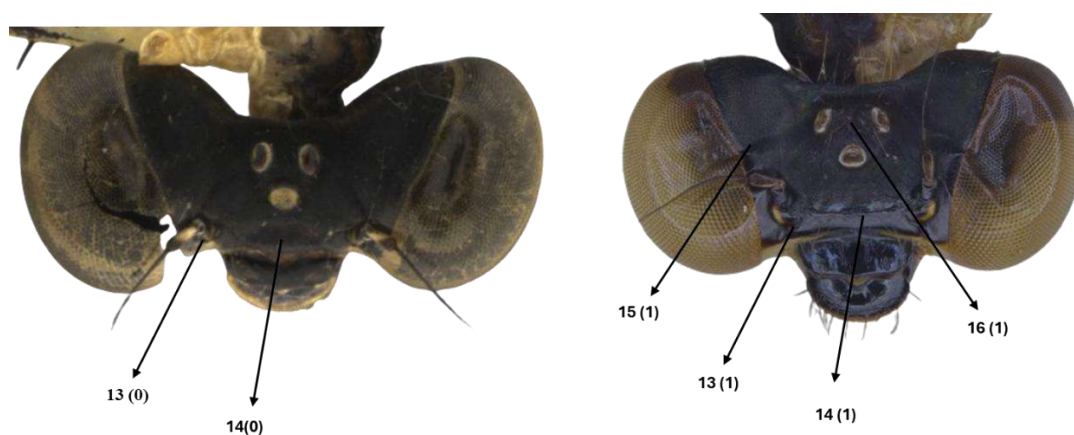


Figura 28: Caracteres qualitativos da cabeça

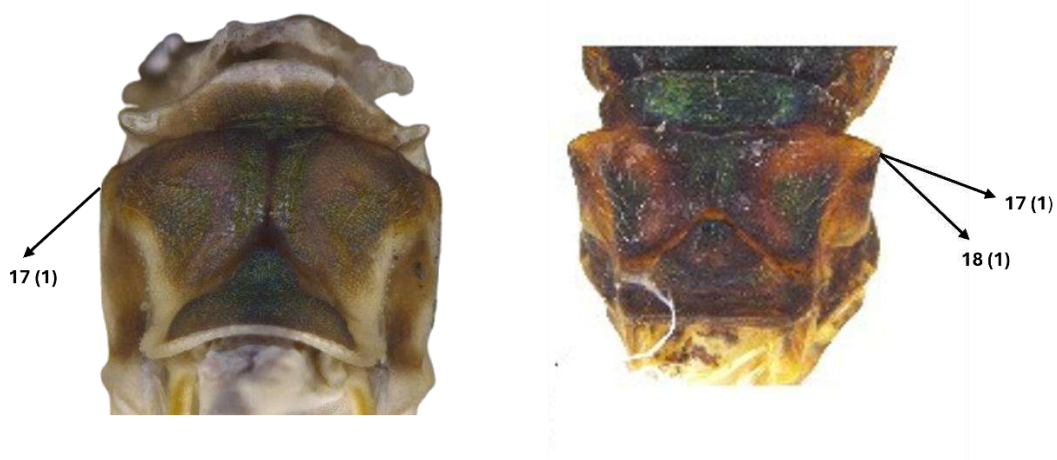


Figura 29: Caracteres qualitativos do protórax



Figura 30: Caracteres qualitativos das pernas

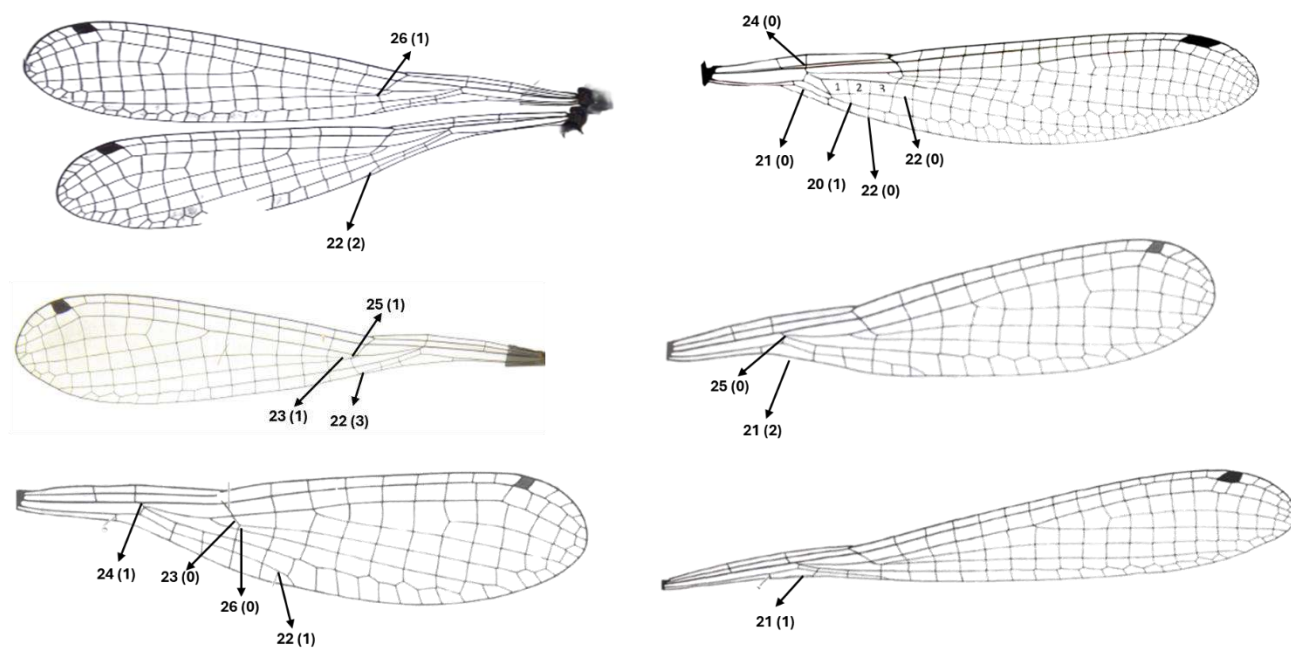


Figura 31: Caracteres qualitativos das veações asas

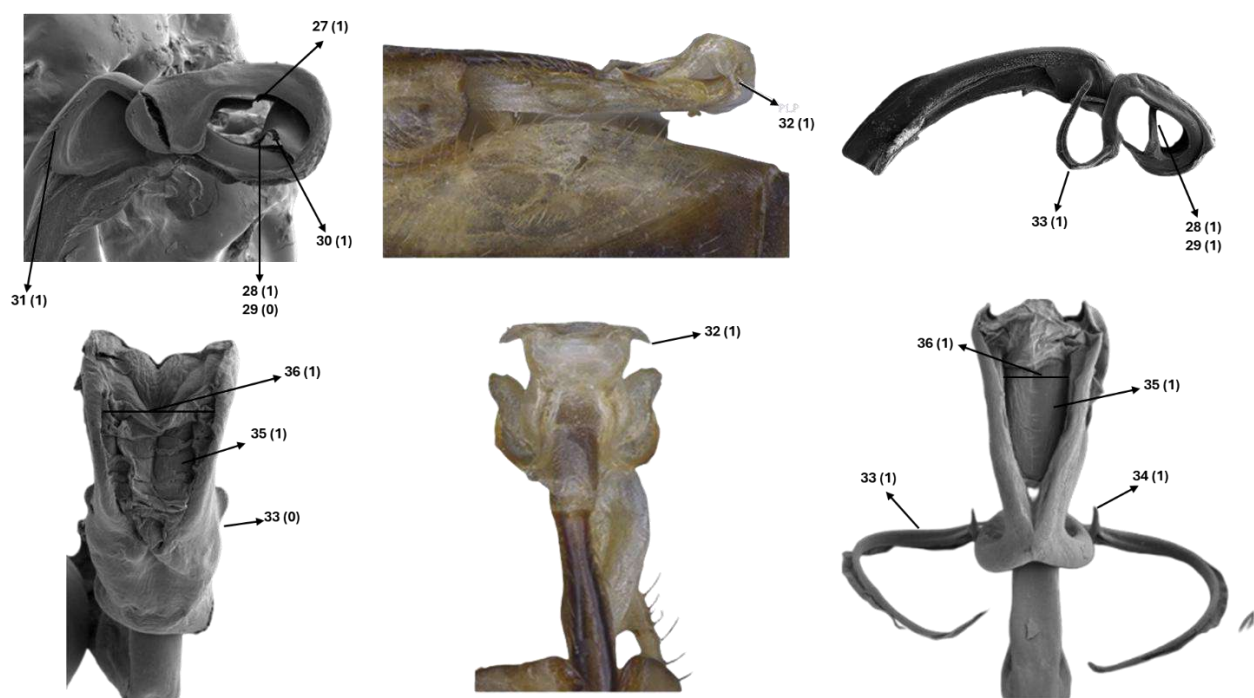


Figura 32: Caracteres qualitativos da lígula genital

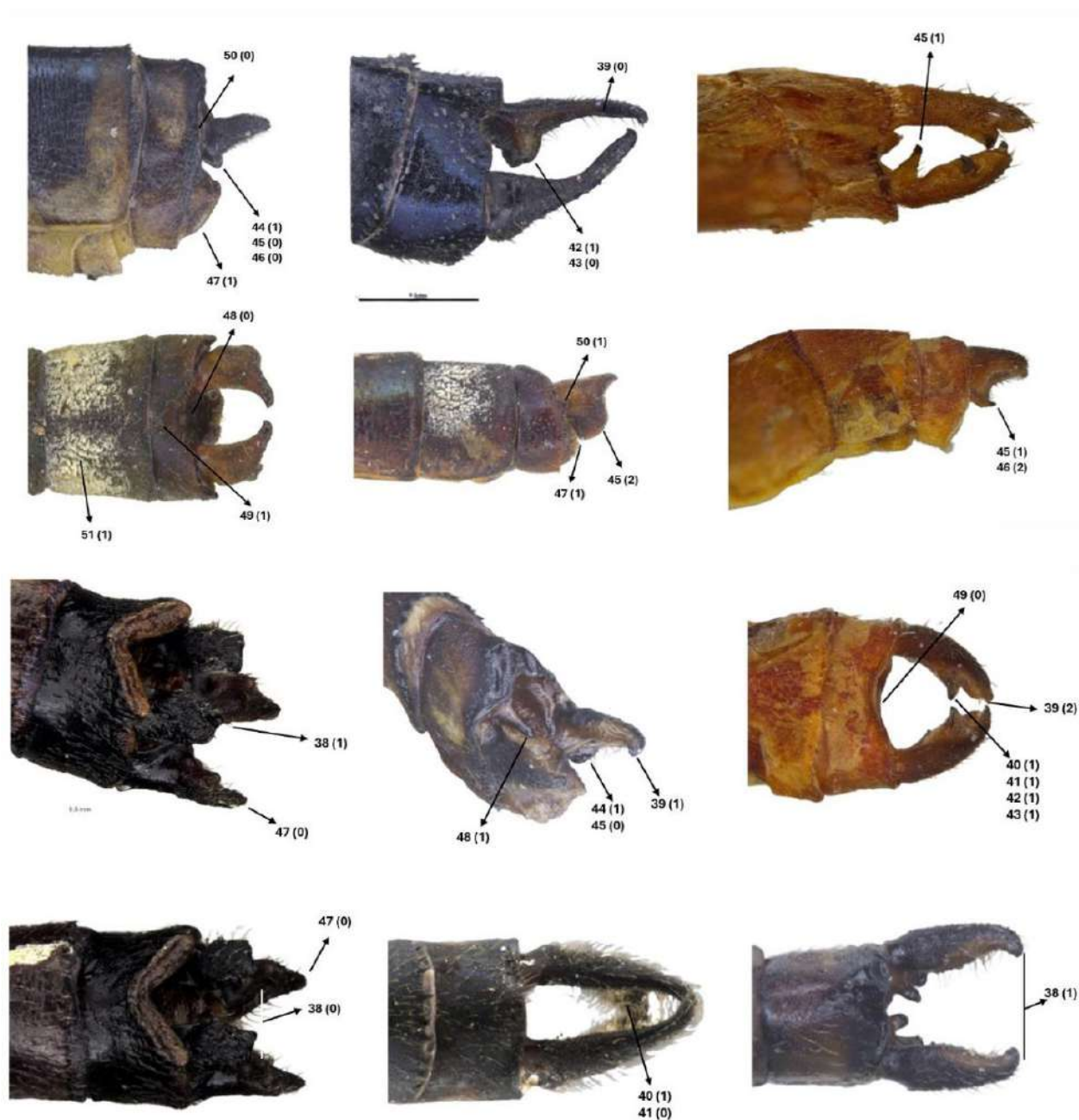


Figura 33: Caracteres qualitativos dos cercos

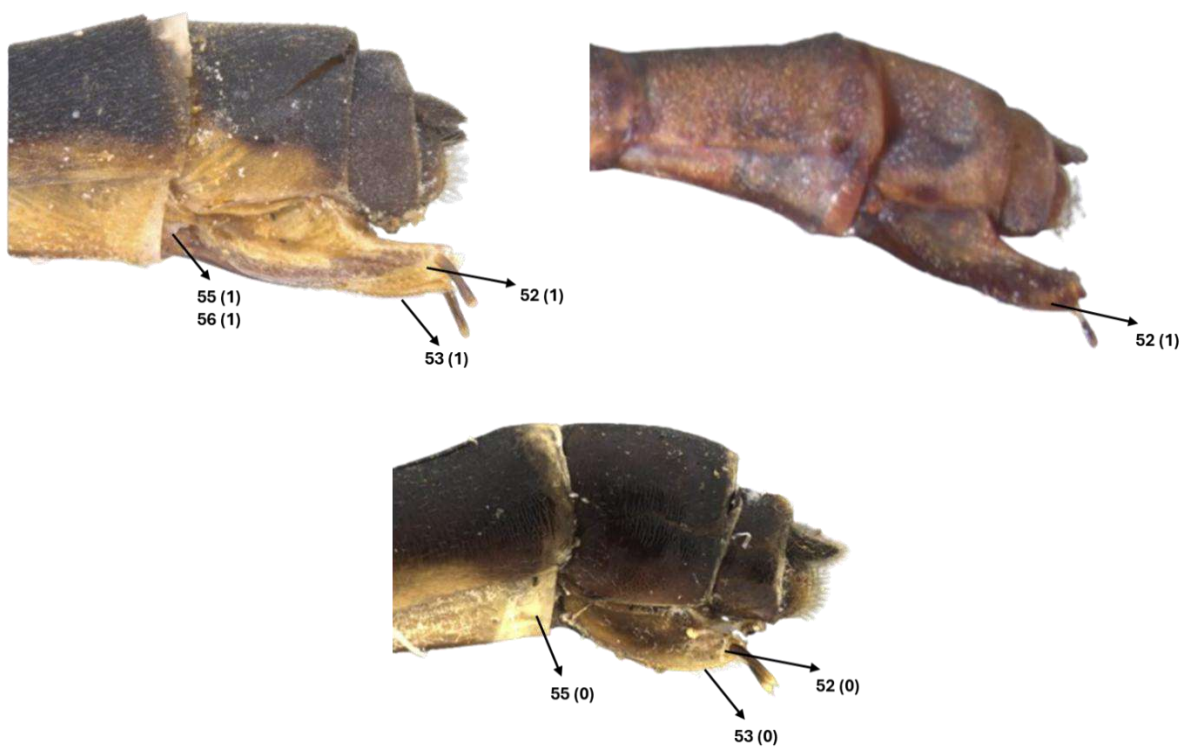


Figura 34: Caracteres qualitativos das fêmeas

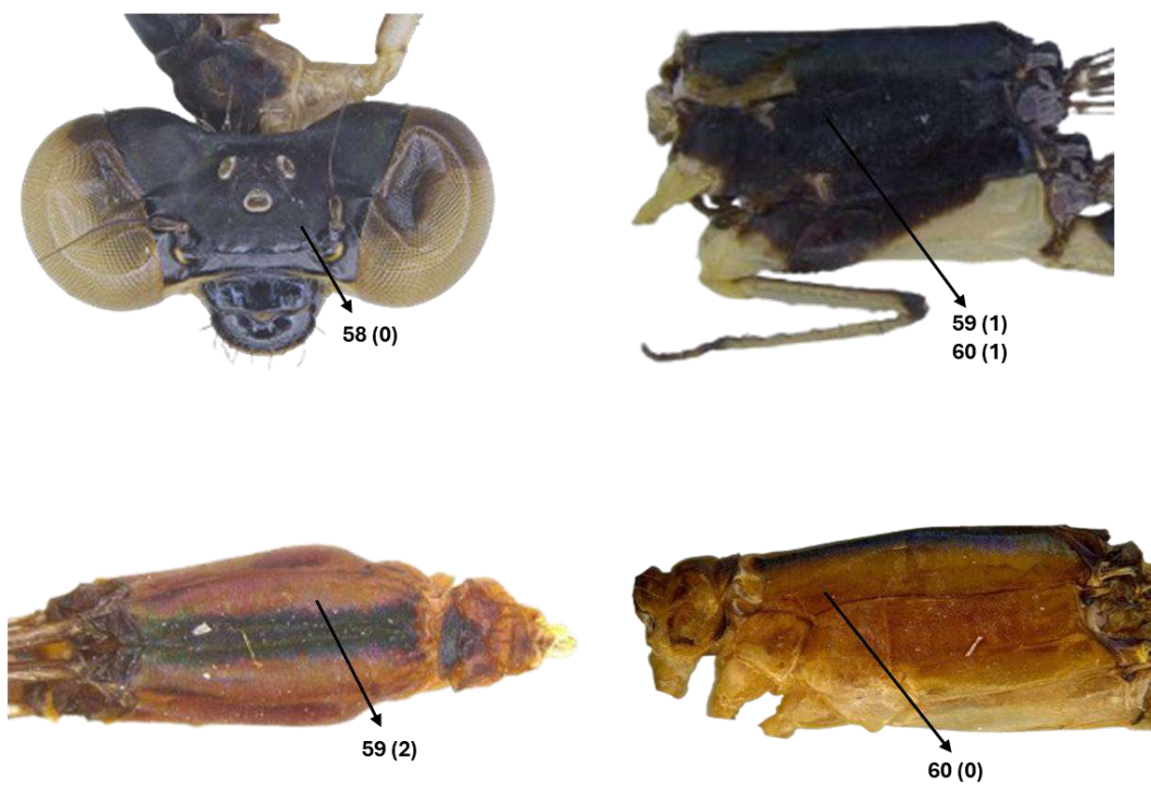


Figura 35: Caracteres qualitativos da coloração

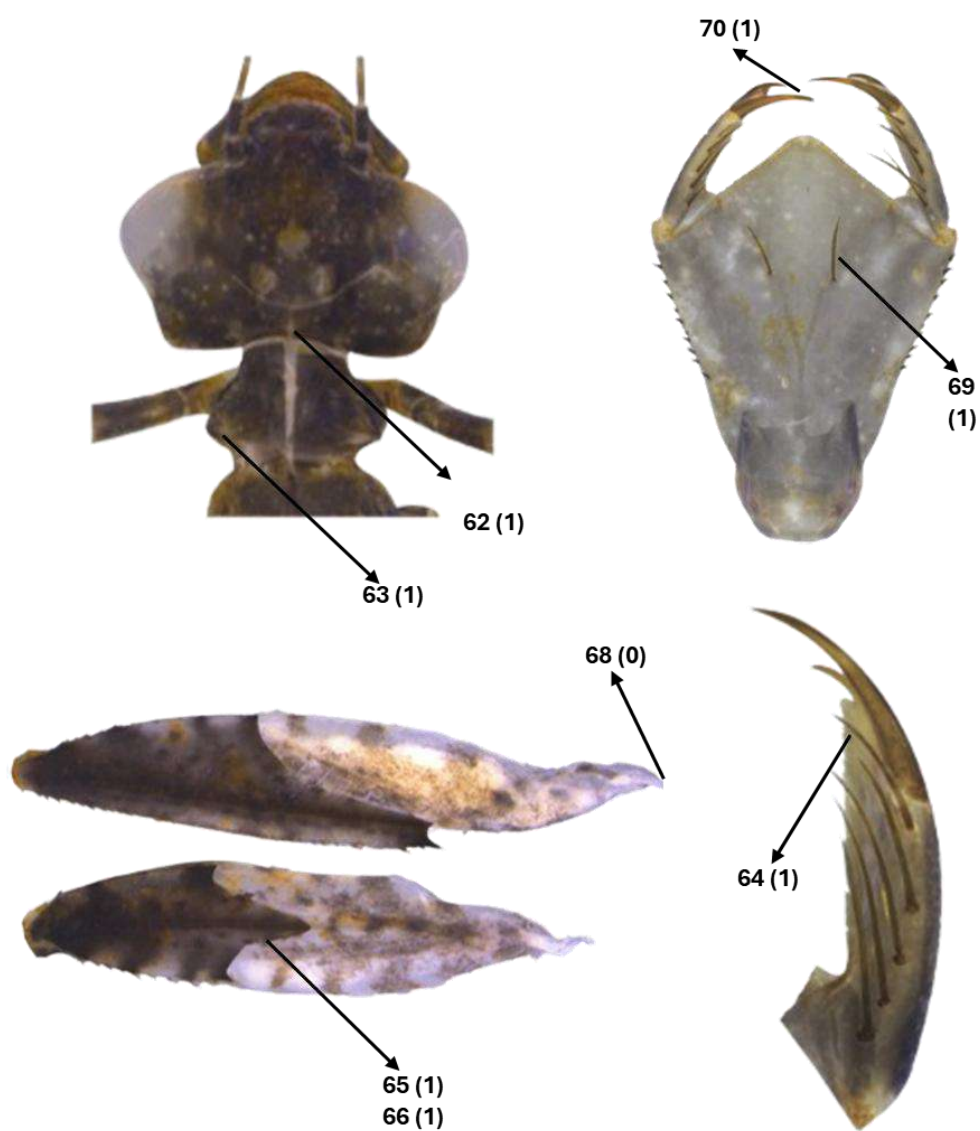


Figura 36: Caracteres qualitativos das larvas

Parte 2

Psaironeura angeloi Tennessen, 2016

Material examinado. COLOMBIA. *Antioquia*: Puerto Berrío [N6.4093°, W74.5833°, 500m], J. L. Vega leg., 12/X/2005, 1 #m (CEUA-42402), mesma localidade [N6.413°, W74.5772°, 300m], C. Bota leg., 5/X/2008, 1 #m (CEUA-43602), 1 #m (CEUA-43603), mesmo colector, 4/X/2008, 1 #m (CEUA-43604), mesmo colector, 3/X/2008, 1 #m (CEUA-43605); Carepa [N7.77944°, W76.67333°, 48m], N. Uribe leg., 2/VII/2009, 1 #m (CEUA-44239), mesma localidade [N7.77944°, W76.67333°, 40m], A. Clavijo & Y. Correa leg., 11/VI/2012, 1 #m (CEUA-64393); Remédios [N6.9033°, W74.577°, 450m], C. Bota leg., 28/XII/2009, 1 #m (CEUA-99996); San Carlos [N6.15°, W74.8°, 400m], C. Flórez & C. Bota leg., 27/III/2012, 1 #m (CEUA-81371); mesma localidade [N6.88333°, W74.5666°, 500m], C. Flórez leg., 21/XI/2013, 1 #m (CEUA-81446). *Chocó*: Acandí [N8.569°, W77.322°, 28m], Camila Botero leg., 28/III/2005, 1 #ff (ANDES-E-4686); mesma localidade [N8.57875°, W77.31089°, 30m], Camila Botero leg., 15/XII/2005, 1 #m (ANDES-E-4678); mesma localidade [N8.569°, W77.322°, 28m], Camila Botero leg., 28/III/2005, 1 #m (ANDES-E-4687); mesma localidade [N8.57875°, W77.31089°, 30m], Camila Botero leg., 17/XII/2005, 1 #m (ANDES-E-4681), mesma localidade [N8.569°, W77.322°, 28m], mesmo colector, 11/XII/2005, 1 #m (ANDES-E-4684); mesma localidade [N8.59056°, W77.31583°, 27m], Camila Botero leg., 29/III/2005, 1 #m (ANDES-E-4676), mesma localidade [N8.57875°, W77.31089°, 30m], mesmo colector, 5/XII/2005, 1 #m (ANDES-E-4679); mesma localidade [N8.56908°, W77.32322°, 34m], Camila Botero leg., 17/XII/2005, 1 #m (ANDES-E-4682), mesma localidade [N8.569°, W77.322°, 28m], mesmo colector, 14/XII/2005, 1 #m (ANDES-E-4685); mesma localidade [N8.57875°, W77.31089°, 30m], Camila Botero leg., 17/XII/2005, 1 #m (ANDES-E-4677); mesma localidade [N8.57875°, W77.31089°, 30m], Camila Botero leg., 15/XII/2005, 1 #ff (ANDES-E-4680), mesma localidade [N8.56908°, W77.32322°, 34m], mesmo colector, 11/XII/2005, 1 #m (ANDES-E-4683); mesma localidade [N8.6297°, W77.3552°, 10m], J. Cardona & C. Bota leg., 10/XI/2017, 1 #ff (CEUA-99993), mesma localidade [N8.638°, W77.3571°, 86m], mesmo colector, 16/X/2009, 1 #m (CEUA-99995). Salero [N5.31695°, W76.61472°, 129m], León Pérez leg., 17/XII/2005, 1 #m (ANDES-E-17406), mesmo colector, 10/X/2005, 1 #m (ANDES-E-22708), 1 #m (ANDES-E-22709), 1 #m (ANDES-E-22710), 1 #m (ANDES-E-22711), mesma localidade [N5.31921°, W76.62027°, 128m], mesmo colector and date, 1 #m (ANDES-E-22712), mesmo colector, 11/X/2005, 1 #m (ANDES-E-22713), 1 #m (ANDES-E-22714), 1 #m (ANDES-E-22715), 1 #m (ANDES-E-22716), 1 #m (ANDES-E-22717), 1 #m (ANDES-E-22718), 1 #m (ANDES-E-22719); Chaparraidó [N5.7521°, W76.57091°, Sem dados], León Pérez leg., 11/X/2005, 1 #m (ANDES-E-22720), mesmo colector, 27/IX/2005, 1 #m (ANDES-E-22721); Quibdó [N3.90936°, W77.3211°, Sem dados], León Pérez G. & Jenilee Montes F. leg., 23/I/2013, 1 #m (SAIA-660), mesma localidade [N5.69375°, W76.66153°, 40m], León Pérez & Jenilee Montes F. leg., 22/VII/2010, 1 #m (SAIA-637), León Pérez G. & Jenilee Montes F. leg., same date, 1 #m (SAIA-631), 1 #m (SAIA-635), 1 #m (SAIA-630), 1 #m (SAIA-629), 1 #ff (SAIA-628), 1 #m (SAIA-626), 1 #m (SAIA-627), 1 #m (SAIA-643), mesma localidade [N5.69375°, W76.66153°, 200m], mesmo colector and date, 1 #m (SAIA-801), mesma localidade [N5.69375°, W76.66153°, 40m], mesmo colector and date, 1 #m (SAIA-632), 1 #m (SAIA-644), 1 #m (SAIA-642), 1 #m (SAIA-641), 1 #m (SAIA-636), 1 #m (SAIA-625); Salero [N5.36917°, W76.60194°, 100m], León Pérez G. & Jenilee Montes F. leg., 24/VII/2010, 1 #m (SAIA-608); Tadó [N5.2025°, W76.5168°, 141m], C. Guzmán & C. Flórez & C. Bota leg., 8/II/2016, 1 #m (CEUA-94608), mesma localidade [N5.2017°, W76.5136°, 145m], C. Guzmán & col. leg., 9/XI/2016, 1 #m (CEUA-81836), mesma localidade [N5.34824°, W76.21107°, 315m], C. Bota leg., 16/IX/2016, 1 #m (CEUA-81837); Río Sucio [N7.4332°, W77.1084°, 99m], S. Forero & Col leg., 13/XII/2016, 1 #m (CEUA-81992); Tutunendo [N5.739°, W76.52597°, 83m], León Pérez leg., 27/IX/2005, 1 #m (ANDES-E-22722); Salero [N5.31073°, W76.60385°, 126m], León Pérez leg., 25/IX/2005, 1 #m (ANDES-E-

22723). **Magdalena:** Minca [N3.90936°, W77.3211°, Sem dados], Di filippo D, Moreno M, Pérez L. leg., 12/II/2007, 1 #m (SAIA-); Mesma localidade [N11.15342°, W74.11655°, 516m], Yiselle Cano leg., 15/XII/2012, 1 #m (ANDES-E-16574), mesmo colector, 25/VI/2012, 1 #m (ANDES-E-16575), 1 #m (ANDES-E-16576), 1 #m (ANDES-E-16577), 1 #m (ANDES-E-16578), 1 #m (ANDES-E-16579), mesma localidade [N11.1315°, W74.1225°, 516m], León Pérez leg., 25/VI/2001, 1 #m (ANDES-E-16580), mesma localidade [N11.1315°, W74.1225°, 680m], mesmo colector, 9/IX/2001, 1 #m (ANDES-E-16581), mesma localidade [N11.1315°, W74.1225°, 516m], mesmo colector, 23/VI/2001, 1 #m (ANDES-E-16582). **Santa Marta** [N11.2°, W74.08333°, 400m], C. Moreno & col. leg., 11/VI/2013, 1 #m (CEUA-71249). **Meta:** Villavicencio [N3.90936°, W77.3211°, Sem dados], Sem dados leg., 22/VII/2010, 1 #m (ANDES-E-LAZOEA-108). **Nariño:** San Andres de Tumaco [N1.7689°, W78.7846°, 120m], M. Vigano& A. Corso& O. Janni leg., 18/II/2017 (CEUA-94977), 1 #m (CEUA-95006). **Santander:** Barrancabermeja [N7.05419°, W73.84657°, 90m], Edwin Ussa& Carlos Arango leg., 9/IX/2010, 1 #m (ANDES-E-16588), mesmo colector, 16/XI/2010, 1 #m (ANDES-E-16589), 1 #m (ANDES-E-16590); **Sabana de Torres** [N7.40535°, W73.43142°, 132m], Carolina Garzón& Ariel Dueñas leg., 16/XI/2007, 1 #m (ANDES-E-17305), mesmo colector, 17/XII/2007, 1 #m (ANDES-E-17307), 1 #m (ANDES-E-17308). **Sabana de Torres** [N7.40528°, W73.43139°, 132m], Carolina Garzón leg., 27/III/2008, 1 #m (ANDES-E-9823), 1 #m (ANDES-E-9820), mesma localidade [N7.345°, W73.49694°, 155m], mesmo colector and date, 1 #m (ANDES-E-9733), mesma localidade [N7.33528°, W73.48556°, 155m], mesmo colector, 25/III/2007, 1 #m (ANDES-E-9622), mesma localidade [N7.34833°, W73.49778°, 146m], mesmo colector, 14/XII/2008, 1 #m (ANDES-E-9779), mesma localidade [N7.40528°, W73.43139°, 132m], Carolina Garzón leg., 11/XII/2008, 1 #m (ANDES-E-9821), mesma localidade [N7.34833°, W73.49778°, 146m], mesmo colector, 27/III/2008, 1 #m (ANDES-E-9782), mesma localidade [N7.34028°, W73.49139°, 155m], mesmo colector, 28/III/2008, 1 #m (ANDES-E-9697), mesma localidade [N7.40528°, W73.43139°, 132m], mesmo colector, 29/III/2008, 1 #m (ANDES-E-9819), mesma localidade [N7.34972°, W73.49139°, 155m], mesmo colector, 27/III/2007, 1 #m (ANDES-E-9570), mesma localidade [N7.34028°, W73.49139°, 155m], mesmo colector, 12/XII/2008, 1 #m (ANDES-E-9698), mesma localidade [N7.40528°, W73.43139°, 132m], mesmo colector, 29/III/2008, 1 #m (ANDES-E-9822), mesma localidade [N7.40528°, W73.43139°, Sem dados], Carolina Garzón & Ariel Dueñas leg., 27/III/2007, 1 #m (ANDES-E-9641), mesma localidade [N7.34972°, W73.49139°, 155m], Carolina Garzón leg., 17/XII/2007, 1 #m (ANDES-E-9569), mesma localidade [N7.34833°, W73.49778°, 146m], mesmo colector, 12/XII/2008, 1 #m (ANDES-E-9781), , mesma localidade [N7.345°, W73.49694°, 155m], Carolina Garzón leg., 15/XII/2008, 1 #m (ANDES-E-9731), mesma localidade [N7.40528°, W73.43139°, Sem dados], Carolina Garzón & Ariel Dueñas leg., 25/III/2007, 1 #m (ANDES-E-9642), mesma localidade [N7.34833°, W73.49778°, 146m], Carolina Garzón leg., 15/XII/2008, 1 #m (ANDES-E-9780), mesma localidade [N7.34028°, W73.49139°, 155m], mesmo colector, 28/III/2008, 1 #m (ANDES-E-9699) , mesma localidade [N7.40528°, W73.43139°, 132m], Carolina Garzón leg., 11/XII/2008, 1 #m (ANDES-E-9817), mesma localidade [N7.40528°, W73.43139°, Sem dados], Carolina Garzón & Ariel Dueñas leg., 27/III/2007, 1 #m (ANDES-E-9640), mesma localidade [N7.40528°, W73.43139°, 132m], Carolina Garzón leg., 15/XII/2008, 1 #m (ANDES-E-9818), mesma localidade [N7.32694°, W73.50111°, 166m], Carolina Garzón & Ariel Dueñas leg., 27/III/2007, 1 #m (ANDES-E-9659), mesma localidade [N7.345°, W73.49694°, 155m], Carolina Garzón leg., 15/XII/2008, 1 #m (ANDES-E-9730), mesma localidade [N7.40528°, W73.43139°, 132m], mesmo colector, 25/III/2008, 1 #m (ANDES-E-9816), mesma localidade [N7.345°, W73.49694°, 155m], mesmo colector, 27/III/2008, 1 #m (ANDES-E-9732), mesma localidade [N7.40528°, W73.43139°, Sem dados], No dato leg., 25/III/2007, 1 #m (ANDES-E-9638), mesma localidade [N7.32694°, W73.50111°, 166m], Carolina Garzón & Ariel Dueñas leg., 10/XII/2007, 1 #m (ANDES-E-9658), mesma localidade [N7.32694°, W73.50111°, 166m], Carolina Garzón, Ariel Dueñas leg., 14/XII/2007, 1 #m (ANDES-E-9660), mesma localidade [N7.40528°, W73.43139°, Sem dados], mesmo colector, 15/XII/2007, 1 #m (ANDES-E-9639), mesma localidade [N7.40528°, W73.43139°, 132m], C. Garzón leg., 17/XII/2008, 1 #m (ANDES-E-16564), mesmo colector, 27/III/2007, 1 #m (ANDES-E-16565), mesmo colector, 17/XII/2008, 1 #m (ANDES-E-

16566), mesmo coletor, 27/III/2008, 1 #m (ANDES-E-16567), mesma localidade [N7.34028°, W73.49139°, 155m], mesmo coletor and date, 1 #m (ANDES-E-16568), mesmo coletor, 25/III/2008, 1 #m (ANDES-E-16569), 1 #m (ANDES-E-16570), mesmo coletor, 29/III/2008, 1 #m (ANDES-E-16571), 1 #m (ANDES-E-16572), mesma localidade [N7.32694°, W73.50111°, 146m], mesmo coletor, 29/III/2007, 1 #m (ANDES-E-16573), mesma localidade [N7.34028°, W73.49139°, 155m], Carolina Garzón leg., 15/XII/2008, 1 #m (ANDES-E-9696), mesma localidade [N7.32694°, W73.50111°, 166m], Carolina Garzón & Ariel Dueñas leg., 29/III/2007, 1 #m (ANDES-E-9657). **Valle del Cauca:** Buenaventura [N3.90936°, W77.3211°, 20m], C. Bota, T. Bota leg., 9/VII/2018, 1 #m (CEUA-102358). **VENEZUELA. La Gira:** Sem dados [N9.33025°, W70.73087°, 630m], J Clavijo, A. Chacón leg., 9/XII/1996, 1 #m (ANDES-E-4649). **Táchira:** La Fría [N8.2256°, W72.2634°, 101m], J. N. & E. B. Williamson, W. N. Ditzler leg., 17/IV/1920, 1 #m (UFMG - ABMM-UFMG-IOD-2200006).

Psaironeura remissa (Calvert, 1903)

Material examinado: **MÉXICO. Veracruz:** Cotaxtla [N18.75°, W96.44°, 90m], Dennis R. Paulson leg., 14/I/1965, 1 #m (UNAM); *Tierra Blanca* [N18.4376°, W96.3325°, 53m], G. H. Beatty leg., 18/XI/1957, 1 #m (UFMG-IOD-2200004). Chiapas: Sem dados [N17.3342°, W91.9769°, 260m], Rosser W. Garrison leg., 25/II/1983, 1 #m (UNAM); *San Andres Tuxtla* [N18.6794°, W95.1544°, 35m], Rosser W. Garrison leg., 23/I/1982, 1 #m (UNAM), mesma localidade [N18.6241°, W95.0919°, 18m], Rosser W. Garrison & Natalia von Ellenrieder leg., 14/I/2009, 1 #m (UNAM), 1 #m (UNAM), mesma localidade [N18.1245°, E18.1245°], C. Pérez leg., sem dados, 1 #m (UNAM); *Oaxaca:* Sem dados [N17.0381°, W96.6854°], sem dados leg., sem dados, 1 #m (UNAM); *Yanga* [N18.8664°, W96.8479°, 628m], Dennis R. Paulson leg., 13/III/1965, 1 #m (UNAM).

Psaironeura selvatica Esquivel, 1993

Material examinado: **COSTA RICA: Alajuela Provincia:** Los Chiles [N10.88952°, W84.64737°, 53m], D.R. Paulson leg., 30/VII/1966, 1 #m (IORI). **Heredia Provincia.** Puerto Viejo de Sarapiquí [N10.43083°, W84.00697°, 58m], C. Esquivel Leg. leg., 22/IX/1988, 1 #m (IORI). **Limón Provincia:** Guápiles [N10.21428°, W83.7891°, 273m], M.J. & D.N. Westfall leg., 7/VII/1969, 1 #m (IORI).

Psaironeura bifurcata Sjödsted, 1918

Material examinado. **BRASIL. Acre:** Sem dados [S8.27031°, W72.7497°, Sem dados], Revisar leg., 0/I/1900, 1 #m (LABECO-29772). *Porto Walter* [S8.27031°, W72.7497°, 195m], Dionisio Barbosa leg., 1/VIII/1996, 1 #m (UFMG-IOD-2200005). **Amazonas:** *Barcelos* [N0.8767°, W63.4674°, 111m], Santos A. leg., 24/VII/2009, 1 #m (FAA-4728); *Manaus* [S2.9881°, W59.9547°, 69m], Juen, L. leg., 22/V/2013, 1 #m (LABECO-BR_AM_MN_RD_DCK06_1), mesma localidade [S3.102°, W60.036°, 46m], Neiss, G.U. leg., 26/V/2008, 1 #m (INPA-259), mesmo coletor, 22/V/2008, 1 #m (INPA-258), mesma localidade [S2.97748°, W59.93133°, 121m], Juen, L. leg., 8/III/2005, 1 #m (LABECO-39), mesma localidade [S2.98608°, W59.93711°, 65m], mesmo coletor, 25/V/2013, 1 #m (LABECO-7544), mesma localidade [S2.97748°, W59.93133°, 121m], Juen, L. leg., 8/III/2005, 1 #m (LABECO-39), mesma localidade [S2.98608°, W59.93711°, 65m], mesmo coletor, 25/V/2013, 1 #m (LABECO-7544); *Manacapuru* [S3.29°, W60.641°, 25m], Neiss, G.U. leg., 6/IX/2008, 1 #m (INPA-229); *Novo airao* [S2.63545°, W60.939°, 35m], Neiss, G.U. leg., 20/VIII/2008, 1 #m (INPA-233), mesmo coletor, 17/VIII/2008, 1 #m (INPA-25); mesma localidade [S2.97748°, W59.93133°, 121m], Juen, L. leg., 8/III/2005, 1 #m (LABECO-39), mesma localidade [S2.98608°, W59.93711°, 65m], mesmo coletor, 25/V/2013, 1 #m (LABECO-7544); *Presidente Figueredo* [S2.029°, W60.025°, 97m], Neiss, G.U. leg., 19/IV/2008, 1 #m (INPA-284), mesmo coletor, 15/X/2008, 1 #m (INPA-283). **COLOMBIA. Guainia:** *Inírida* [N3.8042°, W67.8237°, 104m], Angela Aristizabal leg., 5/V/2015, 1 #m (ANDES-E-23232). **Putumayo:** *Mocoa* [N1.14397°, W76.6562°, 600m], L. Perez, J. Montes, J. Villamil leg., 22/I/2010, 1 #m (SAIA-522), 1 #m (SAIA-510); *Puerto Legizamo* [N0.45917°, W75.22522°, 224m], Yiselle Cano leg., 2/VIII/2018, 1 #ff

(LABECO 6568), mesma localidade [S9.07719°, W57.803°, 220m], mesmo coletor, 7/VII/2012, 1 #m (LABECO 6570), mesma localidade [S9.05783°, W57.78564°, 350m], mesmo coletor, 17/VII/2012, 1 #m (LABECO 6574), mesma localidade [S9.07719°, W57.803°, 220m], Yulie, Naraiana, Diogo, Alexandre, Márcio, Seu Antônio e Moisés (assistentes) leg., 17/VII/2012, 1 #m (LABECO 6569), mesma localidade [S9.05783°, W57.78564°, 350m], mesmo coletor and date, 1 #m (LABECO 6572), 1 #m (LABECO 6576), mesmo coletor, 13/VI/2009, 1 #m (LABECO 6577), *Apiacás* [S9.07719°, W57.803°, 220m], Yulie, Naraiana, Diogo, Alexandre, Márcio, Seu Antônio e Moisés (assistentes) leg., 29/IX/2014, 1 #m (LABECO 6571), mesma localidade [S9.05783°, W57.78564°, 350m], Yulie, Naraiana, Diogo, Alexandre, Márcio, Seu Antônio e Moisés (assistentes) leg., 30/IX/2014, 1 #m (LABECO 6573); *Sinop* [S11.8525°, W55.5032°, 376m], sem dados leg., sem dados, 1 #m (UFMG-IOD-2200011). **Pará:** *Altamira*, sem dados, Kenned Silva leg., 9/IX/2022, 1 #m (UFPA-O 1019), mesmo coletor, 7/II/2014, 1 #m (UFPA-O 1020); *Aveiro* [S3.8281°, W55.4951°, 61m], sem dados leg., sem dados, 1 #m (UFMG-IOD-2200032); NA, sem dados, sem dados leg., 14/XI/1957, 1 #m (UFMG-IOD-2200022); *Belém*, sem dados, Cristian Mendoza leg., 24/VII/2022, 1 #m (LABECO ODA.GRL.10642), 1 #m (LABECO ODA.GRL.10643), 1 #m (LABECO ODA.GRL.10644), 1 #m (LABECO ODA.GRL.10645), 1 #m (LABECO ODA.GRL.10646), 1 #m (LABECO ODA.GRL.10647), 1 #m (LABECO ODA.GRL.10648), mesmo coletor, sem dados, 1 #m (LABECO ODA.GRL.10649); *Barcarena*, sem dados, Rocha T. leg., 9/V/2021, 1 #m (LABECO 6571), mesma localidade [S1.55977°, W48.69648°, 19m], Equipe Insetos leg., 7/VII/2012, 1 #m (LABECO 10002741), mesma localidade, sem dados, Rocha T. leg., 2/X/2021, 1 #m (LABECO BR_PA_BAR_01); *Belterra* [S3.2987°, W54.9642°, 141m], Faria, A.P.J. leg., 26/VII/2010, 1 #m (LABECO 10002327), mesma localidade [S2.7849°, W54.6877°, 75m], Almeida, M.C. & Dias, K. S. leg., 10/V/2018, 1 #m (LABECO 2166), mesma localidade [S2.7849°, W54.6877°, 75m], Almeida, M.C. & Dias, K. S. leg., 24/IX/2012, 1 #m (LABECO 2094), mesma localidade *a* [S3.2038°, W55.1247°, 57m], Faria, A.P.J. leg., 17/VII/2012, 1 #m (LABECO 10002344); *Benfica*, sem dados, sem dados leg., 6/III/1963, 1 #m (UFMG-IOD-2200021), mesmo coletor, 22/VIII/1962, 1 #m (UFMG-IOD-2200019), mesma localidade [S1.35°, W48.28333°, 42m], Mendoza-Penagos C.C. leg., 26/VI/2021, 1 #m (LABECO), mesmo coletor, 19/VII/2021, 1 #m (LABECO); *Canindé* [S2.55757°, W46.5128°, 70m], Boris Malkin Leg. leg., sem dados, 1 #m (UFMG-IOD-2200010), mesmo coletor, 13/X/1961, 1 #m (UFMG-IOD-2200009); sem dados, José **BRASIL**ino Ferreira Leg. leg., 2/I/1957, 1 #m (UFMG-IOD-2200025); *Capitão Poço* [S1.81971°, W47.04023°, 69m], Mendoza-Penagos C.C. leg., 14/VI/2011, 1 #m (LABECO 10003000); *Goianêsia* [S3.55138°, W48.7538°, 74m], Mendoza-Penagos C.C. leg., 8/VI/2021, 1 #m (LABECO), mesma localidade [S3.70556°, W48.59528°, 74m], mesmo coletor and date, 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), mesma localidade [S3.70972°, W48.56167°, 159m], mesmo coletor, 8/VII/2021, 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), mesma localidade [S3.70556°, W48.59528°, 74m], mesmo coletor, 8/IX/2021, 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), mesma localidade [S3.55138°, W48.7538°, 74m], mesmo coletor and date, 1 #m (LABECO); *Magalhães Barata* [S0.86329°, W47.66806°, 20m], Mendoza-Penagos C.C. leg., 26/IX/2021, 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), mesmo coletor, 28/IX/2021, 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO); *Óbidos*, sem dados, José **BRASIL**ino Ferreira Leg. leg., 21/VIII/1962, 1 #m (UFMG-IOD-2200013), mesmo coletor, 18/VIII/1962, 1 #m (UFMG-IOD-2200014), mesmo coletor, 19/VIII/1962, 1 #m (UFMG-IOD-2200015), mesmo coletor, 21/VI/1982, 1 #m (UFMG-IOD-2200016); *Oriximiná* [S1.4674°, W56.3775°, 36m], sem dados leg., 28/II/1957, 1 #m (UFMG-IOD-2200023); *Paragominas* [S3.08667°, W47.68722°, 50m], Mendoza-Penagos C.C. leg., 13/VIII/2021, 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), mesma localidade [S3.78166°, W47.68722°, 92m], Oliveira Jr., J. M. B. leg., 27/VI/2011, 1 #m (LABECO 2600), mesma localidade [S3.73722°, W47.68722°, 100m], mesmo coletor, 22/VII/2011, 1 #m (LABECO 3558), mesma localidade [S3.0209°, W47.6891°, 116m], Calvão, L.B. leg., 14/VII/2017, 1 #m (LABECO 10001570), mesma

localidade [S3.00444°, W47.74583°, 61m], Calvão, L.B. leg., 30/IX/2014, 1 #m (LABECO 7264), mesma localidade [S3.70917°, W48.56222°, 121m], Calvão, L.B. leg., 29/IX/2012, 1 #m (LABECO 4904), mesma localidade [S3.68778°, W48.81527°, 90m], mesmo coletor, 22/X/2012, 1 #m (LABECO 4895), mesma localidade [S3.70917°, W48.56138°, 121m], mesmo coletor, 29/IX/2012, 1 #m (LABECO 4902), mesma localidade [S3.6988°, W48.4647°, 113m], Calvão, L.B. leg., 15/VIII/2013, 1 #m (LABECO 4673), mesma localidade [S3.6514°, W48.4739°, 152m], mesmo coletor, 14/VIII/2013, 1 #m (LABECO 4648) (LABECO 4648), mesma localidade [S3.00444°, W47.74583°, 60m], Calvão, L.B. leg., 30/IX/2014, 1 #m (LABECO 7256), mesma localidade [S3.0064°, W47.7485°, 44m], mesmo coletor, 28/IX/2014, 1 #m (LABECO 7234), mesma localidade [S3.7104°, W48.2655°, 116m], Calvão, L.B. leg., 29/IX/2012, 1 #m (LABECO 4903), mesma localidade [S3.00444°, W47.74583°, 60m], Calvão, L.B. leg., 30/IX/2014, 1 #m (LABECO 7239), mesma localidade [S2.9971°, W47.7316°, 63m], mesmo coletor, 29/IX/2014, 1 #m (LABECO 7247), 1 #m (LABECO 7250), mesma localidade [S3.00444°, W47.74583°, 60m], mesmo coletor, 30/IX/2014, 1 #m (LABECO 7263), mesma localidade [S2.9971°, W47.7316°, 63m], mesmo coletor, 17/IX/2014, 1 #m (LABECO 7257), mesma localidade [S3.0209°, W47.6891°, 116m], Calvão, L.B. leg., 14/VII/2017, 1 #m (LABECO 10001580), 1 #m (LABECO 10001582), 1 #m (LABECO 10001581), mesma localidade [S3.0201°, W47.6861°], mesmo coletor, 24/VII/2017, 1 #m (LABECO 10001578); *Flona Caxiuanã* [S1.7941°, W51.435°, 32m], Juen, L. leg., 17/VI/2009, 1 #m (LABECO 298), mesma localidade [S1.737°, W51.509°, 45m], mesmo coletor, 22/VI/2009, 1 #m (LABECO 313), mesma localidade [S1.7941°, W51.435°, 32m], Juen, L. leg., same date, 1 #m (LABECO 314), mesma localidade [S1.9722°, W51.6391°, 40m], mesmo coletor, 18/VI/2009, 1 #m (LABECO 329), mesma localidade [S1.728°, W51.479°, 44m], mesmo coletor, 24/VI/2009, 1 #m (LABECO 390), mesma localidade [S3.73722°, W47.68722°, 25m], Oliveira Jr., J. M. B. leg., 22/VII/2011, 1 #m (LABECO 3527), mesma localidade [S2.99556°, W47.77028°, 36m], Calvão, L.B. leg., 26/IX/2014, 1 #m (LABECO 7230), mesma localidade [S3.0064°, W47.7485°, 44m], mesmo coletor, 28/IX/2014, 1 #m (LABECO 7233), mesma localidade [S2.9971°, W47.7316°, 63m], mesmo coletor, 29/IX/2014, 1 #m (LABECO 7248), 1 #m (LABECO 7249), mesma localidade [S3.00444°, W47.74583°, 60m], mesmo coletor, 30/IX/2014, 1 #m (LABECO 7251), mesma localidade [S3.17972°, W47.76361°, 67m], mesmo coletor, 25/IX/2014, 1 #m (LABECO 7254), 1 #m (LABECO 7253), mesma localidade [S3.02556°, W47.76583°, 60m], mesmo coletor, 15/IX/2014, 1 #m (LABECO 7258), mesma localidade [S3.00444°, W47.74583°, 60m], mesmo coletor, 30/IX/2014, 1 #m (LABECO 7262), mesma localidade [S3.57833°, W48.78083°, 84m], Calvão, L.B. leg., 17/IX/2012, 1 #m (LABECO 4897), mesma localidade [S3.665°, W48.59972°, 114m], mesmo coletor, 30/IX/2012, 1 #m (LABECO 4907), mesma localidade [S3.0209°, W47.6891°, 0m], mesmo coletor, 14/VII/2017, 1 #m (LABECO 10001569), mesma localidade [S3.28278°, W47.68722°, 86m], mesmo coletor, 20/VII/2017, 1 #m (LABECO 10001574), mesma localidade [S3.0201°, W47.6861°], mesmo coletor, 12/VI/2009, 1 #m (LABECO 10001576), , mesma localidade [S3.60139°, W48.7475°, 96m], Calvão, L.B. leg., 19/IX/2012, 1 #m (LABECO 4899), mesma localidade [S3.68056°, W48.66194°, 99m], mesmo coletor, 29/IX/2012, 1 #m (LABECO 4906), mesma localidade [S3.70917°, W48.56222°, 120m], mesmo coletor, 29/IX/2014, 1 #m (LABECO 4901), mesma localidade [S2.9971°, W47.7316°, 63m], mesmo coletor, 30/IX/2014, 1 #m (LABECO 7232), mesma localidade [S3.00444°, W47.74583°, 60m], mesmo coletor and date, 1 #m (LABECO 7235), mesmo coletor, 29/IX/2014, 1 #m (LABECO 7236), mesma localidade [S2.9971°, W47.7316°, 63m], mesmo coletor and date, 1 #m (LABECO 7238), mesmo coletor, 30/IX/2014, 1 #m (LABECO 7246), mesma localidade [S3.00444°, W47.74583°, 60m], mesmo coletor, 14/VII/2017, 1 #m (LABECO 7261), mesma localidade [S3.0209°, W47.6891°, 116m], mesmo coletor and date, 1 #m (LABECO 10001568), mesmo coletor, 11/VII/2017, 1 #m (LABECO 10001572), mesma localidade [S3.2596°, W47.6863°, 158m], mesmo coletor, 30/VII/2013, 1 #m (LABECO 10001573), mesma localidade [S2.9971°, W47.7316°, 63m], Calvão, L.B. leg., 5/VI/2015, 1 #m (LABECO 7231), mesma localidade [S3.00444°, W47.74583°, 60m], Calvão, L.B. leg., 26/VIII/2013, 1 #m (LABECO 7245), mesma localidade [S3.02556°, W47.76583°, 558m], Calvão, L.B. leg., 17/IX/2014, 1 #m (LABECO 7265), mesma localidade

[S2.9971°, W47.7316°, 61m], mesmo coletor, 19/V/2008, 1 #m (LABECO 7260); *Parauapebas* [S6.12139°, W50.1767°, 614m], Carvalho, F.G. leg., 1/III/2015, 1 #m (LABECO 2060c), mesma localidade [S6.12139°, W50.1767°, 620m], Carvalho, FG leg., 19/X/2019, 1 #m (LABECO 5483), mesma localidade [S6.37972°, W50.3692°, 573m], Nicácio, G. leg., 18/VIII/2015, 1 #m (LABECO 3825c), mesma localidade [S6.12139°, W50.1767°, 620m], Carvalho, F.G. leg., 12/V/2019, 1 #m (LABECO 4772), mesma localidade [S6.1003°, W50.1385°, 594m], Carvalho, F.G. leg., 2/X/2021, 1 #m (LABECO 7150), mesma localidade [S6.3879°, W50.3176°, 551m], Carvalho, F.G. leg., 2/VIII/2021, 1 #m (LABECO 6820); *Primavera* [S0.97362°, W47.11358°, 18m], Calvão, L.B. leg., 26/VIII/2013, 1 #m (LABECO 406c), mesma localidade [S0.97362°, W47.11358°, 18m], Calvão, L.B. leg., 3/VI/2013, 1 #m (LABECO 202c), mesmo coletor, 26/VIII/2013, 1 #m (LABECO 408c), 1 #m (LABECO 403c), mesma localidade [S0.97362°, W47.11358°, 18m], Calvão.L.B. leg., 26/VIII/2013, 1 #m (LABECO 407c), 1 #m (LABECO 404c), 1 #m (LABECO 409c), mesmo coletor, 2/XI/2013, 1 #m (LABECO 411c), mesmo coletor, 0/I/1900, 1 #m (LABECO 503c), mesma localidade [S0.97362°, W47.11358°, 18m], Calvão.L.B. leg., 28/X/2017, 1 #m (LABECO 356c), mesma localidade [S0.97362°, W47.11358°, 18m], Faria, A.P.J. leg., 26/VIII/2013, 1 #m (LABECO 2301c), Calvão.L.B. leg., same date, 1 #m (LABECO 357c), mesmo coletor, 13/VI/2009, 1 #m (LABECO 372c); mesma localidade [S0.97362°, W47.11358°, 18m], Faria, A.P.J. leg., sem dados, 1 #m (UFPA-O 411), mesma localidade [S0.97362°, W47.11358°, 19m], Calvão.L.B. leg., 17/VIII/2019, 1 #m (LABECO 410c); *Portel-Flona Caxiuanã* [S1.7933°, W51.6385°, 78m], Juen, L. leg., 27/VI/2009, 1 #m (LABECO 440); , mesma localidade [S1.70778°, W51.4349°, 48m], Juen, L. leg., 12/VI/2009, 1 #m (LABECO 141), mesmo coletor, 19/VI/2009, 1 #m (LABECO 147), mesma localidade [S1.97917°, W51.5289°, 37m], mesmo coletor, 24/VI/2009, 1 #m (LABECO 337), mesma localidade [S1.737°, W51.509°, 40m], mesmo coletor, 4/VIII/2010, 1 #m (LABECO 396); , mesma localidade [S1.728°, W51.479°, 44m], Juen, L. leg., 13/VI/2009, 1 #m (LABECO 175), mesmo coletor, 26/VII/2010, 1 #m (LABECO 176); , mesma localidade [S1.737°, W51.509°, 40m], Juen, L. leg., 13/VI/2009, 1 #m (LABECO 182), 1 #m (LABECO 183), mesma localidade [S1.737°, W51.509°, 42m], mesmo coletor, 22/V/2019, 1 #m (LABECO 181); *Santarém* [S2.82694°, W54.2425°, 72m], Almeida, M.C. & Dias, K. S. leg., 4/VI/2015, 1 #m (LABECO 1677); *Santa Isabel* [S1.2977°, W48.1602°, 34m], Flávio e Família Leg. leg., 22/IV/2022, 1 #m (UFMG-IOD-2200028); *Tailândia* [S2.61361°, W48.77027°, 17m], Mendoza-Penagos C.C. leg., 8/III/2021, 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #ff (LABECO), mesma localidade [S2.58472°, W48.8927°, 18m], mesmo coletor, 8/IV/2021, 1 #m (LABECO), mesma localidade [S2.58472°, W48.8927°, 35m], mesmo coletor and date, 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), 1 #m (LABECO), mesmo coletor, sem dados, 1 #m (LABECO), mesmo coletor, 8/IV/2021, 1 #m (LABECO); mesma localidade [S2.5225°, W48.61725°, 44m], Oliveira Jr., J.M.B. & Col. leg., 18/IV/2012, 1 #m (LABECO 4584); , mesma localidade [S2.76248°, W47.87004°, 49m], Monteiro-Junior leg., 2/VIII/2013, 1 #m (LABECO 525); , mesma localidade [S2.48°, W48.62194°, 44m], Carvalho, F.G. leg., 26/VIII/2013, 1 #m (LABECO 1046); , mesma localidade [S2.57808°, W48.88083°, 44m], Carvalho, F.G. leg., 15/VIII/2015, 1 #m (LABECO 520), mesma localidade [S2.36972°, W48.6975°, 27m], mesmo coletor, 2/VII/2014, 1 #m (LABECO 1042), , mesma localidade [S2.9°, W48.63333°, 37m], Mendoza-Penagos C.C. leg., 9/V/2021, 1 #m (LABECO), mesmo coletor, 18/V/2021, 1 #m (LABECO); *Tomé-Acu* [S2.62136°, W48.07442°, 62m], Faria, A.P.J. leg., 2/VII/2014, 1 #m (LABECO 4850), mesma localidade [S2.38167°, W48.1375°, 16m], Mendoza-Penagos C.C. leg., 26/VI/2021, 1 #m (LABECO). **Rondônia:** *Porto Velho*, sem dados, Faria, A.P.J. leg., 26/VIII/2013, 1 #m (LABECO 5191); *Porto Velho*, sem dados, Faria, A.P.J. leg., 1/XI/2015, 1 #m (LABECO 5184), mesma localidade, sem dados, Faria, A.P.J. leg., 26/VIII/2013, 1 #m (LABECO 5191). **COLOMBIA. Amazonas:** *Leticia* [S3.8015°, W70.2194°, 97m], Jorge Noriega Leg. leg., 0/I/1900, 1 #m (ANDES-E), 1 #m (ANDES-E), mesmo coletor, 24/VII/2022 (ANDES-E), mesma localidade, sem dados, sem dados leg., 9/IX/2020, 1 #m (ANDES-E 108); *Puerto Nariño* [S3.765°, W70.36388°, 103m], C. Moreno leg., 6/XI/2012, 1 #m (CEUA 71275). **Putumayo:** *Orito* [N0.6633°, W77.0861°,

920m], M. Vigano leg., 12/III/2017, 1 #m (CEUA 95024).

ANEXO C

Aim and scope

Zootaxa is a peer-reviewed international journal for rapid publication of high quality papers on any aspect of systematic zoology, with a preference for large taxonomic works such as monographs and revisions. *Zootaxa* considers papers on all animal taxa, both living and fossil, and especially encourages descriptions of new taxa. All types of taxonomic papers are considered, including theories and methods of systematics and phylogeny, taxonomic monographs, revisions and reviews, catalogues/checklists, biographies and bibliographies, identification guides, analysis of characters, phylogenetic relationships and zoogeographical patterns of distribution, descriptions of taxa, and nomenclature. Open access publishing option is strongly encouraged for authors with research grants and other funds. For those without grants/funds, all accepted manuscripts will be published but access is secured for subscribers only. All manuscripts will be subjected to peer review before acceptance. *Zootaxa* aims to publish each paper within one month after the acceptance by editors.

Based on length, two categories of papers are considered.

1) Research article

Research articles are significant papers of four or more printed pages reporting original research. Papers between 4 and 59 printed pages are published in multi-paper issues of 60, 64 or 68 pages. Monographs (60 or more pages) are individually issued and bound, with ISBNs.

Zootaxa encourages large comprehensive taxonomic works. There is no upper limit on the length of manuscripts, although authors are advised to break monographs of over 1000 pages into a multi-volume contribution simply because books over 1000 pages are difficult to bind and too heavy to hold.

Very short manuscripts with isolated descriptions of a single species are generally discouraged, especially for taxa with large number of undescribed species. These short manuscripts may be returned to authors without consideration. Short papers on species of economic, environmental or phylogenetic importance may be accepted at the discretion of editors, who will generally encourage and advise authors to add value to the paper by providing more information (e.g. checklist of or key to species of the genus, biological information.....). Short papers of 4 or 5 pages accepted for publication may be shortened for publication in the Correspondence section.

2) Correspondence

High quality and important short manuscripts of normally 1 to 4 pages are considered to fill blank pages in multi-paper issues. *Zootaxa* publishes the following six types of correspondence:

- opinions and views on current issues of interests to systematic zoologists (e.g. *Zootaxa* 1577: 1-2)
- commentary on or additions/corrections to papers previously published in *Zootaxa* (e.g. *Zootaxa* 1494: 67-68)
- obituary in memory of deceased systematic zoologists (e.g. *Zootaxa* 545: 67-68)

- taxonomic/nomenclatural notes of importance
- book reviews meant to introduce readers to new or rare taxonomic monographs (interested authors/publishers must write to subject editors before submitting books for review; editors then prepare the book review or invite colleagues to prepare the review; unsolicited reviews are not published)
- and short papers converted from manuscripts submitted as research articles but are too short to qualify as formal research articles.

These short contributions should have no more than **20 references** and its **total length should not exceed four printed pages (except editorials)**. Neither an abstract nor a list of key words should be included; major headings (Introduction, Material and methods...) should NOT be used, except for new taxon heading and references. A typical correspondence should consist of (1) a short and concise title, (2) author name and address (email address), (3) a series of paragraphs of the main text, and (4) a list of references if any. For correspondence of 3 or 4 pages, the first or last paragraph may be a summary.

Commentaries on published papers are intended for scholarly exchange of different views or interpretations of published data and should not contain personal attack; authors of concerned papers may be invited to reply to comments on their papers.

Special issues

Special issues with collected papers such as a Festschrift (see Zootaxa 1325 and Zootaxa 1599) within the scope of the journal are occasionally published. Guest editors should send the proposal to the chief editor for approval and instructions. Although guest editors for special issues are responsible for organising the peer review of papers collected within these issues, they must follow Zootaxa's style, standard and peer review procedures. If any papers by the guest editors are to be included in the special issue, then these papers must be handled by editors/colleagues other than the editor(s) involved. Special issues must be 60 or more pages. Normally funding is required to offset part of the production cost. Author payment for open access is strongly encouraged. Reprints can be ordered for the entire issue or for individual papers.

Preparation of manuscripts

1) *General*. All papers must be in English. Authors whose native language is not English are encouraged to have their manuscripts read by a native English-speaking colleague before submission. Nomenclature must be in agreement with the International Code of Zoological Nomenclature (4th edition 1999), which came into force on 1 January 2000. Author(s) of species name must be provided when the scientific name of any animal species is first mentioned (the year of publication needs not be given; if you give it, then provide a full reference of this in the reference list). Authors of plant species names need not be given. Metric systems should be used. If possible, use the common font Times New Roman and use as little formatting as possible (use only **bold** and *italics* where necessary and indentions of paragraphs except the first). Special symbols (e.g. male or female sign) should be avoided because they are likely to be altered when files are read on different machines (Mac versus PC with different language systems). You can code them as m# and f#, which can be replaced during page setting. The style of each author is generally respected but they must follow the following general guidelines.

2) The **title** should be concise and informative. The higher taxa containing the taxa dealt with in the paper should be indicated in parentheses: e.g. A taxonomic revision of the genus *Aus* (Order: family).

3) The **name(s) of all authors** of the paper must be given and should be typed in the upper case (e.g. ADAM SMITH, BRIAN SMITH & CAROL SMITH). The address of each author should be given in *italics* each starting a separate line. E-mail address(es) should be provided if available.

4) The **abstract** should be concise and informative. Any new names or new combinations proposed in the paper should be mentioned. Abstracts in other languages may also be included in addition to English abstract. The abstract should be followed by a list of **key words** that are not present in the title. Abstract and key words are not needed in short correspondence.

5) The arrangement of the **main text** varies with different types of papers (a taxonomic revision, an analysis of characters and phylogeny, a catalogue etc.), but should usually start with an **introduction** and end with a list of **references**. References should be cited in the text as Smith (1999), Smith & Smith (2000) or Smith *et al.* (2001) (3 or more authors), or alternatively in a parenthesis (Smith 1999; Smith & Smith 2000; Smith *et al.* 2001). All literature cited in the text must be listed in the references in the following format (see a [sample page here](#) in PDF).

A) **Journal paper:**

Smith, A. (1999) Title of the paper. *Title of the journal in full*, volume number, issue number if possible & page range.

B) **Book chapter:**

Smith, A. & Smith, B. (2000) Title of the Chapter. *In*: Smith, A, Smith, B. & Smith, C. (Eds), *Title of Book*. Publisher name and location, pp. x–y.

C) **Book:**

Smith, A., Smith, B. & Smith, C. (2001) *Title of Book*. Publisher name and location, xyz pp.

D) **Internet resources**

Author (2002) Title of website, database or other resources, Publisher name and location (if indicated), number of pages (if known). Available from: <http://xxx.xxx.xxx/> (Date of access).

Dissertations resulting from graduate studies and non-serial proceedings of conferences/symposia are to be treated as books and cited as such. Papers not cited must not be listed in the references.

Please note that:

(1) **journal titles must be written in full (not abbreviated)**

(2) **journal titles and volume numbers are followed by a ", "**

(3) **page ranges are connected by "n dash", not hyphen "-", which is used to connect two words.**

For websites, it is important to include the last date when you see that site, as it can be moved or deleted from that address in the future.

On the use of dashes: (1) Hyphens are used to link words such as personal names, some prefixes and compound adjectives (the last of which vary depending on the style manual in use). (2) En-dash or en-rule (the length of an 'n') is used to link spans. In the context of our journal that means numerals mainly, most frequently sizes, dates and page numbers (e.g. 1977–1981; figs 5–7) and also geographic or name associations (Murray–Darling River; a Federal–State agreement). (3) Em-dash or em-rule (the length of an 'm') are used far more infrequently, and are used for breaks in the text or subject, often used much as we used parentheses. In contrast to parentheses an em-dash can be used alone; e.g. What could these results mean—that Niel had discovered the meaning of life? En-dashes and em-dashes should not be spaced.

6) Legends of **illustrations** should be listed after the list of references. Small illustrations should be grouped into plates. When preparing illustrations, authors should bear in mind that the journal has a matter size of 25 cm by 17 cm and is printed on A4 paper. For species illustration, line drawings are preferred, although good quality B&W or colour photographs are also acceptable. See a guide [here](#) for detailed information on preparing plates for publication.

7) **Tables**, if any, should be given at the end of the manuscript. Please use the table function in your word processor to build tables so that the cells, rows and columns can remain aligned when font size and width of the table are changed. Please do not use Tab key or space bar to type tables.

8) **Keys** are not easy to typeset. In a typical dichotomous key, each lead of a couplet should be typed simply as a paragraph as in the box below:

```
1 Seven setae present on tarsus I ; four setae present on tibia I; leg I longer than the body;
legs black in color ... Genus A
- Six setae present on tarsus I; three setae present on tibia I; leg I shorter than the body; legs
brown in color ... 2
2 Leg II longer than leg I ... Genus B
- Leg II shorter than leg I ... Genus C
```

Our typesetters can easily convert this to a proper format as in this [PDF file](#).

Deposition of specimens

Whenever possible, authors are advised to deposit type specimens in national or international public museums or collections. Authors are also advised to request registration numbers of deposited material in advance of the acceptance of papers to avoid unnecessary delay of publication. Some countries (e.g. Australia) require that primary type specimens be deposited in collections of the country of origin; authors are advised to take this into consideration.

Submission

Please follow the above basic guidelines and check if your manuscript has been prepared according to the style and format of the journal. Authors are encouraged to submit manuscripts by e-mail as attachments to the subject [Editors](#) responsible for your taxa or subject areas; manuscripts on small insect orders without subject editors should be submitted to Dr **Ernest Bernard** (ebernard@utk.edu) or Dr **Andrew**

Whittington (awhittington@flyevidence.co.uk); manuscripts on other invertebrate taxa without subject editors should be submitted to the Chief editor.

Prior to submitting a manuscript and figures to an editor, please check our website if there are two or more editors per subject, and then contact one of these to announce your intention to submit a manuscript for review. Please indicate the size of the manuscript, the number of figures and the format of these files. Your editor can then respond with special instructions, especially for the submission of many image files.

When you submit your manuscript to your editor, it will be more expedient to the review process if you offer the names of three or more potential reviewers with their complete postal and email addresses. It is also important to include the following statements in your cover letter:

1) All authors agree to its submission and the Corresponding author has been authorized by co-authors; 2) This Article has not been published before and is not concurrently being considered for publication elsewhere (including another editor at Zootaxa); 3) This Article does not violate any copyright or other personal proprietary right of any person or entity and it contains no abusive, defamatory, obscene or fraudulent statements, nor any other statements that are unlawful in any way.

Otherwise, your manuscript will not be processed.

For manuscripts with numerous illustrations, which might be saved as separate TIFF or JPG files, for the purpose of review, it will be easier and more efficient for the subject editors and reviewers to have the figures converted into one larger PDF (Portable Document Format) file, instead of requiring the subject editor to save many files, cutting and copying these into a string of messages/files to the reviewers. You should retain the original figures in a higher resolution format for the final production of the accepted paper. For the text, PDF file along with RTF (Rich Text format) files are preferred. The advantage of submitting a rtf file for the text part of the manuscript is that the reviewers can emend the manuscript electronically. If you can not prepare PDF files, then submit text in RTF and the figures in TIFF (line drawing scanned at 600 dpi and half tone at 300 dpi; please use LZW compression, if you can, to reduce the size of e-files for easy transmission); if halftone TIFF files are too big (exceeding 2 MB), then submit them in jpeg. See here for detailed information on preparing plates for publication.

Vector files (charts, maps etc) are best submitted as EMF.

If you do not have access to e-mail, you can send three copies of the manuscript by post. Please double space your ms and leave ample margins for printed manuscripts.

Authors of accepted papers will be asked to submit an electronic version of the manuscript so that the publisher needs not to re-key or scan the ms. At this stage, the text part of the ms must be submitted as RTF or MS Word files and figures as TIFF files. Authors please be aware that line drawings must be scanned at 600 to 1200 dpi as line art (=1 bit); they must NOT be scanned as 8 bit or full colour images. Please read details here.

In submitting the final version of revised manuscript to editors, authors are asked to provide the following information to all proper typesetting and indexing of the manuscript:

- 1) All the authors' names, emails and orcid. (<https://orcid.org/>)
- 2) Author last name and running title (<60 characters; to be used in footer)
- 3) High taxon name (i.e. taxon section in Zootaxa website) and number of new taxa described in the paper

Authors need to complete and return an Assignment of Copyright form when paper is accepted for publication. Authors of institutions that do not allow transfer of copyrights to publishers (e.g. government institutions such as USDA, CSIRO) should attach a copyright waiver or similar documents.

ARTIGOS PUBLICADOS DURANTE O PERÍODO DO DOUTORADO

1. Produções bibliográficas feitas como primeiro autor:

- **Mendoza-Penagos, C. C.**, Calvão, L. B., & Juen, L. (2021). A new biomonitoring method using taxonomic families as substitutes for the suborders of the Odonata (Insecta) in Amazonian streams. *Ecological Indicators*, 124, 107388.
- **Mendoza-Penagos, C. C.**, Juen, L., & Vilela, D. S. (2022). *Heteragrion calafatiensis* (Odonata: Heteragrionidae) sp. nov. from Northern Brazil. *Zootaxa*, 5124(2), 223-229.
- **Mendoza-Penagos, C.C.** Suellen F. Vinagre, Jair Miranda-Filho J, Ana Cruz, Fernando Geraldo Carvalho, José Max B. Oliveira-Junior, Lenize Calvão & Leandro Juen1 (2022). Colecciones científicas en Latinoamérica: La colección de adultos de Odonata del Laboratorio de Ecología y Conservación (LABECO) de la UFPA. HETAERINA Boletín de la Sociedad de Odonatología Latinoamericana. 4 (1), 20-22.
- **Mendoza-Penagos, C.C.** & Montes-Fontalvo J. (2022). La especie en portada: *Mesagrion leucorrhinum* Selys, 1885. HETAERINA Boletín de la Sociedad de Odonatología Latinoamericana. 4 (2), 20-23.
- **Mendoza-Penagos, C.C.** & Bota-Sierra, C. (2022). Primera localidad confirmada para *Telebasis isthmica* Calvert, 1902 en Colombia y algunos datos sobre su historia natural. HETAERINA Boletín de la Sociedad de Odonatología Latinoamericana. 4 (2), 6-11.
- **Mendoza-Penagos, C.C.**, Gonçalves, M., & Vilela, D.S. (2022). *Perilestes jueni* (Zygoptera: Perilestidae), new species from Amazonas State, Northern Brazil. *Zootaxa*, 5219(6), 576-582.
- **Mendoza-Penagos, C.C.**, Gonçalves, M., & Vilela, D.S. (2023). A new species of *Dimeragrion* Calvert, 1913 (Odonata: Zygoptera: Heteragrionidae) from Northwestern Brazil. *Zootaxa*, 5318(3), 411-420.
- **Mendoza-Penagos, C. C.**, Pérez-Gutiérrez, L & Muzón, J. (2024) A revision of Lestidae Calvert, 1901 (Odonata_Zygoptera) from Colombia with the first record of *Lestes dichrostigma* Calvert, 1909. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5415.2.1>.

2. Participação como outor em outras publicações:

- Miranda Filho, J. D. C., **Mendoza-Penagos, C. C.**, Calvão, L. B., Miguel, T. B., Bastos, R. C., Ferreira, V. R. S., ... & Juen, L. (2022). Checklist of Damselflies and Dragonflies (Odonata) from Acre state, and the first record of *Drepanoneura loutoni* von Ellenrieder & Garrison, 2008 for Brazil. *Biota Neotropica*, 22.
- de Resende, B. O., Ferreira, V. R. S., Brasil, L. S., Calvão, L. B., Mendes, T. P., de Carvalho, F. G., **Mendoza-Penagos, C.C., ... & Juen, L.** (2021). Impact of environmental changes on the behavioral diversity of the Odonata (Insecta) in the Amazon. *Scientific Reports*, 11(1), 1-12.
- Carvalho-Soares, A. A., Ferreira, K. G., Sousa, K. S., Nascimento, A. C. L., **Mendoza-Penagos, C. C.**, Vieira, T. B., ... & Dias-Silva, K. (2022). Checklist and New Occurrences of Odonata (Insecta) from Volta Grande do Xingu, Pará, Brazil. *Hydrobiology*, 1(2), 183-195.
- Cano-Cobos, Y., Bota-Sierra, C., **Mendoza-Penagos, C.C.** (2022) Ten new occurrences of Odonata from Colombia (Coenagrionidae, Aeshnidae). **Submetido na Biota Colombiana.**
- Pablo Pessacq, Danielle Anjos-Santos, Fernando Carvalho, Lenize Batista Calvão, **Cristian Camilo Mendoza-Penagos** & Leandro Juen. (2022) A new *Epipleoneura* (Zygoptera, Coenagrionidae, “Protoneuridae”) from northern Brazil. **Submetido na Zootaxa.**
- Vilela, D. & **Mendoza-Penagos, C.C.** (2022) ¿Conoces a?... Frederico Lencioni. HETAERINA Boletín de la Sociedad de Odonatología Latinoamericana. 4 (1), 10-13.
- José Max Barbosa Oliveira-Junior, Tainã Silva Rocha, Suellen Furtado Vinagre, Jair Costa Miranda-Filho, **Cristian Camilo Mendoza-Penagos**, Karina Dias-Silva, Leandro Juen, Lenize Batista Calvão. (2022) A Bibliometric Analysis of the Global Research in Odonata (Insecta): Trends and Shortfalls. **Submetido na Diversity.**
- Cano-Cobos, Y., **Mendoza-Penagos, C.**, Aristizábal-Botero, Á., & Realpe, E. (2023). Check-list of the Odonata from the Guainía Department in Colombia, including fourteen new national records. *Odonatologica*, 52(3-4), 193-217.
- Gonçalves, M., **Mendoza-Penagos, C.**, Vilela, D., da Silva, R., da Matta, A., Juen, L., & Brasil, L. (2023). New records of Odonata (Insecta) for the extreme northwest of the Brazilian Amazon. *Internafional Journal of Odonatology*, 26, 224-233.

- Juen, L., Koroiva, R., Geraldo de Carvalho, F., **Mendoza-Penagos, C. C.**, Brito, J. D. S., Calvão, L. B., ... & Ligeiro, R. (2023). The First Mitochondrial Genome of an Odonata Endemic to South America, *Chalcopteryx rutilans* (Rambur, 1842)(Odonata: Polythoridae), and Its Implications for the Phylogeny of the Zygoptera. *Diversity*, 15(8), 908.



Termo de Autorização e Declaração de Distribuição não exclusiva para Publicação Digital no Repositório Institucional da UFPA

IDENTIFICAÇÃO DO AUTOR E DA OBRA

Autor*: Cristian Camilo Mendoza Penagos

RNM: G426576-8 CPF: 090.739.721-24 E-mail: cristian.penagos@icb.ufpa.br fone: +55 9198526-8764

Vínculo com a UFPA: Aluno de Pós-graduação Unidade: Campus Belém

Tipo do documento: (X) Tese () Dissertação () Livro () Capítulo de Livro () Artigo de Periódico () Trabalho de

Evento () Outro. Especifique: _____

Título do Documento: Taxonomia integrativa de *Psaironeura* Williamson, 1915 (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae): uma abordagem morfológica, molecular e filogenética

Se Tese ou Dissertação: Data da Defesa: 31/01/2025 Área do Conhecimento: Evolução, Taxonomia e Sistemática

Agência de Fomento: CAPES – Coordenação do Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior

Programa de Pós-Graduação em: Zoologia

DECLARAÇÃO DE DISTRIBUIÇÃO NÃO EXCLUSIVA

O referido autor:

- a) Declara que o documento entregue é seu trabalho original, e que detém o direito de conceder os direitos contidos nesta licença. Declara também que a entrega do documento não infringe, tanto quanto lhe é possível saber, os direitos de qualquer outra pessoa ou entidade.
- b) Se o documento entregue contém material do qual não detém os direitos de autor, declara que obteve autorização do detentor dos direitos de autor para conceder à Universidade Federal do Pará os direitos requeridos por esta licença, e que esse material cujos direitos são de terceiros, está claramente identificado e reconhecido no texto ou conteúdo entregue.

Se o documento entregue é baseado em trabalho financiado ou apoiado por outra instituição que não a Universidade Federal do Pará, declara que cumpriu quaisquer obrigações exigidas pelo respectivo contrato ou acordo.

TERMO DE AUTORIZAÇÃO

Na qualidade de titular dos direitos de autor da publicação, autorizo a UFPA a disponibilizar de acordo com a licença pública *Creative Commons* Licença 3.0 *Unported*, e de acordo com a Lei nº9610/98, o texto integral da obra citada, conforme permissões abaixo por mim assinaladas, para fins de leitura, impressão e/ou *download*, a partir desta data.

Permitir o uso comercial da obra?

() Sim (X) Não

Permitir modificações em sua obra?

() Sim () Sim, contanto que compartilhem pela mesma licença (X) Não

O documento está sujeito ao registro de patente?

() Sim (X) Não

A partir de qual data o documento poderá ser disponibilizado no Repositório Institucional da UFPA: 25 /04 /2027

A obra continua protegida por Direito Autoral e/ou por outras leis aplicáveis. É proibido qualquer uso da obra que não o autorizado sob esta licença ou pela legislação autoral.

Este formulário deve ser encaminhado a Biblioteca Central da UFPA junto com a versão digital do documento

Bogotá D.C. - Colômbia, 25/04/2025

Local

data

Assinatura do Autor e/ou Detentor dos Direitos do Autor

