

ÂNGELO PARISE PINTO

**Análise cladística de Sympetrinae Tillyard, 1917 com ênfase no grupo de armadura femoral especializada: os gêneros de ‘Erythemismorpha’ (Insecta: Odonata: Libellulidae)**



São Paulo

2013

Ângelo Parise Pinto

**Análise cladística de Sympetrinae Tillyard, 1917 com ênfase no grupo de  
armadura femoral especializada: os gêneros de ‘Erythemismorpha’  
(Insecta: Odonata: Libellulidae)**

**A cladistics analysis of Sympetrinae Tillyard, 1917 with an emphasis in the  
group of specialized femoral armature: the genera of ‘Erythemismorpha’  
(Insecta: Odonata: Libellulidae)**

\*\*Exemplar corrigido, original encontra-se depositado na biblioteca do Instituto de Biociências da USP\*\*

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

Orientador: prof. Dr. Carlos José Einicker Lamas

Coorientador: prof. Dr. Alcimar do Lago Carvalho

São Paulo

2013

Pinto, Ângelo Parise

Análise cladística de Sympetrinae Tillyard, 1917 com ênfase no grupo de armadura femoral especializada: os gêneros de 'Erythemismorpha' (Insecta: Odonata: Libellulidae)  
187 p.

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

1. Erythemismorpha 2. Cladística 3. Homoplasia I.  
Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências.  
Departamento de Zoologia.

\*\*Exemplar corrigido, original encontra-se depositado na biblioteca do Instituto de Biociências da USP\*\*

**Comissão Julgadora:**

---

Prof. Dr. Mário César Cardoso de Pinna

---

Prof. Dr. Marcelo Duarte da Silva

---

Prof. Dr. Pablo Pessacq

---

Prof. Dr. Taran Grant

---

Prof. Dr. Carlos José Einicker Lamas

Orientador

Capa: *Erythemis mithroides* (Brauer in Therese, 1900). Therese, Prinzessin von Bayern. (1900). Von Ihrer königl. hoheit der Prinzessin Therese von Bayer auf einer reise in Südamerika gesammelte insekten. II. Orthopteren. *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 45, 253–268, prancha III.

**AVISO**

A presente tese é parte dos requisitos necessários para obtenção do título de Doutor na área de Zoologia, e como tal, não deve ser vista como uma publicação no senso do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (apesar de disponível publicamente sem restrições). Dessa forma, quaisquer das opiniões e hipóteses apresentadas, assim como novos nomes, não estão disponíveis na literatura Zoológica. Pessoas interessadas devem estar cientes de que referências públicas ao conteúdo deste estudo, na sua presente forma, devem somente ser feitas com aprovação prévia do autor.

**NOTICE**

This thesis is a partial requirement for PH. D. degree in Zoology and, as such, it should not be considered as a publication in the sense of International Code of Zoological Nomenclature (although is available without restrictions). Therefore, any new information, opinions and hypotheses, as well as new names, are not available in the zoological literature. Interested people are advised that any public references to this study, in its current form, should only be done after previous acceptance of the author.

Aos meus avós paternos Arthur (*in memoriam*) e Maria,  
À minha mulher Janaína

*Nas pegadas das minhas botas, trago as ruas de Porto Alegre  
E na cidade dos meus versos, o sonho dos meus amigos*

*Caminhando pelas ruas de uma cidade Americana  
Eu percebo que não quero migalhas nem tampouco medalhas isso tudo é ilusão  
Vendo as mesmas mentiras num país desenvolvido armado até os dentes para a guerra me dói o coração  
Perceber a situação em que estamos envolvidos sem perspectivas de qualquer solução*

*É quando penso na razão que nos leva a acreditar  
Que estamos mudando um país uma voz vem lá de dentro que me diz  
Que o sistema no fundo é o mesmo e em nós se perpetua  
E não cabe mais aqui e agora essa máquina que nos fez aprendiz de um poder vagabundo*

*E não podemos mais desperdiçar energia  
Com uma vazia retórica estética amordaçando o grito de um coração  
Que luta contra toda falta de perspectiva e informação do pensamento  
Abatido pelos mísseis imperialistas dentro de sua própria nação  
Com toda falta de cultura, sensibilidade, amor, respeito e educação*

*E fico puto ao constatar que desperdiçamos tempo parados em segredo  
Bebendo num bar que nos feriu a memória e nos tirou a força humana  
O único sentido de revolução de um ser, o objetivo intrínseco de um homem novo de qualquer geração  
Para toda e qualquer falta de possibilidade tem que haver reação*

*E agora eu sei que o que nos ensinou a esperar inutilmente  
Foi a burocracia, o misticismo e a religião, esperar por Deus, por alimento, pão  
Esperar que as coisas mudem num próximo momento  
E eu atento contra a culpa e o sofrimento judaico-cristão  
Contra toda dúvida e medo com muita insatisfação*

*Caminhando pelas ruas de uma cidade Americana  
Eu lembro o poeta Duclós que disse “estar a salvo não é se salvar”  
E eu complementarmente hoje em dia se sentir salvo é esperar pela salvação E nada nos salvará  
Um dia, ainda, nos aniquilarão parodiando Russians do Tting eu também diria  
Então espero que os brasileiros amem muito seus filhos, de coração*

*Nas pegadas das minhas botas, trago as ruas de Porto Alegre  
E na cidade dos meus versos, o sonho dos meus amigos*

*Bebeto Alves, Pegadas (1987).*

## **AGRADECIMENTOS**

---

Essa seção é uma das mais curiosas de um trabalho de tese, considerando que o autor mescla sentimentos dos mais variados no momento em que é escrita, como o de alívio, frustração por não ter alcançado parte dos objetivos e de certo modo (mas pouco) o sentimento de dever cumprido. Obviamente, gostaria de agradecer a todos que de forma direta ou indireta contribuíram para a realização desta tese; para a minha formação pessoal e profissional e em especial as seguintes pessoas e instituições listadas abaixo. Reservo o direito de não fazer referência direta a pessoas em alguns casos para poupar espaço, portanto peço desculpas por algumas pequenas omissões, saibam que vocês colaboram significativamente durante esta jornada.

A CAPES e ao programa de Pós-graduação em Zoologia pela concessão da bolsa de estudos, sem a qual este trabalho não seria possível.

Aos meus orientadores Profs. Carlos J. E. Lamas e Alcimar L. Carvalho pela confiança, respeito, compreensão das dificuldades enfrentadas, assim como paciência durante os momentos mais difíceis nessa etapa final um pouco “turbulenta” da realização deste trabalho, recebam meus sinceros agradecimentos.

Aos curadores e odonatólogos que gentilmente cederam material de suas coleções: J. M. Costa (MNRJ), N. Ferreira-Jr. e J. L. Nessimian (DZRJ), D. R. Paulson, (DRP), O. S. Flint (USNM), W. Mauffray (FSCA), P. Tirenella (INHS), P. de Marco Jr. e L. Juen (UFG), M. O'Brien (UMMZ), A. Rafael (INPA), S. Casari (MZSP) e J. Muzón (ILPLA) em especial aos amigos Angelo B. M. Machado (ABMM) e Rosser W. Garrison (RWG), por não terem medido esforços para que eu tivesse acesso ao material importante, em grande parte raro, sem o qual esse trabalho não seria possível.

Aos odonatólogos, não mencionados acima, T. W. Donnelly, N. von Ellenrieder, M. L. May, H. K. Pfau, K.-D. Dijkstra, J. van Tol, G. Theischinger, J. Daigle e G. Fleck pela troca de informação sobre as mais diversas questões referentes à odonatologia.

A todos do Laboratório de Hemiptera do Museu Nacional (UFRJ) chefiado pelo Prof. Gabriel Mejdalani, pelo companheirismo, discussões acaloradas sobre cladística e descontração na hora do almoço, em especial a Raquel Carvalho pela “via de mão dupla”.

Aos amigos dipteristas (termo horrível!) do MZUSP pelo auxílio durante minha passagem pela instituição, pela amizade e troca de informações em especial ao Ramon, Julia e

Lucas. Ao Carlos que permitiu que eu tivesse livre acesso ao rico material depositado na coleção de Odonata.

Aos professores Marcelo Duarte e Sônia Casari (MZUSP) pelo auxílio durante a realização da etapa de monitoria do programa de aperfeiçoamento de ensino (PAE, não tem nada a ver com endemismo!) em sua disciplina.

A profa. C. A. Mello-Patiu, A. P. L. Giupponi e J. S. Silva pelo auxílio nas duas expedições à Reserva Ecológica de Guapiaçu em busca das larvas de *Erythemismorpha*.

Aos cladistas M. C. C. de Pinna (MZUSP) e L. C. S. Assis (UFMG) pelas discussões sobre homologia (ou homoplasia?).

Aos bromeliólogos do Museu Nacional e laboratórios agregados, Ricardo, Adriana, etc. pela companhia nas coletas e mesas de bar (alguns apenas em mesas de bar).

Aos fotógrafos que gentilmente cederam suas belíssimas imagens oriundas dos mais variados cantos do planeta, C. Cohen; D. Nys, O. Kosterin, H. Leinsinger, N. Mézière, em especial ao T. Kompier, meus sinceros agradecimentos.

Aos meus familiares e amigos, meus pais Ângela e Júlio, minha irmã Paula “Neatherslands”, minha avó Maria, assim como minha madrastra Eunice, Thayana “Hobbit Lulu” e a meu sogro Abílio por todo carinho e incentivo, pela dedicação despendida na minha educação, por sempre estarem dispostos a “contribuir” quando preciso, pela amizade, “patrocínio”, confiança etc.

Finalmente à minha mulher, companheira e cúmplice Janaína, por estar ao meu lado todo esse tempo, pela imensa (nem tanto) paciência com meu modo de encarar a vida, em minha insistência com discussões sobre libélulas e cladística, saiba que grande parte desse trabalho é dedicada a você.



## RESUMO

---

Libellulidae compreende a maior família de Anisoptera com mais de mil espécies, sendo uma das mais abundantes de Odonata. As investigações do padrão de relacionamento filogenético entre os gêneros dessa família têm sido demonstradas complexas, com hipóteses largamente divergentes, sendo as análises consideradas complicadas. Nesse trabalho é apresentada pela primeira vez uma análise cladística de uma de suas maiores subfamílias ‘Symptetrinae’ baseada em 171 caracteres morfológicos de adultos com ênfase no grupo com a armadura femoral especializada (Erythemismorpha) que contém os gêneros *Acisoma*, *Carajathemis*, *Cyanothemis*, *Erythemis*, *Porpax*, *Rhodopygia*, *Rhodothemis* e *Viridithemis*. Representantes de quase todas as subfamílias de Libellulidae, assim como de todos os gêneros de ‘Symptetrinae’ foram incluídos, totalizando 69 táxons terminais. Essa ampla amostragem objetivou testar de modo robusto o monofilétismo de Erythemismorpha e identificar grupos monofiléticos em ‘Symptetrinae’. Duas análises diferentes foram executadas uma com a parcimônia de Fitch e outra a de Sankoff, ambas com diferentes esquemas de ponderação de caracteres. A parcimônia de Sankoff foi utilizada para minimizar a influência dos “gaps” e demonstrou ser inapropriada para cálculos de índices de estabilidade com técnicas de reamostragem devido às exigências computacionais. Erythemismorpha foi demonstrado monofilético e além dos gêneros previamente citados inclui pelo menos *Erythrodiplax castanea*. Os gêneros *Rhodothemis*, *Rhodopygia* e *Acisoma* também tiveram suas hipóteses de monofilétismo suportadas, enquanto *Erythemis* demonstrou ser parafilético em quase todas as árvores contrariando resultados anteriores. A maior parte dos nós internos de Erythemismorpha é inconclusiva, no entanto *Cyanothemis* + *Porpax*, assim como *Carajathemis* + *Rhodopygia* apresentaram suporte alto. A composição completa de Erythemismorpha permanece em aberto e dados de outras fontes devem ser incorporados. Também são discutidos extensivamente alguns conceitos equivocados sobre homoplasia e suas implicações em relação aos caracteres da venação alar em Anisoptera, advogando em favor da prevalência do padrão sobre o processo no paradigma da cladística. Defende-se homoplasia como um erro, um erro no estabelecimento da homologia primária, portanto, convergência reversão e conceitos similares, ligados ao processo e fortemente dependes de hipótese *ad hoc* não são concretos e tampouco observados no mundo real.

Palavras-Chave. Libélulas, filogenia, Erythemismorpha, Homologia, Libellulidae.

## ABSTRACT

---

Libellulidae comprises the largest family of Anisoptera with more than a thousand of species and one of the most abundant among dragonflies' families. The investigations of its phylogenetic pattern of relationships, especially among their genera have been shown complex, with widely divergent hypotheses, and considered tricky. A first cladistic analysis of 'Sympetrinae' based on 171 characters from adults morphology, with an emphasis on the 'armed leg group' (Erythemismorpha) including the genera *Acisoma*, *Carajathemis*, *Cyanothemis*, *Erythemis*, *Porpax*, *Rhodopygia*, *Rhodothemis* and *Viridithemis* is presented here. Representatives of almost all Libellulidae subfamilies, as well as all genera of 'Sympetrinae' were also included, summing up a total of 69 terminal taxa. This broad sampling aimed to provide a strong test to hypothesis of monophyly of Erythemismorpha and identify monophyletic groups in 'Sympetrinae'. Two different analyzes were performed, each Fitch and Sankoff parsimony, both with distinct weighting schemes. The Sankoff parsimony was adopted to minimize the influence of 'gaps' on the results, but proved be inappropriate for to obtain stability indexes with resampling techniques, due to the high cost of computational requirements. Erythemismorpha was shown be monophyletic and further than to those genera previously cited, also includes, at least *Erythrodiplax castanea*. The genera *Acisoma*, *Rhodothemis*, and *Rhodopygia* were has each their hypotheses of monophyly also supported by the analyses performed here, however *Erythemis* showed be paraphyletic in almost all trees contradicting previous results. Almost all of the internal nodes of Erythemismorpha are inconclusive, however *Cyanothemis* + *Porpax*, as well as *Carajathemis* + *Rhodopygia* presents both high support. The entire composition of Erythemismorpha still open, pending the inclusion of other data sources. Also was discussed the misconceptions about homoplasy and its implications on venational characters of Anisoptera dragonflies. Is advocated the already discussed prevalence of pattern over process in cladistics paradigm. Homoplasy in cladistics is an error, more precisely an error of establishment of homologues (primary homology), thus convergence, reversal and similar terms are process tied ad hoc hypotheses over a pattern of inclusive hierarchy and not is concrete neither observable in real world.

Keywords. Dragonflies, phylogeny, Erythemismorpha, Homology, Libellulidae.

## SUMÁRIO

---

1. INTRODUÇÃO GERAL .....	12
2. OBJETIVOS.....	15
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	16
Material estudado.....	16
Procedimentos gerais e terminologia .....	17
Termos cladísticos.....	19
Termos morfológicos.....	20
Amostragem taxonômica .....	20
Análise cladística .....	22
Descrição dos Comandos.....	28
4. BREVE HISTÓRICO DA FILOGENIA E CLASSIFICAÇÃO DE ODONATA COM ÊNFASE EM 'ERYTHEMISMORPHA' .....	34
5. NOMENCLATURA DOS GÊNEROS <i>ERYTHEMIS</i> , <i>LEPTHEMIS</i> E <i>MESOTHEMIS</i> .....	44
6. VENAÇÃO ALAR, CLASSIFICAÇÃO E HOMOPLASIA .....	59
Existem verdadeiros sistemas de classificações para Odonata? .....	61
A "Natureza" homoplástica dos caracteres da venação alar .....	63
Considerações finais.....	70
7. ANÁLISE CLADÍSTICA DE SYMPETRINAE S.L. COM ÊNFASE EM ERYTHEMISMORPHA.....	73
Introdução .....	73
Resultados e discussão.....	73
Relação dos Caracteres .....	73
Análise Cladística.....	94
Erythemismorpha.....	104
8. DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES.....	115
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	116
APÊNDICE 1. RELAÇÃO COMPLETA DO MATERIAL EXAMINADO .....	131
APÊNDICE 2. MATRIX DE DADOS .....	156
APÊNDICE 3. FOTOGRAFIAS DAS ESPÉCIES DE ERYTHEMISMORPHA.....	159
ANEXOS. ARTIGOS PUBLICADOS DURANTE O DOUTORADO COMO PRIMEIRO AUTOR .....	163

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

---

Odonata reúne os insetos popularmente conhecidos como libélulas, são importantes predadores em uma grande variedade de ambientes de água doce e devido à facilidade de observação no campo se tornaram organismos modelos para pesquisas comportamentais, ecológicas e evolutivas (Corbet 1999; Córdoba-Aguilar 2008). Suas espécies, as quais exibem voo elegante e cores vistosas, possuem grande apelo popular principalmente no hemisfério norte onde guias de campo e manuais são relativamente comuns e de interesse do público leigo em geral (*e.g.* Needham *et al.* 2000).

São insetos hemimetabólicos com a fase juvenil aquática e a adulta terrestre (Corbet 1999). Os imaturos passam por oito a dezoito estádios até a emergência (Corbet 2002). Desenvolvem-se predominantemente em ambientes dulçaquícola típicos, lóticos e lênticos, desde pequenos locais com acúmulo de água pluvial, como em reservatórios nas bacias de Bromeliaceae até grandes rios (*cf.* Corbet 1999; Clausnitzer & Lindeboom 2002). Algumas espécies desenvolvem-se em áreas de água salobra (Dunson 1980) ou mesmo em ambiente terrestre, vivendo sob a camada de serapilheira no interior de florestas úmidas (Watson 1982). O número de gerações por ano, *i.e.* voltinismo, é variável e considerado inversamente proporcional à latitude de ocorrência das espécies podendo ser bi ou multivoltinas nos trópicos, enquanto univoltinas, semivoltinas e partivoltinas nas regiões temperadas do globo (Corbet *et al.* 2005).

Os adultos são predominantemente heliófilos, comumente encontrados em áreas abertas com alta incidência solar (Corbet 1999). Algumas espécies são crepusculares (Garrison *et al.* 2006) ou até mesmo noturnas (Corbet 1999). Tanto as larvas como os adultos são predadores vorazes, generalistas, e devido eventualmente se alimentarem de insetos prejudiciais aos seres humanos, são considerados de modo geral benéficos. São reconhecidos como exímios voadores, geralmente capturam suas presas em voo com auxílio de suas pernas raptorais providas de espinhos especializados (Corbet 1999).

Estima-se que existam 5600 espécies atuais, distribuídas em todas as regiões biogeográficas, sendo as regiões Neoguineana, Neotropical e Oriental com o maior número de espécies (Kalkman *et al.* 2008). Apesar de comparativamente possuir um menor número de espécies que as ordens megadiversas de Holometabola, sua posição singular na filogenia de Pterygota torna o estudo dessa ordem chave para compreensão da evolução dos insetos (Ogden & Whiting 2003; Simon *et al.* 2009; Ballare & Ware 2011), já que pertence a uma das

primeiras linhagens a divergir do ramo principal dos insetos alados, sendo o fóssil mais antigo datado entre o Permiano Superior e Jurássico Inferior, há cerca de 250 e 208 milhões de anos (Ma) (Grimaldi 2001).

A presente tese se refere em sua maior extensão à análise cladística da subfamília ‘Sympetrinae’ incluída em Libellulidae, a mais rica da subordem Anisoptera. Está dividida em Capítulos que correspondem a documentos integrais ou parciais, os quais se referem a artigos publicados, submetidos e ou em preparação. A leitura dos Capítulos 2–3 é obrigatória, pois detalham os objetivos, assim como os métodos e procedimentos gerais adotados nos capítulos subsequentes. No Capítulo 4 é apresentado um breve histórico dos estudos taxonômicos e filogenéticos do grupo aqui estudados, contextualizando o estudo, em seguida no Capítulo 5 um artigo em sua forma completa sobre a nomenclatura de um dos gêneros analisados é também apresentado. No Capítulo 6 é realizada uma ampla discussão de aspectos teóricos envolvendo os conceitos de homoplasia e classificação, sendo destacado que muitos dos conceitos têm sido aplicados de modo equivocado.

O Capítulo 7 se refere ao conteúdo principal da tese em que uma análise cladística de ‘Sympetrinae’ com ênfase em *Erythemismorpha* é apresentada e discutida. Seguido pelas conclusões e referências de todos os capítulos exceto desse.

## Referências

- 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, 137–147.
- Clausnitzer, V. & Lindeboom, M. (2002). Natural history and description of the dendrolimnetic larva of *Coryphagrion grandis* (Odonata). *International Journal of Odonatology*, 5, 29–44.
- Corbet, P. S. (1999). *Dragonflies: Behavior and Ecology of Odonata*. Ithaca: Cornell University Press.
- Corbet, P. S. (2002). Stadia and growth ratios of Odonata: a review. *International Journal of Odonatology*, 5, 45–73.
- Corbet, P. S., Suhling, F. & Soendgerth, D. (2005). Voltinism of Odonata: a review. *International Journal of Odonatology*, 9, 1–44.
- Córdoba-Aguilar, A. (2008). *Dragonflies and Damselflies: Model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford: Oxford University Press.

- Dunson, W. A. (1980). Adaptations of nymphs of a marine dragonfly, *Erythrodiplax berenice*, to wide variations in salinity. *Physiological Zoology*, *53*, 445–452.
- Grimaldi, D. (2001). Insect evolutionary history from Handlirsch to Hennig, and beyond. *Journal of Paleontology*, *75*, 1152–1160.
- Garrison, R.W., von Ellenrieder, N. & Louton, J. A. (2006). *Dragonfly genera of the New World: an illustrated and annotated key to the Anisoptera*. Baltimore: The John Hopkins University Press.
- Kalkman, V. J., Clausnitzer, V., Dijkstra, K.-D.B., Orr, A. G., Paulson, D. R. & van Tol, J. (2008). Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Hydrobiologia*, *595*, 351–363.
- Needham, J. G., Westfall Jr., M. J. & May, M. L. (2000). *Dragonflies of North America*. Gainesville: Scientific Publishers.
- Ogden, H. T. & Whiting, M. F. (2003). The problem with ‘‘the Paleoptera Problem:’’ sense and sensitivity. *Cladistics*, *19*, 432–442.
- Simon, S., Strauss, S., von Haeseler, A. & Hadrys, H. (2009). A Phylogenomic Approach to Resolve the Basal Pterygote Divergence. *Molecular Biology and Evolution*, *26*, 2719–2730.
- Watson, J. A. L. (1982). A truly terrestrial dragonfly larva from Australia (Odonata: Corduliidae). *Journal of the Australian Entomological Society*, *21*, 309–311.

## 8. DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES

---

A análise dos nomes genéricos incluídos em *Erythemismorpha* demonstrou que *Leptthemis* Hagen, 1861 possui prioridade sobre *Erythemis* Hagen, 1861 conforme o princípio do primeiro revisor e a adoção do nome *Leptthemis* acarretaria uma grande instabilidade na nomenclatura desses dois gêneros, portanto uma petição foi submetida à Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica para proteger o nome *Erythemis*. Contudo, a presente análise indica que esse pedido talvez seja desnecessário, pois os tipos destes gêneros podem não formar um grupo monofilético.

O estudo da morfologia externa demonstrou ser uma fonte útil de caracteres para inferência filogenética, porém, grande parte das declarações iniciais de homologia, principalmente aquelas utilizadas regularmente na taxonomia devem ser reavaliadas, para que reflita de modo mais adequado a história evolutiva dos táxons. Além disso, a morfologia da *vesica spermalis* em Libellulidae necessita urgentemente ser revista devido a inúmeras incongruências e dificuldades na identificação de seus mais diferentes lobos, para que uma proposta compreensiva seja formulada. A parcimônia de Sankoff deve ser aprimorada para evitar a atração de ramos devido ao alto custo das transformações, contudo demonstrou ser útil e baseado no número de passos obtido o efeito de atração de ramos foi irrelevante.

‘*Sympetrinae*’ em seu tradicional senso engloba um grupo altamente polifilético como demonstrado em outras análises e novamente evidenciado pelo presente estudo. Alguns grupos monofiléticos sólidos em *Sympetrinae s.l.* foram identificados os quais possuem correspondência com as demais análises. O nome ‘*Sympetrinae*’ deve se referir exclusivamente ao gênero *Sympetrum* e demais gêneros relacionados, entretanto um estudo sobre a prioridade dos nomes deve ser realizado já que os gêneros-tipos de outras subfamílias como *Leucorrhinia* fazem parte do mesmo grupo monofilético.

Em *Erythemismorpha* todos os gêneros não monotípicos demonstraram ser monofiléticos exceto *Erythemis* que mostrou ser parafilético com algumas espécies mais próximas da linhagem *Viridithemis* + *Carajathemis* + *Rhodopygia*. A maior parte dos relacionamentos entre os gêneros de *Erythemismorpha* permanece inconclusiva, contudo o relacionamento de *Carajathemis* como grupo-irmão de *Rhodopygia* e *Cyanothemis* de *Porpax* é bem suportado, para os demais, futuras investigações devem ser realizadas já que os resultados são contraditórios. Dois dos relacionamentos obtidos são fontes instigantes para as próximas investigações, o grupo *E. castanea* em *Erythrodiplax* e *Porpax* como sendo *Erythemismorpha*, certamente um significativo avanço na compreensão do relacionamento desses gêneros ocorrerá com a inclusão de caracteres dos imaturos.

## 9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Amorim, D. S. (2002). *Fundamentos de sistemática filogenética*. Ribeirão Preto: Holos Editora.
- Artiss, T., Schultz, T. R., Polhemus, D. A. & Simon, C. (2001). Molecular phylogenetic analysis of the dragonfly genera *Libellula*, *Ladona*, and *Plathemis* (Odonata: Libellulidae) based on mitochondrial cytochrome oxidase I and 16S rRNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18, 348–361.
- Asahina, S. (1954). *A morphological study of a relic dragonfly *Epiophlebia superstes* Selys (Odonata, Anisozygoptera)*. Tokyo: The Japan Society for Promotion of Science.
- Assis, L. C. S. (2009). Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics. *Cladistics*, 25, 528–544.
- Baker R. H., Xiaobo, Y. & DeSalle, R. (1998). Assessing the relative contribution of molecular and morphological characters in simultaneous analysis trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9, 427–436.
- 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, 137–147.
- Bartnef, A. N. (1915). Insectes Pseudoneuroptères (Insecta Pseudoneuroptera), Volume I, Libellulidae, Livraison 1. In *Faune de la Russie et des pays limitrophes fondée principalement sur les collections du Musée Zoologique de L'Académie Impériale des Sciences de Petrograd*, 1, 1–352. [em Russo].
- Baskinger, G., Ware, J. L., Cornell, D., May, M. L. & Kjer, K. (2008). A phylogenetic exploration of *Celithemis* (Odonata: Libellulidae): the pennants of North America. *Odonatologica*, 37, 101–109.
- Bechly, G. (1995). Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata) unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der \*Odonata. *Petalura, especial volume*, 1, 1–341.
- Bechly, G. (1996). Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata) unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der Odonata. *Petalura, especial volume*, 2, 1–402.



- Bechly, G., Nel, A., Martínez-Declòs, X. & Fleck, G. (1998). Four new dragonflies from Upper Jurassic of Germany and the Lower Cretaceous of Mongolia (Anisoptera: Hemeroscopidae, Sonidae, and Protrogomphidae fam. nov.). *Odonatologica*, 27, 149–185.
- Belle, J. (1984). *Nothodiplax dendrophila*, a new genus and a new species from Surinam (Odonata: Libellulidae). *Entomologische Berichten*, 44, 6–8.
- Belle, J. (1996). Higher classification of the South-American Gomphidae (Odonata). *Zoologische Mededelingen*, 70, 297–324.
- Blanke, A., Wipfler, B., Letsch, H., Koch, M., Beckmann, F., Beutel, R. & Misof, B. (2012). Revival of Palaeoptera–head characters support a monophyletic origin of Odonata and Ephemeroptera (Insecta). *Cladistics*, in press [DOI: 10.1111/j.1096-0031.2012.00405.x]
- Borrer, D. J. (1931). The genus *Oligoclada* (Odonata). *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 22, 1–42.
- Borrer, D. J. (1942). *A revision of Libellulinae genus Erythrodiplax (Odonata)*. Columbus: The Ohio State University. [Graduate School Studies. Contributions in Zoology and Entomology n. 4. Biological Series]
- Borrer, D. J. (1947). Notes on *Ypirangathemis* Santos (Odonata: Libellulidae) with a description of the female of *Y. calverti* Santos. *Annals Entomological Society of America*, 40, 247–256.
- Borrer, D. J. (1957). New *Erythrodiplax* from Venezuela (Odonata: Libellulidae). *Acta Biologica Venezuelica*, 2, 31–42.
- Brady, R. H. (1983). Parsimony, hierarchy, and biological implications. In Platnick, N. & V. A. Funk. *Advances in Cladistics, Volume 2*. (pp. 3–??). New York: Columbia University press.
- Brady, R. H. (1985). On the independence of systematics. *Cladistics*, 1, 113–126.
- Bremer, K. (1994). Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10, 295–304.
- Bridges, C. A. (1994). *Catalogue of the family-group, genus-group and species-group names of the Odonata of the world (Third Edition)*. Privately published: Urbana.
- Brower, A. V. Z. & de Pinna, M. C. C. (2012). Homology and errors. *Cladistics*, 28, 113–114.
- Bryant, H. N. (1989). An evaluation of cladistic and character analyses as hypothetic-deductive procedures, and the consequences for character weighting. *Systematic Zoology*, 38, 214–227.
- Bryant, H. N. (1995). Why autapomorphies should be removed: a reply a Yates. *Cladistics*, 11, 381–384.
- 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*, 23, 1–38.
- Carle, F. L. (1982). The wing vein homologies and phylogeny of the Odonata: a continuing debate. *Societas Internationalis Odonatologica Rapid Communications*, 4, 1–66.
- Carle, F. L. (1986). The classification, phylogeny and biogeography of the Gomphidae (Anisoptera). I. Classification. *Odonatologica*, 15, 275–326.
- Carle, F. L. (1993). *Sympetrum janeae* spec. nov. from eastern North America, with a key to the Nearctic *Sympetrum* (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 22, 1–16.
- Carle, F. L. (1995). Evolution, taxonomy, and biogeography of ancient Gondwanian libelluloides, with comments on anisopteroid evolution and phylogenetic systematics (Anisoptera: Libelluloidea). *Odonatologica*, 24, 383–506.
- Carle, F. L. & Kjer, K. M. (2002). Phylogeny of *Libellula* Linnaeus (Odonata: Insecta). *Zootaxa*, 87, 1–18.
- Carle, F. L., Kjer, K. M. & May, M. L. (2008). Evolution of Odonata, with Special Reference to Coenagrionoidea (Zygoptera). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 66, 37–44.
- Carle, F. L. (2012). A new *Epiophlebia* (Odonata: Epiophlebioidea) from China with a review of epiophlebian taxonomy, life history, and biogeography. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 70, 75–83.
- Carpenter, J. M. (1987). Cladistics of cladists. *Cladistics*, 3, 363–375.
- Carpenter, J. M. (1988). Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics*, 4, 291–296.
- Calvert, P. P. (1893). Catalogue of the Odonata (dragonflies) of the vicinity of Philadelphia, with an introduction to the study of this group of insects. *Transactions of the American Entomological Society*, 20, 152–272 + pl. II–III.
- Córdoba-Aguilar, A. (2008). *Dragonflies and Damselflies: Model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford: Oxford University Press.
- Crewe, M. D. & Cohen, C. (2009). *Viridithemis viridula* Fraser, 1960 – discovery of the first known male. *Agrion*, 13, 54–55.
- Damm S., Dijkstra, K.-D. B. & Hadrys, H. (2010). Red drifters and dark residents: the phylogeny and ecology of a Plio-Pleistocene dragonfly radiation reflects Africa's changing environment (Odonata, Libellulidae, Trithemis). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54, 870–882.
- Davies, D. A. L. & Tobin, P. (1985). The dragonflies of the world: a systematic list of the extant species of Odonata. Vol. 2. Anisoptera. *Societas Internationalis Odonatologica*,

- Rapid Communications, Supplement, 5*, 1–151.
- DeBry, R. W. (2005). The Systematic Component of Phylogenetic Error as a Function of Taxonomic Sampling under Parsimony. *Systematic Biology*, *54*, 432–440.
- Degnan, J. H. & Rosenberg, N. A. (2006). Discordance of species trees with their most likely gene trees. *PLOS Genetics*, *2*, 762–768.
- De Pinna, M. C. C. (1991). Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, *7*, 367–394.
- Dijkstra, K.-D. B. (2003). Fooled by the double: *Brachythemis liberiensis* is *Parazyxomma flavicans*, with a note on the Zyxommatini (Odonata: Libellulidae). *International Journal of Odonatology*, *6*, 17–21.
- Dijkstra, K.-D. B. (2006a). Taxonomy and biogeography of *Porpax*, a dragonfly genus centered in the Congo Basin (Odonata, Libellulidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, *149*, 71–88.
- Dijkstra, K.-D. B. (2006b). The *Atoconeura* problem revisited: taxonomy, phylogeny and biogeography of a dragonfly genus in the highlands of Africa (Odonata, Libellulidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, *149*, 121–144.
- Dijkstra, K.-D. B. (2006c). African *Diplacodes*: the status of the small species and the genus *Philonomon* (Odonata: Libellulidae). *International Journal of Odonatology*, *9*, 119–132.
- Dijkstra, K.-D. B. (2007). Demise and rise: the biogeography and taxonomy of the Odonata of tropical Africa. pp. 143–187 In: Dijkstra, K.-D. B. (ed.). *Demise and rise: the biogeography and taxonomy of the Odonata of tropical Africa*. Leiden University.
- Dijkstra, K.-D. B., Bechly, G., Bybee, S. N., Dow, R. A., Dumont, H. J., von Ellenrieder, N. V., Fleck, G., Garrison, R. W., Hämäläinen, M., Kalkman, V. J., Karube, H., May, M. L., Orr, A. G., Paulson, D. R., Rehn, A. C., Theischinger, G., Trueman, J. W. H., Tol, J. V. & Ware, J. (in prep.). The classification of dragonflies and damselflies (Odonata). *Zootaxa*.
- Dijkstra, K.-D. B. & Kalkman, V. J. (2012). Phylogeny, classification and taxonomy of European dragonflies and damselflies (Odonata): a review. *Organisms Diversity & Evolution*, in press [DOI 10.1007/s13127-012-0080-8]
- Dijkstra, K.-D. B. & Matushkina, N. (2009). Kindred spirits: “*Brachythemis leucosticta*”, Africa’s most familiar dragonfly, consists of two species (Odonata: Libellulidae). *International Journal of Odonatology*, *12*, 237–256.
- Dijkstra, K.-D. B. & Vick, G. S. (2006). Inflation by venation and the bankruptcy of traditional genera: the case of *Neodythemis* and *Micromacromia*, with keys to the continental African species and the description of two new *Neodythemis* species from the

- Albertine Rift (Odonata: Libellulidae). *International Journal of Odonatology*, 9, 51–70.
- Donnelly, T. W. (1997). History of the study of Odonata (part 3). *Argia*, 9, 18–21.
- Dumont, H. J., Vanfleteren, J. R., de Jonckheere, J. F. & Weekers, P. H. H. (2005). Phylogenetic relationships, divergence time estimation, and global biogeographic patterns of calopterygoid damselflies (Odonata, Zygoptera) inferred from ribosomal DNA sequences. *Systematic Biology*, 54, 347–362.
- Dumont, H. J., Vanfleteren, J. R., Vierstraete, A. (2010). A molecular phylogeny of the Odonata (Insecta). *Systematic Entomology*, 35, 6–18.
- Egan, M. G. (2006). Support versus corroboration. *Journal of Biomedical Informatics*, 39, 72–85.
- Ebach, M. C., Morrone, J. J. & Williams, D. M. (2008). A new cladistics of cladists. *Biology and Philosophy*, 23, 153–156.
- Farris, J. S. (1970). Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology*, 19, 83–92.
- Farris, J. S. (1983). The logical basis of Phylogenetic analysis. In Platnick, N. & Funk, V. A. *Advances in Cladistics*, Volume 2. (pp. 7–36). New York: Columbia University press.
- Farris, J. S. (1989). The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, 5, 374–385.
- Farris, J. S. (2001). Support weighting. *Cladistics*, 17, 389–394.
- Farris, J. S. (2011). Systemic foundering. *Cladistics*, 27, 207–221.
- Farris, J. S. (2012a). Homology and historiography. *Cladistics*, in press [DOI: 10.1111/j.1096-0031.2012.00415.x]
- Farris, J. S. (2012b). Counterfeit cladistics. *Cladistics*, in press [DOI: 10.1111/j.1096-0031.2011.00389.x]
- Fitch, W. M. (1971). Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology*, 20, 406–416.
- Fitzhugh, K. (2006). The philosophical basis of character coding for the inference of phylogenetic hypotheses. *Zoologica Scripta*, 35, 261–286.
- Fleck, G. (2004). The larva of the genus *Cyanothemis* Ris, 1915 (Odonata: Anisoptera: Libellulidae). Phylogenetic consequences. *Annales de la Societe Entomologique de France*, 40, 51–58.
- Fleck, G.; Bechly, G.; Martínez-Delclòs; X.; Jarzembowski, E.; Coram, R. & Nel, A. (2003). Phylogeny and classification of the Stenophlebioptera (Odonata: Epiroctophora). *Annales de la Société entomologique de France*, 39, 55–93.
- Fleck, G., Brenk, M. & Misof, B. (2008a). Larval and molecular characters help to solve

- phylogenetic puzzles in the highly diverse dragonfly family Libellulidae (Insecta: Odonata: Anisoptera): The Tetrathemistinae are a polyphyletic group. *Organisms, Diversity & Evolution*, 8, 1–16.
- Fleck, G., Hamada, N. & Carvalho, A. L. (2009). A remarkable new genus and species of dragonfly (Odonata: Anisoptera: Libellulidae) from Brazil and notes on its bionomics and phylogenetic affinities. *Annales de la Société entomologique de France*, 45, 3, 275–284.
- Fleck, G. & Legrand, J. (2006). La larve du genre *Nesocordulia* McLachlan, 1882, conséquences phylogénétiques [Odonata, Anisoptera, Corduliidae]. *Revue Française d'Entomologie (Nouvelle-Serie)*, 28, 31–40.
- Fleck, G., Nel, A. & Martínez-Delclòs, X. (1999). The oldest record of libellulid dragonflies from the Upper Cretaceous of Kazakhstan (Insecta: Odonata, Anisoptera). *Cretaceous Research*, 20, 655–658.
- Fleck, G., Ullrich, B., Brenk, M., Wallnisch, C., Orland, M., Bleidissel, S. & Misof, B. (2008b). A phylogeny of anisopterous dragonflies (Insecta, Odonata) using mtRNA genes and mixed nucleotide / doublet models. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 46, 310–322.
- Fraser, F. C. (1957). Reclassification of the order Odonata. Sydney: Royal Zoological Society of New South Wales.
- Fraser, F. C. (1960). A new genus and species of Odonata from Madagascar. *Naturaliste Malgache*, 12, 71–72.
- Garrison, R. W. 1991[2009]. A synonymic list of the New World Odonata. *Argia*, 3, 1–30. [Updated version accessed in 1 August 2009 available in <http://www.odonatacentral.org/views/pdfs/NWOL.pdf>]
- Garrison, R.W., von Ellenrieder, N. & Louton, J. A. (2006). *Dragonfly genera of the New World: an illustrated and annotated key to the Anisoptera*. Baltimore: The John Hopkins University Press.
- Goldstein, P. Z. & DeSalle, R. Phylogenetic species, nested hierarchies, and character fixation. *Cladistics*, v.16, p.364–384, 2000.
- Goloboff, P. A. (1991). Homoplasy and the choice among cladograms. *Cladistics*, 7, 215–232.
- Goloboff, P. A. (1993). Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9, 83–91.
- Goloboff, P. A. (1995). Parsimony and weighting: a reply to Turner and Zandee. *Cladistics*, 11, 91–104.
- Goloboff, P. A. (1999). Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite

- optima. *Cladistics*, *15*, 415–428.
- Goloboff, P. A. & Farris, J. S. (2001). Methods for quick consensus estimation. *Cladistics*, *17*, S26–S34.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., Källersjö, M., Oxelmann, B., Ramírez, M. J., & Szumik, C. A. (2003). Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, *19*, 324–332.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S. & Nixon, K. C. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. [Computer software and manual]. *Cladistics*, *24*, 774–786.
- Goloboff, P. A., Carpenter, J. M., Arias, J. S. & Miranda Esquivel, D. R. (2008). Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics*, *24*, 758–773.
- Grant, T. & Kluge, A. G. (2003). Data exploration in phylogenetic inference: scientific, heuristic, or neither. *Cladistics*, *19*, 379–418.
- Grant, T. & Kluge, A. G. (2005). Stability, sensitivity, science and heurism. *Cladistics*, *21*, 597–604.
- Grant, T. & Kluge, A. G. (2008). Clade support measures and their adequacy. *Cladistics*, *24*, 1051–1064.
- Hall, B. K. (Ed.) (1994). *Homology: The hierarchical basis of comparative biology*. San Diego: Academic Press.
- Hall, B. K. (2007). Homoplasy and homology: dichotomy or continuum? *Journal of Human Evolution*, *52*, 473–479.
- Heath, T. A., Hedtke, S. M. & Hillis, D. M. (2008). Taxon sampling and the accuracy of phylogenetic analyses. *Journal of Systematics and Evolution*, *46*, 239–257.
- Hennig, W. (1965). Phylogenetic Systematics. *Annual Review of Entomology*, *10*, 97–116.
- Hennig, W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. Urbana: University of Illinois Press. [Reissue of 1999].
- Hovmöller, R. & Johansson, F. (2004). A phylogenetic perspective on larval spine morphology in *Leucorrhinia* (Odonata: Libellulidae) based on ITS1, 5.8S, and ITS2 rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *30*, 653–662.
- Ingle, S. J., Bybee, S. M., Tennessen, K. J., Whiting, M. F. & Branham, M. A. (2012) Life on the fly: phylogenetics and evolution of the helicopter damselflies (Odonata, Pseudostigmatidae). *Zoologica Scripta*, in press [DOI: 10.1111/j.1463-6409.2012.00555.x].
- International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). (1999). *International Code of Zoological Nomenclature (Online). Fourth Edition*. Available at:

<http://www.nhm.ac.uk/hosted-sites/iczn/code/> [Accessed 15.VIII.2011].

- Jarzembowski, E. A. & Nel, A. (1996). New fossil dragonflies from the Lower Cretaceous of SE England and the phylogeny of the superfamily Libelluloidea (Insecta: Odonata). *Cretaceous Research*, 17, 67–85.
- Jordan, S., Simon, C. & Polhemus, D. (2003). Molecular systematics and adaptive radiation of Hawaii's endemic damselfly genus *Megalagrion* (Odonata: Coenagrionidae). *Systematic Biology*, 52, 89–109.
- Kalkman, V. J., Clausnitzer, V., Dijkstra, K.-D.B., Orr, A. G., Paulson, D. R. & van Tol, J. (2008). Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 351–363.
- Kambhampati, S. & Charlton, R. E. (1999). Phylogenetic relationship among *Libellula*, *Ladona*, and *Plathemis* (Odonata: Libellulidae) based on DNA sequence of mitochondrial 16S rRNA gene. *Systematic Entomology*, 24, 37–49.
- Kennedy, C. H. (1922). The phylogeny and geographical distribution of the genus *Libellula*. *Entomological News and Proceedings of the Entomological Section*, 33, 65–71, plate IV
- Kennedy, C. H. (1923). The phylogeny and the distribution of the genus *Erythemis* (Odonata). *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology*, 11, 19–22.
- Kiauta, B. (1969). The Chromosomes of the Hawaiian endemic dragonflies, *Megalagrion oahuense* (Blackburn) (Coenagrionidae: Pseudoagrioninae) and *Nesogonia blackburni* (McLachlan), (Libellulidae: Sympetrinae), with a note on the cytotaxonomic affinities between the genera *Nesogonia* Kirby, and *Sympetrum* Newman (Odonata). *Proceedings, Hawaiian Entomological Society*, 20, 429–433.
- Kirby, W. F. (1889). A revision of the subfamily Libellulinae, with descriptions of new genera and species. *Transactions of the Zoological Society of London*, 12, 249–348.
- Kitching, I. J., Forey, P. L., Humphries, C.J. & Williams, D. M. (1998). *Cladistics: The theory and practice of parsimony analysis*. (2ed.) Oxford: Oxford University Press. [Systematic Association Publication 11].
- Kluge, A. G. (1997). Testability and the refutation and corroboration of cladistic hypotheses. *Cladistics*, 13, 81–96.
- Lankester, E. R. (1870). On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements. *The Annals and Magazine of Natural History. Series 4*, 6, 34–43.
- Li *et al.* (2011). A third species of the relict family Epiophlebiidae discovered in China (Odonata: Epiproctophora). *Systematic Entomology*, 37, 408–412.

- Lieftinck, M. A. (1955) Notes on species of *Nannophlebia* Selys from Moluccas and New Guinea (Odonata). *Zoologische Mededelingen*, 33, 301–318.
- Lieftinck, M. A. (1963). New species and records of Libellulidae from the Papuan region (Odonata). *Nova Guinea, Zoology*, 25, 751–780.
- Lieftinck, M. A. (1977). New and little known Corduliidae (Odonata: Anisoptera) from the Indo-Pacific region. *Oriental Insects*, 11, 157–179.
- Lohmann, H. (1984). Zwei neue *Rhodothemis*-Arten, mit bemerkungen zur systematik der gattung (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 13, 119–127.
- Lohmann, H. (1996a). Das phylogenetische System der Anisoptera (Odonata). *Entomologische Zeitschrift mit Insekten-Börse*, 106, 209–252.
- Lohmann, H. (1996b). Das phylogenetische System der Anisoptera (Odonata) (schluß). *Entomologische Zeitschrift mit Insekten-Börse*, 106, 253–266.
- Lohmann, H. (1996c). Das phylogenetische System der Anisoptera (Odonata) Erster Nachtrag. *Entomologische Zeitschrift mit Insekten-Börse*, 106, 360–367.
- Machado, A. B. M. (2012). *Carajathemis simone*, new genus and species from Brazil (Odonata: Libellulidae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 84, 1039–1049
- May, M. L. (2002). Phylogeny and taxonomy of the damselfly genus *Enallagma* and related taxa (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae). *Systematic Entomology*, 27, 387–408.
- Miller, P. L. (1990). Mechanisms of sperm removal and sperm transfer in *Orthetrum coerulescens* (Fabricius) (Odonata: Libellulidae). *Physiological Entomology*, 15, 199–209.
- Miller, P. L. (1991). The structure and function of the genitalia in the Libellulidae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 102, 43–73.
- Mirande J. M. (2009). Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics*, 25, 574–613.
- Misof, B., Anderson, C. L. & Hadrys, H. (2000). A Phylogeny of the damselfly genus *Calopteryx* (Odonata) using mitochondrial 16S rDNA markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15, 5–14.
- Misof, B., Rickert, A. M., Buckley, T. R., Fleck, G. & Sauer, K. P. (2001). Phylogenetic signal and its decay in mitochondrial SSU and LSU rRNA gene fragments of Anisoptera. *Molecular Biology and Evolution*, 18, 27–37.
- Needham, J. G. (1903). The genealogical study of Dragonfly wing venation. *Proceedings of the U.S. National Museum*, 26, 703–764.
- Needham, J. G. & E. Broughton. (1927). The venation of the Libellulinae (Odonata). *Transactions of the American Entomological Society*, 53, 157–190.



- Needham, J. G., Westfall Jr., M. J. & May, M. L. (2000). *Dragonflies of North America*. Gainesville: Scientific Publishers.
- Nelson, G. J. (1978). Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. *Systematic Zoology*, 27, 324–345.
- Nelson, G. J. (1989). Cladistics and evolutionary models. *Cladistics*, 5, 275–289.
- Nichols, R. (2001). Gene trees and species trees are not the same. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 358–364.
- Nixon, K. (1999). The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics*, 15, 407–414.
- Nixon, K. C. (2002). Winclada version 1.00.08. Ithaca: Published by the author.
- Nixon, K. C. & Carpenter, J. M. (1993). On outgroups. *Cladistics*, 9, 413–426.
- Nixon, K. C. & Carpenter, J. M. (1996a). On consensus, collapsibility, and clade concordance. *Cladistics*, 12, 305–321.
- Nixon, K. C. & Carpenter, J. M. (1996b). On simultaneous analysis. *Cladistics*, 12, 221–241.
- Nixon, K. C. & Carpenter, J. M. (2012a). On homology. *Cladistics*, 28, 160–169.
- Nixon, K. C. & Carpenter, J. M. (2012b). More on errors. *Cladistics*, in press [DOI: 10.1111/j.1096-0031.2012.00409.x].
- Nixon, K. C. & Carpenter, J. M. (2012c). More on Absences. *Cladistics*, in press [DOI: 10.1111/j.1096-0031.2012.00430.x].
- Ogden, T. H. & Whiting, M. F. (2003). The problem with “the Paleoptera Problem:” sense and sensitivity. *Cladistics*, 19, 432–442.
- Ogden, T. H., Whiting, M. F. & Wheeler, W. C. (2005). Poor taxon sampling, poor character sampling, and non-repeatable analyses of a contrived dataset do not provide a more credible estimate of insect phylogeny: a reply to Kjer. *Cladistics*, 21, 295–302.
- O’Grady, E. W. & May, M. L. (2003). A phylogenetic reassessment of the subfamilies of Coenagrionidae (Odonata: Zygoptera). *Journal of Natural History*, 37, 2807–2834.
- Page, R. D. M. (2001). NDE 0.5.0. [Computer software]. Distributed by the author.
- Patterson, C. (1982). Morphological characters and homology. In Joysey, K. A. & Friday, A. E. (Eds.). *Problems in Phylogenetic Reconstruction*. (pp. 21–74). London: Academic Press.
- Patterson, C. (1988). Homology in Classical and Molecular Biology. *Molecular Biology and Evolution*, 5, 603–625.
- Pavnilov, I. Ya. (2012). The contemporary concepts of homology in biology: a theoretical review. *Biology Bulletin Reviews*, 2, 36–54.

- Pessacq, P. (2008). Phylogeny of Neotropical Protoneuridae (Odonata: Zygoptera) and a preliminary study of their relationship with related families. *Systematic Entomology*, 33, 511–528.
- Pilgrim, E. M., & von Dohlen, C. D. (2007). Molecular and morphological study of species-level questions within the dragonfly genus *Sympetrum* (Odonata: Libellulidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 100, 688–702.
- Pilgrim, E. M. & von Dohlen C. D. (2008). Phylogeny of the Sympetrinae (Odonata: Libellulidae): further evidence of the homoplasious nature of wing venation. *Systematic Entomology*, 33, p.159–174.
- Pilgrim, E. M. & von Dohlen C. D. (2012). Phylogeny of the dragonfly genus *Sympetrum* (Odonata: Libellulidae). *Organisms Diversity & Evolution*, in press [DOI: 10.1007/s13127-012-0081-7]
- Pinto, A. P. (2008). *Análise cladística de Erythemis Hagen, 1861 com avaliação de seu posicionamento filogenético em Sympetrinae (Insecta, Odonata, Libellulidae)* [Cladistic Analysis of *Erythemis* Hagen, 1861 with assessment of its phylogenetic placement in Sympetrinae]. xiv, 144 pp. UFRJ / MN, Rio de Janeiro. [Dissertation presented in the post-graduate program in Biological Sciences (Zoology)/UFRJ, as requirement for degree of Master of Science].
- Pinto, A. P. & A. L. Carvalho. (2010). A new species of *Lauromacromia* (Odonata: Corduliidae) from Southeastern Brazil, with a cladistic analysis of the genus and comments on Neotropical dragonfly biogeography. *Zootaxa*, 2425, 45–68.
- Pinto, A. P. & Carvalho, A. L. (em prep.). A morphological cladistic analysis of the Pondhawks dragonflies of the genus *Erythemis* and the significance of congruence test of characters for homology statements of wing venation in Anisoptera (Odonata, Libellulidae).
- Pinto, A. P., Garrison, R. W., Paulson, D. R., Donnelly T. W. & May, M. L. (2012). CASE 3584. *Erythemis* Hagen, 1861: proposed precedence over *Leptemis* Hagen, 1861 (Insecta, Odonata). *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 69, 1–9.
- Pinto, A. P. & Lamas, C. J. E. (2011). *Oligoclada mortis* sp. nov. from Rondônia State, Brazil, and distributional records of others Brazilian species of the genus (Odonata: Libellulidae). *International Journal of Odonatology*, 14, 291–303.
- Pfau, H. K. (1971). Struktur und Funktion des sekundären Kopulations apparatuses der Odonaten (Insecta, Palaeoptera), ihre Wandlung in der Stammesgeschichte und Bedeutung für die adaptive Entfaltung der Ordnung. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der*

- Tiere*, 70, 281–371.
- Pfau, H. K. (1991). Contributions of functional morphology to the phylogenetic systematics of Odonata. *Advances in Odonatology*, 5, 109–141.
- Pfau, H. K. (2002). Tandem grip mechanics and tandem linkage shifting in Odonata - reconstruction of evolution and phylogenetic significance. *International Journal of Odonatology*, 5, 129–179.
- Pfau, H. K. (2005). Structure, function and evolution of the ‘glans’ of the anisopteran vesica spermalis (Odonata). *International Journal of Odonatology*, 8, 259–310.
- Pfau, H. K. (2011). Functional morphology and evolution of the male secondary copulatory apparatus of the Anisoptera (Insecta: Odonata). *Zoologica*, 156, 1–103.
- Platnick, N. I. (1979). Philosophy and the transformation of cladistics. *Systematic Zoology*, 28, 537–546.
- Rehn, A. C. (2003). Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. *Systematic Entomology*, 28, 181–239.
- Reif, W. E. (2007). Problematic issues of cladistics 23: Darwin's concept of phylogenetic relationship. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen*, 244, 227–245.
- 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, 1150–1116.
- Rieppel, O. (1988). *Fundamentals of Comparative Biology*. Basel: Birkhauser.
- Rieppel, O. (1991). Things, taxa and relationships. *Cladistics*, 7, 93–100.
- Rieppel, O. (1992). Homology and logical fallacy. *Journal of Evolutionary Biology*, 5, 701–715.
- Rieppel, O. & Kearney, M. (2002). Similarity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75, 59–82.
- Rieppel, O. & Kearney, M. (2007). The poverty of taxonomic characters. *Biology and Philosophy*, 22, 95–113.
- Ris, F. (1909). Libellulines 1, Libellulinen 1. In: *Catalogue Systématique et Descriptif des Collections Zoologique Du Baron Edmond Selys de Longchamps*, 9, 1–121, pl. I.
- Ris, F. (1911). Libellulines 2, Libellulinen 5. In: *Catalogue Systématique et Descriptif des Collections Zoologique Du Baron Edmond Selys de Longchamps*, 13, 529–700, pl. v.
- Ris, F. (1915). New dragonflies (Odonata) of the subfamily Libellulinae from Sierra Leone, W. Africa. *The Annals and Magazine of Natural History Series* 8, 15, 213–223.

- Ris, F. (1919). Libellulines 3, Libellulinen 9. In: *Catalogue Systématique et Descriptif des Collections Zoologique Du Baron Edmond Selys de Longchamps*, 16, 1043–1278.
- Rodrigues Capitulo, A. (1983). Descripción de los estadios preimaginales de *Erythemis attala* Selys (Odonata Libellulidae). *Limnobiós*, 2, 533–548.
- Rodrigues Capitulo, A. (2000). Population dynamics of larval stages of *Tauriphila risi* Martin and *Erythemis attala* Selys in Punta Lara Gallery Forest, Buenos Aires, Argentina (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 29, 333–340.
- Sanborn, A. F. (1996). The cicada *Diceroprocta delicata* (Homoptera: Cicadidae) as prey for the dragonfly *Erythemis simplicicollis* (Anisoptera: Libellulidae). *Florida Entomologist*, 79, 69–70.
- Sanderson, M. J. & Donoghue, M. J. 1989. Patterns of Variation in Levels of Homoplasy. *Evolution*, v.43, n.8, p.1781–1795.
- Sankoff, David & Rousseau, P. (1975). Locating the vertices of a Steiner tree in an arbitrary metric space. *Mathematical Programming*, 9, 240–246.
- Santos, N.D. (1945). *Oligoclada nemesis* (Ris, 1911), nova combinação e notas sobre outras espécies (Odonata: Libellulidae). *Boletim do Museu Nacional*, 46, 1–4.
- Saux, C., Simon, C. & Spicer, G. S. (2003). Phylogeny of the dragonfly and damselfly order Odonata as inferred by mitochondrial 12S ribosomal RNA sequences. *Annals of the Entomological Society of America*, 96, 693–699.
- Scotland, R.W. (2011). What is parallelism? *Evolution & Development*, 13, 214–227.
- de Selys-Longchamps, M. E. (1850). Revue des Odonates ou Libellules d'Europe. *Mémoires de la Société Royale des Sciences de Liège*, 6: i–xxii, 1–408.
- Sereno, P. C. (2007). Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23, 565–587.
- Simon, S., Strauss, S., von Haeseler, A. & Hadrys, H. (2009). A Phylogenomic approach to resolve the basal Pterygote divergence. *Molecular Biology and Evolution*, 26, 2719–2730.
- Sober, E. (1988). *Reconstructing the past: parsimony, evolution, an inference*. Cambridge: TH Mit Press.
- Sober, E. (2004). The Contest Between Parsimony and Likelihood. *Systematic Biology*, 53, 644–653.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1981). Taxonomic congruence in the Leptopodomorpha reexamined. *Systematic Zoology*, 30, 309–325.
- Steinmann, H. 1997. World catalogue of Odonata, Volume II Anisoptera. Berlin: Walter de Gruyter. xiv + 636 pp

- Swofford, D. L. (1996). When are phylogeny estimates from molecular and morphological data incongruent? In Miyamoto, M. M. & Cracraft J. *Phylogenetic Analysis of DNA Sequences*. (pp. 295–333). New York: Oxford University Press.
- Swofford, D. L. (1998). *PAUP\*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\* and other methods)*. Version 4.0 beta 10. [Computer software and manual]. Sunderland: Sinauer Associates.
- Swofford, D. W. & Maddison, W. P. (1987). Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Mathematical Biosciences*, 87, 199–229.
- Swofford, D. L. & W. P. Maddison. (1992). Parsimony, character-state reconstructions, and evolutionary inferences. In Mayden, R. L. (ed.). *Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes*. (pp. 187–223). Stanford: Stanford University Press.
- Tillyard, R. J. (1917). *The biology of dragonflies (Odonata or Paraneuroptera)*. Cambridge: University Press.
- Tillyard, R. J. & Fraser, F. C. (1938). A reclassification of the order Odonata based on some new interpretation of the venation of the dragonfly wing. *Australian Zoologist*, 9, 125–169. [Part I].
- Tillyard, R. J. & Fraser, F. C. (1939). A reclassification of the order Odonata based on some new interpretation of the venation of the dragonfly wing. *Australian Zoologist*, 9, 195–221. [Part II].
- Tillyard, R. J. & Fraser, F. C. (1940). A reclassification of the order Odonata based on some new interpretation of the venation of the dragonfly wing. *Australian Zoologist*, 9, 359–396. [Part III].
- Trueman, J. W. H. (1996). A preliminary cladistic analysis of odonate wing venation. *Odonatologica*, 25, 59–72.
- Trueman, J. W. H. (2007). A brief history of the classification and nomenclature of Odonata. *Zootaxa*, 1668, 381–394.
- Turner, H. & Zandee, R. (1995). The behaviour of Goloboff's tree fitness measure F. *Cladistics*, 11: 57–72.
- von Ellenrieder, N. (2002). A phylogeny analysis of extant Aeshnidae (Odonata: Anisoptera). *Systematic Entomology*, 27, 437–467.
- von Ellenrieder, N. (2003). A synopsis of the Neotropical species of “*Aeshna*” Fabricius: the genus *Rhionaeschna* Föster (Odonata: Aeshnidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, 146, 67–207.
- Walker, E. M. (1912). *The North American Dragonflies of the Genus Aeshna*. Toronto:

- University of Toronto Studies, Biological Series no. 11.
- Ware, J., May, M. & Kjer, K. (2007). Phylogeny of the higher Libelluloidea (Anisoptera: Odonata): An exploration of the most speciose superfamily of dragonflies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45, 289–310.
- Ware, J. L., Simaika, J. P. & Samways, M. J. (2009). Biogeography and divergence time estimation of the relict Cape dragonfly genus *Syncordulia*: global significance and implications for conservation. *Zootaxa*, 2216, 22–36.
- Westman, A., Johansson, F. & Nilsson, A. N. (2000). The phylogeny of the genus *Leucorrhinia* and the evolution of larval spines (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 29, 129–136.
- Wighton, D. C. & Wilson, M. V. H. (1986). The Gomphaeschninae (Odonata: Aeshnidae): new fossil genus, reconstructed phylogeny, and geographical history. *Systematic Entomology*, 11, 505–522.
- Williams, D. M. & Ebach, M. C. (2008). *Foundations of Systematics and Biogeography*. New York: Springer.
- Williams, D. M. & Ebach, M. C. (2009). What exactly, is cladistics? Re-writing the history of Systematics and Biogeography. *Acta Biotheoretica*, 57, 249–268.
- Williams, D. M. & Ebach, M. C. (2012). “Phenetics” and its application. *Cladistics*, 28, 229–230.
- Williams, D. M., Ebach, M. C. & Wheeler, Q. D. (2010). Beyond belief: the steady resurrection of phenetics. P. 169–195. In: D. M. Williams & S. Knapp (eds.). Beyond cladistics: the branching of a paradigm. Los Angeles: University of California press [Species and Systematics vol.3].
- Wheeler, Q. D. (2008). *The New Taxonomy*. Boca Raton: CRC Press.
- Wheeler, W. C. (1995). Sequence Alignment, Parameter Sensitivity, and the Phylogenetic Analysis of Molecular Data. *Systematic Biology*, 44, 321–331.
- Yeates, D. (1992). Why remove autapomorphies? *Cladistics*, 8, 387–389.