

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA  
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO  
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO



**GRADIENTE LATITUDINAL, RIQUEZA DE ESPÉCIES E VARIAÇÃO  
MORFOLÓGICA DE ODONATA (INSECTA) EM UM GRADIENTE DE  
CERRADO, TRANSIÇÃO E AMAZÔNIA**

**Thiago Barros Miguel**

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Orientador: Dr. Leandro Juen

Nova Xavantina-MT  
Março, 2021

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA  
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO  
*CAMPUS DE NOVA XAVANTINA*  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

**GRADIENTE LATITUDINAL, RIQUEZA DE ESPÉCIES E VARIAÇÃO  
MORFOLÓGICA DE ODONATA (INSECTA) EM UM GRADIENTE DE  
CERRADO, TRANSIÇÃO E AMAZÔNIA**

**Thiago Barros Miguel**

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Orientador: Dr. Leandro Juen

Nova Xavantina-MT  
Março, 2021

O presente trabalho foi realizado com apoio do Instituto Federal de Educação Ciência e Tecnologia de Mato Grosso – *campus* Barra do Garças - PORTARIA N° 388, DE 14 DE FEVEREIRO DE 2017

This study was partially funded by Instituto Federal de Educação Ciência e Tecnologia de Mato Grosso – *campus* Barra do Garças - PORTARIA N° 388, DE 14 DE FEVEREIRO DE 2017

## CIP – CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO

M634g Miguel, Thiago Barros.

Gradiente latitudinal, riqueza de espécies e variação morfológica de Odonata (Insecta) em um gradiente de Cerrado, Transição e Amazônia / Thiago Barros Miguel. – Nova Xavantina, 2021.

164 f. ; 30 cm. (ilustrações) Il. color. (sim).

Trabalho de Conclusão de Curso (Tese/Doutorado) – Curso de Pós-graduação *Stricto Sensu* (Doutorado) Ecologia e Conservação, Faculdade de Ciências Agrárias Biológicas e Sociais Aplicadas, Câmpus de Nova Xavantina, Universidade do Estado de Mato Grosso, 2021.

Orientador: Dr. Leandro Juen.

1. Distribuição Geográfica. 2. Efeito Rapoport. 3. Extensão Latitudinal. 4. Regra de Bergmann. 5. Variabilidade Climática. I. Juen, L., Dr. II. Título.

CDU 595.732(213.54+292.88)

Ficha catalográfica confeccionada pelo bibliotecário Luiz Kenji Umeno Alencar – CRB1 2037.

**TERMO DE APROVAÇÃO****GRADIENTE LATITUDINAL, RIQUEZA DE ESPÉCIES E VARIAÇÃO MORFOLÓGICA DE ODONATA (INSECTA) EM UM GRADIENTE DE CERRADO, TRANSIÇÃO E AMAZÔNIA****Thiago Barros Miguel**

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Aprovado em 23 de março de 2021.

Banca Examinadora:

---

**Prof. Dr. Leandro Juen** (Orientador)  
Universidade do Estado de Mato Grosso

---

**Prof. Dr. Alejandro Córdoba-Aguilar** (Membro titular-Externo)  
Universidad Nacional Autónoma de México

---

**Prof. Dr. Fabricio Villalobos** (Membro titular)  
Instituto de Ecología, AC – INECOL - México

---

**Prof. Dr. José Max B. Oliveira Junior** (Membro titular)  
Universidade Federal do Oeste do Pará

---

**Prof. Dr. Dilermando Pereira Lima Júnior** (Membro titular)  
Universidade Federal do Mato Grosso

---

**Profa. Dra. Marina Schmidt Dalzochio** (Membro suplente-Externo)  
Setor de Prevenção e Combate à Dengue, Universidade Feevale

---

**Profa. Dra. Karina Dias da Silva** (Membro suplente-Externo)  
Universidade Federal do Pará

---

**Profa. Dra. Yulie Shimano Feitoza** (Membro suplente)  
Instituto Nacional de Pesquisas do Pantanal

*À minha linda esposa Loyse Tussolini pelo incentivo, por sempre acreditar e me compreender nos momentos mais difíceis, dedico.*

## AGRADECIMENTOS

A jornada não é fácil nem curta, o caminho pode ser bem sinuoso, mas a vontade de vencer e a perseverança sempre prevalece, como quem, jamais desistirá mesmo nos momentos mais difíceis. Os sonhos apenas são alcançados por aqueles que nunca desistem de lutar! Esta Tese reflete o que mais desejei há muitos anos, e que, naquele momento, não seria possível realizar, e, agora, nesse momento, se concretiza me tornando uma pessoa feliz e realizada.

Quero agradecer aqui a todos os responsáveis por essa caminhada e porventura se eu me esquecer de alguém, peço humildemente que me desculpem, pois foram muitas etapas, envolvendo inúmeras pessoas indispensáveis para a finalização dessa Tese.

Primeiramente agradeço a Deus e à força que ele sempre me transmitiu nos momentos mais perturbadores e inseguros ao longo desses quatro anos de estudos e dedicação.

Aos meus pais, Saulo Miguel e Márcia Valéria Barros Miguel por ser a base de minha formação como pessoa sempre me mostrando o caminho correto e digno de se conquistar os objetivos, pela educação que me proporcionaram além do incentivo e apoio nessa caminhada. Pai, Mãe, obrigado por tudo, amo muito vocês, meus eternos agradecimentos.

A minha querida irmã e ao meu afilhado, tendo a certeza de que seus pensamentos sempre estiveram comigo torcendo e vibrando por cada objetivo conquistado, Karol e Matheus amo vocês e obrigado.

Agradeço ao meu orientador e amigo, Professor Dr. Leandro Juen, por ter tornado esse sonho uma realidade. Desde o dia que aceitou em me orientar sem me conhecer, a não ser por algumas frases trocadas por e-mail, decidi depositar sua confiança em um desconhecido. Primeiro durante o mestrado e agora no doutorado, com todas as dificuldades da distância e do distanciamento, nestes tempos difíceis que estamos vivendo, esteve sempre presente (virtualmente), dando dicas e contribuições, com seu olhar crítico e construtivo me ajudando a superar os desafios, contribuindo para o meu crescimento profissional e para a conclusão deste presente manuscrito. Serei sempre grato.

As grandes amigas que levarei por toda a vida, Lenize B. Calvão e Ana Paula Justino, sempre dispostas em me acolher, proporcionando bate papos calorosos com ideias brilhantes para o desenvolvimento deste trabalho. Sempre serei muito grato por tudo que fizeram por mim, muito obrigado.

Aos amigos de laboratório (Labeco), Fernando G. Carvalho, Erlane Cunha, Leandro Brasil, Rafael Bastos, Alana Guterres, Joás Silva, quero agradecer pelas longas conversas e

discussões, pelo auxílio nas análises, revisão dos manuscritos e pelas horas de descontração em minhas visitas ao laboratório. Muito obrigado a todos!

Em nome do Coordenador, Ben Hur Marimon Junior, quero agradecer ao PPGEC, por ter apoiado o meu projeto e ter dado subsídios ao longo desses quatro anos para que eu pudesse realizar essa pesquisa

Ao Instituto Federal de Educação Ciência e Tecnologia de Mato Grosso (IFMT) – *campus* Barra do Garças, pela concessão da licença para capacitação.

Agradecer ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade na Amazônia Oriental (PPBio), à Conservação Internacional (CI), Grupo Agropalma, 33 Floresta, Fundo Estadual de Pesquisas da Amazônia (FAPESPA), Instituto Florestal Tropical (IFT), CIKEL Ltda e Consórcio BRC e a empresa Hydro Alunorte, pelo apoio logístico e financeiro. Ao IPAM e PELD / CNPq (nº 23038.000452 / 2017-16; site TANG) pelo apoio durante o trabalho de campo.

Enfim, a todos que ouviram meus desabafos e respeitaram meu silêncio, que contribuíram de forma direta ou indireta para elaboração deste trabalho. Sou muito grato.

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL .....	1
2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS DA INTRODUÇÃO GERAL.....	4
CAPÍTULO 1 – DO DRAGONFLIES AND DAMSELFLIES FOLLOW RAPOPORT’S RULE? LATITUDINAL RANGE AND SPECIES RICHNESS IN CERRADO-AMAZON GRADIENT.....	i
1. INTRODUÇÃO .....	9
2. MATERIAIS E MÉTODOS .....	13
2.1. <i>Área de estudo e conjunto de dados</i> .....	13
2.2. <i>Regra de Rapoport: alcance latitudinal versus ponto médio latitudinal</i> .....	14
2.3. <i>Gradiente Latitudinal de Diversidade</i> .....	15
3. RESULTADOS .....	16
4. DISCUSSÃO .....	23
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	28
CAPÍTULO 2 – A VARIABILIDADE CLIMÁTICA COMO DRIVER PARA A EXISTÊNCIA DO GRADIENTE LATITUDINAL DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES PARA ODONATA .....	37
1. INTRODUÇÃO .....	39
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	42
2.1. <i>Área de estudo</i> .....	42
2.2. <i>Dados abióticos</i> .....	44
2.3. <i>Análise de dados</i> .....	44
3. RESULTADOS .....	46
4. DISCUSSÃO .....	58
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	62
CAPÍTULO 3 – GRADIENTE LATITUDINAL E SEUS EFEITOS NA VARIAÇÃO MORFOLÓGICA EM ODONATA (INSECTA) NA AMAZÔNIA, FLORESTA DE TRANSIÇÃO E CERRADO .....	72
A ser submetido para publicação no periódico: <i>Global Ecology and Biology</i> .....	72
1. INTRODUÇÃO .....	74
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	78
2.1. <i>Área de estudo e conjunto de dados</i> .....	78
2.2. <i>Dados morfométricos</i> .....	82
2.3. <i>Análise de dados</i> .....	84
2.3.1. <i>Ordenação das espécies no espaço morfológico</i> .....	84
2.3.2. <i>Teste da regra de Bergmann</i> .....	84
3. RESULTADOS .....	85
3.1. <i>Descrição geral da comunidade de Odonata na região de estudo</i> .....	85
3.2. <i>Ordenação das espécies no espaço morfológico</i> .....	85
3.3. <i>Regra de Bergmann</i> .....	90

4. DISCUSSÃO .....	94
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	99
6. CONCLUSÕES GERAIS .....	107
7. APÊNDICES .....	108

## RESUMO GERAL

Os organismos podem apresentar diferentes padrões de distribuição espacial que geralmente estão relacionados a gradientes ambientais, temporais e latitudinais que podem limitar suas ocorrências de acordo com a capacidade de seus ajustes fisiológicos, estabelecidos durante surgimento da linhagem e a evolução da espécie. Como resultado de todas essas relações, se estabelece a área de distribuição das espécies e surgem os padrões de distribuição, riqueza e abundância dos táxons. Nosso trabalho buscou observar a distribuição das espécies de Odonata adultos, tentando responder as seguintes questões: (i) Quais são os mecanismos responsáveis pelos padrões de distribuição das espécies de Odonata? (ii) quais são os fatores que contribuíram para a distribuição da riqueza de espécies ao longo do gradiente latitudinal que em nosso estudo compreende a Floresta Amazônica – Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado? (iii) O gradiente latitudinal afetará o tamanho das espécies de Odonata ao longo da Floresta Amazônica – Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado? A tese foi dividida em três capítulos, no primeiro analisamos a distribuição de 190 espécies endêmicas para cada bioma e observamos que a regra do alcance geográfico denominada de Regra de Rapoport, que prediz uma relação positiva entre a área de distribuição das espécies e a latitude, não se aplicou para a comunidade apresentando resultados distintos para os diferentes biomas. No segundo capítulo investigamos se a capacidade de dispersão das espécies de Odonata estavam atreladas a variabilidade climática ambiental – teste da Hipótese da Variabilidade Climática (CVH) – que prediz que a maior variabilidade climática encontradas em altas latitudes seria a principal responsável por causar uma variação na extensão geográfica dos indivíduos. A hipótese foi confirmada tanto para Anisoptera como para Zygoptera. Quanto maior as faixas de amplitude de tolerância térmica experimentada pelas espécies maior será a sua extensão latitudinal ao longo do gradiente. No terceiro capítulo testamos se o gradiente latitudinal promove variações morfológicas no tamanho corporal das espécies nas comunidades de Odonata. Encontramos uma relação positiva entre latitude e tamanho corporal para o conjunto total das espécies, porém ao testarmos a hipótese do tamanho-temperatura, que prediz que existe uma relação positiva entre o tamanho corporal e a diminuição da temperatura, observamos que em latitudes tropicais os indivíduos com maiores tamanhos corporais são relacionados com altas temperaturas. Para estudos futuros sugerimos a inserção de métricas relacionadas a coloração e a características comportamentais, uma vez que para Odonata essas características podem auxiliar no padrão de termorregulação afetando as taxas de ganho ou perda de calor e consequentemente o tamanho corporal.

**Palavras-chave:** distribuição geográfica, efeito Rapoport, extensão latitudinal, regra de Bergmann, variabilidade climática.

### ABSTRACT

Organisms may present different spatial distribution patterns that are generally related to environmental, temporal and latitudinal gradients. These limiting factors can control their occurrences according to the capacity of their physiological adjustments that have been established during the evolutionary time, lineage since their emergence and the species evolution. As a result of all these relationships, areas of species distribution are established and the distribution patterns, richness and abundance of taxa arise. Our study aimed to observe the range size of adult Odonata species, trying to answer the following questions: (i) What are the responsible mechanisms for the distribution patterns of Odonata species? (ii) What factors contributed to the distribution of species richness along the latitudinal gradient in the Amazon Forest - Amazon-Cerrado Transition Forest and Cerrado? (iii) The latitudinal gradient will affect the Odonata species range size along the Amazon Forest - Amazon-Cerrado Transition Forest and Cerrado? This thesis was elaborated as three chapters, in the first, we analysed the distribution of 190 endemic species for each biome and observed the rule of the geographic range called “*Rapoport’s rule*”, that predicts a positive relationship between the range of species and latitude, which did not apply to the community presenting opposite results for the different biomes. In the second chapter, we investigated if the dispersal ability of Odonata species was linked to environmental climatic variability – the test of the Climate Variability Hypothesis (CVH), that predict that most climatic variability found in higher latitudes would be the main responsible for causing a variation in the geographic range of the individuals, the hypothesis was confirmed for both Anisoptera and Zygoptera suborder. The greater the latitudinal range of the species the greater their tolerance was observed along the latitudinal gradient. In the third chapter, we tested whether the latitudinal gradient promotes morphological variations in the body size of species in Odonata communities along the latitudinal gradient. We found a positive relationship between latitude and body size for the total set of species, but when we tested the size-temperature hypothesis, that predict a positive relationship between body size and temperature, we observed that at tropical latitudes the individuals with larger body sizes are related to higher temperatures. In summary, for future studies, it is interesting to try to insert colouration metrics and behavioural characteristics, because they can also help in the

thermoregulation patterns for Odonata, affecting the rates of heat gain or loss and consequently the body size.

**Keywords:** Bergmann's rule, climatic variability, geographic range size, latitudinal extent, Rapoport effect.

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

O interesse em entender como a riqueza de espécies por unidade de área diminui com o aumento da latitude e elevação se estende por mais de um século e meio, desde que os primeiros naturalistas como Humbolt, Darwin e Wallace começaram a observar tais padrões de distribuição (Rosenzweig, 1995). Uma série de padrões globais de variação da biodiversidade já foram e continuam sendo explorados, por exemplo, a variação da riqueza relacionada às escalas espaciais (relações entre espécies e áreas, bem como, relações entre riqueza local e regional) e ao longo de gradientes através do espaço ou de condições ambientais (Gaston, 2000). A distribuição heterogênea da biodiversidade há muito tempo tem atraído a atenção dos ecólogos. No entanto, com o crescente aumento da informação sobre a distribuição das espécies e do surgimento de análises cada vez mais robustas, gradientes de distribuição mais refinados têm sido propostos sugerindo alterações aos previamente estabelecidos, embora a extensão das suas generalizações ainda permaneça incerta ou até mesmo controversas (Gaston, 2000; Gaston et al., 2008; Lomolino et al., 2010; Angielczyk et al., 2015; Pontrap et al., 2018; Rangel et al., 2018).

Entre estes padrões de distribuição heterogênea de biodiversidade destacam-se: i) gradiente latitudinal de diversidade de espécies (LGD) cujo princípio básico é que os trópicos, por apresentarem maior extensão em área, suportam maior número de espécies do que outras regiões e que a produtividade elevada das regiões equatoriais, interagem produzindo um gradiente de riqueza crescente com a latitude decrescente (Terborgh, 1971; Rosenzweig, 1995; Rosenzweig & Sandlin 1997); ii) a correlação positiva entre a extensão latitudinal das distribuições geográficas dos organismos com a latitude (*efeito Rapoport*) (Rapoport, 1975; Stevens, 1989) em que este mecanismo considera a existência de uma grande variação sazonal em elevadas latitudes, sendo assim, organismos com amplas tolerâncias climáticas serão favorecidos pela seleção natural nessas áreas, apresentando maiores alcances geográficos (Stevens, 1989). Em contraste, organismos de latitudes mais tropicais geralmente teriam tolerâncias climáticas mais estreitas, intervalos mais restritos e distribuições geográficas mais reduzidas (Willig et al., 2003); iii) a relação da variação no tamanho corporal ao longo de gradientes ambientais proposto por Bergmann em 1848 (*Bergmann clines*), uma vez que sua predição é que o tamanho do corpo do animal dentro de uma mesma linhagem evolutiva, tende a aumentar gradualmente com o aumento da distância do Equador e com maiores altitudes. Essa variação no tamanho corporal está relacionada com a forma de preservação do calor em organismos com maiores tamanhos

(Beck et al., 2016) auxiliando-os a conservarem o calor em climas mais frios, sendo o fator determinante para este padrão. Embora estes trabalhos foram amplamente difundidos entre aves e mamíferos (Clauss et al., 2013), o efeito ainda é pouco testado ou relativamente raro para os insetos (Blanckenhorn & Demont, 2004; Chown & Gaston, 2010; Shelomi, 2012).

Dentre os insetos aquáticos a ordem Odonata, que ocorre em quase todos os tipos de ambientes aquáticos, dos trópicos a regiões temperadas, constitui um táxon que responde fortemente às variações no clima (Hassal, 2015). Assim os preditores para os padrões macroecológicos de riqueza como a sazonalidade climática e a produtividade primária podem alterar a distribuição geográfica das espécies (Brasil et al., 2018), através de mudanças na disponibilidade de habitats e até mesmo afetar sua capacidade de dispersão (Hassal & Thompson, 2008). Dessa forma, as alterações nas distribuições geográficas destas espécies podem estar relacionada às variações sazonais e aos diferentes requisitos ecofisiológicos que possuem (Araujo et al., 2020), de acordo com adaptações ao clima, apresentando diferentes estratégias de termorregulação.

No Brasil a ordem Odonata é representada por duas subordens Anisoptera e Zygoptera, que têm mostrado diferenças em seleção de micro-habitat e características ecofisiológicas (De Marco et al., 2015). Odonata adultos, de acordo com suas características ecofisiológicas, podem ser divididos em dois grupos: os pousadores e os voadores (Corbet, 1999; Corbet & May, 2008). Os pousadores são, em geral, ectotérmicos: usam a luz solar ou a temperatura ambiente para aquecimento, podendo ser conformadores térmicos ou heliotérmicos (Oliveira-Junior et al., 2015). Os conformadores apresentam pequeno porte, como a subordem Zygoptera (*damsselflies*), têm alta condução térmica, e suas temperaturas corporais variam com a temperatura do ambiente, principalmente através das transferências de calor convectivo (Heinrich & Casey, 1978). Odonata heliotérmicos possuem tamanho corporal maior (alguns Zygoptera e a maior parte dos Anisoptera) e, portanto, menor condutividade, assim sua atividade é determinada principalmente pela incidência da luz solar (Corbet & May, 2008). Os voadores, são considerados endotérmicos (as maiores espécies de Anisoptera) produzem calor endógeno, controlando a circulação da hemolinfa através da contração da musculatura do tórax (Corbet, 1999; Sformo & Doak, 2006, Suhling et al., 2015), gerando calor suficiente para termorregularem e não sendo totalmente dependentes de fontes externas de calor para que possam desenvolver suas atividades.

Nesse contexto, o objetivo geral desta tese foi avaliar o padrão de distribuição das espécies de Odonata adultos em áreas de Cerrado, Transição Cerrado-Amazônia e Amazônia testando o efeito do gradiente latitudinal na riqueza, distribuição geográfica e no tamanho

das espécies. A tese encontra-se dividida em três capítulos, cada um correspondendo a um artigo científico que será submetido após a incorporação das sugestões dos membros da banca de avaliação da tese.

No primeiro capítulo testamos a regra de Rapoport e avaliamos se o gradiente latitudinal de diversidade (LDG) de espécies estava negativamente relacionado com a latitude para comunidades tropicais de Odonata localizadas em um gradiente latitudinal que se estende da Floresta Amazônica até o Cerrado brasileiro. Para isso testamos a hipótese de que espécies de Odonata apresentariam um aumento no tamanho da distribuição geográfica ao longo do gradiente latitudinal e que a riqueza de Zygoptera aumentaria em latitudes mais baixas, devido às restrições climáticas que evitam que muitas espécies de Zygoptera ocorram em ambientes mais adversos como em regiões mais abertas no cerrado. Enquanto a riqueza de Anisoptera não mostraria relação com a latitude, devido aos seus requisitos fisiológicos serem mais amplos e assim suportarem maiores variações nas condições climáticas ao longo do gradiente latitudinal. Esse trabalho foi realizado com dados coletados e de levantamentos bibliográficos, totalizando 1.076 registros de espécies ao longo do gradiente analisado, em 12 estados brasileiros, com, abrangendo um gradiente latitudinal de 20°.

No segundo capítulo, o objetivo foi avaliar a *Hipótese da Variabilidade Climática*, testando a hipótese de que a variabilidade climática encontradas nas latitudes maiores será a principal responsável por causar uma variação na extensão geográfica dos indivíduos. Esperávamos encontrar espécies com maior amplitude de distribuição geográfica, como por exemplo os Anisoptera em latitudes mais altas, apresentando uma maior tolerância a condições climáticas menos estáveis. Para esse trabalho, utilizamos a mesma base de dados do primeiro capítulo.

No terceiro capítulo nosso objetivo foi testar se o gradiente latitudinal promove variações morfológicas das espécies nas comunidades de Odonata ao longo do Cerrado, Floresta de Transição Cerrado-Amazônia e Amazônia, testando a hipótese de que para o conjunto total de espécies, indivíduos encontrados em altas latitudes apresentam maior tamanho corporal do que as espécies que ocupam as baixas latitudes, para Anisoptera a relação entre o tamanho corpóreo e a variação latitudinal é neutra, uma vez que apresentando uma relação superfície/volume corporal menor, o efeito da convecção sobre a temperatura corporal e nesse caso, a temperatura não seria um fator limitante para a variação morfológica dos indivíduos. Para Zygoptera a relação entre o tamanho corpóreo e a variação latitudinal será positiva, pois apresentam uma elevada razão superfície/volume corporal ganhando ou perdendo calor de acordo com a variação da temperatura ambiental, influenciando seu

tamanho corpóreo ao longo do gradiente latitudinal. Este trabalho também foi realizado com dados coletados e de levantamentos bibliográficos. Onde utilizamos dados de distribuição de 21 espécies de Odonata com 722 indivíduos, ao longo de 308 pontos entre Floresta Amazônica, Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado, com o gradiente latitudinal variando de 0,115°S a 26,183°S, com médias anuais de temperatura variando entre 19,5°C a 27,3°C.

Dessa maneira, nosso trabalho traz uma abordagem ecogeográfica para os mecanismos que determinam a distribuição das espécies de Odonata adultos ao longo de um gradiente latitudinal no Brasil. Sugerimos que trabalhos futuros possam incluir informações detalhadas sobre a questão da história evolutiva e história de vidas das espécies auxiliando na compreensão dos mecanismos que direcionam a diversidade de espécies ao longo dos gradientes latitudinais.

## **2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS DA INTRODUÇÃO GERAL**

ANGIELCZYK, Kenneth D.; BURROUGHS, Robert W.; FELDMAN, Chris R. Do turtles follow the rules? Latitudinal gradients in species richness, body size, and geographic range area of the world's turtles. **Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution**, v. 324, n. 3, p. 270-294, 2015.

ARAÚJO, M. F. A. et al. Vulnerability of Phyllocycla Species (Odonata: Gomphidae) to Current and Planned Anthropic Activities by the Brazilian Government. **Neotropical entomology**, v. 49, n. 1, p. 24-32, 2020.

BECK, Jan et al. Patterns or mechanisms? Bergmann's and Rapoport's rule in moths along an elevational gradient. **Community Ecology**, v. 17, n. 2, p. 137-148, 2016.

BERGMANN, Carl. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. **Göttinger Studien**, v.1, p. 595–708,1848.

BLANCKENHORN, W. U.; DEMONT, M. Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum?. **Integrative and Comparative Biology**, v. 44, n. 6, p. 413-424, 2004.

BRASIL, Leandro S. et al. Spatial, biogeographic and environmental predictors of diversity in Amazonn Zygoptera. **Insect conservation and diversity**, v. 11, n. 2, p. 174-184, 2018.

CHOWN, Steven L.; GASTON, Kevin J. Body size variation in insects: a macroecological perspective. **Biological Reviews**, v. 85, n. 1, p. 139-169, 2010.

- CLAUSS, Marcus et al. Bergmann's rule in mammals: a cross-species interspecific pattern. **Oikos**, v. 122, n. 10, p. 1465-1472, 2013.
- CORBET, Philip S. et al. **Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata**. Harley books, 1999.
- CORBET, Philip S.; MAY, Michael L. Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. **International Journal of Odonatology**, v. 11, n. 2, p. 155-171, 2008.
- DE MARCO, Paulo; BATISTA, Joana Darc; CABETTE, Helena Soares Ramos. Community assembly of adult odonates in tropical streams: an ecophysiological hypothesis. **PLoS One**, v. 10, n. 4, p. e0123023, 2015.
- GASTON, Kevin J. Global patterns in biodiversity. **Nature**, v. 405, n. 6783, p. 220-227, 2000.
- HASSALL, Christopher; THOMPSON, David J. The effects of environmental warming on Odonata: a review. **International Journal of Odonatology**, v. 11, n. 2, p. 131-153, 2008.
- HASSALL, Christopher. Odonata as candidate macroecological barometers for global climate change. **Freshwater Science**, v. 34, n. 3, p. 1040-1049, 2015.
- HEINRICH, BERND; CASEY, TIMOTHY M. Heat transfer in dragonflies: 'fliers' and 'perchers'. **Journal of experimental Biology**, v. 74, n. 1, p. 17-36, 1978.
- LOMOLINO, M. V. et al. **Glaciation and biogeographic dynamics of the Pleistocene in Biogeography 4th edn** (eds Lomolino MV et al.) Ch. 9, 313–357. 2010.
- OLIVEIRA-JUNIOR, José Max Barbosa et al. Neotropical dragonflies (Insecta: Odonata) as indicators of ecological condition of small streams in the eastern Amazon. **Austral Ecology**, v. 40, n. 6, p. 733-744, 2015.
- RANGEL, Thiago F. et al. Modeling the ecology and evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, and graves. **Science**, v. 361, n. 6399, 2018.
- RAPOPORT, Eduardo. Areografía: estrategias geográficas de las especies. **Obras de Ciencia y Tecnología**. 1975.
- ROSENZWEIG, Michael L.; SANDLIN, Elizabeth A. Species diversity and latitudes: listening to area's signal. **Oikos**, p. 172-176, 1997.
- ROSENZWEIG, Michael L. et al. **Species diversity in space and time**. Cambridge University Press, 1995.
- SFORMO, T.; DOAK, P. Thermal ecology of interior Alaska dragonflies (Odonata: Anisoptera). **Functional Ecology**, p. 114-123, 2006.

SHELOMI, Matan. Where are we now? Bergmann's rule sensu lato in insects. **The American Naturalist**, v. 180, n. 4, p. 511-519, 2012.

STEVENS, George C. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. **The American Naturalist**, v. 133, n. 2, p. 240-256, 1989.

SUHLING, Frank et al. **Order Odonata. In: Thorp and Covich's freshwater invertebrates**. Academic Press, 2015. p. 893-932.

TERBORGH, John. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. **Ecology**, v. 52, n. 1, p. 23-40, 1971.

WILLIG, Michael R.; KAUFMAN, Dawn M.; STEVENS, Richard D. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. **Annual review of ecology, evolution, and systematics**, v. 34, n. 1, p. 273-309, 2003.

# CAPÍTULO 1 – DO DRAGONFLIES AND DAMSELFLIES FOLLOW RAPOPORT’S RULE? LATITUDINAL RANGE AND SPECIES RICHNESS IN CERRADO-AMAZON GRADIENT

A ser submetido para publicação no periódico: *Journal of Biogeography*

## Abstract

**Aim:** To test if Neotropical odonates follow the Rapoport’s rule and if there is a latitudinal gradient in species diversity (LGD). Our predictions are: i) we expected to find larger range size for species that occur in higher latitudes; ii) there would be an increase in Zygoptera richness with the decrease in latitude, while Anisoptera species richness would be keep constant along the latitudinal gradient.

**Location:** Brazil. We used occurrence records for 190 species, spanning an area that covers the southeastern Brazilian region to the northern region, extending from 23°S (Cerrado) to 3°N (Amazon Rainforest).

**Taxa:** Odonata (Insecta).

**Methods:** We performed generalized linear models (GLM) to address whether Neotropical odonates follow the Rapoport’s rule, and if there is a latitudinal gradient in species diversity, based on our predictions

**Results:** We found a Rapoport effect in the Amazon biome and inverse Rapoport effect in the Amazon-Cerrado Transition Forest and Cerrado biome. Regarding LDG, we found no significant effect of latitude on species richness patterns when we considered all the species. We found a significant relationship between species richness and latitude for zygopterans, as we initially predicted.

**Main Conclusions:** Although our results are in accordance with the Rapoport effect for Amazonian species, the spatial pattern of odonate geographic distribution may be due to the presence of geographical barriers, for instance, the continental geometry of South America, being broad in the north and limiting geographical expansion towards the south of the gradient. Furthermore, the ecophysiological mechanisms of species may also hamper their expansion, contributing to explain the pattern observed in our study, mainly because of their relationship with evolutionary thermoregulation adaptations that each group develops along the environmental gradient.

**Keywords:** amazon rainforest, aquatic insects, biodiversity, diversity gradients, geographic range, hotspot, macroecology, Odonata.

## Resumo

**Objetivo:** Testar se as espécies de Odonata Neotropicais seguem a regra de Rapoport e se existe um gradiente latitudinal na diversidade de espécies (LGD). Nossas predições são: (i) esperamos encontrar tamanhos de alcance maiores para espécies que ocorrem em latitudes mais altas; (ii) haveria um aumento na riqueza de Zygoptera com a diminuição da latitude, enquanto a riqueza de espécies de Anisoptera seria mantida constante ao longo do gradiente latitudinal.

**Localização:** Brasil. Utilizamos registros de ocorrência para 190 espécies, abrangendo uma área desde a região sudeste do Brasil até a região norte, estendendo-se de 23 ° S (Cerrado) a 3 ° N (Floresta Amazônica).

**Taxa:** Odonata (Insecta).

**Métodos:** Realizamos modelos lineares generalizados (GLM) para avaliar se os Odonata neotropicais seguem a regra de Rapoport, e se há um gradiente latitudinal na diversidade de espécies, com base em nossas predições.

**Resultados:** Encontramos um efeito Rapoport no bioma Amazônia e um efeito Rapoport inverso na Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e no Cerrado. Com relação ao LDG, não encontramos efeito significativo da latitude nos padrões de riqueza de espécies quando consideramos todas as espécies. Encontramos uma relação significativa entre riqueza de espécies e latitude para a subordem Zygoptera, como previmos inicialmente.

**Principais Conclusões:** Embora nossos resultados estejam de acordo com o efeito Rapoport para espécies amazônicas, o padrão espacial de distribuição geográfica dos Odonata pode ser devido à presença de barreiras geográficas, por exemplo, a geometria continental da América do Sul, sendo ampla no norte e limitar a expansão geográfica para o sul do gradiente. Além disso, os mecanismos ecofisiológicos das espécies também podem dificultar sua expansão, contribuindo para explicar o padrão observado em nosso estudo, principalmente por sua relação com as adaptações termorregulatórias evolutivas que cada grupo desenvolve ao longo do gradiente ambiental.

**Palavras-chave:** floresta amazônica, insetos aquáticos, biodiversidade, gradientes de diversidade, distribuição geográfica, hotspot, macroecologia, Odonata.

## 1. INTRODUÇÃO

Um dos maiores desafios da macroecologia é explicar como as espécies se distribuem na Terra e entender os mecanismos que impulsionam esses padrões (Brown & Maurer, 1989; Brown, 1995). Por exemplo, o Gradiente Latitudinal de Diversidade (LGD) (Stevens & Tello, 2018) - o aumento da riqueza de espécies em direção ao equador - é o padrão de diversidade de espécies global mais estudado e foi avaliado sob um grande conjunto de diferentes teorias explicativas (Brown & Gibson, 1983; Rosenzweig, 1995; Willig, Kaufman & Stevens, 2003; Hillebrand, 2004; Pontarp, Bunnefeld, Cabral, Etienne et al., 2019).

Outro padrão relevante amplamente discutido é a regra de Rapoport, predizendo que o tamanho da distribuição geográfica das espécies em uma mesma linhagem evolutiva é menor em latitudes mais baixas (Rapoport, 1982; Stevens, 1989). Os gradientes latitudinais (Stevens & Tello, 2018), como a regra de Rapoport (Rapoport, 1982; Stevens, 1989) é um padrão que foi testado em vários animais e plantas, como peixes (Rohde, Heap & Heap, 1993), mamíferos (Rosenzweig, 1992; Shepherd, 1998; Kaufman & Willig, 1998; Willig & Lyons, 1998), invertebrados marinhos (Jablonski, 1993), pássaros (Blackburn & Gaston, 1996) e insetos (Davidowitz & Rosenzweig, 1998; Ribas & Schoereder, 2006; Cerezer, Azevedo, Nascimento, Franklin, Morais & Dambros, 2020). Embora sua proposição remeta a quase quatro décadas atrás, a regra de Rapoport continua a motivar muitos estudos e nutre discussões importantes que abordam os mecanismos que impulsionam a diversidade de táxons e os padrões de distribuição (Pintor, Schwarzkopf & Krockenberger, 2015, Pontarp et al., 2019). A regra de Rapoport é especialmente interessante porque pode ajudar a destacar como e se esses padrões, podem ser correlacionados a relações ecológicas, história evolutiva, morfologia, características e interações entre espécies, portanto, representam fatores importantes para explicar esses padrões (Petchey & Gaston, 2006).

Existem cinco hipóteses principais que dão suporte à existência da regra de Rapoport (Gaston, Blackburn & Spicer, 1998). (i), a Hipótese da Variabilidade Climática (CVH) prevê que as espécies em latitudes mais altas experimentam maiores variações sazonais no clima, mostrando amplitudes ecofisiológicas mais amplas de tolerância térmica (França, 1992). Consequentemente, as espécies podem colonizar locais com diferentes condições climáticas e atingir tamanhos de alcance maiores (Stevens, 1989). (ii), a Hipótese de Extinção Diferencial (DEH) prevê que espécies com tolerâncias mais estreitas sofreram eventos de extinção devido às mudanças climáticas em períodos glaciais, favorecendo espécies que

apresentavam uma distribuição mais ampla em latitudes mais elevadas (Brown, 1995). Considerando que LGD prediz uma maior riqueza de espécies em latitudes mais baixas, levando à (iii) Hipótese de Competição, que prevê maior competição em latitudes mais baixas, fazendo com que as espécies possam exibir um tamanho de alcance maior para evitar maior competição interespecífica em latitudes mais baixas (Pianka, 1989; Stevens, 1996). Segundo Stevens (1989), a notável sazonalidade dos habitats em altas latitudes favorece adaptações em espécies que habitam condições climáticas extremas, aumentando assim seus limites de tolerância. Conseqüentemente, tais adaptações permitiriam sua dispersão para áreas maiores. Por outro lado, em regiões tropicais onde as condições ambientais são mais estáveis, haveria uma relação mais próxima entre as espécies e seus habitats, permitindo uma maior especialização para condições ambientais específicas e restringindo a dispersão para ambientes desfavoráveis (Rohde, 1992). (iv), a hipótese de limites biogeográficos prevê que o limite da área de extensão geográfica de uma espécie pode estar relacionado à extensão do bioma em que ela se encontra, levando em consideração que a expansão de seus limites ocorre preferencialmente dentro, ao invés do que através de suas fronteiras biogeográficas (Blackburn & Gaston, 1996; Roy & Valentine, 1994; Rahbek, 1997). Por último, mas não menos importante, (v), a hipótese da área de dispersão e colonização, mostrando um declínio no tamanho da amplitude de ocorrência das espécies em direção às latitudes mais meridionais do continente, cujo efeito seria um reflexo da covariância com a área do continente sul-americano (Lyons & Willig, 1997; Diniz-Filho & Tôrres, 2002).

A maioria dos estudos que apóiam a regra de Rapoport foram realizados no hemisfério norte, com foco em grupos como plantas, moluscos marinhos, peixes de água doce e costeiros, répteis, anfíbios, mamíferos e aves não migratórias (ver Tabela 1, em Gaston et al., 1998; Arita, Rodrigues & Vázquez-Domínguez, 2005; Ruggiero & Werenkraut, 2007;), exibindo um padrão de extensão geográfica crescente com latitude crescente, conforme proposto pela regra (Stevens, 1989; Pagel, May & Collie, 1991; Gaston et al., 1998). Embora essa regra tenha sido apoiada por estudos em regiões temperadas, existem várias lacunas de conhecimento sobre as regiões tropicais (Ruggiero, 1994; Diniz-Filho & Tôrres, 2002; Ribas & Schoereder, 2006).

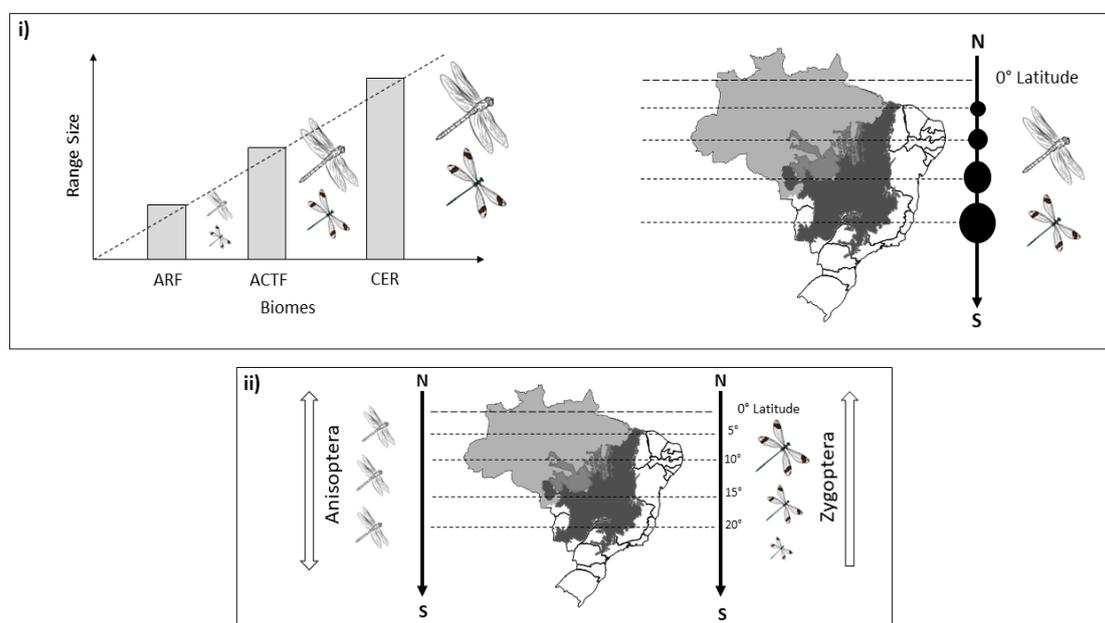
Embora a maioria dos estudos que avaliam a diversidade de espécies em relação aos gradients latitudinais de distribuição use uma escala espacial mais ampla (ver Tabela 1, em Gaston et al., 1998), nossa pesquisa, como em outras que foram desenvolvidas no hemisfério sul, apresentam uma menor variação latitudinal abrangendo menores escalas espaciais. Entre estes estudos, destacamos os trabalhos realizados na Austrália com mamíferos (Smith, May

& Harvey, 1994) e peixes de água doce (Rohde et al., 1993), árvores de floresta temperada na América do Sul (Arroyo, Riveros, Penaloza, Cavieres & Faggi, 1996), cactos colunares na Argentina (Mourelle & Ezcurra, 1997) e mexilhões de água doce no Chile (Jara, Rivera, Franco, Figueroa & Faúndez, 2019). Poucos estudos analisaram os padrões espaciais na variação da área de distribuição geográfica das espécies de insetos (Ribas & Schoereder, 2006). Para Odonata, um pequeno número de estudos discute a relação entre a extensão da área geográfica com os mecanismos de voo das espécies (Outomuro & Johansson, 2019), bem como a relação entre o tamanho do alcance geográfico com a capacidade de dispersão, tamanho do corpo e idade evolutiva (Swaegers, Janssens, Ferreira, Watts, Mergeay, McPeck & Stoks, 2014).

Odonata são candidatos ideais para testar a correlação entre latitude, riqueza e padrões de distribuição na região Neotropical. Eles mostram maior riqueza de espécies em regiões tropicais em comparação com latitudes mais altas (Kalkman, Clausnitzer, Dijkstra, Orr, Paulson & van Tol, 2007). Além disso, Odonata abriga espécies com estratégias termorregulatórias distintas que resultam em diferentes habilidades de dispersão (De Marco, Batista & Cabette, 2015) e padrões geográficos de diversidade (Alves-Martins, Calatayud, Medina, De Marco, Juen & Hortal, 2019), dando-lhes grande capacidade de dispersão e um maior alcance geográfico. Em geral, os Anisoptera possuem mecanismos homeostáticos mais eficientes e são mais vagos, o que lhes permite tolerar uma gama mais ampla de condições ambientais e possuir maior alcance geográfico. Por outro lado, Zygoptera têm tamanhos corporais e áreas de vida menores e maiores restrições ecofisiológicas (Oliveira-Junior, Shimano, Gardner, Hughes, De Marco & Juen, 2015), portanto, tais restrições ecofisiológicas podem limitar seu alcance geográfico às latitudes mais baixas em regiões florestadas ao longo do gradiente latitudinal.

Anisoptera inclui espécies que podem termorregular ectotermicamente e endotermicamente (Corbet & May, 2008). Alguns anisópteros podem termorregular endotermicamente, contraindo os músculos do peito e controlando a circulação da hemolinfa por todo o corpo (Corbet & May, 2008). Essas espécies geralmente são menos sensíveis às mudanças climáticas ou sazonalidade ambiental (De Marco & Resende, 2002). De fato, os anisópteros apresentam maior capacidade de dispersão (Angelibert & Giani, 2003; McCauley, 2006; maio, 2013) e ocorrem com mais frequência em áreas abertas (Calvão, Vital & Juen, 2013; Oliveira-Junior & Juen, 2019). As espécies de Zygoptera costumam depender mais da temperatura do ar devido ao seu menor tamanho corporal (De Marco & Resende, 2002), consideradas conformadoras termais, usando a luz solar direta ou

indiretamente como fonte de calor. A temperatura corporal varia de acordo com o ambiente (Corbet & May, 2008), restringindo às condições ambientais que proporcionam microclima adequado (De Marco et al., 2015), apresentando maior sensibilidade e exibindo capacidade de dispersão limitada (Conrad, Fox & Woiwod, 2007). O objetivo do nosso estudo foi avaliar se os Odonata neotropicais seguem a regra de Rapoport e se existe um gradiente latitudinal na diversidade de espécies (Fig. 1). Para isso, hipotetizamos que: i) o tamanho da distribuição geográfica seria maior em latitudes mais altas, ou seja, em direção ao sul do continente, se os tamanhos de distribuição das espécies estão relacionados à latitude, esperamos que as espécies restritas à Amazônia (latitudes mais baixas) apresentem tamanhos de distribuição menores em comparação com espécies de Odonata do Cerrado (latitudes mais altas). Portanto, as espécies de Odonata apresentariam um aumento no tamanho da distribuição geográfica ao longo do gradiente latitudinal, da Floresta Amazônica (ARF), Floresta de Transição Amazônia-Cerrado (ACTF) e Cerrado (CER). ii) Devido às restrições climáticas que evitam que muitas espécies de Zygoptera ocorram em ambientes mais hostis, esperamos que Zygoptera siga LGD, com maior riqueza de espécies em latitudes mais baixas. Por outro lado, não esperamos uma LGD marcada para anisópteros, devido às suas amplitudes ecofisiológicas mais amplas de tolerância térmica.



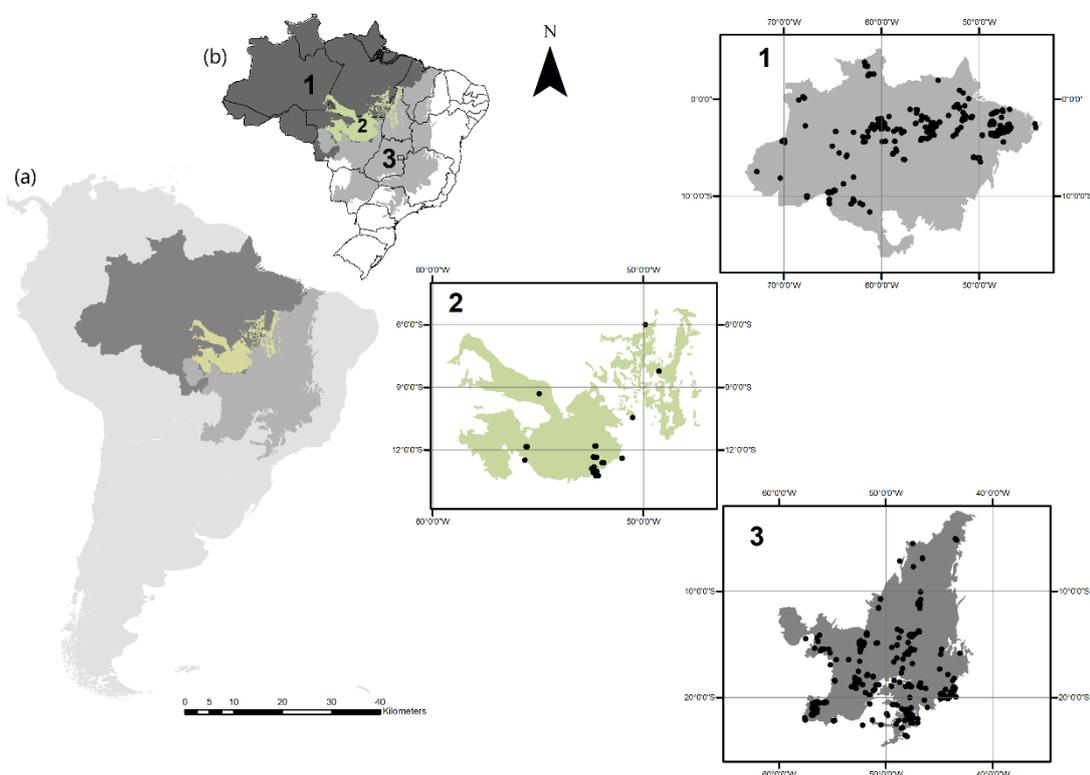
**Figura 1.** Modelo conceitual das previsões feitas para o presente estudo: (i) as espécies de Odonata apresentariam um aumento no tamanho da distribuição geográfica ao longo do gradiente latitudinal de Floresta Amazônica (ARF), Floresta de Transição Amazônia-Cerrado (ACTF) e Cerrado (CER); (ii) a riqueza de Zygoptera aumentaria em latitudes mais baixas, enquanto a riqueza de Anisoptera não mostraria nenhuma relação com a latitude. As barras do gráfico e os pontos pretos (i) representam o tamanho do intervalo de cada espécie

ao longo do gradiente latitudinal. As setas brancas (ii) representam nossa previsão de que Anisoptera terá uma ampla distribuição em todo o gradiente. Esperamos que a distribuição seja mais concentrada em baixas latitudes, com pouca amplitude de variação para Zygoptera.

## 2. MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1. Área de estudo e conjunto de dados

Nosso estudo foi realizado em três regiões distintas de ARF, ACTF e CER. Essas regiões estão distribuídas em 12 estados brasileiros: Acre, Amazonas, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Maranhão, Minas Gerais, Pará, Rondônia, Roraima, São Paulo e Tocantins (Fig. 2). A definição dos biomas seguiu a classificação de acordo com o Mapa da Vegetação do Brasil (IBGE, 2003), disponível no site (<https://www.ibge.gov.br>). A caracterização das áreas de transição foi estabelecida de acordo com Marimon et al. (2006), o shapefile para confecção do mapa da área de transição foi retirado do site do WWF Brasil <https://www.wwf.org.br/>.



**Figura 2.** Localização da área de estudo ao longo do gradiente Amazônia, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado. (a) – América do Sul, (b) – Brasil. Os pontos indicam os locais de coleta dos indivíduos. Os números nos mapas indicam as três regiões

amostradas no Brasil. 1 – Floresta Amazônica (ARF); 2 – Floresta de Transição (ACTF); 3 – Cerrado (CER).

A base de dados que utilizamos neste estudo é composta por registros de ocorrência de 190 espécies endêmicas de Odonata adultos (Apêndice S1), obtidos de amostragem em campo, da base de dados De Marco & Vianna (2005), que vem sendo constantemente atualizada (Nóbrega & De Marco, 2011 ; Juen & De Marco, 2012; De Marco et al., 2015; Alves-Martins, Brasil, Juen, De Marco, Stropp & Hortal, 2018; Brasil, Silvério & Cabette, 2019), e da literatura e coleções de laboratórios (a) Laboratório de Teoria, Metacomunidades e Ecologia da Paisagem - Universidade Federal de Goiás, Brasil; (b) Laboratório de Ecologia e Conservação - Universidade Federal do Pará, Brasil. (c) Laboratório de Entomologia, Universidade Estadual de Mato Grosso, Campus Nova Xavantina-MT, Brasil; (d) Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul; (e) Laboratório de Organismos Aquáticos (LOA), Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil; e (f) Laboratório de Estudos Ecológicos em Etologia e Evolução (LESTES) da Universidade Federal de São Carlos, Brasil. A lista de espécies inclui espécies da região sudeste até a região norte do Brasil, estendendo-se de 23 ° S (Cerrado) a 3 ° N (Floresta Amazônica). O banco de dados incluiu pontos de amostragem georreferenciados, e informações específicas sobre a data de amostragem nos permitiram estimar a riqueza de espécies para uma determinada localidade, independentemente do tipo de ambiente.

Também recuperamos informações de ocorrência de espécies de artigos científicos publicados em periódicos, monografias e dissertações. A informação bibliográfica foi compilada a partir dos repositórios científicos “Thomson Reuthers Web of Knowledge” e “SciELO”. Selecionamos manuscritos que correspondiam às palavras-chave “Odonata AND Brazil\*” “Anisoptera\*”, “Zygoptera\*”, “latitudinal extent OR latitudinal midpoint”, “Odonata AND Amazon”, “Odonata AND Cerrado”.

## *2.2 Regra de Rapoport: alcance latitudinal versus ponto médio latitudinal.*

Para avaliar se as distribuições de espécies nos biomas Floresta Amazônica, Floresta de Transição Cerrado-Amazônia e Cerrado seguem a regra de Rapoport, usamos o método proposto por Rohde et al. (1993). Este método categoriza cada espécie pela latitude média de sua distribuição geográfica, em que o ponto médio latitudinal da extensão de ocorrência de cada espécie foi considerado um ponto independente (Lyons & Willig, 1997; Diniz &

Torres, 2002; Ribas & Schoereder, 2006 ; Swaegers et al., 2014; Böhm, Kemp, Williams, Davidson et al., 2017). Para estimar o tamanho do alcance geográfico, foi utilizado o registro mínimo de três pontos de ocorrência para cada espécie endêmica em cada bioma. Calculamos a extensão do alcance geográfico de cada espécie pela diferença entre os pontos de ocorrência latitudinal máximo e mínimo. Quanto maior a diferença entre as latitudes Norte e Sul de ocorrência das espécies, maior será sua amplitude, ou seja, maior sua extensão latitudinal. A ocorrência de um ponto médio latitudinal para cada espécie foi calculada como a média entre os pontos latitudinais máximo e mínimo de ocorrência (Rohde et al., 1993, Gaston et al., 1998). Quando a relação entre o tamanho da distribuição e o ponto médio latitudinal é positiva, a hipótese de que a distribuição geográfica da espécie aumenta em latitudes mais altas é mantida, apoiando o efeito Rapoport. Em seguida, construímos modelos lineares generalizados (GLM) com distribuição Gama, considerando o extensão geográfica da espécies como variável resposta e o ponto médio latitudinal (Imp) e os biomas como variáveis preditoras. Construímos "modelos simples", sem interação e um "modelo com interação", no qual adicionamos termos de interação entre o ponto médio latitudinal e os biomas (Tabela 2). Usamos as interações entre os pontos médios latitudinais e os biomas (para detectar se há diferenças ao longo do bioma) para detectar diferenças em relação ao tamanho de alcance das espécies ao longo do gradiente latitudinal.

Para reduzir o possível efeito de multicolinearidade entre as variáveis preditivas dos modelos, foi utilizado o fator de inflação de variância (VIFs), utilizando a função `vif` do pacote `car` (Fox & Weisberg, 2019). Utilizou-se o valor de referência  $VIF \geq 5$  (Zuur, Ieno, Walker, Saveliev & Smith, 2009), para remover variáveis com alta correlação. Embora tenhamos poucos registros de ocorrências para a região de transição, é fundamental considerar esses dados nas análises. Por ser uma região de ecótono entre dois biomas importantes, onde ocorre um fluxo de espécies que fazem a transição entre áreas naturalmente mais abertas (Cerrado) para áreas mais florestadas (Amazônia). Tais regiões possuem características físicas e condições ambientais que permitem a coocorrência das espécies (Ferro & Morrone, 2014).

### *2.3. Gradiente Latitudinal de Diversidade (LGD)*

Para testar se as subordens Odonata seguem o LDG, primeiro calculamos a riqueza observada e a integridade do inventário para células da grade na resolução espacial de um grau decimal, usando a função `Knowb`, pacote R 'KnowBR' (Guisande & Lobo, 2018). Esta

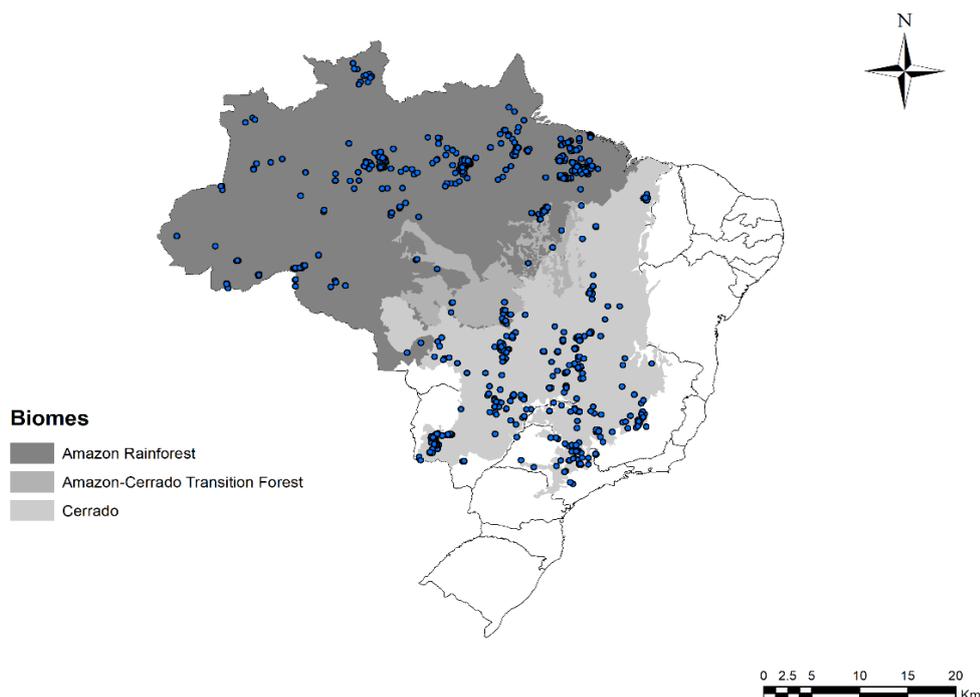
função calcula a integridade do inventário por unidade espacial como a inclinação no último ponto da relação entre o número de espécies e o número de registros de ocorrência e retorna a integridade como uma porcentagem (a porcentagem que representa o número observado de espécies contra o número previsto, (Lobo, Hortal, Yela & Guisande, 2018). Para obter uma representação justa da riqueza de espécies, apenas recuperamos células com porcentagens de completude superiores a 65% e  $\geq 10$  registros para a análises do LDG. Para mais informações sobre essas funções e o uso do KnowBR, ver Lobo et al. (2018).

Para testar as hipóteses (ii.a) de que a riqueza de zigópteros diminuiria em função da latitude, e (ii.b) de que a riqueza de anisópteros não seria influenciada pela latitude, construímos modelos GLM com distribuição de Poisson, para cada subordem. A riqueza do conjunto total de espécies de Odonata e também as riquezas das subordens Zygoptera e Anisoptera, foram consideradas como variáveis resposta, e o ponto médio latitudinal (Imp) de cada local de amostragem a variável preditora.

Antes de prosseguir com a interpretação do modelo, avaliamos os pressupostos de normalidade e homocedasticidade. Todos os modelos foram construídos em ambiente R (R Core Team 2020).

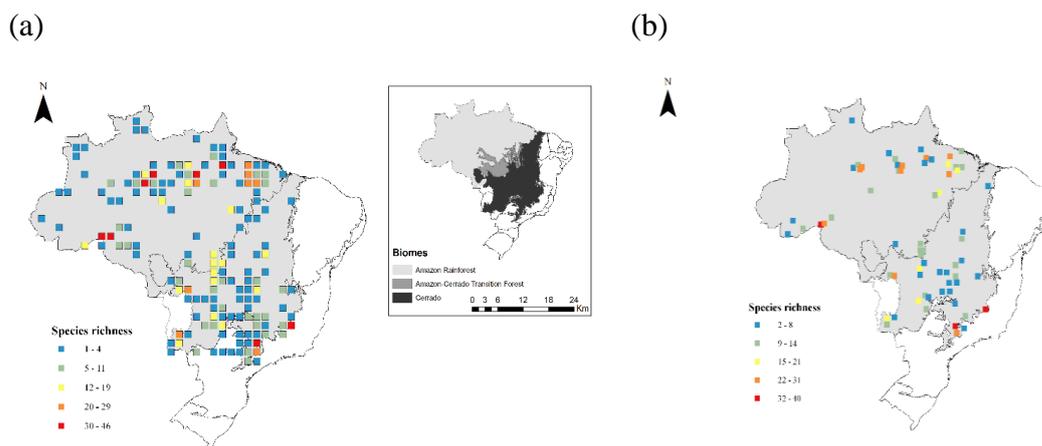
### **3. RESULTADOS**

Para a Floresta Amazônica, foram registrados 641 indivíduos (59,57%), 40 indivíduos para a Floresta de Transição Amazônia-Cerrado (3,72%) e 395 indivíduos para o Cerrado (36,71%), totalizando 1.076 registros em todo o gradiente analisado (Fig. 3).



**Figura 3.** Mapa com a distribuição dos 1.076 registros de ocorrência de Odonata ao longo do gradiente latitudinal entre ARF – ACTF – CER. Os círculos azuis indicam os locais de ocorrência das espécies.

Nosso banco de dados compreendeu um total de 190 espécies endêmicas de Odonata adultos, distribuídas entre 102 espécies de Zygoptera e 88 espécies de Anisoptera, onde: 90 espécies (60 Zygoptera e 30 Anisoptera), na Floresta Amazônica, 13 espécies (nove Zygoptera e quatro Anisoptera) na zona de transição e 87 espécies (37 Zygoptera e 50 Anisoptera) no bioma Cerrado. A amplitude latitudinal das espécies variou entre  $3,785^{\circ}$  N -  $23,711^{\circ}$  S (média =  $13,748$  DP =  $\pm 6,070$ ) (Apêndice 1). Após filtrar a cobertura de baixa qualidade de pesquisa (completude  $> 0,65$ ) (Fig. 4a), obtivemos um total de 67 células com uma resolução espacial de  $1^{\circ}$  para a análise do LGD (Fig. 4b).



**Figura 4.** (a) Padrão de distribuição da riqueza de espécies de Odonata ao longo de um gradiente latitudinal da Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado. (b) Riqueza observada para células da grade (completude > 0,65) na resolução espacial de um grau decimal, ao longo de um gradiente latitudinal da Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado.

A análise dos fatores de inflação da variância (VIFs), demonstrou que não há multicolinearidade entre os preditores ponto médio latitudinal (Imp) e bioma, e os valores encontrados foram, respectivamente, 3,05 e 1,74. Dessa forma, as variáveis foram mantidas para a elaboração do modelo. O tamanho de alcance geográfico das espécies de Odonata registrados ao longo das três regiões (ARF, ACTF, CER) mostrou uma relação fraca com o ponto médio latitudinal (Tabela 1). Esses resultados vêm da análise em que não consideramos a interação entre os biomas e o ponto médio latitudinal das espécies. Encontramos resultados significativos quando consideramos essa interação, indicando resultados divergentes para cada bioma (Tabela 2). Para a ARF, ao analisarmos o conjunto total de espécies, observamos um aumento no alcance geográfico das espécies com o aumento da latitude, suportando o efeito Rapoport. Nossos resultados também mostram que o tamanho do intervalo diminuiu em latitudes mais altas em ACTF e CER (Tabela 2; Fig. 5) um efeito Rapoport inverso. Quando analisamos as subordens (Anisoptera e Zygoptera) separadamente, não encontramos um resultado significativo. Após padronizar a riqueza de espécies na amostragem (completude > 0,65), obtivemos um total de 67 células com uma resolução espacial de 1° para a análise do LGD (Fig. 4b). Em geral, para todo o conjunto de espécies de Odonata (Anisoptera + Zygoptera), não observamos relação significativa entre a riqueza ao longo do gradiente latitudinal (Tabela 3). No entanto, ao considerar as subordens separadamente, encontramos um efeito positivo de latitudes mais baixas na riqueza de

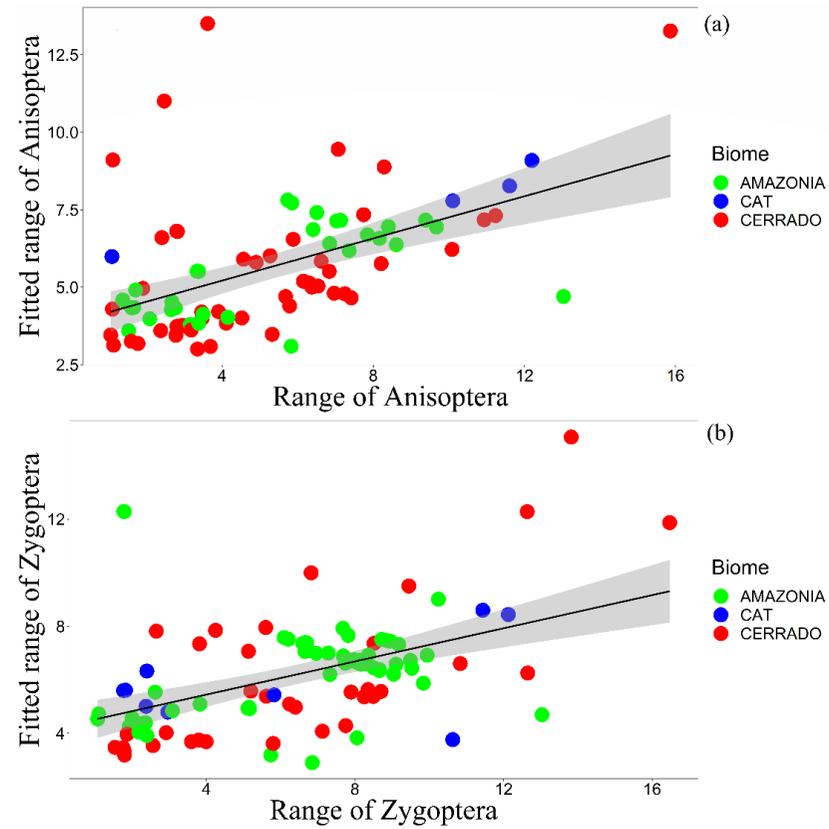
Zygoptera (Tabela 3), e um efeito negativo de latitudes mais baixas na riqueza de Anisoptera (Tabela 3), refutando nossa hipótese inicial.

**Tabela 1.** Modelos Lineares Generalizados (GLM) para explicar os padrões do tamanho do alcance geográfico das espécies de Odonata. Seleção para o tamanho da amplitude latitudinal de espécies de Odonata em relação às interações (modelo completo) entre o ponto médio latitudinal (Imp) e biomas ao longo do gradiente latitudinal de Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado. df = graus de liberdade; Resid.df = Erro padrão residual; Resid.dev = Desvio residual; Std.Error = erro padrão.

		<i>Full model</i>					<i>Simple model</i>					
		df	Deviance	Resid.df	Resid.dev	F	<i>p</i>	Estimate	Std.Error	t	<i>p</i>	
GLM	NULL			190	75.230							
	Imp	1	1.039	189	74.190	4.152	0.043	Intercept	1.891	0.076	24.67	< 0.001
	biome	2	1.309	187	72.880	2.614	0.075	Imp	0.011	0.005	2.011	0.045
	Imp:biome	2	16.022	185	56.857	31.988	< 0.001					

**Tabela 2.** Descrição do melhor modelo para explicar o tamanho da amplitude latitudinal de espécies de Odonata em relação às interações (modelo completo) entre o ponto médio latitudinal (Imp) e biomas ao longo do gradiente latitudinal de Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado. Std.Error = erro padrão.

		Response explanatory (Latitudinal range size)	Estimate	Std. Error	t-value	<i>p</i> -value
Full model		Intercept	1.021	0.136	7.462	< 0.001
		Imp	-0.154	0.026	-5.781	< 0.001
		Cerrado	3.213	0.406	7.898	< 0.001
		Transition	1.673	0.495	3.379	< 0.001
		Imp:Cerrado	0.296	0.033	8.734	< 0.001
		Imp:Transition	0.234	0.050	4.665	< 0.001



**Figura 5.** Relação entre os valores previstos e ajustados no GLM em relação ao tamanho do alcance geográfico das espécies de Odonata. (a) Anisoptera; (b) Zygoptera. Os círculos coloridos indicam os biomas. CAT - Floresta de Transição Cerrado-Amazônia.

**Tabela 3.** Resultados do Modelo Linear Generalizado (GLM) abordando a relação entre a riqueza de espécies de Odonata e a latitude. Os resultados também mostram a relação para as subordens Anisoptera e Zygoptera separadamente.

	Odonata				Anisoptera				Zygoptera			
	Estimate	Std.Error	z-value	<i>p</i>	Estimate	Std.Error	z-value	<i>p</i>	Estimate	Std.Error	z-value	<i>p</i>
Intercept	2.624	0.060	43.52	<0.001	1.661	0.145	11.382	<0.001	2.503	0.069	36.101	<0.001
Latitude	0.007	0.004	1.499	0.134	-0.043	0.010	-4.293	<0.001	0.027	0.005	4.667	<0.001

#### 4. DISCUSSÃO

Em nosso estudo, para o conjunto total de espécies o padrão observado para a extensão geográfica de distribuição de Odonata no gradiente latitudinal não seguiram o proposto pela “regra de Rapoport”, visto que houve uma diminuição do intervalo de abrangência das espécies em direção as elevadas latitudes. Houve um efeito Rapoport positivo apenas para o bioma Amazônia, ao passo que com o avanço para o Cerrado as espécies apresentaram uma diminuição em seu alcance geográfico em direção à porção Sul do país. Para o Gradiente Latitudinal de Riqueza de Espécies (LGD) não houve relação entre a riqueza de Odonata e o gradiente latitudinal para o conjunto total de espécies, porém ao considerar as subordens separadas, detectamos um relação significativa e antagônica, corroborando nossa predição apenas para Zygoptera.

Os estudos que abordaram a aplicação da regra de Rapoport demonstraram, em sua maioria, que os resultados positivos estavam relacionados ao aumento da extensão geográfica das espécies de acordo com o aumento da latitude para o hemisfério norte, refletindo provavelmente processos adaptativos as condições climáticas extremas, o que aumenta a sua tolerância ecológica e, conseqüentemente, permite a dispersão dessas espécies para áreas maiores (Stevens 1989; Pagel et al., 1991; Gaston et al., 1998). Entretanto alguns estudos relatam que os padrões de riqueza de espécies podem estar associados a geometria do continente (Colwell & Hurt, 1994; Willig & Lyons, 1998; Lees, Kremen & Andriamampianina, 1999; Colwell & Lees, 2000; Veech, 2000; Jetz & Rahbek, 2001), especificamente para o hemisfério sul, pela característica do formato do continente, poderia existir um efeito contrário ao predito pela regra de Rapoport (Lyons & Willig, 1997). Estudos que observaram a distribuição de mamíferos (Lyons & Willig, 1997; Diniz-Filho & Torres, 2002) e aves (Sant'Ana, Diniz-Filho, & Rangel, 2002; Valgas, Diniz-Filho & Sant'Ana, 2003), na América do Sul, corroboraram as predições.

Nossos resultados mostraram que para a ARF houve uma correlação positiva entre a distribuição geográfica das espécies e a latitude, parcialmente corroborando nossa previsão de que espécies adultas de Odonata teriam um aumento em sua extensão geográfica ao longo do gradiente latitudinal ARF-ACTF-CER. Este resultado pode estar relacionado ao fato de o bioma Amazônia ocupar grande extensão de massa continental dentro da mesma faixa latitudinal, e estudos já confirmaram uma relação positiva entre a regra de Rapoport e a extensão de massa continental (Anderson & Marcus, 1992; Letcher & Harvey, 1994; Smith et al., 1994; Colwell & Lees, 2000). Para a região de ACTF e CER observamos uma inversão

para esse padrão proposto pela regra de Rapoport. Essa inversão, oposto à nossa predição pode ter sido influenciado pela presença de barreiras geográficas como a geometria do continente na América do Sul e pela zona de transição existente entre a ARF e o CER. A importância da forma e da geometria dos continentes nas análises dos gradientes latitudinais de diversidade são correlacionados com a regra de Rapoport (Colwell & Hurt, 1994; Lyons & Willing, 1997; Gaston et al., 1998; Colwell & Lees, 2000; Diniz-Filho & Torrez 2002; Valgas et al., 2003) sendo uma provável explicação para os nossos resultados. Em virtude de um possível efeito do tamanho da massa continental, or “*edge effect*” (Stevens, 1989), pois com o avanço do bioma Cerrado em direção a porção meridional do Brasil observa-se uma diminuição da porção de terra por banda latitudinal. Sendo assim, as espécies que ocorrem mais ao sul do Cerrado apresentariam extensões latitudinais menores do que aquelas que ocorrem na região central ou em direção ao norte do bioma.

A geometria do continente Sul-Americano de fato pode estar associada a fatores que limitam a expansão geográfica das espécies criando uma restrição espacial, que atuaria exatamente no sentido inverso ao esperado pelo efeito Rapoport (Mourelle & Ezcurra, 1997; Gaston et al., 1998; Valgas et al., 2003). Dessa maneira, espécies localizadas ao sul do continente Sul-Americano apresentariam distribuições geográficas esperadas maiores do que as observadas mantendo assim o “espírito do efeito Rapoport” (Lyons & Willing, 1997). Assim, espécies distribuídas em direção ao sul do continente tenderiam a um espaço total maior do que o disponível para elas, embora essas espécies tenham bandas de cobertura mais curtas do que as espécies localizadas no Equador. Assim, em termos relativos, as espécies do sul apresentariam uma amplitude de distribuição maior do que as do norte. Estudos anteriores na América do Sul mostraram que embora o "espírito da regra Rapoport" possa ser mantido de acordo com o aumento latitudinal, a relação entre a extensão latitudinal e o ponto médio latitudinal por espécie foi positivamente distorcida. Em seguida, indicando a existência de restrição geométrica na forma do continente, ou seja, as distribuições geográficas mais ao sul tendem a ser maiores do que as observadas (Lyons & Willing, 1997; Diniz-Filho & Tôrres, 2002; Diniz-Filho et al. , 2002; Valgas et al., 2003).

Outro fator que limitaria a distribuição geográfica das espécies seria a região de transição localizada entre a Floresta Amazônica e o Cerrado, estabelecendo uma barreira física para a distribuição das espécies em direção ao sul do continente. A vegetação de transição entre a Floresta Amazônica e o Cerrado experimentou várias fases de alternância de expansão e retração durante o Quaternário. Em seguida, o Cerrado avançou pela Floresta e vice-versa, promovendo instabilidade nessa região ao intercambiar os períodos de seca e

umidade (Ab'Saber, 1982; Prance, 1982; Mayle, Burbridge & Killeen, 2000). Esse fenômeno resultou em uma grande e instável zona de transição formada ao longo da fronteira sul da Floresta Amazônica (Marimon et al., 2006). Esse cenário instável e o estresse hídrico provocado podem atuar como uma barreira natural à dispersão dos zigópteros, favorecendo anisópteros que apresentam adaptações ecofisiológicas que permitem a transposição dessa barreira. Por outro lado, em regiões florestais onde as condições ambientais são mais estáveis, haveria uma relação mais estreita entre as espécies e seus habitats, assim, é possível uma maior especialização para as condições ambientais específicas, restringindo a dispersão para ambientes desfavoráveis (Rohde, 1993). A inversão desse padrão poderá ser comprovada à medida que se entenda um pouco mais sobre a dinâmica da distribuição das comunidades ao longo da zona de transição entre a ARF e o CER, uma vez que a distribuição geográfica de muitas espécies ainda são pouco conhecida em virtude de ser uma área pouco amostrada e com registros de espécies concentradas em poucos locais onde existem centros de pesquisa direcionados ao grupo (De Marco & Vianna, 2005 Miguel, Calvão, Vital & Juen, 2017).

A relação entre a riqueza de espécies de Odonata e o gradiente latitudinal para o conjunto total de espécies não demonstrou um efeito significativo de acordo com o padrão predito pelo Gradiente Latitudinal de Diversidade (LDG), uma vez que, as espécies de Odonata apresentam diferentes estratégias de mecanismos termorreguladores e diferentes capacidades de dispersão em seus grupos (Anisoptera e Zygoptera). Ao analisarmos as subordens separadamente encontramos uma relação positiva entre a riqueza de espécies de Zygoptera em direção as baixas latitudes e a relação negativa para a riqueza de Anisoptera em direção as baixas latitudes. Tais diferenças observadas para as duas subordens podem estar associadas as condições ecofisiológicas distintas entre as espécies e a fatores ambientais característicos de cada bioma, ao longo do gradiente ARF-ACTF-CER.

De acordo com a hipótese da variação climática postulada por Stevens (1989), um mecanismo que possibilita a explicação para a variação da riqueza de espécies de acordo com a variação latitudinal (LGD) é a capacidade de termorregulação que as espécies desenvolveram ao longo do seu processo histórico-evolutivo. Esta hipótese prediz que espécies que se localizam em regiões de latitudes mais altas apresentariam melhores adaptações em relação a sazonalidade ambiental, apresentando uma melhor adaptação as variações climáticas e conseqüentemente maiores distribuições geográficas do que espécies localizadas em ambientes mais estáveis que ocorrem em baixas latitudes próxima a região do equador. Odonata apresentam distintos padrões evolutivos de termorregulação em que a maioria dos Anisopteras são capazes de gerarem calor endógeno (May, 1979; Sformo &

Doak, 2006), não dependendo diretamente do aquecimento solar, enquanto que os Zygoteras são altamente dependentes do aquecimento solar através da temperatura do ar para efetuarem as trocas de calor com o ambiente por convecção, classificadas como conformadoras termais (May, 1976; Corbet & May, 2008).

Os resultados positivos do LGD para Zygotera, aumentando a riqueza de espécies na Floresta Amazônica em baixas latitudes, muito provavelmente se deve ao fato de serem ectotérmicos, conformadores termais, e dependerem de clima mais estável para sua dispersão (De Marco et al., 2015; Conrad et al., 2007). Tais resultados podem estar relacionados aos requisitos ecofisiológicos dos Zygotera, em que as espécies que se encontram em baixas latitudes nas regiões tropicais apresentam requisitos de micro-habitat mais estreitamente definidos do que as espécies encontradas em maiores latitudes (Stevens, 1989). Brown (2014) afirma que as espécies que se encontram nos trópicos apresentam adaptações e que as combinações de condições abióticas e interações bióticas permitem que as espécies sejam mais especializadas. Essa especialização promovida pela estabilidade ambiental promove um estreitamento de nichos, e, portanto, possibilitando que um número maior de espécies possam coexistir nos trópicos (MacArthur, 1972; Ben-Eliahu et al., 1982; Pontrap et al., 2019).

Nos últimos 55 milhões de anos, a Floresta Amazônica manteve estabilidade climática, com sazonalidade pouco evidente apresentando uma estação seca com menos de quatro meses de duração (Morley, 2000; Maslin, Malhi, Phillips, & Cowling, 2005). Dessa maneira, um ambiente com temperatura quente e estável pode favorecer pequenas espécies ectotérmicas (De Marco et al., 2015), torna-se um bioma com uma maior estabilidade em relações as condições ambientais, propiciando o estabelecimento de um número maior de espécies. Assim a maioria das linhagens de espécies tropicais com uma longa história evolutiva em ambientes relativamente estáveis, podem não tolerar as condições abióticas em latitudes mais altas como temperaturas baixas e sazonalidade mais pronunciada ou extrema, ficando restritas aos trópicos (Brown, 2014). Sendo assim, Zygotera por estarem em um ambiente que apresenta uma pequena variação nas condições climáticas, se tornarão especialistas em um determinado tipo de nicho, adaptadas para condições de temperatura e precipitação muito específicos, restringindo sua dispersão em regiões de altas latitudes.

Outro fator a ser considerado é que grande parte das espécies de Zygoteras são consideradas especialistas florestais, sendo favorecidas pelas características ambientais encontradas nas florestas tropicais, como a complexidade estrutural do habitat e a grande variedade concomitante de fontes de água (Oppel, 2005; Paulson, 2006). Em baixas latitudes

a sazonalidade é bem menos acentuada contribuindo para uma menor variação nas condições climáticas nas regiões tropicais. A temperatura do ar se mantém relativamente estável, tanto em regiões sombreadas quanto em manchas de sol encontradas no interior das florestas tropicais, assim uma grande proporção de espécies estão aptas para desenvolverem suas atividades na sombra (Paulson, 2006). Como a maioria dos Zygoptera são conformadores termais e dependem da temperatura do ar para desenvolverem suas atividades, a região de floresta tropical se torna um ambiente favorável para desenvolverem suas atividades, evitando a dessecação e o superaquecimento. Dessa maneira observa-se que essa subordem demonstra um LGD muito forte em relação a variação latitudinal, onde muitas espécies são encontradas preferencialmente em ambientes tropicais (ver tabela 2 em: Paulson, 2006; Kalkman et al., 2007), contribuindo para a grande diversidade nos trópicos.

Por outro lado, a relação negativa entre o aumento da riqueza de espécies de Anisoptera em baixas latitudes nos trópicos, se deve ao fato dessas espécies apresentarem uma ampla tolerância as condições ambientais, diferentes habilidades termorreguladoras existentes no grupo, bem como as suas habilidades de elevar e manter constante sua temperatura para desempenhar suas atividades (May, 1976; Corbet, 1999). O efeito negativo encontrado para o LGD e os anisopteros pode ser devido à grande variação existente do tamanho corpóreo dentro do grupo (Garrison et al., 2010). Adaptações como menor temperatura de aquecimento para o voo em espécies menores, grande variação existente no tamanho corpóreo dentro do grupo (Garrison et al., 2010), e maior tamanho para manter constante sua temperatura corporal (May, 1979; Sformo & Doak, 2006), possibilitaram a presença dessas espécies em condições extremas em altas latitudes e ambientes extremos como no Alaska (Sformo & Doak, 2006), apresentando uma riqueza que se distribui ao longo de todo o gradiente latitudinal. Esta relação antagônica existente entre o LGD para as subordens também pode estar relacionada ao fato de que em ambientes com maior cobertura de vegetação primária são observados alguns gêneros de espécies especialistas florestais, pertencentes a subordem Zygoptera, ao passo que em ambientes mais desflorestados como a região de transição e o cerrado ocorre a predominância de espécies especialistas de áreas abertas e/ou generalistas de habitat observando a ocorrência das duas subordens (Anisoptera e Zygoptera) (ver Carvalho et al., 2019 tese não publicada).

Podemos concluir que o padrão espacial de distribuição geográfica para as espécies de Odonata, embora sendo o inverso à proposta inicial da regra de Rapoport, pode ser atribuído ao efeito do tamanho da área para dispersão e colonização onde espécies localizadas nas regiões tropicais, podem apresentar amplas faixas de distribuição geográfica,

cujo efeito inverso seria um reflexo da covariância com a área do continente sendo a geometria do continente sul-americano um possível “*edge effect*” (Stevens, 1989), corroborando os resultados descritos para mamíferos e pássaros na América do Sul. Os resultados encontrados para relação riqueza de espécies e latitude para as subordens, sendo negativos para Anisoptera e uma relação positiva entre o LGD e Zygoptera, podem estar atrelados a mecanismos ecofisiológicos das espécies, relacionados a fatores evolutivos de termorregulação que cada grupo desenvolve ao longo do gradiente ambiental. Assim tanto mecanismos ecofisiológicos como os limites físicos impostos pela geometria do continente sul-americano influenciam de forma significativa a distribuição geográficas dessas espécies ao longo do gradiente ambiental.

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ab’Saber, A. N. (1982). The paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazon. In: Prance GT, editor. *Biological diversification in the Tropics*. New York (NY): Columbia University Press. p. 41–59.

Alves-Martins F, Brasil, L. S., Juen, L, De Marco Jr, P., Stropp, J., & Hortal, J. (2018). Metacommunity patterns of Amazonian Odonata: the role of environmental gradients and major rivers. *PeerJ*, 7:6472. <http://doi.org/10.7717/peerj.6472>

Alves-Martins, F., Calatayud, J., Medina, N. G., De Marco, P., Juen, L., & Hortal, J. (2019). Drivers of regional and local diversity of Amazon stream Odonata. *Insect Conservation and Diversity*, 12(3), 251-261. <http://dx.doi.org/10.1111/icad.12327>

Anderson, S., & Marcus, L. F. (1992). Aerography of Australian tetrapods. *Australian Journal of Zoology*, 40(6), 627-651.

Angelibert, S., & Giani, N. (2003). Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat. *Ecography*, 26(1), 13-20.

Arita, H., Rodríguez, P., & Vásquez-Domínguez, E. (2005). Continental and regional ranges of North American mammals: Rappoport’s rule in real and null worlds. *Journal of Biogeography*, 32, 961–971. (doi:10.1111/j.1365- 2699.2005.01276.x)

Arroyo, M. T. K., Riveros, M., Peñaloza, A., Cavieres, L., & Faggi, A. M. (1996). Phytogeographic relationships and regional richness patterns of the cool temperate rainforest flora of southern South America. In *High-latitude rainforests and associated ecosystems of the west coast of the Americas* (pp. 134-172). Springer, New York, NY.

Ben-Eliahu, M. N., & Safriel, U. N. (1982). A comparison between species diversities of polychaetes from tropical and temperate structurally similar rocky intertidal habitats. *Journal of Biogeography*, 9, 371–390.

Bergmann, C. (1847) U`ber die Verha`ltnisse der Wa`rmeo`kono-mie der Thiere zu ihrer Gro`sse. *Go`ttinger Studien*, 3, 595–708.

Blackburn, T. M., & Gaston, K. J. (1996). Spatial patterns in the geographic range sizes of bird species in the New World. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. Series B, 351, 897-912.

Böhm, M., Kemp, R., Williams, R., Davidson, A. D., Garcia, A., McMillan, K. M., ... & Collen, B. (2017). Rapoport's rule and determinants of species range size in snakes. *Diversity and Distributions*, 23(12), 1472-1481.

Brasil, L. S., Silvério, D. V., Cabette, H. S. R., et al. (2019). Net primary productivity and seasonality of temperature and precipitation are predictors of the species richness of the Damselflies in the Amazon. *Basic and Applied Ecology*, 35, 45–53. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2019.01.001>

Brown, J. H. (1995). *Macroecology*, University of Chicago Press

Brown, J. H. (1999). Macroecology: progress and prospect. *Oikos*. 87, 3-14.

Brown, J. H. (2014). Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography*, 41, 8-22.

Brown, J. H. et al. (1996). The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 27, 597–623.

Brown, J. H., & A. C. Gibson, A. C. (1983). *Biogeography*. C. V. Mosby Company, St. Louis, Missouri.

Brown, J. H., & Maurer, B. A. (1989). Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, 243(4895), 1145-1150.

Calvão, L. B., Vital, M. V. C., & Juen, L. (2013). Thermoregulation and microhabitat choice in *Erythrodiplax latimaculata* Ris males (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 42, 97–108.

Carvalho, F. G. Métodos comparativos filogenéticos para avaliar a distribuição de Odonata (Insecta) na Amazônia brasileira. Tese (Doutorado em Ecologia). Instituto de Ciências Biológicas Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental. Pará, p. 90. 2019.

Cerezer, F. O., de Azevedo, R. A., Nascimento, M. A. S., Franklin, E., de Morais, J. W., & de Sales Dambros, C. (2020). Latitudinal gradient of termite diversity indicates higher diversification and narrower thermal niches in the tropics. *Global Ecology and Biogeography*, 29(11), 1967-1977.

Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93, 2533–2547.

Colwell, R. K., & Hurtt, G. C. (1994). Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *American Naturalist*, 144, 570–595.

Colwell, R. K., & Lees, D. C. (2000). The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in ecology & evolution*, 15(2), 70-76.

Conrad, K. F., Fox, R., & Woiwod, I. P. (2007). Monitoring biodiversity: measuring long-term changes in insect abundance. *Insect conservation biology*, 203-225.

Corbet, P. S., & May, M. L. (2008). Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. *International Journal of Odonatology*, 11, 155–171.

Córdoba-Aguilar, A. (2008). Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research. Oxford University Press Inc. – New York, 304p.

Davidowitz, G., & Rosenzweig, M. L. (1998). The latitudinal gradient of species among North American grasshoppers (Acrididae) within a single habitat: a test of the spatial heterogeneity hypothesis. *Journal of Biogeography*, 25: 553–560.

De Marco, P. Jr., & Resende, D. C. (2002). Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica*. 31, 129–138. PMID: 12622424

De Marco, P., & Vianna, D. M. (2005). Distribuição do esforço de coleta de Odonata no Brasil - Subsídios para escolha de áreas prioritárias para levantamentos faunísticos. *Lundiana*, 6, 13–26.

De Marco, P., Batista, J. D., & Cabette, H. S. R. (2015). Community assembly of adult odonates in tropical streams: An ecophysiological hypothesis. *PLoS One* 10. DOI:10.1371/journal.pone.0123023

De Sant’Ana, C. E. R., Diniz-Filho, J. A. F., & Rangel, T. F. (2002). Null models and Rapoport’s effect in Neotropical falconiformes. *Ornitología Neotropical*, 13, 247-254.

Diniz-Filho, J. A. F., & Tôrres, N. M. (2002). Rapoport effect in south american carnivora (Mammalia): null models under geometric and phylogenetic constraints. *Brazilian Journal of Biology*, 62(3), 437-444.

Diniz-Filho, J. A. F., De Sant'Ana, C. E. R., De Souza, M. C., & Rangel, T. F. (2002). Null models and spatial patterns of species richness in South American birds of prey. *Ecology Letters*, 5(1), 47-55.

Ferro, I., & Morrone, J. J. (2014). Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113(1), 1-12.

Fox, J., & Weisberg, S. (2019) An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage.  
<https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>

France, R. (1992). The North American latitudinal gradient in species richness and geographical range of freshwater crayfish and amphipods, *American Naturalist*, 139, 342–354.

Garrison, R. W., Ellenrieder, N., & Louton, J. A. L. (2010). Damselfly genera of the new world: An illustrated and annotated key to the Zygoptera. Johns Hopkins: University Press.

Gaston, K. J., Chown, S. L., & Evans, K. L. (2008). Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *Journal of Biogeography*, 35(3), 483-500.

Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405(6783), 220-227. <https://doi.org/10.1038/35012228> PMID: 10821282

Gaston, K. J. (1996). Species range-size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 197–20.

Gaston, K. J. (2003). The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford Univ. Press.

Gaston, K. J., & Blackburn, T. M. (2000). Patterns and process in macroecology. Blackwell Science Ltd, Cambridge.

Gaston, K. J., Blackburn, T. M., & Spicer, J. I. (1998). Rapoport effect: time for an epitaph? *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 70-74.

Guisande, C., & Lobo, J. M. (2018). Discriminating well surveyed spatial units from exhaustive biodiversity databases. R package version. 1.3. <http://cran.r-project.org/web/packages/KnowBR>

Hassall, C. (2015). Odonata as candidate macroecological barometers for global climate change. *Freshwater Science*, 34(3), 1040–1049.

Hassall, C., & Thompson, D. J. (2008). The effects of environmental warming on Odonata: a review. *International Journal of Odonatology*, 11, 131–153.

Hillebrand, H. (2004). On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, 163(2), 192-211.

IBGE (2003). Mapa de Vegetação do Brasil. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, Brazil.

Jablonski, D. (1993). The tropics as a source of evolutionary novelty through geological time. *Nature*, 364, 142-144.

Jara, C. G. F, Rivera, R., Franco, C., Figueroa, R., & Faúndez, V. (2019). Patterns of richness of freshwater mollusks from Chile: predictions of its distribution based on null models. *PeerJ*, 7, 7097. <http://doi.org/10.7717/peerj.7097>

Jetz, W., & Rahbek, C. (2001). Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10), 5661-5666.

Juen, L., & De Marco, P. (2012). Dragonfly endemism in the Brazilian Amazon: competing hypotheses for biogeographical patterns. *Biodiversity and Conservation*, 21, 3507–3521.

Juen, L., & De Marco, P. Jr. (2011) Odonate biodiversity in terra- firme forest streamlets in Central Amazon: on the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical extents. *Insect Conservation and Diversity*, 4, 265–74.

Kalkman, V. J., Clausnitzer, V., Dijkstra, K. D. B., Orr, A. G., Paulson, D. R., & van Tol, J. (2007). Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. In *Freshwater animal diversity assessment* (pp. 351-363). Springer, Dordrecht.

Kaufman, D. M., & Willig, M. R. (1998). Latitudinal patterns of mammalian species richness in the New World: the effects of sampling method and faunal group. *Journal of Biogeography*, 25, 795–805.

Lees, D. C., Kremen, C., & Andriamampianina, L. (1999). A null model for species richness gradients: bounded range overlap of butterflies and other rainforest endemics in Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67(4), 529-584.

Letcher, A. J., & Harvey, P. H. (1994). Variation in geographical range size among mammals of the Palearctic. *The American Naturalist*, 144(1), 30-42.

Lobo, J. M., Hortal, J., Yela, J. L., Millán, A., Sánchez-Fernández, D., García-Roselló, E., ... & Guisande, C. (2018). KnowBR: An application to map the geographical variation of survey effort and identify well-surveyed areas from biodiversity databases. *Ecological Indicators*, 91, 241-248.

Lyons, S. K., & Willig, M. R. (1997). Latitudinal patterns of range size: methodological concerns and empirical evaluations for New World bats and marsupials. *Oikos*, 79, 568- 580.

MacArthur, R. H. (1972). *Geographical Ecology*, Princeton University Press.

Marimon, B. S., Lima, E. de S., Duarte, T. G., Chieregatto, L. G., & Ratter, J. A. (2006). Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV.\* an analysis of the cerrado – Amazonn forest ecotone. *Edinburgh Journal of Botany*, 63 (2&3), 323–341.

Mark Vellend, M. (2010). Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85(2), 183-206. <https://doi.org/10.1086/652373>

Maslin, M., Malhi, Y., Phillips, O. L., & Cowling, S. (2005). New views on an old forest: assessing the longevity, resilience and future of the Amazon rainforest. *Transactions of the Institute of British Geographers*, 30, 477–499.

May, M. L. (1976). Thermoregulation and Adaptation to Temperature in Dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs*, 46, 1–32.

May, M. L. (1979). Energy metabolism of dragonflies (Odonata: Anisoptera) at rest and during endothermic warm-up. *Journal of Experimental Biology*, 83(1), 79-94.

May, M. L. (2013). A critical overview of progress in studies of migration of dragonflies (Odonata: Anisoptera), with emphasis on North America. *Journal of Insect Conservation*, 17(1), 1-15

Mayle, F. E., Burbridge, B., & Killeen, T. J. (2000). Millennial-scale dynamics of southern Amazonn rain forests. *Science*. 290, 2291–2294.

McCauley, S. J. (2006). The effects of dispersal and recruitment limitation on community structure of odonates in artificial ponds. *Ecography*, 29(4), 585-595.

Miguel, T. B., Calvão, L. B., Vital, M. V., & Juen, L. (2017). A scientometric study of the order Odonata with special attention to Brazil. *International Journal of Odonatology*, 20, 27–42.

Morley, R. J. (2000). *Origin and evolution of tropical rain forests*. Chichester (UK): John Wiley & Sons.

Mourelle, C., & Ezcurra, E. (1997). Rapoport effect: a comparative analysis between south and north american columnar cacti. *American Naturalist*, 150, 131-142.

Nóbrega, C. C., & De Marco, P. (2011). Unprotecting the rare species: a niche-based gap analysis for odonates in a core Cerrado area. *Diversity and Distributions*, 17, 491– 505.

Oliveira-Junior, J. M. B., & Juen, L. (2019). The Zygoptera/Anisoptera ratio (Insecta: Odonata): a new tool for habitat alterations assessment in Amazonian streams. *Neotropical entomology*, 48(4), 552-560.

Oliveira-Junior, J. M. B., Shimano, Y., Gardner, T. A., Hughes, R. M., Marco Júnior, P., & Juen, L. (2015). Neotropical dragonflies (Insecta: Odonata) as indicators of ecological condition of small streams in the eastern Amazon. *Austral Ecology*, 40(6), 733-744.

Oppel, S. (2005). Habitat associations of an Odonata community in a lower montane rainforest in Papua New Guinea. *International Journal of Odonatology*, 8(2), 243-257.

Outomuro, D., & Johansson, F. (2019). Wing morphology and migration status, but not body size, habitat or Rapoport's rule predict range size in North American dragonflies (Odonata: Libellulidae). *Ecography*, 42(2), 309-320.

Pagel, M. D., May, R. M., & Collie, A. R. (1991). Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *American Naturalist*. 137, 791-815.

Paulson, D. (2006). The importance of forests to neotropical dragonflies. *Forests and dragonflies* (ed. A. Rivera), 79-101.

Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6), 741-758.

Pianka, E. R. (1989). Latitudinal gradients in species diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 4(8), 223.

Pintor, A. F., Schwarzkopf, L., & Krockenberger, A. K. (2015). Rapoport's Rule: Do climatic variability gradients shape range extent? *Ecological Monographs*, 85(4), 643-659.

Pontarp, M., Bunnefeld, L., Cabral, J. S., Etienne, R. S., Fritz, S. A., Gillespie, R., ... & Hurlbert, A. H. (2019). The latitudinal diversity gradient: novel understanding through mechanistic eco-evolutionary models. *Trends in ecology & evolution*, 34(3), 211-223.

Prance, G. T. (1982). Forest refuges: evidence from woody angiosperms. *Biological diversification in the Tropics*. New York (NY): Columbia University Press. p. 137–158.

R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

Rahbek, C. (1997). The relationship among area, elevation and regional species richness in Neotropical birds. *American Naturalist*, 149, 875–902.

Rapoport, E. H. (1975). Areografía: estrategias geográficas de las especies. *Obras de Ciencia y Tecnología*. Rapoport, E. H. (1982). *Areography. Geographical Strategies of Species*, Pergamon Press.

Ribas, C. R., & Schoereder, J. H. (2006). Is the Rapoport effect widespread? Null models revisited. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 614–624.

Rohde, K. (1992). Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, 65, 514–527.

Rohde, K., Heap, M., & Heap, D. (1993). Rapoport effect does not apply to marine teleosts and cannot explain latitudinal gradients in species richness. *American Naturalist*, 142, 1–16.

Rosenzweig, M. L. (1992). Species diversity gradients: we know more and less than we thought. *Journal of Mammalogy*, 73, 715–730.

Rosenzweig, M. L. (1995). Species diversity in space and time. - Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Roy, K., Jablonski, D., & Valentine, J. W. (1994). Eastern Pacific molluscan provinces and latitudinal diversity gradient: no evidence for “Rapoport effect”, *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 91, 8871–8874.

Ruggiero, A. (1994) Latitudinal correlates of the sizes of mammalian geographical ranges in South America. *Journal of Biogeography*, 21, 545–559.

Ruggiero, A., & Werenkraut, V. (2007). One-dimensional analyses of Rapoport's rule reviewed through meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 16(4), 401–414.

Sformo, T., & Doak, P. (2006). Thermal ecology of Interior Alaska dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Functional Ecology*, 20, 114–123.

Shepherd, U. L. (1998). A comparison of species diversity and morphological diversity across the North American latitudinal gradient. *Journal of Biogeography*, 25, 19–29.

Smith, F. D. M., May, R. M., & Harvey, P. H. (1994). Geographical ranges of Australian mammals. *Journal of Animal Ecology*, 63, 441–450.

Stevens, G. C. (1989). The latitudinal gradient in geographic range: how so many species coexist in the tropics? *American Naturalist*, 133, 240–256. (doi:10.1086/284913)

Stevens, G. C. (1996). Extending Rapoport effect to Pacific marine fishes. *Journal of Biogeography*, 23, 149–154.

Stevens, R. D., & Tello, J. S. (2018). A latitudinal gradient in dimensionality of biodiversity. *Ecography*, 41(12), 2016–2026.

Swaegers, J., Janssens, S. B., Ferreira, S., Watts, P. C., Mergeay, J., McPeck, M. A., & Stoks, R. (2014). Ecological and evolutionary drivers of range size in Coenagrion damselflies. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(11), 2386–2395.

Valgas, A. B., Diniz Filho, J. A. F., & Sant'Ana, C. E. R. (2003). Macroecologia de icterinae (aves: passeriformes): efeito rapoport e modelos nulos de distribuição geográfica. *Ararajuba*, 11(1), 57-64.

Willig, M. R., & Lyons, S. K. (1998). An analytical model of latitudinal gradients of species richness with an empirical test for marsupials and bats in the New World. *Oikos*, 81, 93–98.

Willig, M. R., Kaufman, D. M., & Stevens, R. D. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34(1), 273-309.

Zuur, A., Leno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media. 574p.

## **CAPÍTULO 2 – A VARIABILIDADE CLIMÁTICA COMO (DRIVER) PARA A EXISTÊNCIA DO GRADIENTE LATITUDINAL DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES DE ODONATA (INSECTA)**

A ser submetido para publicação no periódico: *Insect Conservation and Diversity*

### **RESUMO**

Apesar do conhecimento crescente sobre os padrões macroecológicos que predizem a distribuição de espécies ao longo de um gradiente latitudinal, ainda existem muitas incertezas e discussão sobre quais são os verdadeiros mecanismos que determinam o tamanho da extensão geográfica destas espécies. O mecanismo mais comumente utilizado para explicar o aumento da extensão latitudinal das espécies em latitudes mais altas é descrito pela Hipótese de Variabilidade Climática (“*Climatic Variability Hypothesis*” - CVH) que prediz uma relação positiva entre a amplitude de tolerância térmica dos ectotérmicos terrestres e o nível da variabilidade climática com o aumento da latitude. Nosso objetivo foi avaliar o padrão de distribuição dos Odonata adulto estabelecidos ao longo do gradiente latitudinal para Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado no Brasil, testando a hipótese de que a variabilidade climática encontrada nas latitudes maiores será responsável por causar uma variação na extensão geográfica dos indivíduos. Para testar essa hipótese analisamos a variação da extensão geográfica de 190 espécies de ambas as subordens de Odonata (Zygoptera e Anisoptera) em função da variabilidade de temperatura entre os habitats dentro de intervalos de distribuição das espécies, sendo a variável preditora a Variabilidade Máxima Anual (MAV). Utilizamos modelos lineares de efeitos mistos, para analisar a relação da diferença registrada entre as duas medidas que estruturam a variabilidade anual máxima de temperatura e as extensões geográficas das espécies. Identificamos um gradiente latitudinal na variação da temperatura similar para as duas subordens, apresentando uma MAV menor na Floresta Amazônica do que no Cerrado, aumentando em direção ao Sul do gradiente. Nossos resultados demonstraram que a CVH foi confirmada para ambas as subordens. Quanto maior as faixas de extensão latitudinal das espécies maior a sua amplitude de tolerância observada ao longo do gradiente. Sendo assim, a capacidade de uma espécie em tolerar uma maior variabilidade permitirá que ela se disperse com maior facilidade ao longo dos gradientes climáticos em uma paisagem. Destacamos que a distribuição das espécies de Odonata podem ser afetadas por múltiplos processos,

resultantes do forte impacto da variabilidade climática nas tolerâncias fisiológicas das espécies associadas às suas distribuições geográficas.

**Palavras-chave:** Anisoptera, bioma, extensão geográfica, gradiente ambiental, tolerância termal, variação latitudinal, Zygoptera

## **ABSTRACT**

Despite the growing knowledge about macroecological patterns that predict species distribution along latitudinal gradients, there are still many uncertainties and discussion on what are the real mechanism that determine the size of geographic species ranges. The main mechanism, considered to explain the increase in the latitudinal extent of species at higher latitudes, is described by the Climatic Variability Hypothesis (CVH), which predicts a positive relationship between the range of thermal tolerance among terrestrial ectotherms and the level of climate variability by increasing latitude. In this study, we aimed to evaluate the established distribution pattern of adult Odonata along a latitudinal gradient for Amazonian Forest, Amazon-Cerrado Transition Forest and Cerrado in Brazil. Then, we tested the hypothesis that climate variability found at higher latitudes will be responsible for causing a variation in the geographic range of individuals. To test this hypothesis, we analyzed the variation in the geographic extent of 190 Odonata species of both suborders (Zygoptera and Anisoptera) as a function of temperature variability among habitats within species distribution intervals, with Maximum Annual Variability (MAV) as the predictor variable. We used linear mixed-effects models, to analyze the relationship in difference recorded between the two measures structuring maximum annual temperature variability and species geographic range sizes. We identified a latitudinal gradient in temperature variation similar for both suborders, showing a smaller MAV in the Amazonian Forest than in the Cerrado, increasing towards the south of the gradient. Our results showed that the CVH was confirmed for both suborders. The larger the latitudinal range of species, the larger their range of tolerance observed along the gradient. Thus, the ability of a species to tolerate greater variability will allow it to disperse more easily along climatic gradients in a landscape. We emphasize that the distribution of Odonata species can be affected by multiple processes, resulting from the strong impact of climate variability on the physiological species tolerances associated with their geographic distributions.

**Keywords:** Anisoptera, biome, environmental gradient, geographic range, latitudinal variation, thermal tolerance, Zygoptera

## 1. INTRODUÇÃO

Apesar do conhecimento crescente sobre os padrões macroecológicos que predizem a distribuição de espécies ao longo de um gradiente latitudinal, ainda existem muitas incertezas sobre quais são os verdadeiros mecanismos que determinam o tamanho da extensão geográfica destas espécies. A variação de amplitude do tamanho da distribuição de uma determinada espécie, pode ser resultante de vários processos ecológicos e evolutivos, como por exemplo os mecanismos de especiação e extinção, e a própria dinâmica de ocupação de áreas pelas espécies (Gaston, 2003). Estudos sobre as faixas de tolerâncias fisiológicas são essenciais para entendermos o comportamento e a biologia dos organismos (Gutierrez-Pesquera et al., 2016), incluindo as condições que definem a amplitude de nicho ecológico, a distribuição geográfica e a dinâmica evolutiva das espécies (Hutchinson, 1981; Kearney & Porter, 2009; Soberon & Nakamura, 2009; Peterson, 2011; Seebacher & Franklin, 2012).

Entre os mecanismos que tentam explicar a variação na extensão geográfica das espécies ao longo de um gradiente latitudinal destacam-se as hipóteses que relacionam o tamanho da faixa da extensão geográfica das espécies com a amplitude de seu nicho ecológico (Brown 1984; Gaston & Spicer, 2001). Estas predições derivaram das ideias iniciais de Janzen (1967) que sugeriu que as montanhas atuariam como barreiras fisiológicas à dispersão de espécies tropicais. Inferindo que a sazonalidade na região tropical é menor do que em latitudes mais altas, e que, portanto, as espécies tropicais apresentariam amplitudes fisiológicas térmicas mais estreitas e conseqüentemente nichos mais estreitos do que as espécies de regiões temperadas. Tais predições propõe que: i) espécies com nichos mais amplos poderão apresentar uma maior abundância (densidades locais maiores), maiores taxas de sobrevivência em locais diversos, e assim, ocuparão áreas de extensão geográfica mais amplas do que seus parentes com nichos mais estreitos; ii) táxons com ampla distribuição terão faixas mais amplas de tolerância fisiológica e plasticidade fenotípica do que seus parentes com menor extensão geográfica (Brattstrom, 1968; Calosi et al., 2008). Sendo assim, o tamanho da extensão geográfica de uma espécie pode ser considerado como um reflexo espacial de seu nicho ecológico (Lomolino et al., 2006). Apesar do padrão ter

sido detectado a um relativo tempo (duas décadas atrás), ainda existem muitas discussões e contradições nos padrões encontrados (Pintor et al., 2015).

O mecanismo mais comumente utilizado para explicar o aumento da extensão latitudinal das espécies em latitudes mais altas é descrito pela Hipótese de Variabilidade Climática (“*Climatic Variability Hypothesis*” - CVH), postulado por Stevens (1989), predizendo que existe um aumento do tamanho da faixa latitudinal de distribuição das espécies com o aumento da latitude. A acentuada variabilidade ambiental em latitudes mais altas selecionaria organismos com tolerâncias ambientais amplas, podendo ocorrer em amplas faixas latitudinais ao longo de gradientes ambientais (Gaston et al., 1998; Gaston & Chown 1999; Addo-Bediako et al., 2000; Calosi et al., 2010). Essas espécies apresentariam nichos mais amplos e, conseqüentemente, persistiriam em uma gama mais ampla de condições climáticas ao longo de um gradiente climático latitudinal (Pintor et al., 2015). Em outras palavras, suponha-se que há uma relação positiva entre o nível de variabilidade climática e a faixa de tolerância térmica que cada táxon experimenta saindo da região tropical em direção aos polos (Bozinovic et al., 2011). A hipótese da variabilidade climática já foi testada para os insetos (Addo-Bediako et al., 2000; Calosi et al., 2010; Sheldon & Tewksbury, 2014), e estudos com animais ectotérmicos aquáticos e terrestres (Sunday et al., 2014) e com endotérmicos terrestres e plantas (Araujo et al. 2013) demonstraram que com o declínio das temperaturas ambientais em altas latitudes, os organismos apresentam um aumento na tolerância térmica, apoiando a hipótese de que a seleção natural molda a adaptação das espécies em temperaturas mais baixas e geralmente estão correlacionadas com a latitude.

Considerada uma das regiões mais diversas para a ocorrência de Odonata, o Neotrópico possui mais de 1700 espécies, sendo que no Brasil o número de espécies conhecidas é de cerca de 860, mas há indicações de que este número pode ser muito mais elevado (Souza et al., 2007; Pessacq & Costa, 2010;; Lencioni, 2009, 2013; von Ellenrieder, 2012, 2013; Garrison & von Ellenrieder, 2015; Machado & Bedê, 2015; Pinto & Almeida, 2016; Olaya, 2019; Koroiva et al., 2020; Pinto, 2021). No Brasil, encontramos dois grupos taxonômicos distintos que apresentam diferentes habilidades em seu voo e conseqüentemente em sua capacidade de dispersão em largas distâncias (Conrad et al., 1999; 2002). A subordem Zygoptera apresenta espécies com corpos finos e delgados, são consideradas ectotérmicas dependentes diretamente do calor do sol (heliotérmicas) ou apresentando alta condução térmica (espécies conformadoras), tendo suas temperaturas corporais variando com a temperatura do ambiente, principalmente através da transferência

de calor convectivo (Heinrich & Casey, 1978). Já os Anisoptera apresentam corpos maiores e mais robustos considerados tanto heliotérmicos quanto endotérmicos (as maiores espécies) produzindo calor endógeno (Corbet, 1999; Sformo & Doak, 2006), sendo considerados melhores dispersores do que os Zygoptera (Juen & De Marco, 2011). De acordo com o tamanho corporal e suas características ecofisiológicas, as habilidades de dispersão podem ser muito diferentes entre as espécies que compõem esses dois grupos. Sendo assim é previsto que os Zygoptera apresentem menores habilidades de dispersão (Ueda, 1994; Juen & De Marco, 2011; De Marco et al., 2015) em comparação com as espécies maiores de Anisoptera capazes de serem melhores dispersores (Dumont & Desment, 1990).

Odonata são modelos de estudos para uma variedade de perguntas ecológicas e evolutivas (Córdoba-Aguilar, 2008). Na macroecologia tem sido utilizadas como bons modelos para testar os padrões macroecológicos de riqueza de espécies com diferentes preditores como (i), variação temporal do clima e produtividade primária (Brasil et al., 2018); (ii), seleção de faixas latitudinais mais elevadas, ampliando a sua distribuição geográfica em direção ao norte ou ao sul, em resposta ao aquecimento climático (Hickling et al., 2004); (iii), seleção de faixas de distribuição de espécies de acordo com a ocupação de larvas em ambientes lóticos e lênticos (Hof et al., 2006); (iv), padrão evolutivo de termorregulação direcionados pelas interações entre endotermia, tamanho corporal e comportamento (De Marco et al., 2015); e (v), variação latitudinal de acordo com as características morfológicas das espécies (Hassall, 2015). Em virtude de todas as características descritas acima sua distribuição pode ser afetada pelas alterações climáticas que ocorrem de acordo com o gradiente latitudinal.

Variáveis estruturais, representadas por fatores físicos ambientais, são reconhecidas por interferirem na distribuição dos organismos (Pianka, 1973) e por terem envolvimento nos processos de especiação ecológica (Doebeli & Dieckmann, 2003). Isso se deve ao fato de que um gradiente ambiental pode aumentar o grau de dependência em interações ecológicas espacialmente localizadas (Endler, 1977), demonstrando a especificidade dos organismos ao seu habitat. A diversidade de habitats ocupado por Odonata é bastante ampla, podendo ocorrer por toda a extensão do território brasileiro em que a maior diversidade de espécies é observada desde o bioma Amazônico até a região de Cerrado (De Marco & Vianna, 2005), passando por florestas, áreas de transição, planícies e áreas naturalmente mais abertas como encontradas nos ambientes de Cerrado. Compreendendo uma amplitude latitudinal que pode variar de 3°N até aproximadamente 24°S. Dessa maneira as comunidades tendem a experimentar uma variação de fatores abióticos ao longo desse

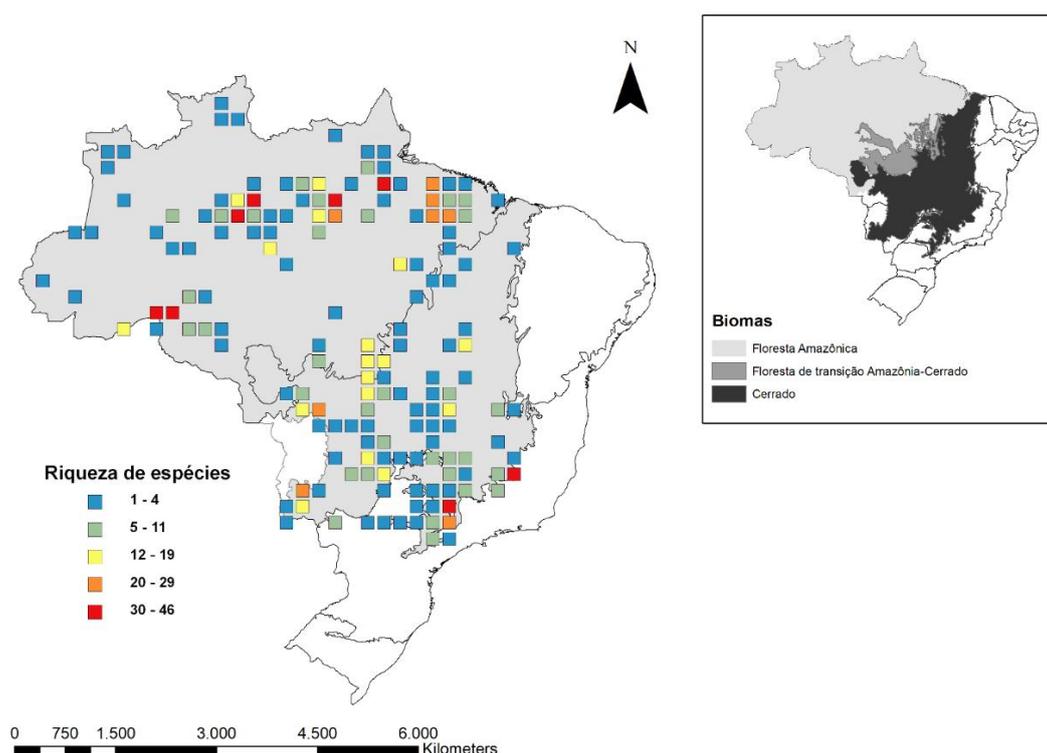
gradiente espacial (Pianka, 1966; Stevens, 1989; Gaston, 2000). Nesse contexto, nosso objetivo foi avaliar o padrão de distribuição dos Odonata adulto estabelecidos ao longo do gradiente ambiental de Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado, testando a hipótese de que a variabilidade climática encontradas nas latitudes maiores será a principal responsável por causar uma variação na extensão geográfica das espécies. Nossa predição é de que, por serem mais suscetíveis ao superaquecimento e desidratação os Zygoptera apresentarão uma maior sensibilidade as variações de temperatura e menor extensão geográfica (“range”) em áreas de Cerrado (com maior variabilidade climática) do que na Floresta Amazônica e Floresta de Transição. Por outro lado, as espécies consideradas mais generalistas de habitat – subordem Anisoptera (De Marco et al., 2005), as ectotérmicas bem como as endotérmicas (Corbet & May, 2008), apresentarão extensões geográficas (“range”) semelhantes, tanto na Floresta Amazônica como em áreas não florestadas de Cerrado, sendo menos limitadas pela influência da variação na temperatura ao longo do gradiente latitudinal.

## **2. MATERIAIS E MÉTODOS**

### *2.1. Área de estudo e conjunto de dados*

O estudo foi realizado em três regiões distintas: Cerrado, Transição Cerrado-Amazônia e Floresta Amazônica, Brasil. Os pontos de ocorrência dos adultos de Odonata foram estabelecidos a partir de coleta em campo, bem como, pesquisa na literatura e de dados não publicados do grupo de pesquisa dos autores do manuscrito e de outros grupos de pesquisa na América Latina (membros da Sociedad de Odonatologia Latinoamericana - SOL (<https://www.odonatasol.org/>) e complementados com o banco de dados de De Marco & Vianna (2005) que tem sido continuamente atualizado (Nóbrega & De Marco, 2011; Juen & De Marco, 2012; De Marco et al., 2015; Brasil et al., 2019; Brasil et al., 2021). Mapas de distribuição de espécies foram criados a partir da divisão do mapa do Brasil em grades com resolução espacial de 1° (um grau latitudinal/longitudinal) de lado, e os intervalos foram considerados contínuos entre os pontos (Figura 1). Devido às diferenças no número de registros de Odonata para o gradiente analisado, buscando diminuir possíveis efeitos de diferenças de esforços amostrais utilizamos o método de riqueza estimada padronizada com base no nível de completude de cada célula (Chao & Jost, 2012; Lobo et al., 2018). Este método fornece uma estimativa forte da amplitude de cobertura amostral e contribui para

reduzir os erros associados ao tamanho da amostra, quando comparado aos métodos de estimativa que dependem do tamanho da amostra ou do número de indivíduos (Gray et al., 2014; Zenker et al., 2015). Calculamos a riqueza e completude observada para cada células da grade na resolução espacial de um grau decimal, usando o pacote R ‘KnowBR’ (Guisande & Lobo, 2018). Para não termos problemas de raridade ou de baixa representatividade as espécies com menos de 10 ocorrências únicas foram excluídas das nossas análises. Após esse processamento, a base de dados utilizada neste estudo consistiu em uma lista de 190 espécies de Odonata (Apêndice 2).



**Figura 1.** Padrão de distribuição da riqueza de espécies de Odonata ao longo do gradiente Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado.

Para o bioma Cerrado, as áreas de ocorrência das espécies, compreendem um mosaico de fisionomias vegetais, incluindo pastagens, formações savânicas e florestas de galeria (Oliveira-Filho & Ratter, 2002). O clima é sazonal tropical húmido do tipo Aw, segundo classificação de Köppen, com uma estação chuvosa quente e húmida e uma estação seca mais fria. As temperaturas médias anuais variam em torno de 23,0 a 24,7 °C, enquanto a precipitação média anual é de 1.350 mm, com mais de 80% da precipitação concentrada na estação chuvosa entre novembro e março (Silva, 2000; Klink & Machado, 2005). Para os pontos de ocorrência de espécies localizados na Floresta de Transição Amazônia-Cerrado (sudeste da Amazônia), a região apresenta clima tropical sazonal com uma estação de

estiagem (de maio a outubro) e uma chuvosa (de novembro a abril). O clima é predominantemente do subtipo savana (Aw) com microrregiões características do subtipo monções (Am) e clima tropical chuvoso (A), segundo a classificação de Köppen, com precipitação média anual de cerca de 1.370 mm (máxima de 32,7 °C e mínima de 17,0 °C) (Ratter et al., 1978).

Já para a Floresta Amazônica, os pontos de ocorrência registrados estão em áreas de floresta primária de terra firme, com clima equatorial úmido (Af), com uma estação chuvosa estendendo de novembro a maio e uma estação menos chuvosa entre junho a outubro. A temperatura média do ar não apresenta muita variação em grande parte da região com médias entre 24° a 26 °C com amplitude anual de 1° a 2 °C (Fu et al., 1999; Williams & Satori, 2004). A precipitação pode apresentar uma certa heterogeneidade variando entre 1.766mm a 3.000mm e humidade relativa próxima a 80% (Nepstad et al., 2002; Nobre et al., 2009).

Maiores detalhes e informações sobre o banco de dados analisado neste trabalho podem ser obtidos no primeiro capítulo desta tese.

## *2.2. Dados abióticos*

Nas análises as variáveis climáticas foram representadas por: Temperatura média anual, Temperatura máxima absoluta, Temperatura média máxima, Temperatura mínima absoluta, Temperatura média mínima, todas em escala Celsius (unidade °C). As variáveis foram obtidas no banco de dados WorldClim, versão 2.1. A resolução espacial usada foi de aproximadamente 2,5 minutos (~100 Km<sup>2</sup>) (consulte <http://www.worldclim.org/>) (Fick & Hijmans, 2017). Tais variáveis climáticas demonstram a ocorrência de sazonalidade no clima (Alves-Martins et al., 2018) e heterogeneidade do habitat causada pela variação da temperatura (Brasil et al., 2019), consequentemente influenciando a estruturação das comunidades de Odonata. A latitude e a longitude de cada ponto de ocorrência também foram consideradas.

## *2.3. Análise de dados*

Para testar se a Hipótese da Variabilidade Climática (CVH) será o principal mecanismo proposto, causando a variação da extensão geográfica nos táxons, plotamos a variação da temperatura anual do ponto de ocorrência em que observamos a maior variação na amplitude térmica para cada espécie (Máxima Variabilidade Anual - MAV; que é a

diferença entre a temperatura absoluta mínima e a máxima), em relação à latitude. Esta abordagem permite um teste direto da CVH, examinando se as espécies que exibem maiores extensões latitudinais também apresentarão maior tolerância à variação anual de temperatura. Os padrões foram analisados usando o coeficiente de correlação de Spearman.

A MAV foi mensurada como a maior diferença entre a temperatura absoluta média mínima e a temperatura absoluta média máxima (°C). Para avaliar se as subordens (Zygoptera e Anisoptera) diferiram em sua MAV, utilizamos modelos lineares de efeitos mistos (GLMM), com a distribuição de Poisson ([R] pacote nlme, função lme [Pinheiro et al., 2013]), para analisar a relação da diferença registrada entre as duas medidas que estruturam a variabilidade anual máxima de temperatura e os tamanhos de faixa das espécies. Incluímos os biomas como efeitos aleatórios, para avaliar as possíveis diferenças nas condições ambientais entre os modelos. A variável resposta foi a extensão geográfica de cada espécie, a MAV do ponto em que terá a maior variação em cada região de estudo e subordem como variáveis preditoras. Os modelos de melhor ajuste foram determinados pela comparação dos valores do Critério de Informação de Akaike (AIC) e dos testes da razão de verossimilhança. Calculamos também dois r-quadrados aproximados: o  $r^2$  marginal, que é a proporção da variância explicada apenas pelos efeitos fixos, e o  $r^2$  condicional, proporção da variância explicada pelos efeitos fixos e aleatórios em conjunto (Nakagawa & Schielzeth, 2013). Adotamos nível de significância de  $\alpha = 5\%$ . Todas as análises foram realizadas usando o software R (Team R 2020), versão 3.4.1.

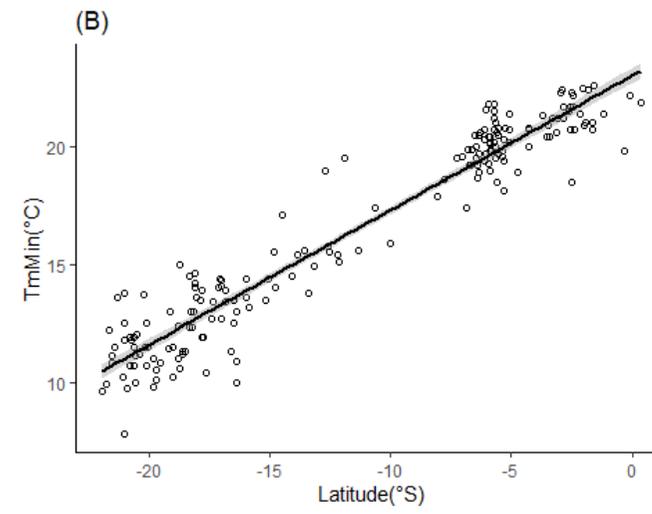
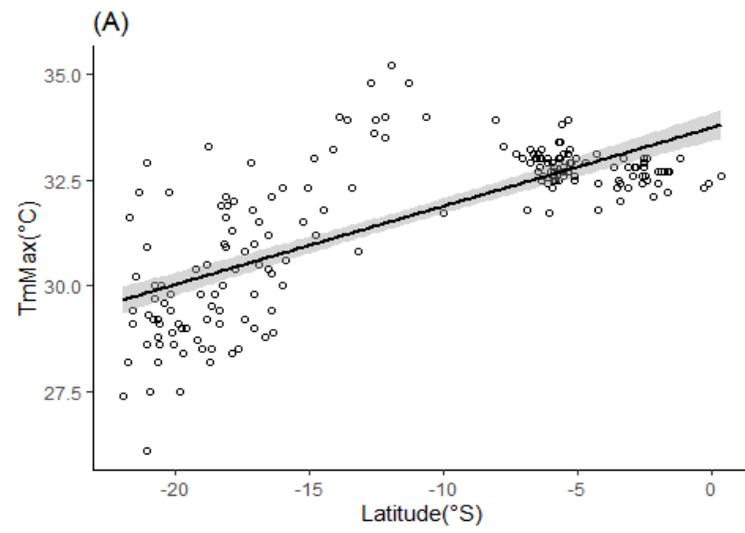
Para testar a autocorrelação espacial dos modelos, avaliamos os valores I de Moran para os resíduos de cada modelo. Consideramos os valores I de Moran  $> 0,15$  como uma indicação de autocorrelação espacial, e os valores I de Moran  $\leq 0,15$  como uma indicação de que os modelos não tinham estrutura espacial significativa (Brasil et al., 2019).

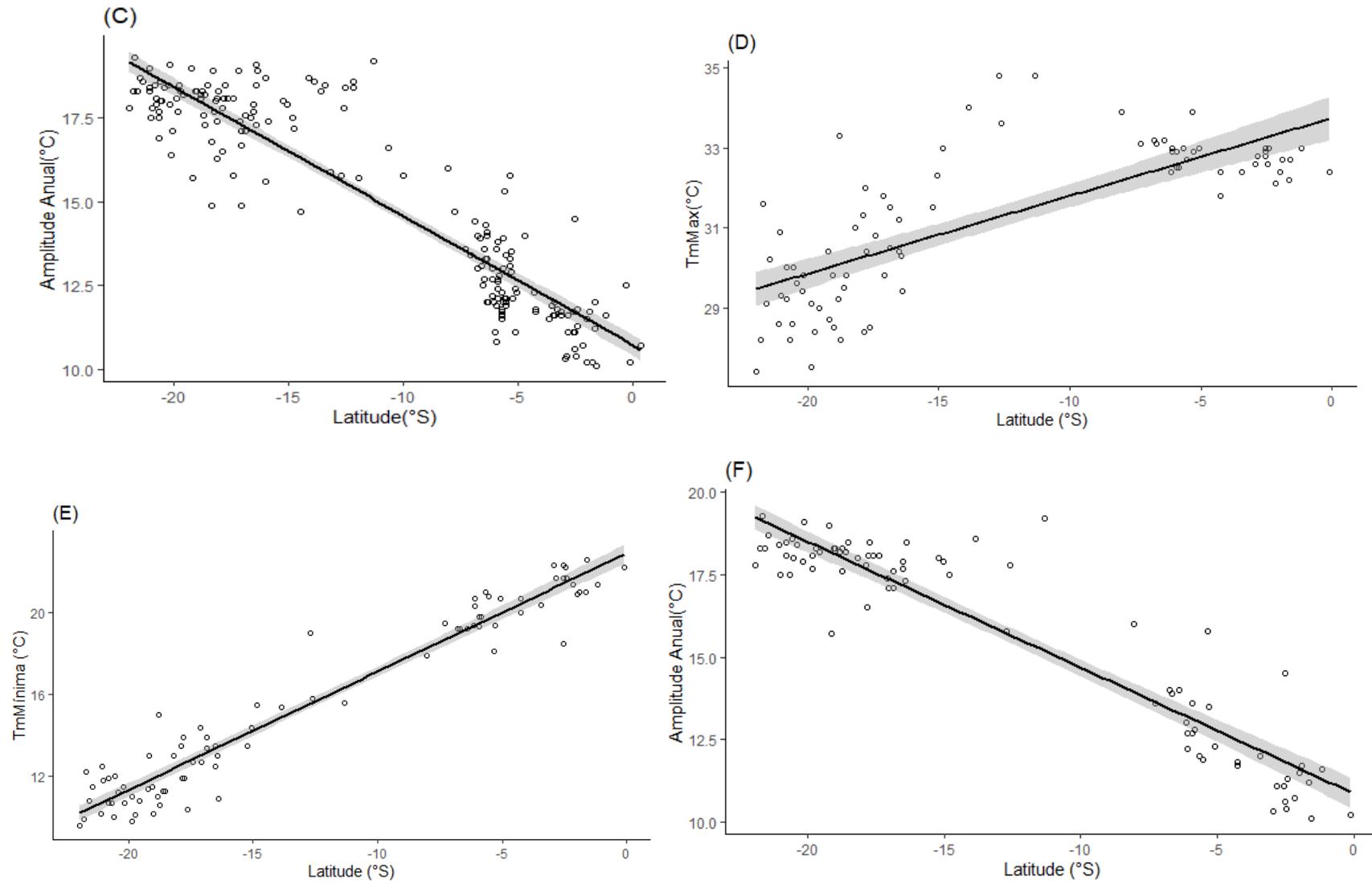
As análises foram realizadas primeiramente com os dados de toda a comunidade de Odonata. Posteriormente, realizamos separadamente para cada uma das duas subordens (Zygoptera e Anisoptera) em virtude das diferenças ecofisiológicas existentes entre elas (Oliveira-Junior & Juen, 2019), abrangendo as três regiões de amostragem. Esse procedimento é importante, para tentar controlar possíveis efeitos de inércia filogenética que pode ser conservada dentro de cada subordem.

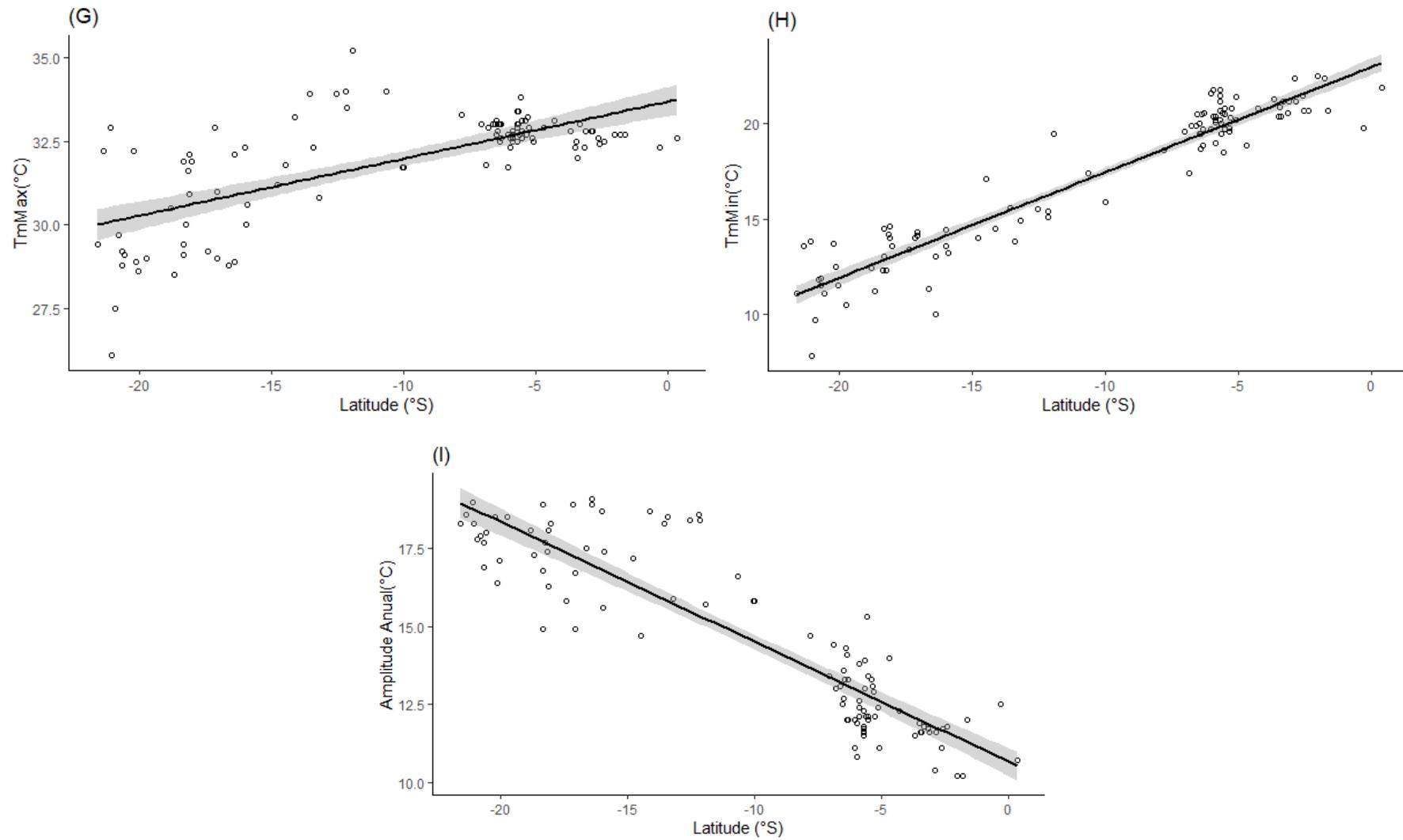
### 3. RESULTADOS

Registramos a ocorrência de 191 espécies de Odonata para o gradiente de Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado. Destas, 86 espécies pertenceram a subordem Anisoptera ocorrendo 31 espécies na Floresta Amazônica, quatro espécies na região de transição Amazônia-Cerrado e 50 espécies no Cerrado, enquanto para Zygoptera registramos a ocorrência de 105 espécies, nas quais 59 ocorrem na Floresta Amazônica, nove espécies na região de transição Amazônia-Cerrado e 37 espécies no Cerrado.

Detectamos relações positivas entre a extensão geográfica das espécies (amplitude latitudinal) e as temperaturas absolutas máxima ( $R^2 = 0,534$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 2A) e mínima ( $R^2 = 0,922$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 2B), e uma relação negativa para a amplitude térmica absoluta anual ( $R^2 = 0,845$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 2C), ao longo do gradiente ambiental. Nas latitudes mais ao Sul do gradiente, observamos uma maior amplitude na temperatura do que nas latitudes mais próximas da linha do equador, provavelmente causada por um gradiente mais acentuado nas temperaturas mínimas.



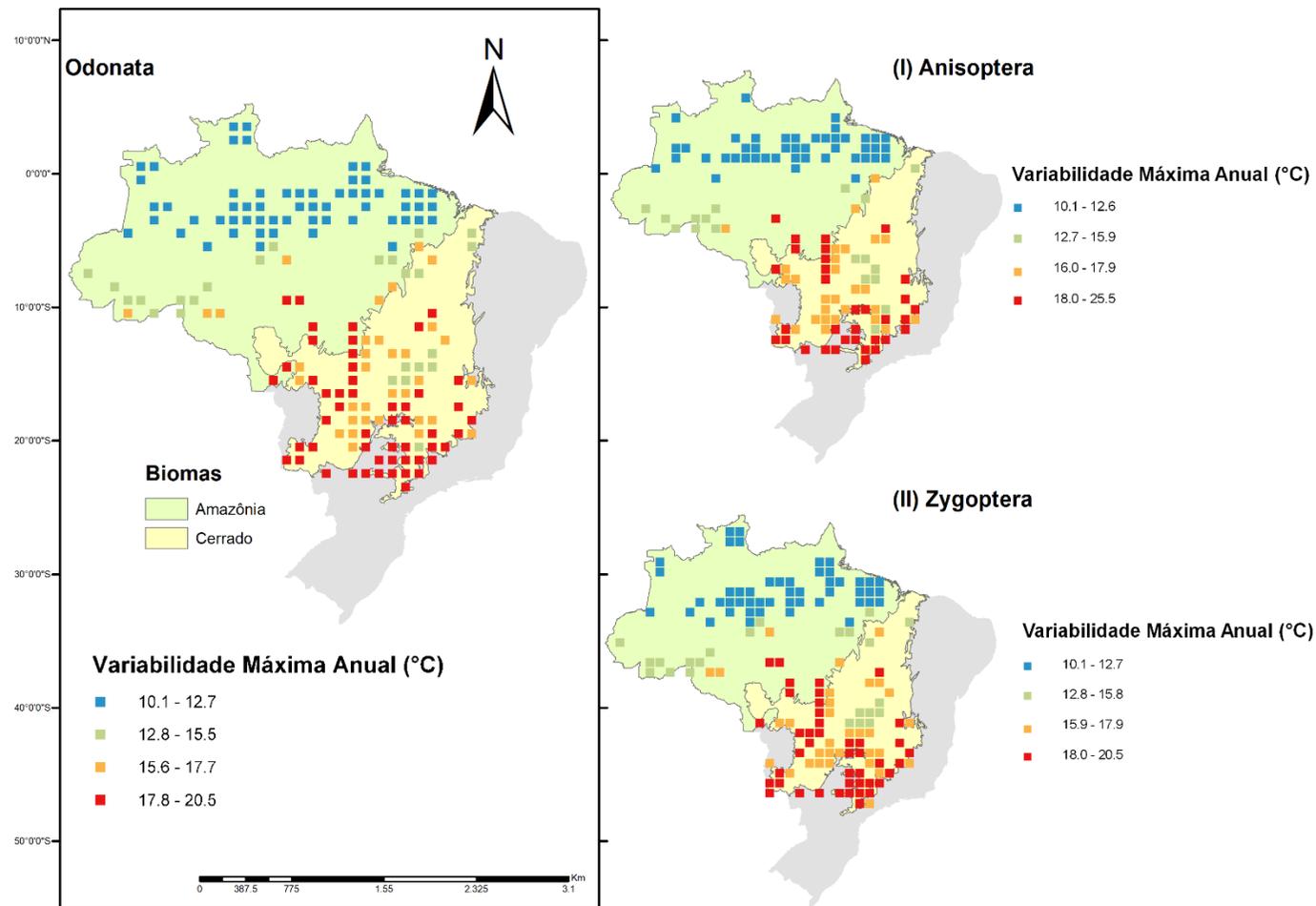




**Figura 2.** Regressão linear para o conjunto total de espécies de Odonata entre latitude (°S) e (A) temperatura absoluta máxima – TmMax ( $R^2 = 0,534$ ;  $p < 0,001$ ), (B) temperatura absoluta mínima – TmMin ( $R^2 = 0,992$ ;  $p < 0,001$ ), e (C) amplitude anual absoluta ( $R^2 = 0,845$ ;  $p < 0,001$  para

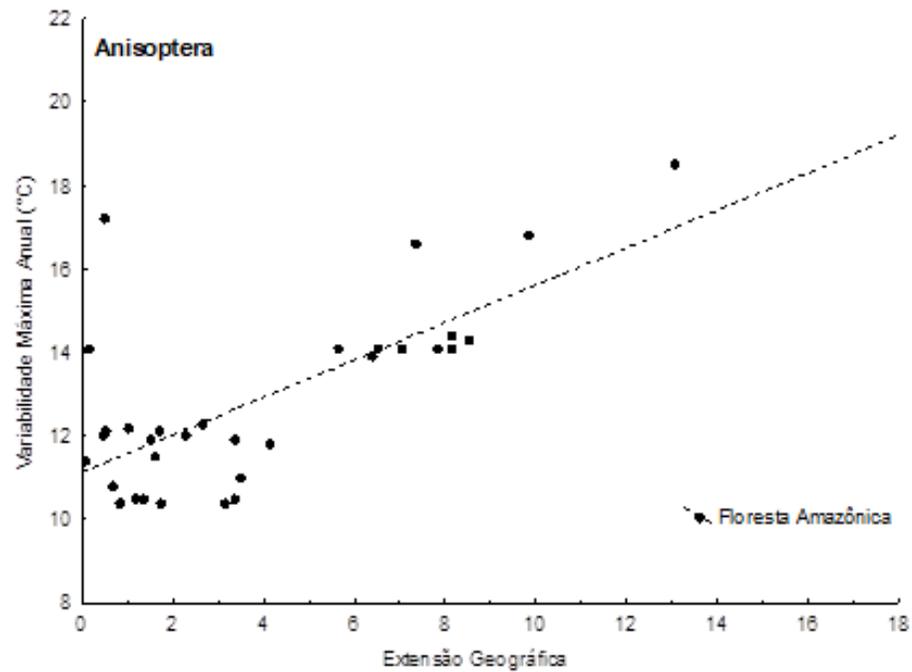
Anisoptera (D) TmMax ( $R^2 = 0,576$  ;  $p < 0,001$  ) , (E) TmMin ( $R^2 = 0,939$  ;  $p < 0,001$  ) e (F) amplitude anual absoluta ( $R^2 = 0,876$  ;  $p < 0,001$  ); para Zygoptera (G) TmMax ( $R^2 = 0,465$  ;  $p < 0,001$  ) , (H) TmMin ( $R^2 = 0,900$  ;  $p < 0,001$  ) e (I) amplitude anual absoluta ( $R^2 = 0,805$ ;  $p < 0,001$ ) ao longo do gradiente ambiental de Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado. A linha contínua denota o modelo linear; as sombras em cinza denotam o intervalo de confiança.

Ao analisarmos a Hipótese da Variabilidade Climática (CVH), através da variabilidade máxima anual (MAV) entre as faixas de abrangência das espécies, identificamos um gradiente latitudinal na variação da temperatura similar tanto para o conjunto total de espécies quanto para as duas subordens, apresentando uma MAV bem menor na Floresta Amazônica do que no Cerrado, aumentando em direção ao Sul do gradiente ambiental (Figura 3). Houve também um aumento significativo da extensão geográfica dos Anisoptera apenas no bioma Floresta Amazônica ( $R^2 = 0,597$ ,  $p < 0,001$ ; Figura 4A) enquanto que, para os Zygoptera observamos um aumento da extensão geográfica das espécies através do gradiente latitudinal ( $R^2 = 0,128$ ,  $p = 0,04$ ; Floresta Amazônica;  $R^2 = 0,292$ ,  $p < 0,001$ ; Cerrado, Figura 4B) , sendo que os resultados para o bioma de Floresta de Transição Amazônia-Cerrado (Anisoptera  $R^2 = 0,549$ ,  $p = 0,09$ ; Zygoptera  $R^2 = 0,040$ ,  $p = 0,41$ ) e Cerrado (Anisoptera  $R^2 = 0,025$ ,  $p = 0,26$ ), não foram significativos, contrariando a nossas previsões para Zygoptera e corroborando parcialmente nossa previsão para Anisoptera (Figura 5).

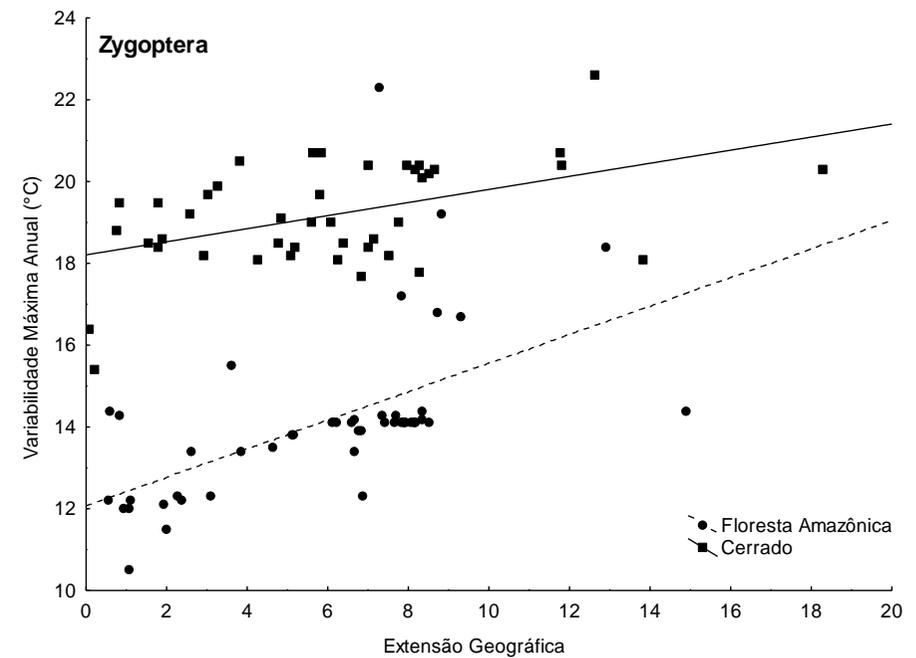


**Figura 3.** Variabilidade Máxima Anual (MAV) para o conjunto total das espécies de Odonata; (I) MAV para a subordem Anisoptera e (II) MAV para a subordem Zygoptera ao longo do gradiente ambiental de Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado, Brasil.

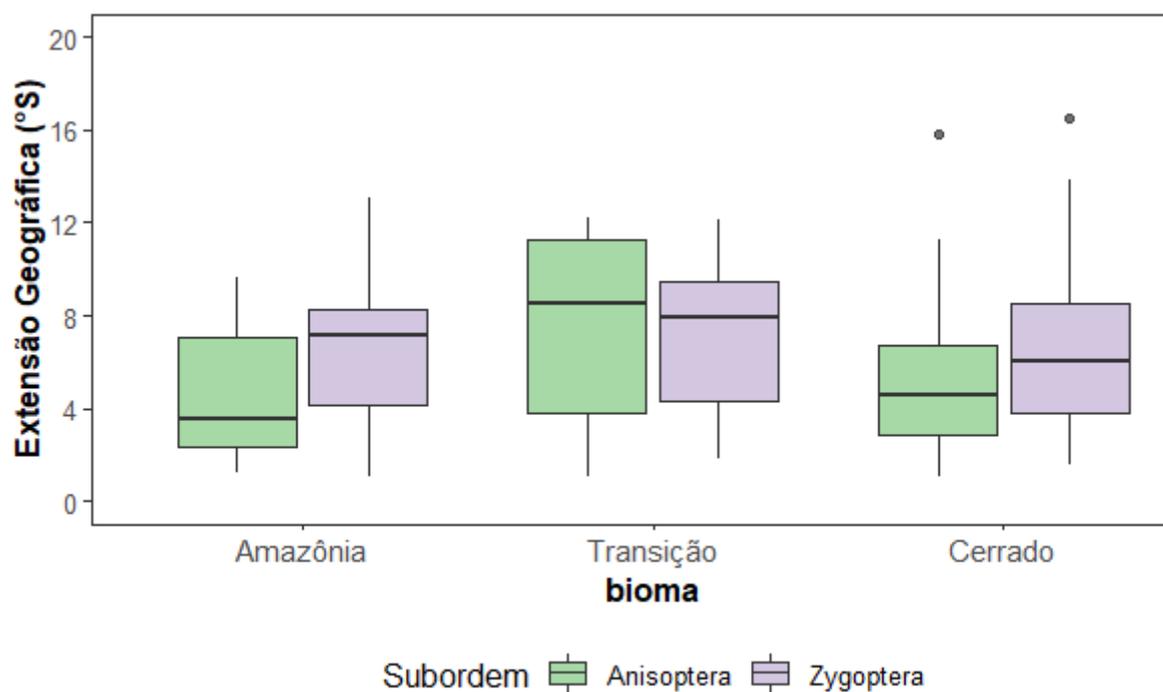
(A)



(B)



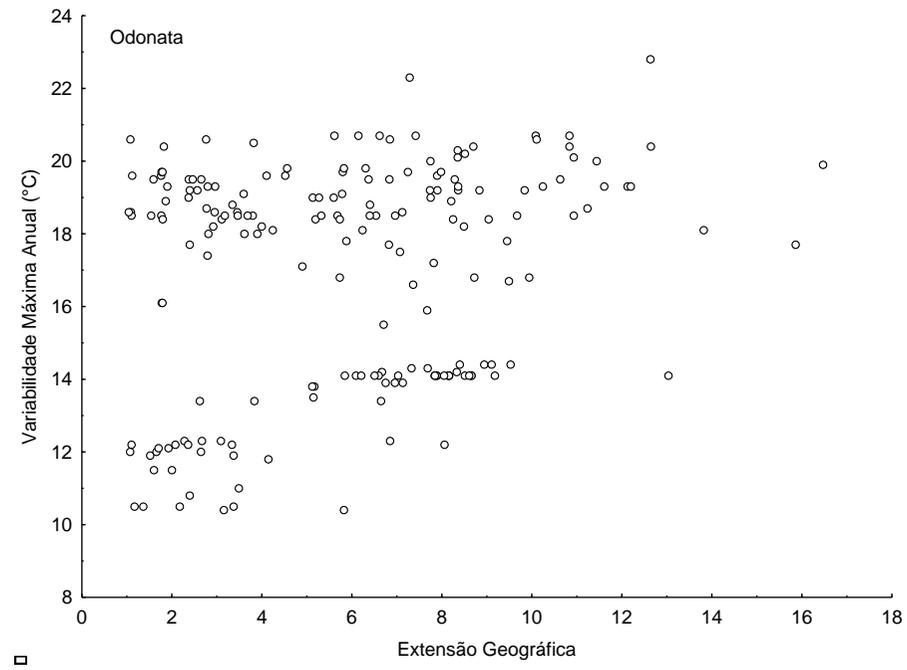
**Figura 4.** Relação entre a extensão geográfica e a MAV para (A) Anisoptera (Amazônia:  $R^2 = 0,597$ ;  $p < 0,001$ ) e (B) Zygoptera (Amazônia:  $R^2 = 0,292$ ;  $p < 0,001$ ; Cerrado:  $R^2 = 0,128$ ;  $p = 0,04$ ) ao longo do gradiente ambiental de Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado.



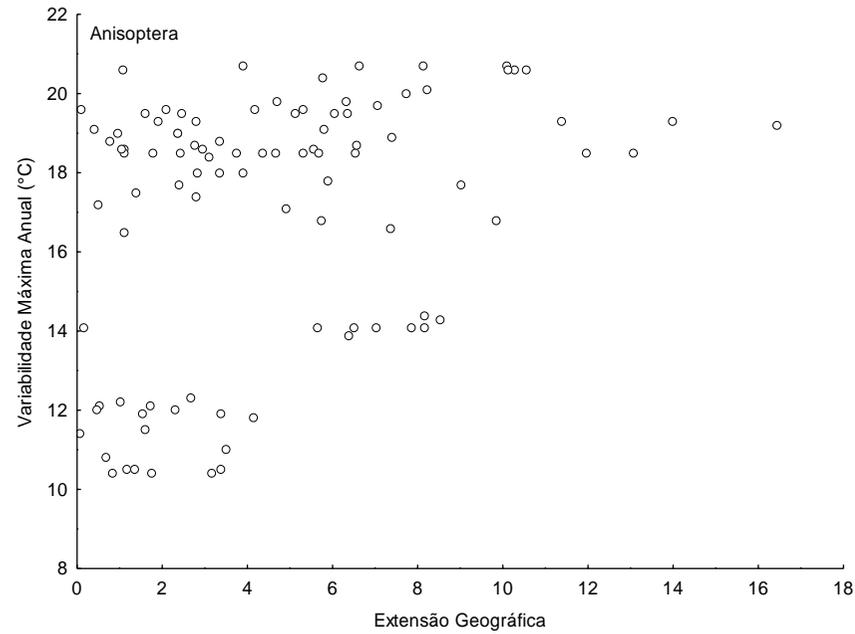
**Figura 5.** Boxplot da variação da extensão geográfica das espécies de Anisoptera e Zygoptera ao longo do gradiente latitudinal de Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado. As caixas representam o intervalo interquartil, as linhas horizontais nas caixas representam a mediana, as barras verticais representam a variância e os círculos os outliers.

Ao realizarmos a regressão da MAV dos pontos de ocorrência das espécies em que a amplitude da temperatura foi mais acentuada contra a extensão latitudinal (Figura 6), observamos uma correlação positiva entre a MAV e a extensão geográfica para o conjunto total de espécies de Odonata ( $r_s = 0,210$ ;  $p = 0,003$ ; Figura 6A) e para ambas as subordens: Anisoptera ( $r_s = 0,339$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 6B; Zygoptera  $r_s = 0,365$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 6C).

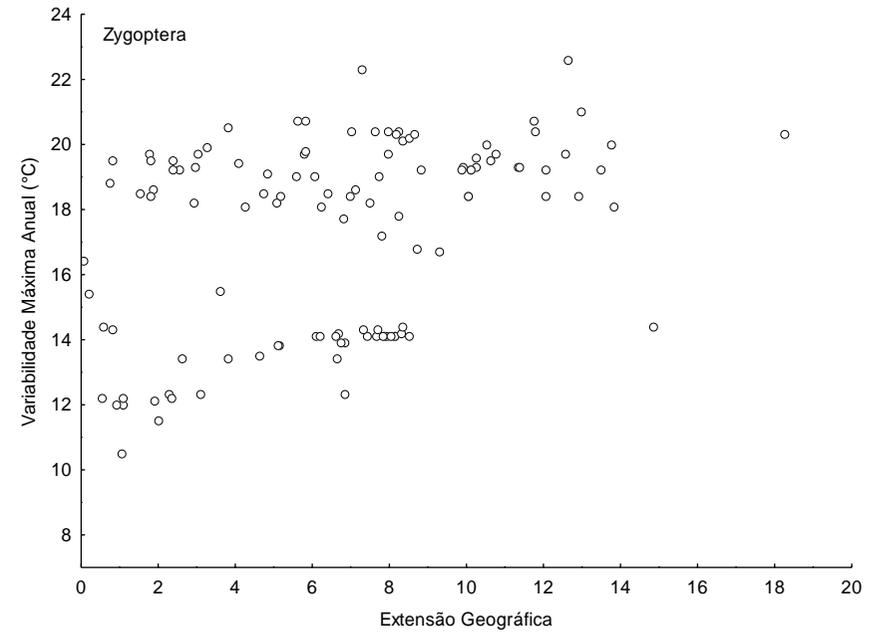
(A)



(B)



(C)



**Figura 6.** Correlação entre a Variabilidade Máxima Anual (MAV), como uma medida da variabilidade climática, e a extensão geográfica para Conjunto total de espécies de Odonata (A); Anisoptera (B) e Zygoptera (C), ao longo do gradiente ambiental de Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado, Brasil.

Apesar da evidência significativa para a autocorrelação espacial, ela foi relativamente baixa (Moran's  $I < 0.15$ ; Tabela 1), conseqüentemente, com poucos efeitos sobre os modelos analisados. O modelo com melhor ajuste e poder de explicação da variação da extensão geográfica das espécies ao longo do gradiente foi o que levou em consideração a adição das variáveis preditoras MAV e a subordem com um pseudo  $r^2$  de aproximadamente 26% (Tabela 1), indicando uma influência significativa da Variabilidade Máxima Anual da temperatura (MAV) e da subordem, para as espécies de Odonata (Tabela 2).

**Tabela 1.** Modelos lineares generalizados mistos (GLMM), representando diferentes preditores para explicar a relação da variabilidade climática (CVH) através da variabilidade máxima anual da temperatura (MAV) e a extensão geográfica das espécies de Odonata (range) ao longo do gradiente latitudinal de Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado. Preditoras: **MAV** - Variabilidade Máxima Anual ( $^{\circ}\text{C}$ ); **SUB** - Subordem. **R<sup>2</sup>**: proporção da variância explicada apenas pelos efeitos fixos. Autocorrelação espacial dos resíduos dos modelos estimado pelo I de Moran, **SD** – desvio padrão da autocorrelação espacial dos resíduos.

Grupo	Modelo	K	AICc	$\Delta\text{AICc}$	Wi	R <sup>2</sup>	Moran's I	SD	P
Odonata  (Variável resposta: Range Size)	MAV + SUB	5	971,78	0	0,77	0,262	0,06	$\pm 0,01$	<0,001
	MAV	4	974,22	2,44	1	0,268	0,06	$\pm 0,01$	<0,001
	SUB	4	987,83	16,05	1	0,042	0,07	$\pm 0,01$	<0,001
	Null	3	994,1	22,32	1	0	0,07	$\pm 0,01$	<0,001

**Tabela 2.** Resultado da análise de variância do modelo de melhor ajuste para a extensão geográfica das espécies de Odonata ao longo do gradiente ambiental de Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado, Brasil. Preditores: Variabilidade Máxima Anual (MAV) e Subordem.

Modelo		Estimate	Std. Error	t-value	P
range ~ MAV + subordem + (1   bioma)	Intercept	-5,914	2,491	-2,373	0,018
	Subordem Zygoptera	0,950	0,457	2,079	0,040
	MAV	0,662	0,130	5,068	<0,001

Sumarizamos que os principais resultados foram: (1) a variabilidade climática encontrada nas latitudes maiores foi a principal responsável pela variação na extensão geográfica das espécies; (2) Zygoptera teve sua extensão geográfica afetada pela latitude e pela temperatura, apresentado um aumento positivo da Amazônia em direção ao Cerrado; (3) para Anisoptera encontramos apenas efeito positivo da latitude e temperatura para o aumento da extensão geográfica na Amazônia, não corroborando as nossas previsões (Tabela 3).

**Tabela 3.** Descrição das predições relacionadas à Hipótese da Variabilidade Climática, de acordo com o gradiente latitudinal ao longo da Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado. Preditor: Variabilidade Máxima Anual – MAV (maior diferença entre temperatura absoluta máxima – Tmax e temperatura absoluta mínima – Tmin do alcance geográfica das espécies).

Hipótese	Predição	Preditor	Subordem	Situação
Hipótese da variabilidade climática (CVH) - H1	Maior extensão geográfica na Floresta Amazônica com menor variabilidade climática;	MAV + Subordem	Zygoptera	Não corroborada
Hipótese da variabilidade climática (CVH) - H2	Extensão geográfica semelhante ao longo do gradiente latitudinal;	MAV + Subordem	Anisoptera	Não corroborada

#### 4. DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstraram que a CVH foi confirmada para ambas as subordens de Odonata (Anisoptera e Zygoptera). Quanto maior as faixas de extensão latitudinal das espécies maior a sua amplitude de tolerância observada ao longo do gradiente ambiental (Amazônia-Cerrado), dada pela medida da Variabilidade Máxima Anual (MAV), que cada espécie experimentou dentro da sua faixa de ocorrência. Sendo assim, a capacidade de uma espécie em tolerar uma maior variabilidade permitirá que ela se disperse com maior facilidade ao longo dos gradientes climáticos em uma paisagem (Pintor et al., 2015).

O modelo que melhor explicou as variações observadas para a extensão geográfica das espécies de Odonata ao longo do gradiente ambiental incluiu a relação do efeito aditivo da Variabilidade Máxima Anual da temperatura (MAV) e subordem. Porém nossos resultados foram diferentes das nossas predições. Observamos que tanto Anisoptera como Zygoptera, apresentaram uma variação em sua extensão latitudinal ao longo do gradiente ambiental, quanto maior a MAV maiores foram seus alcances. No entanto, ao contrário do que esperávamos, o alcance geográfico foi maior para Zygoptera do que para Anisoptera (Figura 5). Além disso, a extensão geográfica das espécies foi maior em geral nas áreas de transição, apesar dos resultados não serem significativos, quando comparados aos de Cerrado e Amazônia. Isso provavelmente ocorre por não existirem espécies que são endêmicas da região de transição. Nessa área de transição, ocorrem tanto espécies que possuem uma ampla distribuição geográfica na Amazônia e no Cerrado (Juen et al., 2014;

Brasil et al., 2014; Bastos et al., 2019), conferindo a estas espécies uma maior extensão geográfica de ocorrência.

Nossa premissa era de que a extensão geográfica das espécies de Zygoptera seria bem mais restrita, uma vez que com base na teoria ecofisiológica (De Marco et al., 2015) a maioria das espécies dessa subordem seriam restritas aos riachos com maior cobertura vegetal, por serem organismos menores, que passam grande parte do tempo pousados e são espécies especialistas florestais (De Marco & Resende, 2002; Carvalho et al., 2018). Por outro lado, para as espécies da subordem Anisoptera, era esperado que independente do bioma, e, portanto, independente das variações observadas pela MAV, apresentariam maior extensão geográfica, pois de acordo com seus requisitos ecofisiológicos, seriam pouco afetadas pela variação climática ao longo do gradiente ambiental (ver De Marco et al., 2015). Essa inversão nos padrões, pode tanto estar relacionada com os mecanismos de dispersão, associadas as características ecofisiológicas das espécies, bem como a história evolutiva do clado, apresentando um conservadorismo de nicho a partir de seus ancestrais.

Trabalhos que abordam comportamentos de dispersão dos Odonatas entre áreas abertas e florestadas, demonstram que determinadas espécies apresentam preferências para dispersarem mais em áreas abertas do que em áreas florestadas (ver French & Mccauley, 2019; 2018). Pois florestas podem atuar como obstáculo para sua a dispersão (por exemplo, *Leucorrhinia hudsonica*, Chin & Taylor, 2009), tornando-se locais energeticamente ineficientes para organismos ectotérmicos, devida a reduzida radiação solar disponível para a termorregulação (De Marco et al., 2015). A presença de uma matriz aberta (região de transição e Cerrado) é provavelmente importante para facilitar o movimento dos indivíduos. No entanto, as florestas não funcionam como barreiras de movimento para todas as espécies de libélulas (French & Mccauley, 2019). Dessa forma, as florestas pode limitar os movimentos locais dos indivíduos, mas não como uma barreira estrutural completa, pois são áreas que além de garantirem refúgio, oferecem também sítios para o forrageamento ou para pernoitarem entre pequenos intervalos (Corbet, 1999; Timofeev, 2016).

Outro ponto que devemos levar em consideração, são os fatores históricos-evolutivos que cada espécie apresenta, estruturando suas estreitas relações com o ambiente onde vivem. Os fatores históricos e evolutivos são importantes para entendermos os mecanismos que atuam nos processos ecológicos e comportamentais das espécies. Por exemplo, uma possível explicação para o alcance geográfico dos Zygoptera ao longo do gradiente ambiental, contrariando nossa predição, pode ser devido a sua origem evolutiva que é anterior ao surgimento da Floresta Amazônica. Odonata é um grupo monofilético, surgindo durante o

Permiano há aproximadamente 270 milhões de anos atrás (Grimaldi & Engel, 2005; Misof, 2014), no Brasil seus registros datam desde o Paleozoico (Permiano), com os primeiros registros fósseis na Formação Irati, Bacia do Paraná (Moura-Júnior et al., 2018), aproximadamente há 251 milhões de anos atrás. O processo histórico de modificação da paisagem na Floresta Amazônica ocasionado por eventos geológicos se estabeleceu ao longo do período Mioceno, entre 5 e 25 milhões de anos atrás (Hoorn, 1993; Borges, 2007), sendo dessa forma um processo mais recente do que o surgimento do grupo de Odonata na região estudada. Portanto, o grupo teve muito tempo para evoluir junto com a formação da região, e a ocupação do ambiente florestal pelo grupo pode ter sido uma característica derivada que as espécies adquiriram ao longo de seu processo evolutivo.

Durante os processos de modificação da paisagem da Floresta Amazônica, evidenciou-se o soerguimento da cordilheira dos Andes e uma alteração no fluxo de drenagem da bacia coincidindo com grandes quantidades de sedimentos sendo depositados no noroeste e oeste da Amazônia. Ao final do Mioceno o paleo-ambiente regional foi extensivamente dominado por rios, lagos e brejos (Hoorn, 1994a). Alterações climáticas globais através da diminuição nas concentrações de dióxido de carbono na atmosfera, resultaram em uma transição climática que favoreceu o resfriamento da Terra (Zachos et al., 2001; Pagani et al., 2005), o que permitiu a formação das camadas de gelo em altas latitudes e deixando as temperaturas da Terra mais amenas, tornando o clima mais frio e seco, contribuindo dessa maneira para a retração das formações de florestas tropicais em detrimento do avanço de áreas savânicas pelo globo (Haffer, 1969; Mayle & Beerling, 2004; Borges, 2007; Werneck, et al., 2011). Esta teoria postula períodos secos em que a paisagem da Amazônia foi dominada por savanas, restringindo as florestas às porções mais úmidas da bacia (teoria dos refúgios, Haffer, 1969). Esse avanço e retração das florestas poderiam ter influenciado a distribuição dos Zygoptera, que mesmo com todos seus requerimentos ecofisiológicos adaptados para a região florestal, apresentaram seus maiores alcances em áreas abertas. Dessa maneira, com a diminuição da temperatura da Terra, pode ter proporcionado um cenário adequado para a expansão dos Odonatas generalistas ambientais em áreas abertas, os quais possuíam maior plasticidade ambiental e que posteriormente se adaptaram e especializaram em ambientes florestais.

As origens da biota do Cerrado datam do Cretáceo tardio, presumivelmente evoluindo de ecossistemas pré-savânicos entre 145 e 65 milhões de anos (Aguiar et al., 2020; Colli, 2005; Ratter et al., 1997; Romero, 1993). De acordo, com os resultados de Aguiar et al. (2020), biomas semelhantes a savanas, encontradas na América do Sul, possivelmente

estavam presentes desde o Paleoceno (65 a 55 milhões de anos atrás). Sendo assim, os processos de modificação da paisagem dando origem a formação da Floresta Amazônica, se estabeleceram bem depois da provável formação das áreas abertas. Evidências essas que mais uma vez demonstram que o centro de formação e distribuição de Odonata pode ter origem em áreas abertas e corroborando com os resultados de Carvalho et al. (2019, não publicado) que apontam uma continuidade de diversificação em ambientes de vegetação aberta, para posteriormente se estabelecer em áreas com formação florestal mais densa, justificando o maior alcance geográfico das espécies na transição entre a floresta e áreas abertas.

De acordo com a teoria de conservação de nicho filogenético (Peterson et al., 1999; Ackerly, 2003; Wiens, 2004; Wiens & Donoghue, 2004), os organismos na base da origem evolutiva das espécies são capazes de compartilharem seu nicho fundamental com suas linhagens derivadas, determinando quais condições ambientais podem tolerar, definindo quais regiões poderão se dispersar e a natureza das barreiras ecológicas à sua dispersão. Por outro lado, a evolução do nicho permite que uma linhagem evolutiva e seus descendentes se dispersem em novos habitats com características ambientais diferentes, podendo persistir em ambientes transitórios. Segundo Carvalho et al. (2019, não publicado), desde a origem até a especialização para um determinado habitat (ex. Florestal), os Odonata passaram por áreas de transição, sendo que nessas áreas tiveram que experimentar uma variedade de modificações tanto em condições ambientais quanto comportamentais. Tendo sua originarem em áreas abertas, encontrando um cenário adequado para sua dispersão, os Odonatas ancestrais, que possuíam uma plasticidade ambiental maior, compartilharam estas características com seus descendentes, havendo dessa maneira um conservadorismo de nicho dentro do clado (Wiens & Donoghue, 2004). Assim o nicho ancestral pode ter determinado a dispersão dos organismos pelas áreas abertas e transicionais. Nestas áreas transicionais, consideradas componentes altamente dinâmicos da paisagem, suportando níveis mais altos de produtividade (Wiens, 1992; Fagan et al., 2003), onde as espécies encontram uma grande variedade de micro-habitat fornecendo condições limiares para a ocorrência tanto de espécies mais exigentes e sensíveis (Gosz, 1992; Risser, 1995) quanto para espécies generalistas (Wiens, 1992; Fagan et al., 2003). Em consequência disso, os Odonata conseguiram se dispersar de forma ampla, persistindo em ambientes de transição, possuindo um maior alcance na sua extensão geográfica nestas áreas, para posteriormente se especializarem em um determinado tipo de habitat, apresentando um conservadorismo de nicho ao longo de seu processo histórico evolutivo.

Levando em consideração a teoria de conservação de nicho filogenético proposta por Wiens & Donoghue, (2004), e de acordo com os resultados de Carvalho et al. (2019, dados não publicados), os ancestrais comuns dos Odonata amazônicos não eram de habitat florestal sendo provavelmente originados em ambientes abertos, e que a transição para um estado florestal seria possível quando houvesse a passagem por um estado intermediário. Justificando dessa maneira um aumento em sua extensão geográfica à medida que foram avançando ao longo das áreas de transição até o cerrado, conservando as características ancestrais, mas tendo como origem evolutiva áreas abertas e somente mais tarde se tornarem especialistas de algum tipo de habitat.

Portanto, em nosso estudo destacamos que a distribuição das espécies de Odonata pode ser afetada por múltiplos processos. Além das características ambientais e ecológicas ao longo de um gradiente ambiental, os processos históricos e evolutivos relacionados com a origem de um determinado clado, também foram importantes para explicar a variação da extensão geográfica das espécies ao longo do gradiente latitudinal. Esses resultados ilustram como a história biogeográfica pode influenciar os padrões de evolução e adaptação das espécies e esperamos com isso, contribuir para que futuros trabalhos possam abordar conceitos evolutivos como relações filogenéticas entre espécies e mecanismos de conservadorismo de nicho, para que possam responderem os questionamentos sobre as diferenças de alcances geográficos e variação latitudinal das espécies de Odonata.

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ackerly, D. D. (2003). Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164, S165–S184.

Addo-Bediako, A., Chown, S. L. & Gaston, K. J. (2000). Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267, 739–745. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.106>

Aguiar, A. J. C., Melo, G. A. R., Vasconcelos, T. N. C., Goncalves, R. B., Giugliano, L. & Martins, A. C. (2020). Biogeography and early diversification of Tapinotaspidini oil-bees support presence of Paleocene savannas in South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 143, 10. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106692>

Alves-Martins, F., Calatayud, J., Medina, N. G., De Marco, P., Juen, L., & Hortal, J. (2018). Drivers of regional and local diversity of Amazon stream Odonata. *Insect Conservation and Diversity*, <http://dx.doi.org/10.1111/icad.12327>

Bastos, R. C., Brasil, L. S., Carvalho, F. G., Calvão, L. B., Silva, J. O. D. A., & Juen, L. (2019). Odonata of the state of Maranhão, Brazil: Wallacean shortfall and priority areas for faunistic inventories. *Biota Neotropica*, 19(4).

Borges, S. H. (2007). Análise biogeográfica da avifauna da região oeste do baixo Rio Negro, amazônia brasileira. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24 (4), 919–940.

Bozinovic, F., Calosi, P., & Spicer, J. I. (2011). Physiological Correlates of Geographic Range in Animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42, 155-79.

Brasil, L. S., Andrade, A. F. A., Ribeiro, B. R., Spigoloni, Z. A., Juen, L & De Marco, P. Jr. (2021). A niche-based gap analysis for the conservation of Odonata species in the Brazilian Amazon. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, No prelo.

Brasil, L. S., Giehl, N. F. D. S., Almeida, S. M., Valadão, M. B. X., dos Santos, J. O., Pinto, N. S., & Batista, J. D. (2014). Does the damming of streams in the southern Amazon basin affect dragonfly and damselfly assemblages (Odonata: Insecta)? A preliminary study. *International Journal of Odonatology*, 17(4), 187-197.

Brasil, L. S., Oliveira-Junior, 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 Amazonn Zygoptera. *Insect Conservation and Diversity*, 11(2), 174-184.

Brasil, L. S., Silverio, D. V., Cabette, H. S. R., Batista, J. D., Vieira, T. B., Dias-Silva, K., ... & Juen, L. (2019). Net primary productivity and seasonality of temperature and precipitation are predictors of the species richness of the Damselflies in the Amazon. *Basic and Applied Ecology*, 35, 45-53.

Brattstrom, B. H. (1968). Thermal acclimation in Anuran amphibians as a function of latitude and altitude. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 24, 93–111. [https://doi.org/10.1016/0010-406X\(68\)90961-4](https://doi.org/10.1016/0010-406X(68)90961-4)

Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *The american naturalist*, 124(2), 255-279.

Calosi, P., Bilton, D. T., & Spicer, J. I. (2008). Thermal tolerance, acclimatory capacity and vulnerability to global climate change. *Biology letters*, 4(1), 99-102.

Calosi, P., Bilton, D. T., Spicer, J. I., Votier, S. C., & Atfield, A. (2010). What determines a species' geographical range? Thermal biology and latitudinal range size

relationships in European diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Journal of Animal Ecology*, 79, 194–204.

Carvalho, F. G. Métodos comparativos filogenéticos para avaliar a distribuição de Odonata (Insecta) na Amazônia brasileira. Tese (Doutorado em Ecologia). Instituto de Ciências Biológicas Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental. Pará, p. 90. 2019.

Carvalho, F. G., de Oliveira Roque, F., Barbosa, L., de Assis Montag, L. F., & Juen, L. (2018). Oil palm plantation is not a suitable environment for most forest specialist species of Odonata in Amazonia. *Animal Conservation*, 21(6), 526-533.

Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533-2547.

Chin, K. S., & Taylor, P. D. (2009). Interactive effects of distance and matrix on the movements of a peatland dragonfly. *Ecography*, 32(5), 715-722.

Colli, G. R. (2005). *As origens e a diversificação da herpetofauna do Cerrado*. In: Scariot A, Souza-Silva JC, Felfili JM (eds) Cerrado: Ecologia. Biodiversidade e Conservação Ministério do Meio Ambiente, Brasília-DF, pp 247–264.

Conrad, K. F., Willson, K. H., Harvey, I. F., Thomas, C. J., & Sherratt, T. N. (1999). Dispersal characteristics of seven odonate species in an agricultural landscape. *Ecography*, 22(5), 524-531.

Conrad, K. F., Willson, K. H., Whitfield, K., Harvey, I. F., Thomas, C. J., & Sherratt, T. N. (2002). Characteristics of dispersing *Ischnura elegans* and *Coenagrion puella* (Odonata): age, sex, size, morph and ectoparasitism. *Ecography*, 25(4), 439-445.

Corbet, P. S. & May, M. L. (2008). Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. *International Journal of Odonatology*, 11, 155–71.

Corbet, P. S. (1999) *Dragonflies: behavior and ecology of Odonata*. Ithaca, NY: Comstock Publ. Assoc. 829 p.

Córdoba-Aguilar, A. (2008). *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press Inc. New York.

De Marco, P., & Vianna, D. M. (2005). Distribuição do esforço de coleta de Odonata no Brasil - Subsídios para escolha de áreas prioritárias para levantamentos faunísticos. *Lundiana*, 6, 13–26.

De Marco, P. J., Latini, A. O. & Resende, D. C., (2005). Thermoregulatory Constraints on Behaviour: Patterns in a Neotropical Dragonfly Assemblage. *Neotropical Entomology* 34, 155-162. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2005000200002>

De Marco, P., Batista, J. D., & Cabette, H. S. R. (2015). Community assembly of adult odonates in tropical streams: An ecophysiological hypothesis. *PLoS ONE*, 10.

Doebeli, M., & Dieckmann, U. (2003). Speciation along environmental gradients. *Nature*, 421(6920), 259-264.

Dumont, H. J., & Desmet, K. (1990). Trans-sahara and transmediterranean migratory activity of *Hemianax ephippiger* (Burmeister) in 1988 and 1989 (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica*, 19, 181–186.

Endler, J. A. (1977). *Geographic variation, speciation, and clines*. Princeton University Press.

Fagan, W. F., Fortin, M. J., & Soykan, C. (2003). Integrating edge detection and dynamic modeling in quantitative analyses of ecological boundaries. *Bioscience*, 53, 730.

Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas: New climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>

French, S. K. & McCauley, S. J. (2018). Canopy cover affects habitat selection by adult dragonflies. *Hydrobiologia*, 818, 129–143.

French, S. K., & McCauley, S. J. (2019). The movement responses of three libellulid dragonfly species to open and closed landscape cover. *Insect Conservation and Diversity*, 12(5), 437-447.

Fu, R., B. Zhu, B., & Dickinson, R. E. (1999). How do atmosphere and land surface influence seasonal changes of convection in the tropical Amazon? *Journal of Climate*, 12, 1306–1321.

Garrison, R. W., & von Ellenrieder, N. (2015). Damselflies of the genus *Argia* of the Guiana Shield (Odonata: Coenagrionidae). *Zootaxa*, 4042, 1-134. doi: 10.11646/zootaxa.4042.1.1.

Gaston, K. J. & Chown, S. L. (1999). Why Rapoport's rule does not generalise. *Oikos*, 84, 309–312. <https://doi.org/10.2307/3546727>

Gaston, K. J. (1996). Species-range size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 211–220.

Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405(6783), 220-227.

Gaston, K. J. (2003). *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford University Press Inc., New York

Gaston, K. J., & Spicer, J. I. (2001). The relationship between range size and niche breadth: a test using five species of *Gammarus* (Amphipoda). *Global Ecology and Biogeography*, 10(2), 179-188.

Gaston, K. J., Blackburn, T. M., & Spicer, J. I. (1998). Rapoport's rule: time for an epitaph? *Trends in Ecology & Evolution* 13, 70-74.

Gosz, J. R. (1992). Gradient analysis of ecological change in time and space: implications for forest management. *Ecological Applications*, 2, 248-261.

Gray, C. L., Slade, E. M., Mann, D. J., & Lewis, O. T. (2014). Do riparian reserves support dung beetle biodiversity and ecosystem services in oil palm-dominated tropical landscapes?. *Ecology and evolution*, 4(7), 1049-1060.

Grimaldi, D., & Engel, M. S. (2005). *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press. 772 p.

Guisande, C., & Lobo, J. M. (2018). Discriminating well surveyed spatial units from exhaustive biodiversity databases. R package version. 1.3. <http://cran.r-project.org/web/packages/KnowBR>

Gutiérrez-Pesquera, L. M., Tejado, M., Olalla-Tárraga, M. Á., Duarte, H., Nicieza, A., & Solé, M. (2016). Testing the climate variability hypothesis in thermal tolerance limits of tropical and temperate tadpoles. *Journal of Biogeography*, 43(6), 1166-1178.

Haffer, J. (1969). Speciation in Amazon forest birds. *Science*, 165, 131-137.

Hassall, C. (2015). Odonata as candidate macroecological barometers for global climate change. *Freshwater Science*, 34(3), 1040–1049.

Heinrich, B. & Casey, T. M. (1978). Heat transfer in dragonflies: 'fliers' and 'perchers'. *Journal of Experimental Biology*, 74, 17–36.

Hickling, R., Roy, D. B., Hill, J. K., & Thomas, C. D. (2005). A northward shift of range margins in British Odonata. *Global Change Biology*, 11, 502–506, doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.00904.x

Hof, C., Brandle, M., & Brandl, R. (2006). Lentic odonates have larger and more northern ranges than lotic species. *Journal of Biogeography*, 33, 63 –70.

Hoorn, C. (1993). Marine incursions and the influence of Andes tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazon: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 105, 267-309.

Hoorn, C. (1994a). Fluvial palaeoenvironments in the intracratonic Amazonas Basin (Early Miocene – early Middle Miocene, Colombia). *Palaogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology*, 109, 1-57.

Hoorn, C. (1994b). An environmental reconstruction of the paleoamazon River system (Middle-Late Miocene, NW Amazon). *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 112, 187-238.

Hutchinson, G. E. (1981). *An introduction to population ecology*. Yale Univ. Press, New Haven, CT.

Janzen, D. H. (1967). Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101(919), 233-249.

Juen, L., & De Marco, P. (2012). Dragonfly endemism in the Brazilian Amazon: competing hypotheses for biogeographical patterns. *Biodiversity and Conservation*, 21, 3507–3521.

Juen, L., & De Marco, P. Jr. (2011). Odonate biodiversity in terra- firme forest streamlets in Central Amazon: on the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical extents. *Insect Conservation and Diversity*, 4, 265–74.

Juen, L., Oliveira-Júnior, J. M. B., Shimano, Y., Mendes, T. P., & Cabette, H. S. R. (2014). Composição e riqueza de Odonata (insecta) no ecótono Cerrado-Floresta Amazônica em riachos com diferentes níveis de conservação. *Acta Amazonica*, 44, 175-184.

Kearney, M., & Porter, W. (2009). Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology letters*, 12(4), 334-350.

Klink, C. A., & Machado, R. B. (2005). A Conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade*, 1, 1–9.

Koroiva, R., Neiss, U. G., Fleck, G., & Hamada, N. (2020). Checklist of dragonflies and damselflies (Insecta: Odonata) of the Amazonas state, Brazil. *Biota Neotropica*, 20(1), e20190877. <http://dx.doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2019-0877>

Lencioni, F. A. A. (2009). The genus *Idioneura* (Selys) with description of *I. celioi* spec. Nov. (Zygoptera: Protoneuridade). *Odonatologica*, 38, 1-5.

Lencioni, F. A. A. (2013). Diagnoses and discussion of the group 1 and 2 Brazilian species of Heteragrion, with descriptions of four new species (Odonata: Megapodagrionidae). *Zootaxa*, 3685(1), 001–080. doi: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3685.1.1>.

Lobo, J. M., Hortal, J., Yela, J. L., Millán, A., Sánchez-Fernández, D., García-Roselló, E., ... & Guisande, C. (2018). KnowBR: An application to map the geographical

variation of survey effort and identify well-surveyed areas from biodiversity databases. *Ecological Indicators*, 91, 241-248.

Lomolino, M.V., Riddle, B. R., & Brown, J. H. (2006). *Biogeography*, 3rd edn. Sinauer Associates, Sunderland.

Machado, A. B. M., & Bedê, L. C. (2015). Two new genera and nine new species of damselflies from a localized area in Minas Gerais, Brazil (Odonata: Zygoptera). *International Journal of Odonatology*, 18, 269-296. doi: 10.1080/13887890.2015.1072113

Mayle, F. E., Beerling, D. J., Gosling, W. D., & Bush, M. B. (2004). Responses of Amazonian ecosystems to climatic and atmospheric carbon dioxide changes since the last glacial maximum. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1443), 499-514.

Misof, B. (2014). Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 80, 763–767.

Nakagawa, S. & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining  $R^2$  from Generalized Linear Mixed-effects Models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 133-142.

Nepstad, D. C., Moutinho, P. R. S., Dias-Filho, M. B., Davidson, E., Cardinot, G., Markewitz, D., Figueiredo, R., Vianna, N., Lefebvre, P., Ray, D., et al. (2002). The effects of rainfall exclusion on canopy processes and biogeochemistry of an Amazon forest. *Journal of Geophysical Research*, 107, 80–85.

Nobre, C. A., Obregón, G., Marengo, J., Fu, R., & Poveda, G. (2009). Characteristics of Amazon climate: main features. *AGU Geophysical Monograph Series*, 186, 149–162.

Nóbrega, C. C., & De Marco, P. (2011). Unprotecting the rare species: a niche-based gap analysis for odonates in a core Cerrado area. *Diversity and Distributions*, 17, 491– 505.

Olaya, M. (2019). Odonatos en Latinoamérica: la riqueza de nuestra región. *Hetaerina*, 1(2), 4–5.

Oliveira-Filho, A. T., & Ratter, J. A. (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In: Oliveira PS, Marquis RJ (eds) *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. Columbia University Press, New York, pp 121–139.

Oliveira-Junior, J. M. B., & Juen, L. (2019). The Zygoptera/Anisoptera ratio (Insecta: Odonata): a new tool for habitat alterations assessment in Amazonian streams. *Neotropical entomology*, 48(4), 552-560.

Pagani, M., Zachos, J. C., Freeman, K. H., Tipple, B., & Bohaty, S. (2005). Marked decline in atmospheric carbon dioxide concentrations during the Paleogene. *Science*, 309(5734), 600-603.

Paulson, D. (2006). The importance of forests to neotropical dragonflies. *Forests and Dragonflies* (ed. by A. Cordero-Rivera), pp. 79–101. Pensoft Publishers, Sofia, Bulgaria.

Pessacq, P., & Costa, J. M. (2010). *Epipleoneura angeloi* (Odonata: Protoneuridae), a new species from the central region of Brazil. *Zootaxa*, 2721, 55-61. <http://www.mapress.com/zootaxa/2010/f/z02721p061f.pdf>.

Peterson, A. T. (2011). Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38(5), 817-827.

Peterson, A. T. et al. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285, 1265–1267.

Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)*. Princeton University Press.

Pianka, E. R. (1966). Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist*, 100(910), 33-46.

Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual review of ecology and systematics*, 4(1), 53-74.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & the R Development Core Team. (2013). nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-109. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Pinto, A. P. & Almeida, M. V. O. (2016). A taxonomic synopsis of South American Cyanogomphini Carle with description of *Cyanogomphus angelomachadoi* sp. nov. from the Cerrado of Brazil (Odonata: Gomphidae). *Zootaxa*, 4078, 038-069. doi: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4078.1.6>.

Pinto, A. P. (2021). Odonata in Taxonomic Catalog of Fauna of Brasil. PNUD. Available at: <<http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/171>>. Accessed in 18 Jan. 2021

Pintor, A. F., Schwarzkopf, L., & Krockenberger, A. K. (2015). Rapoport's rule: Do climatic variability gradients shape range extent? *Ecological Monographs*, 85, 643–659.

R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

Rapoport, E. (1975). *Areografía: estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México.

Ratter, J. A., Askew, G. P., Montgomery, R. F. & Gifford, D. R. (1978). Observations on vegetation of Northeastern Mato-Grosso. 2. Forests and soils of Rio Suia-Missu area. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B-Biological Sciences*, 203: 191-208.

Ratter, J. A., Ribeiro, J. F., Bridgewater, S. (1997). The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany*, 80, 223–230. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0469>

Risser, P. G. (1995). The status of the science examining ecotones. *Bioscience*, 45, 318-325.

Romero, E. J. (1993). South American paleofloras. In: Goldblatt P (ed) *Biological Relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven and London, pp 62–85.

Seebacher, F., & Franklin, C. E. (2012). Determining environmental causes of biological effects: the need for a mechanistic physiological dimension in conservation biology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1596), 1607-1614.

Sformo, T. & Doak, P. (2006). Thermal ecology of interior Alaska dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Functional Ecology*, 20, 114–23.

Sheldon, K. S., & Tewksbury, J. J. (2014). The impact of seasonality in temperature on thermal tolerance and elevational range size. *Ecology*, 95(8), 2134-2143.

Silva, L. L. (2000). O papel do Estado no processo de ocupação das áreas de Cerrado entre as décadas de 60 e 80. *Caminhos de Geografia*, 1(2): 24-36.

Soberón, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), 19644-19650.

Souza, L. O. I., Costa, J. M. & Oldrini, B. B. (2007). Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo. Retrieved from [http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/guia\\_online](http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/guia_online). Captured on 06 June 2016.

Stevens, G. C. (1989). The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, 133, 240– 56.

Sunday, J. M., Bates, A. E., Kearney, M. R., Colwell, R. K., Dulvy, N. K., Longino, J. T., & Huey, R. B. (2014). Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(15), 5610-5615.

Timofeev, A. N. (2016). The ecology and behavioral features of dragonflies (Insecta, Odonata) in the forest–steppe zone of Central Chernozem region. *Russian Journal of Ecology*, 47, 501–507.

Uéda, T. (1994). Spatial distribution of mate-searching males in the damselfly, *Cercion c. calamorum* (Odonata: Zygoptera). *Journal of Ethology*, 12(2), 97-105.

von Ellenrieder, N. (2012). The levis group of *Orthemis* revisited: a synopsis including a synonymy and description of six new species of *Orthemis* from South America (Odonata: Libellulidae). *International Journal of Odonatology*, 15, 115-207. doi: 10.1080/13887890.2012.688186

von Ellenrieder, N. (2013). A revision of *Metaleptobasis* Calvert (Odonata: Coenagrionidae) with seven synonymies and the description of eighteen new species from South America. *Zootaxa*, 3738, 001-155. doi: 10.11646/zootaxa.3738.1.1.

Werneck, F. P., Costa, G. C., Colli, G. R., Prado, D. E., & Sites Jr, J. W. (2011). Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography*, 20(2), 272-288.

Wiens, J. A. (1992). What is landscape ecology, really? *Landscape Ecology*, 7, 149-150.

Wiens, J. J. (2004). Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, 58, 193–197.

Wiens, J. J., & Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in ecology & evolution*, 19(12), 639-644.

Williams, E. R., & Sători, G. (2004). Lightning, thermodynamic and hydrological comparison of the two tropical continental chimneys. *Journal of Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics*, 66(13-14), 1213-1231.

Zachos, J. C., Shackleton, N. J., Revenaugh, J. S., Pälike, H., & Flower, B. P. (2001). Climate response to orbital forcing across the Oligocene-Miocene boundary. *Science*, 292(5515), 274-278.

Zenker, M. M., DeVries, P. J., Penz, C. M., Teston, J. A., Freitas, A. V. L., & Pie, M. R. (2015). Diversity and composition of Arctiinae moth assemblages along elevational and spatial dimensions in Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Insect Conservation*, 19(1), 129-140.

### **CAPÍTULO 3 – GRADIENTE LATITUDINAL E SEUS EFEITOS NA VARIÇÃO MORFOLÓGICA EM ODONATA (INSECTA) NA AMAZÔNIA, FLORESTA DE TRANSIÇÃO E CERRADO**

A ser submetido para publicação no periódico: *Global Ecology and Biogeography*

#### **RESUMO**

O tamanho do corpo está entre as variáveis bionômicas mais importantes para os seres vivos, mas o conhecimento sobre quais são os fatores que conduzem sua variação intra ou interespecífica ainda são pontos de muitas discussões. Em muitos organismos dentro da mesma linhagem evolutiva, os indivíduos em ambientes de altas latitudes e temperaturas frias, crescem mais lentamente, mas por outro lado, são maiores quando adultos. Esse padrão generalizado está relacionado à duas regras bem estabelecidas: a regra de Bergmann que prediz que animais maiores são mais adaptados a climas frios e a regra da temperatura-tamanho, que prediz que a temperatura afeta as taxas de crescimento e desenvolvimento dos indivíduos, levando a tamanhos corporais maiores em locais de clima frio. Em nosso estudo usamos dados de distribuição de 21 espécies de adultos de Odonata com 722 indivíduos, distribuídos ao longo de 308 pontos entre Floresta Amazônica, Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado, contemplando um gradiente latitudinal variando de 0,115°S a 26,183°S, cujas temperaturas médias anuais variando entre 19,5°C a 27,3°C, para avaliar a relação existente entre a variação morfológica dos indivíduos com a latitude. A variação morfológica foi representada por sete caracteres, sendo o volume do tórax a que apresentou a maior variação. Encontramos uma relação positiva entre latitude e tamanho corporal para os indivíduos, consistente como a regra de Bergmann. Por outro lado, encontramos resultados inversos esperados pela regra tamanho-temperatura, no qual observamos indivíduos com maiores tamanhos corporais relacionados com altas temperaturas, em latitudes tropicais. As relações positivas se devem, principalmente, ao fato, de que, organismos encontrados em latitudes tropicais, estão sujeitos a viverem em ambientes que apresentam uma menor variação sazonal ao longo do ano, com pequenas oscilações de temperatura e com clima praticamente estável ao longo de seus ciclos de vida, apresentando ciclos de vida mais curtos e com maiores taxas de desenvolvimento. Para estudos futuros é interessante tentarem inserir métricas de coloração e de características comportamentais, uma vez que para Odonata, elas

também podem auxiliar no padrão de termorregulação afetando as taxas de ganho ou perda de calor e consequentemente o tamanho corporal.

**Palavras-chave:** Anisoptera, bioma, insetos aquáticos, regra de Bergmann, temperatura, termorregulação, Zygoptera

## **ABSTRACT**

Body size is among the most important bionomic variables for living organisms. However, the knowledge on which factors drive its intra- or interspecific variation is still a point of much discussion. For many species, individuals living in environments at high latitudes and cold temperatures grow more slowly and are larger when adults. This generalized pattern is related to two well-established rules, the Bergmann's rule, which predicts that larger animals are better adapted to cold climates, and the temperature-size rule, which predicts that temperature affects growth and development rates of individuals, leading to larger body sizes in cold climates. In our study, we used distribution data from 21 Odonata species with 722 individuals distributed along 308 sites between the Amazon rainforest, Amazonian-Cerrado Transition Forest and Cerrado. Then, to assess the relationship between the morphological variation of individuals with latitude, it was considered a latitudinal gradient ranging from 0.115°S to 26.183°S, which has an annual mean temperature ranging from 19.5°C to 27.3°C. The morphological variation was evaluated by seven characters, of which the thorax volume showed the greatest variation. Besides, we found a positive relationship between latitude and body size for individuals, consistent with Bergmann's rule. On the other hand, in tropical latitudes, we found inverse results expected by the size-temperature rule, in which we observed individuals with larger body sizes related to high temperatures. Additionally, positive relationships were mainly because organisms found in tropical latitudes are subject to live in environments that present less seasonal variation throughout the year associated with small temperature oscillations and a practically stable climate throughout their life cycles, where they present shorter life cycles and higher developmental rates. For future studies, it is interesting to try to insert coloration metrics and behavioral characteristics, because they can also help in the thermoregulation patterns for Odonata, affecting the rates of heat gain or loss and consequently the body size.

**Keywords:** Anisoptera, aquatic insect, Bergmann's rule, biome, temperature, thermoregulation, Zygoptera.

## 1. INTRODUÇÃO

Entender os mecanismos que controlam os padrões de distribuição da biodiversidade pelo globo sempre foi um grande desafio para os estudos ecológicos, principalmente porque os mecanismos são muito variados e falham em explicar a distribuição espacial das espécies (Jara et al., 2019). Estudos voltados para gradientes latitudinais tem sido especialmente usados para compreender a diversidade de espécies e as regras ecogeográficas, como por exemplo, a regra de Bergmann e a regra do tamanho-temperatura. Ambas usam o tamanho corporal das espécies como “surrogate para definir padrões e processos ecológicos e evolutivos (Gaston et al., 2008; Diniz-Filho et al., 2009). Desde 1848 quando Bergmann postulou que em elevadas latitudes e com temperaturas mais frias, seriam observados organismos com maior tamanho corporal, muitos estudos investigam a relação entre o tamanho corporal dos organismos com a variação dos gradientes ambientais (Ray, 1960; Vernberg, 1962; James, 1970; McNab, 1971; Ashton et al., 2000; Diniz-Filho et al., 2009; Shelomi, 2012; Shelomi & Zeuss, 2017).

A regra de Bergmann prediz que, organismos de maior tamanho corporal, seriam mais eficientes na conservação de calor (*Bergmann clines*) (e.g., Blanckenhorn & Demont, 2004; Diniz-Filho et al., 2009; Meiri, 2010; Shelomi, 2012; Beck et al., 2016; Shelomi & Zeuss, 2017). Essa teoria assume que a área da superfície corpórea de um animal determina a taxa de dissipação de calor, enquanto seu volume determina a produção de calor, como o volume aumenta mais rápido quando comparado com a superfície corpórea do organismo (lei do cubo-quadrado) a razão entre a área de superfície e o volume de um organismo (AS:V) diminui, à medida que ele aumenta o seu tamanho. Sendo assim, de acordo com o proposto pela regra de Bergmann, animais homeotérmicos com maior tamanho corporal, terão uma AS:V menor em maiores latitudes e altitudes, permitindo, assim, melhor retenção do calor do que animais menores. (Shelomi & Zeuss, 2017). Portanto, a predição dessa teoria é de que o tamanho corporal dos organismos apresente uma relação positiva com a latitude e altitude.

Originalmente proposta para explicar a variação de tamanho corporal em endotérmicos (mamíferos e aves), a aplicação para ectotérmicos é menos clara. Embora um ectotérmicos com maior tamanho retenha calor corporal por mais tempo, uma grande razão entre a superfície corpórea e o volume em animais menores pode diminuir sua capacidade de aquecimento, principalmente em habitats mais frios (Stevenson, 1985). Alguns estudos têm demonstrado resultados distintos para diferentes clados entre a relação temperatura-

tamanho corporal (ver Van Voorhies, 1996; Beck et al., 2006; Zamora-Camacho et al., 2014; Shelomi & Zeuss, 2017). Entre os vertebrados ectotérmicos estudos com anfíbios, peixes e tartarugas apresentaram uma relação positiva com a regra de Bergmann (Ashton & Feldman, 2003; Alho et al., 2011) enquanto para algumas espécies de serpentes, lagartos, peixes de água doce e invertebrados (Lindsey, 1966; Strathdee & Bale, 1998; Belk & Houston, 2002; Ashton & Feldman, 2003; Zamora-Camacho et al., 2014) demonstraram o padrão oposto do que é predito pela regra. E que, portanto, clados distintos podem estar sofrendo pressões seletivas distintas.

Para os invertebrados, poucos estudos têm sido propostos para testar a existência da regra de Bergmann, cujos pesquisadores propõem que as espécies podem apresentar um resultado inverso ao predito pela regra, em que organismos menores são encontrados em climas mais frios e em altas latitudes (Shelomi, 2012), uma vez que precisariam de fonte externa de calor para sua manutenção. Por isso, tamanhos corporais menores facilitariam o ganho e a perda de calor de forma mais eficiente e rápida. Além dos mecanismos de termorregulação (May, 1956; Ray, 1960; Cushman et al., 1993; Blackburn et al., 1999), a disponibilidade de recursos e as taxas de dispersão (Blackburn et al., 1999; Meiri & Thomas, 2007), a precipitação e a produtividade primária (Geist, 1987), a diversidade de habitat e sazonalidade (Blackburn et al., 1999), os fatores genéticos (Partridge & Coyne, 1997) podem estar relacionados aos diferentes padrões encontrados para explicar a variação entre os tamanhos corpóreos das espécies e a latitude/altitude, definido como variação clinal de Bergmann (*Bergmann's cline*).

Entre os insetos não há um consenso sobre sua adequação à regra de Bergmann, como nos endotérmicos (Angilletta & Sears, 2004). Em uma revisão sobre a aplicabilidade da regra de Bergmann em relação às variações latitudinais/altitudinais, Shelomi (2012) demonstrou que existe diferentes formas entre a variação clinal e as distintas espécies dentro de um mesmo gênero e frequentemente mostrando relações contrastantes com a latitude. As principais dificuldades em testar e estabelecer estes mecanismos são porque os insetos apresentam uma grande variedade de espécies em toda a extensão do globo, a amostragem dessa diversidade tem sido extremamente heterogênea (Gaston, 1991; 1994) e a resolução taxonômica, bem como o componente filogenético da variação de tamanho não são frequentemente considerados, apesar de seus efeitos serem conhecidos (Chown & Gaston, 2010). Em virtude disso, a relação entre os padrões ecogeográficos em escalas mais amplas e os prováveis mecanismos que dão suporte a estes padrões são, até então, pouco conhecidos (Chown & Gaston, 2010).

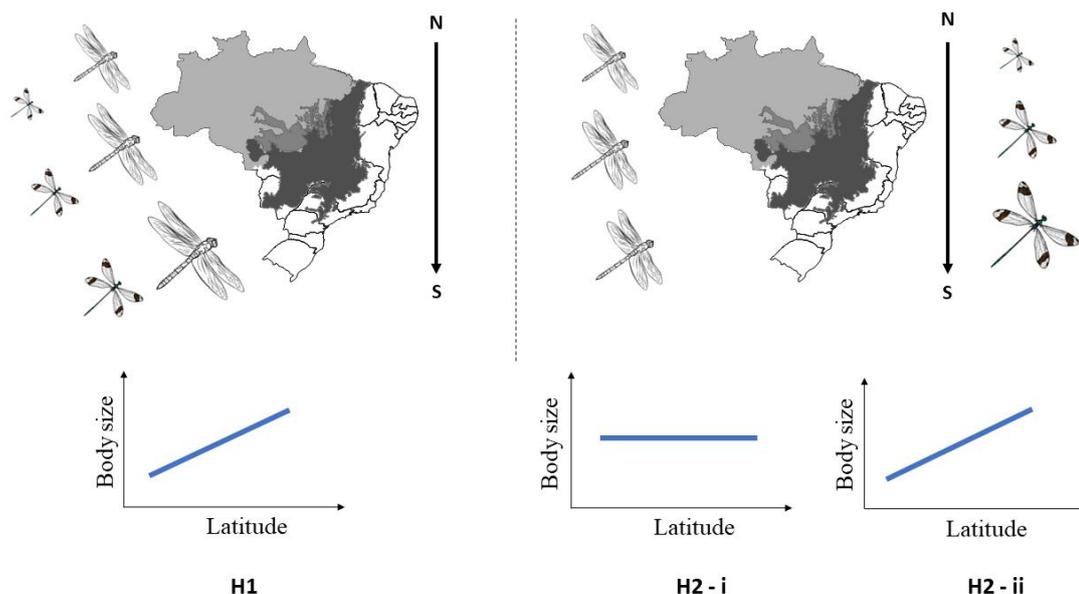
O conhecimento da relação geográfica na variação do tamanho corporal a nível de assembleias para os insetos aquáticos é ainda mais limitado quando comparados com os terrestres, uma vez que para estudos intraespecíficos, diferentes padrões são observados entre os táxons (Hassall et al., 2014; Johansson, 2003; Shama & Robinson, 2009). Nos ambientes aquáticos, os mecanismos que podem causar variações em relação ao tamanho corporal das espécies podem estar relacionados às suas restrições fisiológicas (Zeuss et al., 2016), sendo que os estudos de meta-análise desenvolvidos por Forster et al. (2012) e Horne et al. (2015), demonstraram que as respostas (intraespecíficas) através da relação entre temperatura e tamanho corporal (em conformidade com a regra de Bergmann) foram mais fortes em espécies aquáticas do que nas terrestres. Resultados obtidos com borboletas e Odonata (Insecta) na Europa também apoiam a ideia de que os tamanhos corpóreos de insetos terrestres e aquáticos apresentam padrões geográficos distintos, pois são afetados de maneiras diferentes por fatores ambientais tais como, temperatura e acesso aos recursos disponíveis (Zeuss et al., 2016). Estudos com peixes (Ilha et al., 2018; Ilha, Rosso & Schiesari, 2019) na região tropical demonstraram que os ecossistemas aquáticos em locais florestados funcionam como sistemas tamponados, onde a temperatura da água se mantém praticamente estável em todos os meses do ano. Porém após a retirada da floresta ripária, a temperatura da água tende a aumentar, e conseqüentemente, levando a uma diminuição do tamanho corporal desses animais.

Uma das principais hipóteses debatidas para tentar explicar os mecanismos dessa variação clinal (*clines*) e o tamanho corpóreo dos organismos, é a regra do tamanho-temperatura (“*temperature-size rule*”) – TSR – (Atkinson, 1994). A TRS prediz que o desenvolvimento ontogenético e as taxas de crescimentos respondem de maneiras diferentes às variações da temperatura ambiente, uma vez que o aumento na temperatura faz com que as taxas de desenvolvimento fiquem maiores do que as taxas de crescimento dos organismos. Assim, estágios adultos apresentaram menores tamanhos corporais com o aumento da temperatura. Essa hipótese traz novamente a discussão de que as estratégias ecofisiológicas das espécies podem direcionar a variação do tamanho corporal dos organismos de acordo com os mecanismos de termorregulação observados em cada espécie.

As espécies de Odonata, em virtude das exigências ecofisiológicas dos indivíduos adultos quanto ao comportamento de voo e sua capacidade de termorregulação, podem ser divididas em dois grupos: os pousadores e voadores. Os pousadores, geralmente de menor tamanho (maioria dos Zygoptera e alguns Anisoptera), são considerados conformadores termais ou heliotérmicos e utilizam a luz solar ou a temperatura do ambiente como fonte

primária para o aquecimento corporal (May, 1976; Corbet, 1999). Odonata de menor tamanho corporal geralmente apresentam uma grande razão superfície área/volume e são altamente dependentes da temperatura ambiente ou da incidência solar para trocarem calor por convecção para seu aquecimento (May, 1976; Heinrich & Casey, 1978; Corbet & May, 2008). Já os voadores, geralmente apresentam os maiores tamanhos corporais (maioria dos Anisoptera), são capazes de gerarem calor endógeno através da contração da musculatura do tórax e batimento das asas, controlando a circulação da hemolinfa pelo corpo (May, 1976; Kammer, 1981), classificados como organismos endotérmicos. Os padrões ecofisiológicos e estratégias adotadas pelos Odonata também associam a capacidade de termorregulação com o tamanho corporal (ver Corbet, 1999).

A ordem Odonata é representada por duas subordens na região Neotropical, sendo os Zygoptera geralmente menores, delgados e classificados principalmente como conformadores termais (Mckay & Herman, 2008; Corbet, 1999; De Marco & Vital, 2008) e os Anisoptera apresentando tamanhos que podem variar de médio a grande e classificados principalmente como heliotérmicos, mas com espécies que podem ser conformadoras termais e também endotérmicas (Corbet & May, 2008; Corbet, 1999; De Marco & Resende, 2002). Neste contexto, nosso objetivo é testar se o gradiente latitudinal promove variações morfológicas no tamanho corporal das espécies nas comunidades de adulto de Odonata ao longo do Cerrado, Floresta de Transição Cerrado-Amazônia e Amazônia, através da variação no gradiente latitudinal. Para isso, testaremos a hipótese de que (H1) para o conjunto total de espécies, indivíduos encontrados em altas latitudes apresentam maior tamanho corporal do que as espécies que ocupam as baixas latitudes, ou seja, um Bergmann's cline positivo; (H2-i) para Anisoptera a relação entre o tamanho corpóreo e a variação latitudinal é neutra, uma vez que, por serem organismos maiores nos quais a razão superfície/volume é menor, diminuiria o efeito da convecção sobre a temperatura corporal e nesse caso, a temperatura não seria um fator limitante (De Marco & Resende, 2002), para a variação morfológica dos indivíduos; (H2-ii) Para Zygoptera a relação entre o tamanho corpóreo e a variação latitudinal será positiva, aonde as espécies de menor tamanho corporal apresentam uma elevada razão superfície/volume e, conseqüentemente, termorregularão por convecção, ganhando ou perdendo calor de acordo com a variação da temperatura ambiental (Figura 1).

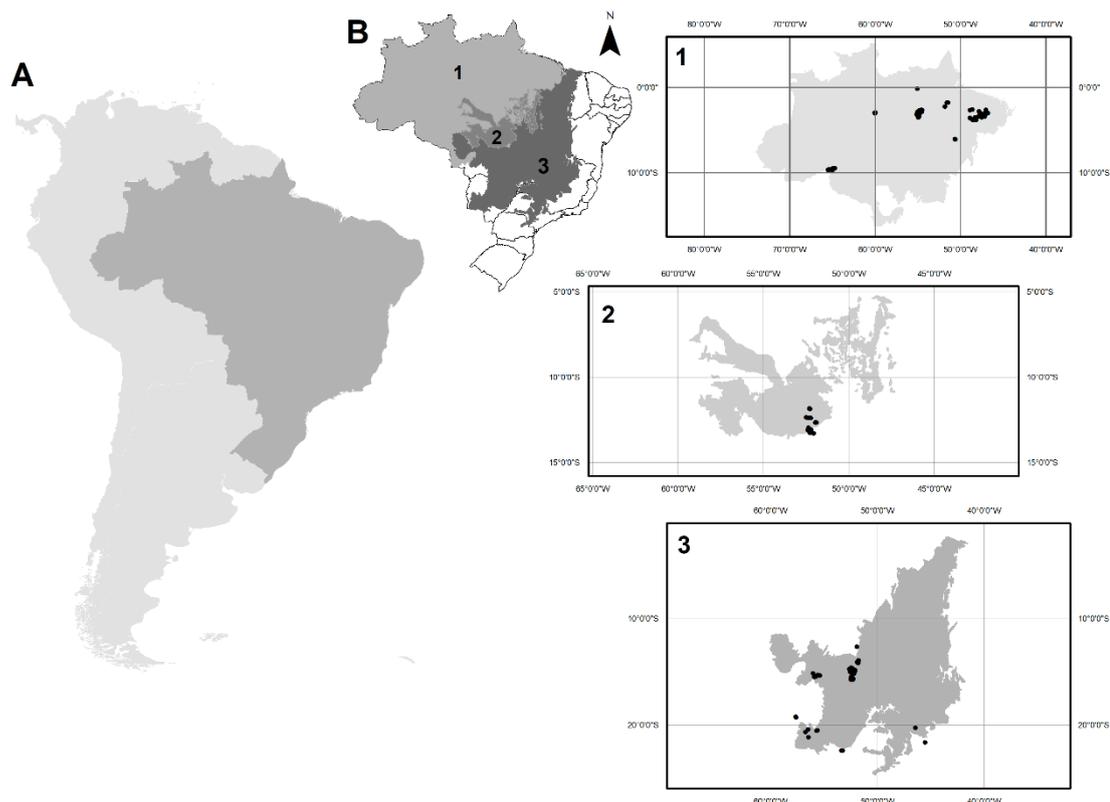


**Figura 1.** Representação hipotética entre a relação do tamanho corporal das espécies e o gradiente latitudinal para a Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado. Para o conjunto total de espécies esperamos encontrar maiores tamanhos corporais em elevadas latitudes, estando de acordo com o predito pela regra de Bergmann (H1). Anisoptera não apresentarão alteração em seu tamanho corpóreo devido aos distintos mecanismos de termorregulação que possuem (H2-i), enquanto os Zygoptera apresentarão maiores tamanhos corporais em elevadas latitudes (H2-ii).

## 2. MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1. Área de estudo e conjunto de dados

Para o registro de ocorrência das espécies foram utilizados tanto dados de coletas ativas em campo em dois Biomas distribuídas em três regiões distintas da Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado, como também, registros das coleções do Laboratório de Ecologia e Conservação da Universidade Federal do Pará (LABECO), Laboratório de Entomologia da Universidade do Estado de Mato Grosso, Nova Xavantina-MT, Laboratório de Teoria, Metacomunidades e Ecologia de Paisagens da Universidade Federal de Goiás, do Laboratório de Organismos Aquáticos (LOA) da Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia e da coleção do Laboratório de Estudos Ecológicos em Etologia e Evolução (LESTES), Universidade Federal de São Carlos (Figura 2; maiores detalhes ver capítulo 1).



**Figura 2.** Localização da área de estudo ao longo do gradiente Amazônia, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado. (A) América do Sul, (B) Brasil. Os pontos indicam os locais de coleta dos indivíduos. Os números nos mapas indicam as três regiões amostradas no Brasil. 1 – Floresta Amazônica (ARF); 2 – Floresta de Transição Amazônia-Cerrado (ACTF); 3 – Cerrado (CER).

Para as coletas em campo foi aplicado o protocolo de amostragem que consiste na demarcação de um trecho de 150m em cada riacho, subdividindo-os em 10 seções longitudinais de 15 m cada, separadas por 11 transectos. As seções longitudinais de 15 m foram subdivididas em três segmentos de cinco metros cada, sendo que em cada seção foram amostrados apenas os dois primeiros segmentos, compondo ao final em cada riacho, 20 segmentos de cinco metros cada. Estes segmentos foram posteriormente agrupados para as análises de dados, representando o riacho como uma unidade amostral. Informações detalhadas sobre o banco de dados e a aplicação do protocolo de coleta podem ser encontradas em Juen & De Marco (2012), Oliveira-Junior et al. (2017) e Brasil et al. (2018).

Os indivíduos adultos foram coletados usando rede entomológica (40 cm de diâmetro, 65 cm de profundidade e cabo de alumínio com 90 cm de comprimento) seguindo o protocolo de coleta usado em Oliveira-Junior et al. (2015). Em cada riacho o tempo médio de coleta foi de uma hora. As coletas foram realizadas impreterivelmente entre as 10 e 14 h, quando os raios solares alcançavam os riachos. Essas condições mínimas eram necessárias

para garantir que a maioria dos grupos de Odonata (conformadores, heliotérmicos e endotérmicos) estivessem ativos no momento das coletas (May, 1976; 1991; De Marco & Resende, 2002). Para o acondicionamento dos indivíduos foi seguido o protocolo descrito em Lencioni (2006). Após a compilação dos dados, selecionamos as espécies mais comumente amostradas (Tabela 1), com maior número de registros (abundância de no mínimo 14 indivíduos) e ampla distribuição geográfica pelo gradiente latitudinal (Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado) (ocorrência mínimo de oito riachos) para dar prosseguimento às análises. Aliado a isso, também buscamos atingir um balanço equitativo entre espécies pertencentes aos padrões de termorregulação e quanto às exigências ou restrições ambientais.

**Tabela 1.** Lista das espécies de Odonata amplamente distribuídas ao longo do gradiente latitudinal.

<b>Espécies</b>	<b>Nº pontos</b>	<b>Nº indivíduos</b>	<b>Extensão geográfica (°S)</b>	<b>Extensão geográfica (Km)</b>
<i>Acanthagrion apicale</i> Selys, 1876	20	22	14.046	1.4186
<i>Argia tinctipennis</i> Selys, 1865	11	18	12.587	1.2713
<i>Chalcopteryx rutilans</i> (Rambur, 1842)	13	42	15.124	1.5275
<i>Diastatops obscura</i> (Fabricius, 1775)	17	61	12.072	1.2193
<i>Epipleoneura metallica</i> Rácenis, 1955	13	27	23.427	2.3661
<i>Epipleoneura venezuelensis</i> Rácenis, 1955	10	14	10.969	1.1079
<i>Epipleoneura westfalli</i> Machado, 1986	9	19	12.209	1.2331
<i>Erythemis vesiculosa</i> (Fabricius, 1775)	13	16	16.686	1.6853
<i>Erythrodiplax basalis</i> (Kirby, 1897)	18	165	12.032	1.2152
<i>Erythrodiplax fusca</i> (Rambur, 1842)	20	41	19.637	1.9833
<i>Erythrodiplax umbrata</i> (Linnaeus, 1758)	13	19	12.527	1.2652
<i>Heliocharis amazona</i> Selys, 1853	15	20	17.304	1.7477
<i>Hetaerina curvicauda</i> Garrison, 1990	14	49	5.904	0.5963
<i>Heteragrion icterops</i> Selys, 1862	12	18	12.407	1.2531
<i>Ischnura capreolus</i> (Hagen, 1861)	12	19	12.904	1.3033
<i>Orthemis discolor</i> (Burmeister, 1839)	25	41	12.972	1.3102
<i>Perithemis lais</i> (Perty, 1834)	19	30	13.514	1.3649
<i>Perithemis mooma</i> Kirby, 1889	8	18	19.104	1.9295
<i>Protoneura tenuis</i> Selys, 1860	17	31	13.971	1.4111
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i> Calvert, 1909	19	30	18.702	1.8889
<i>Zenithoptera fasciata</i> (Linnaeus, 1758)	10	22	13.280	1.3413

Além de informações georreferenciadas dos locais de coleta, o banco de dados inclui informações específicas sobre a data da coleta que permitem identificar mais corretamente o número de registros realmente advindos de coletas diferentes nas mesmas células. Estes registros foram comparados com os mapas de distribuição em De Marco & Vianna (2005) e Vianna & De Marco (2012) em que *outliers* observados foram excluídos (registros de ocorrência única, além da distribuição desconhecida, bem como, prováveis erros de identificação).

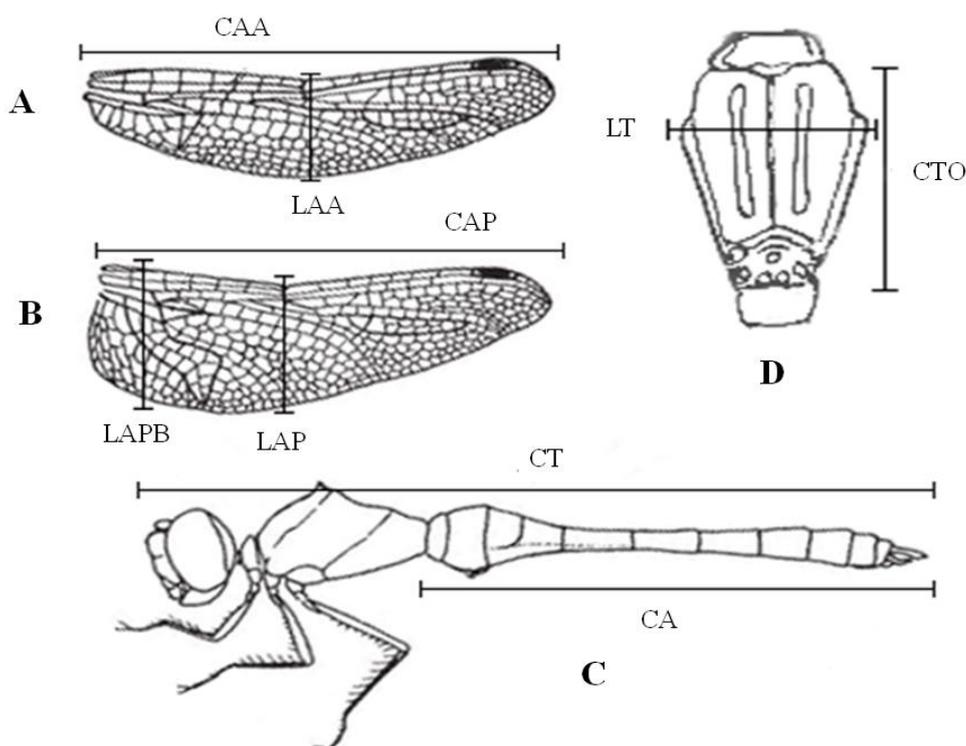
A variável ambiental independente selecionada para nossas análises como sendo um possível mecanismo estabelecendo uma relação clinal para a regra de Bergmann foi a Temperatura Média Anual (TMA, °C) e Variação Anual da Temperatura (VTA) representando a hipótese termorregulatória original de Bergmann. A resolução espacial usada foi de aproximadamente 2,5 minutos (~100 Km<sup>2</sup>) (consulte <http://www.worldclim.org/>) (Fick & Hijmans, 2017). Os valores para cada local de amostra foram extraídos usando a função *extract* do pacote raster (Hijmans & Etten 2015), no ambiente de programação R (Team R 2020), versão 3.4.1

## 2.2. Dados morfométricos

Selecionamos todos os indivíduos machos de cada espécie (em bom estado de conservação, buscando incluir nessa seleção indivíduos dos mais variados pontos amostrados), para a obtenção das medidas morfológicas dos caracteres analisados. O número de indivíduos selecionados para a análise dos caracteres está dentro dos parâmetros estabelecidos por Palmer & Strobeck (2003). Obtivemos as medidas morfométricas apenas para os machos adultos, devido ao número reduzido de fêmeas nas amostras e pela falta de chaves taxonômicas específicas de identificação para as fêmeas. Esta padronização também evita diferenças que podem estar associadas ao dimorfismo sexual (ver Oliveira Júnior et al., 2021).

Os atributos morfológicos selecionados são relevantes para a ordem e foram representados por: o comprimento total (mensurada da cabeça até os apêndices caudais), a largura do tórax, o comprimento do abdômen, o raio do tórax e o volume do tórax, importantes para competição intraespecífica e termorregulação (Skolovska et al., 2000; De Marco et al., 2015), o comprimento e a largura de asa, são importantes para a manobrabilidade, a duração de voo e a termorregulação (Johansson et al., 2009; De Marco et al., 2015). Desta forma, foram medidos cinco caracteres morfológicos: Comprimento

total; Comprimento do abdômen; Comprimento das asas anterior; Largura das asas anterior; Largura do tórax e volume do tórax (Figura 3, Apêndice 2). Com o uso de um paquímetro digital, as medidas foram realizadas três vezes por diferentes pessoas (para diminuir erros de mensuração). Adotou-se como padrão o lado direito do corpo para as medidas de comprimento. O valor médio de cada caractere foi utilizado para as análises. A terminologia dos caracteres teve como base Borror (1945) e Carvalho & Calil (2000).



**Figura 3.** Pontos tomados para aferição dos caracteres morfológicos de Anisoptera. (A) asa anterior; (B) asa posterior; (C) corpo, vista lateral; (D) tórax, vista dorsal. Legenda: CAA-Comprimento da Asa Anterior; CAP-Comprimento da Asa Posterior; LAA-Largura da Asa Anterior, na altura do *nodus*; LAA-Largura da Asa Posterior, na altura do *nodus*; CT-Comprimento total, da frente ao ápice do *cercus*, em vista lateral; CA-Comprimento do Abdômen, da base do primeiro segmento ao ápice do *cercus*, em vista lateral; CTO-Comprimento do Tórax, em vista lateral; LT-Maior Largura do Tórax, em vista dorsal. (Fonte: modificado de Askew, 1988). Os mesmos pontos servem como referência para aferição dos caracteres morfológicos em Zygoptera.

Para minimizar possíveis problemas de variação nos dados morfológicos, utilizamos as seguintes métricas: Raio do Tórax e o Volume do Tórax (Oliveira-Junior et al., no prelo), sendo o Raio do Tórax (RT), dado pela divisão do Comprimento do Tórax (CT) por dois (Equação 1) e o Volume do Tórax (VT), dado pela multiplicação de  $\pi$  (3,14) pelo quadrado do raio do tórax ( $RT^2$ ), e multiplicando esse valor pelo comprimento do tórax, CT (Equação 2).

$$RT = \frac{CT}{2} \quad (\text{Equação 1})$$

$$VT = (3,14 \times (RT^2) \times CT) \quad (\text{Equação 2})$$

Tais métricas estão relacionadas com a termorregulação das espécies e influenciam em outros processos como: as estratégias comportamentais, incluindo a territorialidade, a capacidade de obter recursos e/ou competir por alimento, a quantidade de músculos relacionados ao batimento das asas e indicadores honestos da qualidade de um indivíduo (sucesso reprodutivo) (Chai & Srygley, 1990; May, 1991). O volume do tórax é considerada uma métrica confiável do “tamanho” do corpo (De marco et al., 2015), dada as características ecofisiológicas dos Odonata.

### 2.3. Análise de dados

#### 2.3.1. Ordenação das espécies no espaço morfológico

Para visualizar a ordenação das espécies no espaço morfológico e selecionar os caracteres morfológicos mais importantes para a formação do espaço morfológico que serão usados nas análises da regra de Bergmann usamos uma Análise de Componentes Principais (PCA), baseada em matriz de covariância. Os valores das medidas dos caracteres morfológicos foram logaritimizadas ( $\log+1$ ). Para determinar quais componentes principais seriam retidos para análise, foi utilizada a aleatoriedade obtida pelo modelo de *Broken-stick* (Jackson, 1993; Peres-Neto et al., 2003).

#### 2.3.2. Teste da regra de Bergmann

Em virtude da variação existente entre as duas subordens de Odonata, os testes para verificar a existência de uma relação entre a variação do tamanho corporal e o gradiente latitudinal (*Bergmann's cline*) foram realizados em duas partes. Primeiramente foi realizado para o conjunto total de dados e posteriormente analisado para cada subordem separadamente, de acordo com as premissas de cada hipótese do trabalho.

Para avaliar a hipótese de que o gradiente latitudinal afetará o tamanho corporal das espécies ao longo do Cerrado, Floresta de Transição Cerrado-Amazônia e Amazônia, realizamos modelos lineares generalizados mistos (GLMM), utilizando o pacote nlme

(Pinheiro et al., 2013), investigando a relação entre as variáveis respostas (medidas que foram extraídas dos eixos da PCA, representando a maior variação dos caracteres morfológicos entre as espécies), que denominamos de “SIZE”, e o gradiente latitudinal, associado a fatores climáticos como a Temperatura Média Anual (TMA) e a Variação Anual da Temperatura (VTA)), como variáveis preditoras. Incluímos as espécies como fatores aleatórios, uma vez que não estamos interessados em testar diretamente qual é o efeito das espécies nos modelos, mas apenas controlar um possível efeito que elas possam apresentar, como por exemplo especificidade ambiental. Cada espécie foi considerada uma unidade amostral em nossas análises. Para diminuir o possível efeito da multicolinearidade entre as variáveis preditoras usamos os fatores de inflação de variância (*variance inflation factor* - VIFs), para os efeitos fixos dos modelos, utilizando a função *vif* do pacote *car* (Fox & Weisberg, 2019). Utilizamos o valor de referência  $VIF \geq 3$  (Zuur et al., 2009), para a retirada das variáveis com elevada correlação.

Para a seleção dos modelos usamos o critério de informação de Akaike (AICc; Burnham & Anderson, 2002). A comparação dos modelos foi realizada usando a função *aictab* no pacote *AICcmodavg* (Mazerolle, 2012). Antes de proceder com a interpretação dos modelos avaliamos os pressupostos de normalidade e de homocedasticidade. Todas essas análises foram realizadas usando o software R (Team R 2020), versão 3.4.1

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Descrição geral da comunidade de Odonata na região de estudo

Foram amostrados 722 indivíduos de Odonata, ao longo de 308 pontos de ocorrência (Figura 2), distribuídas entre sete famílias, 16 gêneros e 21 espécies. A subordem Zygoptera contribuiu com 309 indivíduos, distribuídos em seis famílias (Calopterygidae, Coenagrionidae, Dicterididae, Heteragrionidae, Megapodagrionidae e Polythoridae), 10 gêneros e 12 espécies. Anisoptera contribuiu com 413 indivíduos, para apenas uma família (Libellulidae), seis gêneros e nove espécies.

#### 3.2. Ordenação das espécies no espaço morfológico

Foram mensurados caracteres morfológicos de 722 indivíduos, dos quais 413 foram de Anisoptera e 309 de Zygoptera. Ao avaliar a variação da morfologia para o conjunto total

de espécies de Odonata, ao longo do gradiente latitudinal, a PCA seguindo o critério de *Broken stick* explicou 97,3% da variação morfológica total, sendo no primeiro eixo 91,2% da variação morfológica total (autovalor = 2,96) e para o segundo eixo a explicação foi de 6,07% da variação morfológica total (autovalor = 0,19) (Tabela 2). Em virtude do alto poder de explicação dos dados para a nossa análise levamos em consideração apenas o primeiro eixo, além de ter sido eficiente em apresentar uma evidente separação entre a variação da morfologia das comunidades de Anisoptera e Zygoptera (Figura 3A). A variável morfológica que mais contribuiu para a formação do primeiro eixo foi o Volume do Tórax (VT) e está estritamente relacionada aos mecanismos de termorregulação dos indivíduos e as características de voo (Tabela 2; Figura 3A). Para o conjunto total de espécies, Anisoptera e Zygoptera obtiveram os maiores valores positivos para o primeiro eixo ao longo do gradiente latitudinal (Figura 3A).

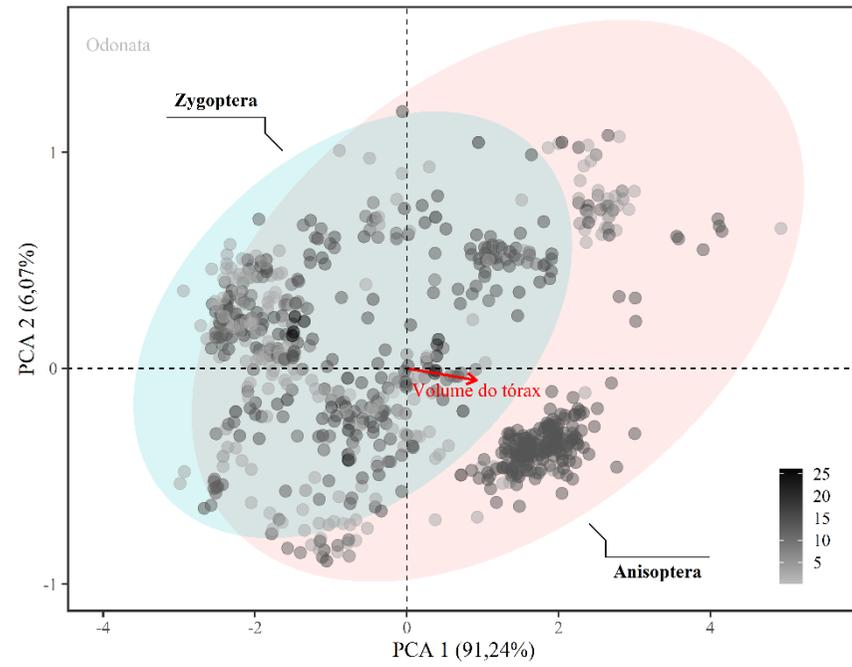
Ao avaliarmos a variação morfológica para as subordens Zygoptera e Anisoptera de forma independente, a PCA explicou no primeiro eixo 87,4% da variação morfológica total (autovalor = 1,27) para Zygoptera e 90,2% para Anisoptera (autovalor = 1,77). Analisamos apenas o primeiro eixo, uma vez que o segundo não apresentou valor observado maior que o valor estimado pelo critério *Broken-stick* (Tabela 2). Observamos que ambas as subordens apresentaram relações positivas para a variação morfológica em direção aos maiores valores de volume do tórax (VT) (Figura 3B e 3C), porém sem uma clara evidência de agrupamento.

**Tabela 2.** Valores dos autovetores, autovalores e porcentagem da variação explicada pelos eixos I e II da Análise de Componentes Principais (PCA), em relação aos caracteres morfológicos para o conjunto total de espécies assim como para as subordens Anisoptera e Zygoptera amostradas ao longo do Gradiente Latitudinal de Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado.

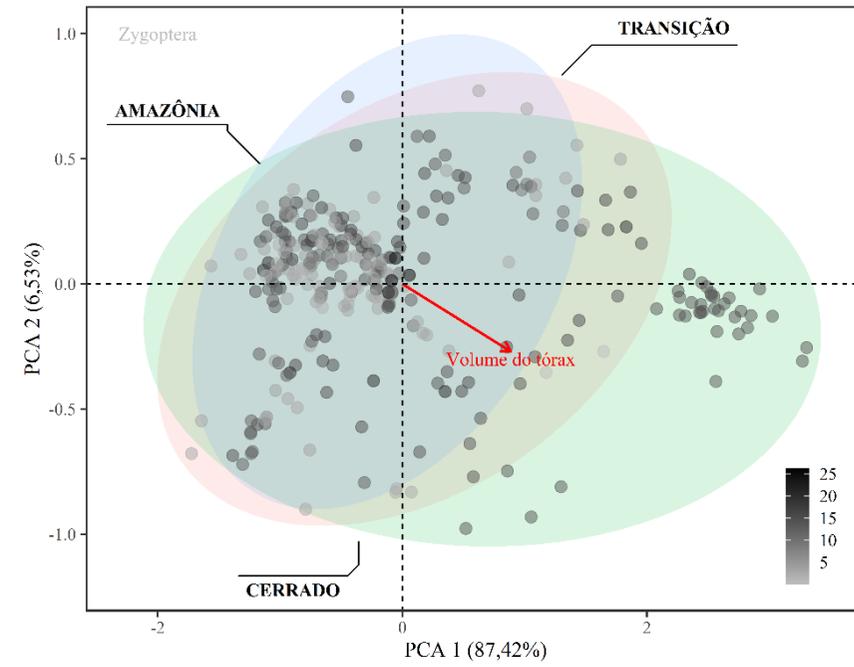
Caracteres morfológicos	<i>Autovetores</i>					
	Odonata		Zygoptera		Anisoptera	
	Eixo I	Eixo II	Eixo I	Eixo II	Eixo I	Eixo II
Comprimento Total (CT)	0.029	0.565	0.099	0.468	0.124	0.530
Comprimento da Asa Anterior (CAA)	0.105	0.420	0.152	0.565	0.127	0.491
Largura da Asa Anterior (LAA)	0.171	0.064	0.241	0.382	0.065	0.320
Comprimento do Abdômen (CA)	-0.018	0.705	0.081	0.488	0.136	0.567
Largura do Tórax (LT)	0.268	-0.019	0.278	-0.054	0.253	-0.058
Raio do Tórax (RT)	0.209	-0.008	0.205	-0.046	0.206	-0.043
Volume do Tórax (VT)	<b>0.918</b>	-0.056	<b>0.885</b>	-0.270	<b>0.916</b>	-0.221
Explicação %	91.24	6.07	87.42	6.53	90.2	8.95
Autovalores	2.96	0.19	1.27	0.09	1.77	0.17
<i>Broken-stick</i>	1.20	0.73	0.54	0.33	0.72	0.44

\*Valores em negrito representam as variáveis com maior contribuição para a formação dos Eixos ( $\geq 0,88$ )

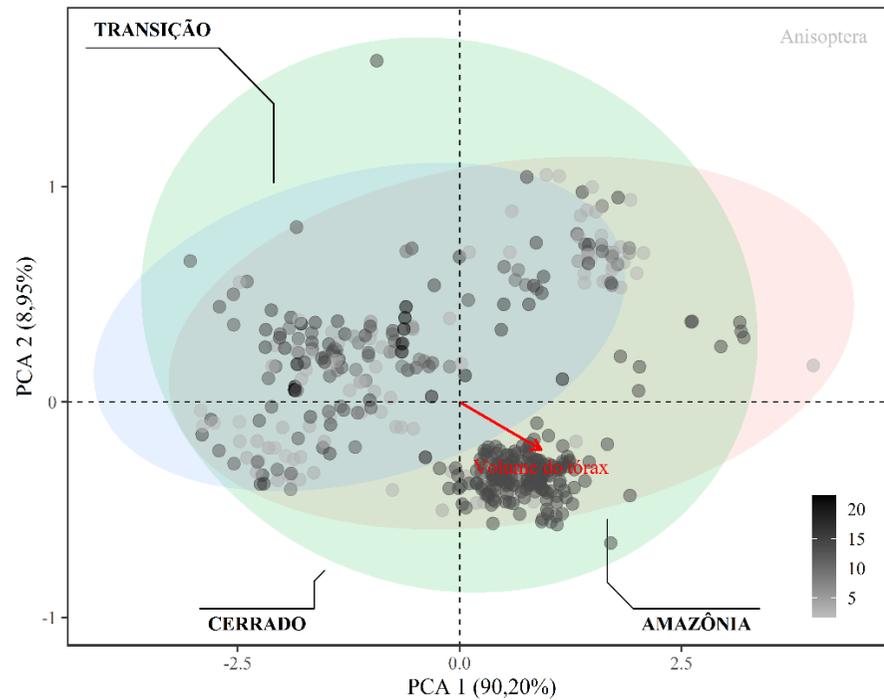
A



B



C



**Figura 3.** Ordenação no espaço morfológico para o conjunto total das espécies (A), Zygoptera (B) e Anisoptera (C), amostradas em igarapés ao longo do gradiente latitudinal de Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado. A seta em vermelho (volume do tórax) indica a variável que mais contribuiu para a variação dos caracteres morfológicos ao longo do gradiente latitudinal. A barra, no canto inferior à direita, representa o gradiente latitudinal.

### 3.3. Regra de Bergmann

Para o conjunto total de espécies, os indivíduos demonstraram uma grande variação no tamanho corporal, através do gradiente latitudinal, principalmente em relação a métrica volume do tórax (VT) que apresentou um volume médio de 32,53 mm e desvio padrão de 62,37. Para ambas as subordens o volume do tórax (VT) também foi o caractere que apresentou maior variação sendo que para Zygoptera, com média de 31,92 mm e desvio padrão de 10,17, para Anisoptera observamos uma média de 52,96 com desvio padrão de 75,81, métrica resumida a partir da análise de componentes principais demonstrando a maior variação morfológica ao longo do gradiente latitudinal.

A variação do tamanho corporal das espécies (SIZE), foi positivamente associado à latitude tanto para o conjunto total de espécies (Correlação de Pearson,  $r = 0,212$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 722$ ), bem como para as subordens Zygoptera ( $r = 0,259$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 309$ ) e Anisoptera ( $r = 0,125$ ;  $p = 0,010$ ;  $n = 413$ ).

Após fixarmos o preditor latitude (LAT), usando o critério de VIFs, foi avaliado a multicolinearidade das variáveis para o conjunto total de espécies no modelo geral de  $SIZE \sim LAT + TMA + VTA$ , e os valores foram 1,876 e 5,425, respectivamente, sendo todos considerados nos modelos. Para os modelos elaborados envolvendo as subordens Zygoptera e Anisoptera, seguindo o mesmo parâmetro para os modelos envolvendo o conjunto total de espécies, observamos que para Zygoptera o modelo geral:  $SIZE \sim LAT + TMA + VTA$ , os valores de VIFs para os preditores foram 2,511 e 4,669, respectivamente. Para Anisoptera os valores de VIFs foram 1,496 e 6,589 respectivamente. Para a elaboração dos modelos envolvendo o conjunto total de espécies, e para as subordens Zygoptera e Anisoptera, em virtude dos resultados acima, não incluímos nos modelos os preditores latitude (LAT) e variação anual da temperatura (VTA), uma vez que, as duas variáveis, demonstraram problemas de colinearidade. As variáveis foram transformadas para garantir a normalidade após avaliação usando testes de Shapiro-Wilk.

Os modelos de melhor ajuste, para todo o nosso conjunto de dados, que descreveu a variação do tamanho corporal das espécies, envolvendo o gradiente latitudinal, foram os que apresentaram o volume do tórax (VT) como a principal métrica extraída da análise de componentes principais (sumarizando a variação morfológica o tamanho corporal das espécies) e como preditoras a latitude (LAT), e a temperatura média anual (TMA) (Tabela 3). O tamanho corporal para o conjunto total de espécies, apresentou relações positivas com

ambas predictoras, observando que a TMA afetou mais o tamanho corporal das espécies do que a própria variação latitudinal (Tabela 4, Figura 4), corroborando a nossa hipótese. Observamos que, para Zygoptera o modelo envolvendo LAT e TMA demonstrou que apenas a LAT foi o melhor preditor com resultados significativos para a variação no tamanho corporal das espécies (Tabela 4), corroborando a nossa hipótese. Já para Anisoptera, os parâmetros do modelo de melhor ajuste foi o que apresentou como predictoras LAT e TMA, sendo que, da mesma forma que para o conjunto total de espécies, TMA afetou mais o tamanho corporal dos indivíduos do que a própria variação latitudinal, não corroborando a nossa predição (Tabela 4, Figura 4).

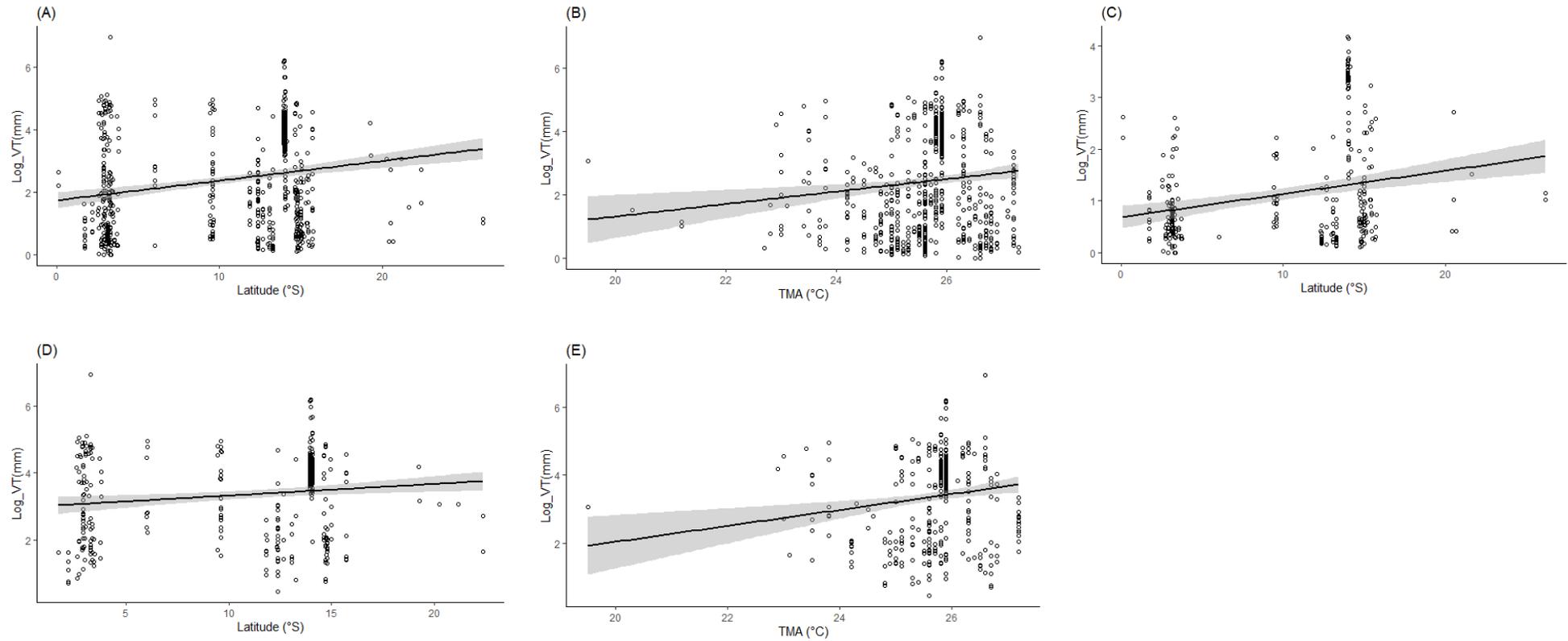
**Tabela 3.** Modelos lineares generalizados mistos (GLMM), representando diferentes preditores para explicar a variação do tamanho corporal das espécies de Odonata (SIZE e volume do tórax – VT) ao longo do gradiente latitudinal – Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado. Preditores: Latitude (LAT), Temperatura Média Anual (TMA) e Variação da Temperatura Anual (VTA).

Grupo	Preditor	K	AICc	$\Delta$ AICc	Wi
<b>Odonata</b>	LAT + TMA	5	1722.59	0.00	1.00
	LAT	4	1768.21	45.62	0.00
	TMA + VTA	5	1783.00	60.40	0.00
	VTA	4	1791.39	68.80	0.00
	null	3	1794.51	71.92	0.00
	TMA	4	1794.80	72.21	0.00
(Variável resposta: SIZE_PCA I)	<b>LAT + TMA</b>	5	<b>1649.05</b>	0.00	1.00
	LAT	4	1698.56	49.50	0.00
	TMA + VTA	5	1708.46	59.41	0.00
	VTA	4	1719.20	70.15	0.00
	TMA	4	1720.04	70.99	0.00
	null	3	1721.12	72.06	0.00
<b>Zygoptera</b>	LAT	4	626.86	0.00	0.56
	LAT + TMA	5	627.34	0.47	0.44
	TMA	4	637.96	11.10	0.00
	TMA + VTA	5	639.94	13.07	0.00
	VTA	4	640.62	13.75	0.00
	null	3	641.43	14.56	0.00
(Variável resposta: log_VT)	<b>LAT + TMA</b>	5	<b>592.51</b>	0.00	0.58
	LAT	4	593.24	0.73	0.41
	TMA	4	602.74	10.23	0.00
	null	3	603.44	10.93	0.00
	VTA	4	604.15	11.64	0.00

	TMA + VTA	5	604.78	12.27	0.00
<b>Anisoptera</b>	LAT + TMA	5	1030.35	0.00	1.00
	TMA + VTA	5	1067.38	37.03	0.00
(Variável resposta: SIZE_PCA I)	LAT	4	1083.54	53.18	0.00
	TMA	4	1084.48	54.13	0.00
	VTA	4	1094.94	64.58	0.00
	null	3	1095.73	65.38	0.00
		<b>LAT + TMA</b>	5	<b>999.31</b>	0.00
(Variável resposta: log_VT)	TMA + VTA	5	1036.33	37.02	0.00
	TMA	4	1053.83	54.52	0.00
	LAT	4	1054.20	54.89	0.00
	VTA	4	1065.27	65.97	0.00
	null	3	1065.98	66.67	0.00

**Tabela 4.** Descrição do melhor modelo linear generalizado misto (GLMM) para explicar a variação no tamanho corporal das espécies (“VT– volume do tórax”, métrica que apresentou maior variação morfológica derivada do primeiro eixo da análise de componentes principais – PCA I) ao longo do gradiente latitudinal. Preditores: Latitude (LAT) e Temperatura Média Anual (TMA).

Grupo		Estimate	Std. Error	Df	t-value	p
<b>Odonata</b>	Intercepto	-6.215	1.114	699	-5.576	<0.001
	LAT	0.066	0.007	699	8.751	<0.001
	TMA	0.291	0.039	699	7.295	<0.001
<b>Zygoptera</b>	Intercepto	-1.552	1.397	295	-1.111	0.267
	LAT	0.037	0.010	295	3.525	<0.001
	TMA	0.084	0.050	295	1.668	0.096
<b>Anisoptera</b>	Intercepto	-9.525	1.622	402	-5.869	<0.001
	LAT	0.080	0.010	402	7.765	<0.001
	TMA	0.462	0.059	402	7.791	<0.001



**Figura 4.** Modelos de variação do Volume do Tórax (VT) para o conjunto total de espécies de Odonata (A e B), para a subordem Zygoptera (C) e Anisoptera (D e E) ao longo do gradiente latitudinal de Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado, utilizando as variáveis que compuseram os melhores modelos de acordo com o critério de Akaike. A linha contínua denota o modelo linear; as sombras em cinza denotam o intervalo de confiança. VT = Volume do Tórax, TMA = Temperatura Média Anual.

#### 4. DISCUSSÃO

Em nosso trabalho observamos a existência da relação entre a variação do tamanho corporal ao longo do gradiente latitudinal para as espécies de Odonata, com um aumento geral de tamanho em altas latitudes, uma aparente variação clinal de Bergmann, corroborando em parte nossas previsões.

Apesar de ainda existir uma grande discussão entre os mecanismos que influenciam tais processos entre os animais pecilotérmicos, principalmente para os insetos (Blanckenhorn & Demont, 2004; Chown & Gaston, 2010; Shelomi, 2012), a relação positiva entre latitude e o tamanho corporal para Odonata pode tanto estar relacionada à história de vida (Hassall et al., 2014), bem como às respostas ecofisiológicas das espécies ao seu ambiente (De Marco et al., 2015). Embora os indivíduos sejam muito similares morfologicamente, os caracteres morfológicos usados nas análises, como o volume do tórax, variam muito entre as duas subordens (Zygoptera e Anisoptera). Nossos resultados demonstraram que existe uma clara separação entre as subordens de acordo com as características do volume torácico ao longo do gradiente latitudinal, provavelmente refletindo os diferentes mecanismos de termorregulação existentes em Zygoptera e Anisoptera, suportando a teoria ecofisiológica apresentada por De Marco et al. (2015).

Entre os insetos, é bem conhecido que os mecanismos de termorregulação possam estar bem atrelados a estrutura da musculatura do tórax, sendo que os mecanismos para seu aquecimento e manutenção da temperatura se deve ao fato de contraírem esses músculos batendo suas asas em um período que antecede a decolagem (Neville & Weis-Fogh, 1963; May, 1976; 2017). Ajudando ainda a promover a circulação da hemolinfa em direção a região abdominal durante o voo, promovendo as trocas de calor com o ambiente (May, 1976; Corbet & May, 2008).

Odonatas apresentam uma ampla variação em seus tamanhos corporais, sendo classificados como pequenos (maioria dos Zygopteras) ou médios pousadores ectotérmicos (conformadores termais), até os grandes voadores (Anisopteras), capazes de gerar calor endógeno (Corbet & May, 2008). Os Anisoptera, classificados como heliotérmicos, apresentam maiores tamanhos, e, conseqüentemente, condutância mais baixa, sendo suas atividades determinadas principalmente pela irradiação solar (Corbet & May, 2008) e, portanto, podem estar distribuídas em maiores latitudes.

Segundo Atkinson (1994) existem dois conceitos bem conhecidos envolvendo os mecanismos que relacionam a temperatura e o tamanho corporal. O primeiro conceito se baseia na teoria de transferência de calor, prevendo que em equilíbrio térmico, organismos maiores terão maiores diferenças entre a temperatura corporal e a do ambiente, do que organismos menores. Já o segundo conceito demonstra que organismos maiores terão menores taxas de aquecimento e resfriamento ao longo do ciclo diário de temperatura. A radiação solar, a temperatura do ar e a velocidade do vento interagem influenciando a  $T_{\text{(corpórea)}}$ , porém em elevadas latitudes, Odonatas maiores geralmente podem se aquecer o suficiente para atividades com a  $T_{\text{(ambiente)}}$  mais baixa. Porque, embora se aqueçam mais lentamente, eles atingirão  $T_{\text{(corpórea)}}$  ótima, através de mecanismos de geração de calor como o zumbido das asas através da contração da musculatura do tórax (May, 1976), conseguindo estar totalmente ativos de maneira mais rápida do que indivíduos menores (Wilmer, 1991). Assim, para Odonata relativamente maiores, existe o risco de superaquecimento em regiões com temperaturas mais quentes (Willmer, 1991), mas também podem ter uma melhor adaptação em maiores latitudes, sendo capazes de tirar vantagem em ambientes menos ensolarados e com uma maior variação da temperatura. Este fenômeno pode ajudar a explicar a existência dos indivíduos maiores em maiores latitudes, corroborando as nossas previsões.

Para a maioria dos Zygoptera, com menores tamanhos corporais, sendo mais delgados e possuem as características de pousadores (Corbet & May, 2008), apresentam uma relação mais estreita com as condições ambientais. São organismos que dependem diretamente da temperatura ambiente para promoverem a troca de calor corpóreo com o ambiente (conformadores termais) apresentam alta condutância térmica associada ao tamanho do corpo, alta razão entre a superfície e o volume corporal que as tornam vulneráveis ao superaquecimento pela exposição constante à irradiação solar e à perda excessiva de água (Juen & De Marco, 2011; Paulson, 2006). Assim, a temperatura corporal dos indivíduos desse grupo irá variar de acordo com a radiação solar do ambiente (Heinrich, 1993). Corbet & May (2008) mostraram que pequenos pousadores são relativamente improváveis de superaquecer porque estão sujeitos a altas taxas de perda de calor por convecção, mas às vezes podem ter dificuldade em atingir uma alta  $T_{\text{(corpórea)}}$  e mesmo em ambientes com elevadas temperaturas em baixas latitudes, apresentam tamanhos menores. Dessa maneira uma temperatura quente e estável favorece pequenas espécies ectotérmicas (conformadores), sendo que à medida que observamos o aumento

da latitude ao longo do gradiente latitudinal, temos a seleção de organismos maiores, corroborando as nossas previsões.

Nossos modelos demonstraram que a variação do tamanho corporal não envolveu apenas o critério latitudinal, mas também, a temperatura média anual. Apesar de nossos resultados corroborarem parcialmente as previsões Bergmaniannas, não podemos deixar de mencionar que a temperatura média anual, também demonstrou um efeito significativo na variação do tamanho corporal de Odonatas ao longo do gradiente ambiental, em que indivíduos com maiores tamanhos corporais foram relacionados a temperaturas médias anuais mais elevadas, não corroborando as previsões da regra do tamanho-temperatura TSR – (Atkinson, 1994). Estudos demonstraram que a temperatura exerce uma grande influência na variação dos tamanhos corporais, uma vez que determina a estação de crescimento dos insetos aquáticos (Sweeney, 1984; Hassall et al., 2004). A relação positiva entre latitude e tamanho corporal para Odonata pode estar relacionada a sua história de vida, por possuírem uma fase aquática em seu ciclo reprodutivo (Hassall et al., 2014), sendo que o crescimento estrutural ocorre apenas durante o período aquático (larval).

Grande parte dos estudos envolvendo Odonata e a relação entre a variação corporal e temperatura, foram conduzidos no hemisfério norte, com sazonalidade bem acentuada, em regiões de elevadas latitudes em climas temperados, nos quais variáveis importantes como temperatura, precipitação e história evolutiva podem ter efeitos muito diferentes (Covich, 1988) do que em regiões tropicais aonde essas métricas são mais estáveis ou apresentam pouca variação na região. Ou então com estudos avaliando a variação morfológica intraespecífica (Hassall, 2013; ver apêndice em Corbet, 2006). Resultados encontrados em alguns estudos como os conduzidos por Johansson (2003) reforçam nossos argumentos, uma vez que registraram um aumento no tamanho corporal em baixas ( $30^{\circ}\text{N}$ ) e em altas latitudes ( $75^{\circ}\text{N}$ ), com indivíduos de tamanhos menores na porção central do gradiente. Esse mecanismo ficou conhecido como “*U-shaped*”, e esse padrão leva-se em consideração o tempo para a estação de crescimento dos indivíduos e variação no ciclo de vida (Roff, 1980). Esses resultados e discussões podem explicar por que houve um aumento no tamanho do corpo de adultos de odonatos (Johansson, 2003; Hassall, 2013), em latitudes mais altas. Segundo Hassall (2013) isso acontece porque a variação sazonal temporal (“time-stress”) reduz o tamanho do corpo em latitudes baixas e a diminuição das temperaturas aumenta o tamanho corporal em latitudes mais altas. O

efeito aditivo desses dois padrões lineares resulta na relação em forma de U entre o tamanho e a latitude.

Estudos avaliando a relação entre o tamanho corporal das espécies e a temperatura, demonstraram que a variação no ciclo de vida pode alterar a relação entre tamanho corporal e temperatura (Mousseau, 1997). A variação do tamanho corporal entre os insetos geralmente diminui com o decréscimo da temperatura média, com uma queda no tamanho corporal correspondendo à transição do ciclo de vida bivoltino para o univoltino. Em altas latitudes, a estação de crescimento é curta e, para um organismo univoltino, o desenvolvimento ontogenético é restrito a uma única estação durante o ano (Mousseau, 1997). Em latitudes mais baixas, a estação de crescimento é relativamente mais longa e o tempo de desenvolvimento de um indivíduo pode ser estendido (Roff, 1980), podendo apresentar mais de uma geração por ano. Corbet et al. (2006), analisando a relação entre a latitude e o voltinismo em Odonatas, demonstraram que o número de gerações por ano para as espécies foi negativamente correlacionada com a latitude. Demonstrando que os principais fatores que contribuem para essa relação negativa é a temperatura ambiente e o fotoperíodo ao qual os organismos são submetidos. Concluindo que em baixas latitudes (ou seja, nos trópicos), a maioria das espécies são multi ou bivoltina. Dado essa relação positiva entre o tempo de desenvolvimento e o tamanho corporal dos ecotérmicos para as regiões mais quentes (Peters, 1983). O tamanho corporal tende a estar positivamente relacionado com a temperatura e ao tempo de desenvolvimento mais longo em baixas latitudes, corroborando nossos resultados.

A extensão latitudinal registrada em nosso trabalho se estende até latitudes medianas na América Latina, portanto, mesmo as regiões consideradas como sendo de maiores latitudes (por exemplo, porção mais ao sul do bioma Cerrado) ainda são quentes o suficiente para garantir o desenvolvimento contínuo dos indivíduos, bem como, permitir que fiquem ativos durante todo o ano. Muitas vezes em virtude da pequena variação sazonal, em alguns períodos, podem atingir temperaturas até maiores do que as temperaturas observadas mais próximo do equador. Isso se deve ao fato que a região tropical apresenta uma sazonalidade menos evidente e especialmente em regiões tropicais do globo, os habitats com floresta e locais sombreados mantêm uma temperatura mais constante (Matlack, 1993), com os riachos tropicais apresentam temperaturas estáveis durante o dia e ao longo do ano (Melo & Froehlich, 2001). Essa maior constância é essencial para a maior especialização das espécies, permitindo até maior

compartimentação do nicho suportando maior diversidade (MacArthur, 1972; Ben-Eliahu & Safriel, 1982; Pontrap et al., 2019).

Entre os Odonata existe uma grande variação na especificidade das espécies (Bastos et al., 2021), e dada a alta proporção de espécies que habitam latitudes tropicais sem uma variação de fotoperíodo significativa (Hassall, 2013), uma vez que os efeitos da variação no tamanho do corpo e no desenvolvimento dos organismos não são dependentes apenas de mecanismos termorregulatórios, mas também da variação sazonal temporal (“time-stress”) evidenciado na forma de fotoperíodo (Corbet, 1999; Hassall, 2013), os nossos resultados apresentaram um padrão inverso aos observados para o hemisfério norte. Sendo assim, indivíduos que habitam diferentes latitudes e, portanto, experimentando diferentes fotoperíodos, experimentarão diferentes temperaturas, resultando em estratégias distintas no tempo de crescimento e de desenvolvimento (De Block & Stoks, 2003; Strobbe & Stoks, 2004).

Apesar da temperatura estar diretamente relacionada aos mecanismos que promovem variações no tamanho corporal dos organismos, estudos trazem a discussão que o fator coloração corporal (May, 1979; Corbet, 1980; Hassall & Thompson, 2008; De Marco et al., 2015; Guilherme-Ferreira & Gorb, 2021) também pode estar relacionada com os mecanismos de ganho e perda de calor e, associada a teoria ecofisiológica (De Marco et al., 2015), podem afetar diretamente as respostas dos Odonata em seu ambiente. Sternberg (1996) sugeriu que a coloração de certas populações de determinadas espécies em altas latitudes na Europa central, variam com a latitude, para aumentar a absorção de calor nas regiões mais frias, onde espécies mais escuras conseguiriam absorver maior quantidade de calor do que espécies mais claras que poderiam refletir o calor, independentemente do tamanho corporal. Portanto, além do tamanho corporal a coloração das espécies podem afetar muito as trocas de calor e em consequência disso, sua capacidade de termorregulação. Associado a isso, características comportamentais e formas de pouso (para maiores detalhes ver Corbet, 1999), podem aumentar ou diminuir o ganho de calor e, portanto, também influenciar no padrão de distribuição. A importância relativa das adaptações de coloração e características comportamentais podem ser uma abordagem interessante para futuros estudos, buscando avaliar os efeitos esperados do tamanho corporal, alavancando futuros trabalhos para diminuir as lacunas do conhecimento existente entre a relação da coloração e tamanho corporal em Odonata.

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alho, J. S., Herczeg, G., Laugen, A. T., Räsänen, K., Laurila, A., & Merilä, J. (2011). Allen's rule revisited: quantitative genetics of extremity length in the common frog along a latitudinal gradient. *Journal of evolutionary biology*, 24(1), 59-70.

Angilletta Jr, M. J., Steury, T. D., & Sears, M. W. (2004). Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: fitting pieces of a life-history puzzle. *Integrative and comparative biology*, 44(6), 498-509.

Ashton, K. G., & Feldman, C. R. (2003). Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution*, 57(5), 1151-1163.

Ashton, K. G., Tracy, M. C., & De Queiroz, A. (2000). Is Bergmann's rule valid for mammals? *American Naturalist*, 156, 390– 415.

Askew, R. R. (1988). *The Dragonflies of Europe*. Harley Books, Colchester, 291p.

Atkinson, D. (1994). Temperature and organism size – a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*, 25, 1–58.

Beck, J., Liedtke, H. C., Widler, S., Altermatt, F., Loader, S. P., Hagmann, R., ... & Fiedler, K. (2016). Patterns or mechanisms? Bergmann's and Rapoport's rule in moths along an elevational gradient. *Community Ecology*, 17(2), 137-148.

Belk, M. C., & Houston, D. D. (2002). Bergmann's rule in ectotherms: a test using freshwater fishes. *The American Naturalist*, 160(6), 803-808.

Ben-Eliahu, M. N., & Safriel, U. N. (1982). A comparison between species diversities of polychaetes from tropical and temperate structurally similar rocky intertidal habitats. *Journal of Biogeography*, 371-390.

Bergmann, C. (1848). Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien*, 1, 595–708.

Blackburn, T. M., & Gaston, K. J. (2003). *Macroecology: concepts and consequences: 43rd symposium of the British Ecological Society (Vol. 43)*. Cambridge University Press.

Blackburn, T. M., Gaston, K. J., & Loder, N. (1999). Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and distributions*, 5(4), 165-174.

Blanckenhorn, W. U., & Demont, M. (2004). Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? *Integrative and Comparative Biology*, 44(6), 413-424.

Borror, D. J. (1945). A key to the New World genera of Libellulidae (Odonata). *Annals of Entomological Society of America*, 38, 168-194.

Brasil, L. S., Oliveira-Junior, J. M., Calvão, L. B., Carvalho, F. G., Monteiro-Junior, C. S., Dias-Silva, K., & Juen, L. (2018). Spatial, biogeographic and environmental predictors of diversity in Amazonn Zygoptera. *Insect Conservation and Diversity*, 11, 174–184.

Brown, J. H. (1995). *Macroecology*. University of Chicago Press.

Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-theoretic Approach*. Springer, Berlin.

Carvalho, A. L., & Calil, E. R. (2000). Chaves de identificação para as famílias de Odonata (Insecta) ocorrentes no Brasil - adultos e larvas. *Papéis Avulsos de Zoologia do Museu de Zoologia da USP*, 41, 423-441.

Chai, P., & Srygley R. B. (1990). Predation and the flight, morphology, and temperature of neotropical rain-forest butterflies. *The American Naturalist*, 135, 748-765.

Chown, S. L., & Gaston, K. J. (2010). Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biological Reviews*, 85, 139-169.

Corbet, P. S., & May, M. L. (2008). Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. *International Journal of Odonatology*, 11, 155–171.

Corbet, P. S. (1980). Biology of Odonata. *Annual Review of Entomology*, 25(1), 189-217.

Corbet, P. S. (1999). *Dragonflies: behavior and ecology of Odonata*. Ithaca, NY: Comstock Publ. Assoc. 829 p.

Corbet, P. S. et al. (2006). Voltinism of Odonata: a review. *International Journal of Odonatology*, 9: 1–44.

Covich, A. P. (1988). Geographical and historical comparisons of neotropical stream: biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats. *Journal of the North American Benthological*, 7, 361–386.

Cushman, J. H., Lawton, J. H., & Manly, B. F. (1993). Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. *Oecologia*, 95(1), 30-37.

De Block, M., & Stoks, R. (2003). Adaptive sex-specific life history plasticity to temperature and photoperiod in a damselfly. *Journal of Evolutionary Biology*, 16: 986–995.

De Marco, P. Jr., & Resende, D. C. (2002). Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica*, 31, 129–138. pmid:12622424

De Marco, P. Jr., & Vital, M. V. C. (2008). Ecology of *Tigriagrion aurantinigrum* Calvert in response to variations in environmental conditions (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 37, 1-11. pmid:18512547

De Marco, P., & Vianna, D. M. (2005). Distribuição do esforço de coleta de Odonata no Brasil - Subsídios para escolha de áreas prioritárias para levantamentos faunísticos. *Lundiana*, 6, 13–26.

De Marco, P., Batista, J. D., & Cabette, H. S. R. (2015) Community assembly of adult odonates in tropical streams: an ecophysiological hypothesis. *PLoS One*, 10(4), e0123023.

Diniz-Filho, J. A. F., Rodríguez, M. Á., Bini, L. M., Olalla-Tarraga, M. Á., Cardillo, M., Nabout, J. C., ... & Hawkins, B. A. (2009). Climate history, human impacts and global body size of Carnivora (Mammalia: Eutheria) at multiple evolutionary scales. *Journal of Biogeography*, 36(12), 2222-2236.

Forster, J., Hirst, A. G., & Atkinson, D. (2012). Warming-induced reductions in body size are greater in aquatic than terrestrial species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 19310–19314.

Fox, J., & Weisberg, S. (2019). An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage.  
URL:<https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>

Gaston, J. K., Chown, S. L., & Evans, K. L. (2008). Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *Journal of Biogeography*, 35, 483-500.

Gaston, K., & Blackburn, T. (2008). Pattern and process in macroecology. John Wiley & Sons.

Gaston, K. J. (1991). The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology*, 5(3), 283-296.

Gaston, K. J. (1994). What is rarity? In *Rarity* (pp. 1-21). Springer, Dordrecht.

Geist, V. (1987). Bergmann's rule is invalid. *Canadian Journal of Zoology*, 65, 1035–1038. doi: 10.1139/z87-164

Guillermo-Ferreira, R., & Gorb, S. N. (2021). Heat-distribution in the body and wings of the morpho dragonfly *Zenithoptera lanei* (Anisoptera: Libellulidae) and a possible mechanism of thermoregulation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 133(1), 179-186.

Hassall, C. (2013). Time stress and temperature explain continental variation in damselfly body size. *Ecography*, 36(8), 894-903.

Hassall, C., & Thompson, D. J. (2008). The effects of environmental warming on Odonata: a review. *International Journal of Odonatology*, 11(2), 131-153.

Hassall, C., Keat, S., Thompson, D. J., & Watts, P. C. (2014). Bergmann's rule is maintained during a rapid range expansion in a damselfly. *Global Change Biology*, 20, 475–482.

Heinrich, B., & Casey, T. M. (1978). Heat transfer in dragonflies: 'fliers' and 'perchers'. *Journal of Experimental Biology*, 74, 17-36.

Heinrich, B. (1993). Social thermoregulation. In *The Hot-Blooded Insects* (pp. 447-509). Springer, Berlin, Heidelberg.

Hijmans, R., & Etten, V. J. (2015). Raster: Geographic analysis and modeling with raster data. R package version 2.4-20. <http://CRAN.R-project.org/package=raster>

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005) Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978. doi: 10.1002/joc.1276

Horne, C. R., Hirst, A. G., & Atkinson, D. (2015) Temperature-size responses match latitudinal-size clines in arthropods, revealing critical differences between aquatic and terrestrial species. *Ecology Letters*, 18, 327–335.

Ilha, P., Rosso, S., & Schiesari, L. (2019). Effects of deforestation on headwater stream fish assemblages in the Upper Xingu River Basin, Southeastern Amazonia. *Neotropical Ichthyology*, 17(1).

Ilha, P., Schiesari, L., Yanagawa, F. I., Jankowski, K., & Navas, C. A. (2018). Deforestation and stream warming affect body size of Amazonian fishes. *PloS one*, 13(5), e0196560.

Jackson, D. A. (1993). Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74, 2204–2214.

James, F. C. (1970). Geographical size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology*, 51, 365-390.

Jara, M., Escobar, L. E., Rodrigues, R. O., Frias-De-Diego, A., Sanhueza, J., & Machado, G. (2019). Spatial distribution and spread potential of sixteen *Leptospira* serovars in a subtropical region of Brazil. *Transboundary and emerging diseases*, 66(6), 2482-2495.

Johansson, F. (2003). Latitudinal shifts in body size of *Enallagma cyathigerum* (Odonata). *Journal of Biogeography*, 30, 29–34.

Johansson, F., Söderquist, M., & Bokma, F. (2009). Insect wing shape evolution: independent effects of migratory and mate guarding flight on dragonfly wings. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97, 362-372.

Juen, L., & De Marco, P. (2012). Dragonfly endemism in the Brazilian Amazon: competing hypotheses for biogeographical patterns. *Biodiversity and Conservation*, 21, 3507–3521.

Juen, L., & De Marco Jr, P. (2011). Odonate biodiversity in terra-firme forest streamlets in Central Amazonia: on the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical extents. *Insect Conservation and Diversity*, 4(4), 265-274.

Kammer, A. E. (1981). Physiological mechanisms of thermoregulation. Insect Thermoregulation (ed. B. Heinrich), pp. 115-158. John Wiley & Sons, Inc., New York.

Kivelä, S. M., Välimäki, P., Carrasco, D., Mäenpää, M. I., & Oksanen, J. (2011). Latitudinal insect body size clines revisited: a critical evaluation of the saw-tooth model. *Journal of Animal Ecology*, 80, 1184-1195.

Lencioni, F. A. A. (2006). *The Damselflies of Brazil: An illustrated guide Coenagrionidae*. All Print Editora, São Paulo, 419 p.

Lindsey, C. C. (1966). Body sizes of poikilotherm vertebrates at different latitudes. *Evolution*, 456-465.

MacArthur, R. H. (1972). *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press.

Matlack, G. R. (1993). Microenvironment variation within and among forest edges sites in the eastern United States. *Biological Conservation*, 66, 185–194.

May, M. L. (1976). Thermoregulation in adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs*, 46, 1–32.

May, M. L. (1991). Thermal adaptations of dragonflies, revisited. *Advances in Odonatology*, 5, 71-88.

May, M. L. (2017). Body temperature regulation in the dragonfly, *Arigomphus villosipes* (Odonata: Anisoptera: Gomphidae), *International Journal of Odonatology*, 20:3-4, 151-163, DOI: 10.1080/13887890.2017.1346523

Mazerolle, M. J. (2012). AICcmodavg: model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). <http://CRAN.R-project.org/package=AICcmodavg>

McKay, T., & Herman, T. (2008). Thermoregulation in three species of damselflies, with notes on temporal distribution and microhabitat use (Zygoptera: Lestidae). *Odonatologica*, 37(1), 29-39.

McNab, B. (1971). On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology*, 52, 845-854.

Meiri, S., & Thomas, G. H. (2007). The geography of body size—challenges of the interspecific approach. *Global Ecology and Biogeography*, 16(6), 689-693.

Meiri, S. (2010). Length–weight allometries in lizards. *Journal of Zoology*, 281(3), 218-226.

Melo, A. S., & Froehlich, C. G. (2001). Macroinvertebrates in neotropical streams: richness patterns along a catchment and assemblage structure between 2 seasons. *Journal of the North American Benthological Society*, 20, 1–16.

Mousseau, T. A. (1997). Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule. *Evolution*, 51, 630–632.

Neville, A. C., & Weis-Fogh, T. (1963). The effect of temperature on locust flight muscle. *Journal of Experimental Biology*. 40, 111-121.

Oliveira-Junior, J. M. B., De Marco, P., Dias-Silva, K., Leitão, R. P., Leal, C. G., Pompeu, P. S., et al. (2017) Effects of human disturbance and riparian conditions on Odonata (Insecta) assemblages in eastern Amazon basin streams. *Limnologia-Ecology and Management of Inland Waters*, 66, 31–39.

Oliveira-Junior, J. M. B., Shimano, Y., Gardner, T. A., Hughes, R. M., De Marco, P., & Juen, L. (2015) Neotropical dragonflies (Insecta: Odonata) as indicators of ecological condition of small streams in the eastern Amazon. *Austral Ecology*, 40(6), 733-744.

Oliveira-Junior, J. M. B., Teodósio, M. A., & Juen, L. (2021) Patterns of co-occurrence and body size overlap among dragonflies (Insecta: Odonata) in preserved and altered Amazon streams. *Austral Entomology*, no prelo.

Palmer, A. R., & Strobeck, C. (2003). *Fluctuating asymmetry analyses revisited*. In: Polak, M. (ed.). *Developmental instability. Causes and consequences*: 279-319. Oxford University Press, Oxford.

Partridge, L., & Coyne, J. A. (1997). Bergmann's rule in ectotherms: is it adaptive? *Evolution*, 51(2), 632-635.

Paulson, D. (2006). The importance of forests to neotropical dragonflies. *Forests and dragonflies* (ed. A. Rivera), 79-101.

Peres-Neto, P. R., Jackson, D. A., & Somers, K. M. (2003). Giving meaningful interpretation to ordination axes: assessing loading significance in principal component analysis. *Ecology*, 84, 2347-2363.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & the R Development Core Team. (2013). nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-109. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Pontarp, M., Bunnefeld, L., Cabral, J. S., Etienne, R. S., Fritz, S. A., Gillespie, R., ... & Hurlbert, A. H. (2019). The latitudinal diversity gradient: novel understanding through mechanistic eco-evolutionary models. *Trends in ecology & evolution*, 34(3), 211-223.

R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

Ray, C. (1960). The application of Bergmann's rule and Allen's rule to the poikilotherms. *Journal of Morphology*, 106, 85-109.

Roff, D. A. (1980). Optimizing development time in a seasonal environment: the 'ups and downs' of clinal variation. *Oecologia* 45, 202–208.

Shama, L. N., & Robinson, C. T. (2009). Microgeographic life history variation in an alpine caddisfly: plasticity in response to seasonal time constraints. *Freshwater Biology*, 54(1), 150-164.

Shelomi, M., & Zeuss, D. (2017). Bergmann's and Allen's Rules in Native European and Mediterranean Phasmatodea. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5:25, 1-13. doi: 10.3389/fevo.2017.00025

Shelomi, M. (2012). Where are we now? Bergmann's rule sensu lato in insects. *American Naturalist*, 180, 511–519.

Sokolovska, N., Rowe, L., & Johansson, F. (2000). Fitness and body size in mature odonates. *Ecological Entomology*, 25, 239-248.

Sokolovska, N., Rowe, L., & Johansson, F. (2000). Fitness and body size in mature odonates. *Ecological entomology*, 25(2), 239-248.

Sternberg, K. (1996). Colours, colour change, colour patterns and "cuticular windows" at light traps – their thermoregulatory and ecological significance in some *Aeshna* species. *Zoologischer Anzeiger*, 235, 77–88.

Stevenson, R. D. (1985). Body size and limits to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms. *American Naturalist*, 125: 102-117.

Strathdee, A. T., & Bale, J. S. (1998). Life on the edge: insect ecology in arctic environments. *Annual Review of Entomology*, 43(1), 85-106.

Strobbe, F., & Stoks, R. (2004). Life history reaction norms to time constraints in a damselfly: differential effects on size and mass. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83, 187–196.

Sweeney, B. W. (1984). *Factors influencing life-history patterns of aquatic insects*. The Ecology of Aquatic Insect (ed. V.H. Resh and D.M. Rosenberg), pp. 56-100. Praeger, New York.

Van Voorhies, W. A. (1996). Bergmann size clines: a simple explanation for their occurrence in ectotherms. *Evolution*, 50(3), 1259-1264.

Vernberg, F. J. (1962). Comparative physiology: latitudinal effects of physiological properties of animal populations. *Annual Review of Physiology*, 24, 517-546.

Vianna, D. M., & De Marco Jr, P. (2012). Higher-taxon and cross-taxon surrogates for odonate biodiversity in Brazil. *Natureza & Conservação*, 10(1), 34-39.

Willmer, P. (1991). Thermal biology and mate acquisition in ectotherms. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(12), 396-399.

Zamora-Camacho, F. J., Reguera, S., & Moreno-Rueda, G. (2014). Bergmann's Rule rules body size in an ectotherm: heat conservation in a lizard along a 2200-metre elevational gradient. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(12), 2820-2828.

Zeuss, D., Brunzel, S., & Brandl, R. (2016) Environmental drivers of voltinism and body size in insect assemblages across Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 154–165.

Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media. 574 p.

## 6. CONCLUSÕES GERAIS

Os resultados encontrados no primeiro e no segundo capítulo demonstraram que os padrões que controlam a distribuição e riqueza de Odonatas adultos neotropicais não seguem fielmente o que as teorias e regras predizem para os padrões de biodiversidade. Observamos que ao longo do gradiente latitudinal de Floresta Amazônica – Floresta de Transição – Cerrado os mecanismos que influenciam a distribuição das espécies podem se determinadas não apenas por características ecofisiológicas, mas também pelas características geográficas do continente Sul-Americano. Restringindo a porção da massa continental à medida que ocorre o aumento das latitudes em direção a porção sul do continente, e assim, restringindo a distribuição geográfica das espécies em direção ao sul do gradiente latitudinal.

No terceiro capítulo, os resultados para a variação morfológica das espécies de Odonata ao longo do gradiente latitudinal foram parcialmente corroboradas. Observamos que próximo a região do equador (Floresta Amazônica) os indivíduos foram maiores, sendo o oposto o que prediz a regra do tamanho-temperatura. Possivelmente devido ao fato, de que nos trópicos os padrões são inversos dos temperados, uma vez que não existe uma variação muito grande na temperatura e as condições climáticas são mais estáveis ao longo do ano. Possibilitando ciclos de vida mais curtos e com maiores taxas de desenvolvimento, alcançando maiores tamanhos nas menores latitudes e com temperaturas mais quentes e estáveis.

Destacamos que a distribuição das espécies de Odonata podem ser afetadas por múltiplos processos e para que possamos compreender melhor os mecanismos que direcionam estes processos, estudos futuros devem inserir questões ecológicas como a própria história de vida dos organismos, interações entre as espécies e efeitos antrópicos e evolutivas sobre a origem e a diversificação das espécies neotropicais. Bem como, características de coloração, comportamentais e cognitivas das espécies em seus habitat, uma vez que essas características também podem afetar nos mecanismos de ganho e perda de calor ao longo de um gradiente latitudinal.

## 7. APÊNDICES

**Apêndice 1.** Lista de espécies observadas ao longo do gradiente latitudinal de Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado. PML - ponto médio latitudinal de cada espécie (valores negativos indicam que as latitudes médias ocorrem no hemisfério Sul); EL - extensão latitudinal. \* Os valores são mostrados como graus latitudinais (°).

Espécies	Subordem	PML	EL	Bioma
<i>Acanthagrion adustum</i> (Williamson, 1916)	Zygoptera	-3.101	13.034	Amazônia
<i>Acanthagrion amazonicum</i> (Sjöstedt, 1918)	Zygoptera	-5.103	7.327	Amazônia
<i>Acanthagrion chacoense</i> (Calvert, 1909)	Zygoptera	-14.122	2.958	Transição
<i>Acanthagrion chararum</i> (Calvert, 1909)	Zygoptera	-18.097	5.194	Cerrado
<i>Acanthagrion cuyabae</i> (Calvert, 1909)	Zygoptera	-18.134	7.896	Cerrado
<i>Acanthagrion jessei</i> (Leonard, 1977)	Zygoptera	-13.562	2.376	Transição
<i>Acanthagrion kennedii</i> (Williamson, 1916)	Zygoptera	-2.578	2.277	Amazônia
<i>Acanthagrion longispinosum</i> (Leonard, 1977)	Zygoptera	-7.790	10.246	Amazônia
<i>Acanthagrion minutum</i> (Leonard, 1977)	Zygoptera	-17.146	10.630	Transição
<i>Acanthagrion rubrifrons</i> (Leonard, 1977)	Zygoptera	-2.621	2.361	Amazônia
<i>Acanthagrion temporale</i> (Selys, 1876)	Zygoptera	-18.232	8.353	Cerrado
<i>Acanthallagma luteum</i> (Williamson & Williamson, 1924)	Zygoptera	-2.402	1.924	Amazônia
<i>Aeolagrion dorsale</i> (Burmeister, 1839)	Zygoptera	-5.267	8.654	Amazônia
<i>Aeschnosoma hamadae</i> (Fleck & Neiss, 2012)	Anisoptera	-2.454	1.172	Amazônia
<i>Allopodagrion contortum</i> (Hagen in Selys, 1862)	Zygoptera	-20.911	2.564	Cerrado
<i>Anax amazili</i> (Burmeister, 1839)	Anisoptera	-21.017	5.321	Cerrado
<i>Anax concolor</i> (Brauer, 1865)	Anisoptera	-20.523	2.948	Cerrado

---

<i>Aphylla dentata</i> (Selys, 1859)	Anisoptera	-2.518	2.763	Amazônia
<i>Aphylla molossus</i> (Selys, 1869)	Anisoptera	-4.253	3.374	Amazônia
<i>Aphylla theodorina</i> (Navás, 1933)	Anisoptera	-21.933	3.345	Cerrado
<i>Archaeogomphus densus</i> (Belle, 1982)	Anisoptera	-19.714	1.092	Cerrado
<i>Argia clausenii</i> (Selys, 1865)	Zygoptera	-16.372	8.511	Cerrado
<i>Argia dives</i> (Förster, 1914)	Zygoptera	-6.865	7.676	Amazônia
<i>Argia euphorbia</i> (Fraser, 1946)	Zygoptera	-5.373	8.512	Amazônia
<i>Argia fumigata</i> (Hagen in Selys, 1865)	Zygoptera	-6.297	9.179	Amazônia
<i>Argia indicatrix</i> (Calvert, 1902)	Zygoptera	-7.036	12.126	Transição
<i>Argia infumata</i> (Selys, 1865)	Zygoptera	-5.889	8.363	Amazônia
<i>Argia insipida</i> (Hagen in Selys, 1865)	Zygoptera	-2.850	1.075	Amazônia
<i>Argia pulla</i> (Hagen in Selys, 1865)	Zygoptera	0.359	6.852	Amazônia
<i>Argia tamoyo</i> (Calvert, 1909)	Zygoptera	-21.065	1.759	Cerrado
<i>Argyrothemis argentea</i> (Ris, 1911)	Anisoptera	-7.289	11.608	Transição
<i>Brechmorhoga praedatrix</i> (Calvert, 1909)	Anisoptera	-18.534	6.148	Cerrado
<i>Castoraeschna colorata</i> (Martin, 1908)	Anisoptera	-19.857	3.453	Cerrado
<i>Castoraeschna januarina</i> (Hagen, 1867)	Anisoptera	-20.583	2.799	Cerrado
<i>Castoraeschna longfieldae</i> (Kimmins, 1929)	Anisoptera	-17.741	4.561	Cerrado
<i>Chalcopteryx radians</i> (Ris, 1914)	Zygoptera	-5.961	6.955	Amazônia
<i>Chalcopteryx scintillans</i> (McLachlan, 1870)	Zygoptera	-1.797	2.398	Amazônia
<i>Coryphaeschna amazônica</i> (De Marmels, 1989)	Anisoptera	-0.107	5.825	Amazônia
<i>Coryphaeschna perrensi</i> (McLachlan, 1887)	Anisoptera	-19.213	7.417	Cerrado
<i>Coryphaeschna viriditas</i> (Calvert, 1952)	Anisoptera	-16.866	2.811	Cerrado
<i>Cyanallagma ferenigrum</i> (De Marmels, 2003)	Zygoptera	-12.173	1.772	Transição
<i>Cyanallagma nigrinuchale</i> (Selys, 1876)	Zygoptera	-20.123	2.920	Cerrado
<i>Cyanogomphus angelomachadoi</i> (Pinto & de Almeida, 2016)	Anisoptera	-20.655	3.110	Cerrado

---

<i>Cyanogomphus comparabilis</i> (Belle, 1994)	Anisoptera	-17.099	5.878	Cerrado
<i>Desmogomphus tigrivensis</i> (Williamson, 1920)	Anisoptera	-1.577	3.154	Amazônia
<i>Diaphlebia angustipennis</i> (Selys, 1854)	Anisoptera	-5.339	6.844	Amazônia
<i>Diaphlebia nexans</i> (Calvert, 1903)	Anisoptera	-12.603	3.611	Cerrado
<i>Diastatops dimidiata</i> (Linnaeus, 1758)	Anisoptera	-1.184	1.520	Amazônia
<i>Diastatops emilia</i> (Montgomery, 1940)	Anisoptera	-5.928	8.399	Amazônia
<i>Diastatops estherae</i> (Montgomery, 1940)	Anisoptera	-2.553	1.660	Amazônia
<i>Diastatops nigra</i> (Montgomery, 1940)	Anisoptera	-6.142	9.383	Amazônia
<i>Dicterias atosanguinea</i> (Selys, 1853)	Zygoptera	-5.690	7.889	Amazônia
<i>Drepanoneura loutoni</i> (von Ellenrieder & Garrison, 2008)	Zygoptera	-10.023	1.777	Amazônia
<i>Dythemis sterilis</i> (Hagen, 1861)	Anisoptera	-12.714	15.864	Cerrado
<i>Elasmothemis constricta</i> (Calvert, 1898)	Anisoptera	-16.530	10.934	Cerrado
<i>Elasmothemis schubarti</i> (Santos, 1945)	Anisoptera	-19.159	5.677	Cerrado
<i>Elga newtonsantosi</i> (Machado, 1992)	Anisoptera	-17.894	8.207	Cerrado
<i>Enallagma novaehispaniae</i> (Calvert, 1907)	Zygoptera	-18.311	5.613	Cerrado
<i>Epigomphus hylaeus</i> (Ris, 1918)	Anisoptera	-2.838	2.666	Amazônia
<i>Epipleoneura albuquerquei</i> (Machado, 1964)	Zygoptera	-5.659	7.901	Amazônia
<i>Epipleoneura angeloi</i> (Pessacq & Costa, 2010)	Zygoptera	-14.473	6.820	Cerrado
<i>Epipleoneura capilliformis</i> (Selys, 1886)	Zygoptera	-3.438	5.164	Amazônia
<i>Epipleoneura haroldoi</i> (Santos, 1964)	Zygoptera	-3.148	1.102	Amazônia
<i>Epipleoneura humeralis</i> (Selys, 1886)	Zygoptera	-3.321	3.088	Amazônia
<i>Epipleoneura kaxuriana</i> (Machado, 1985)	Zygoptera	-5.685	8.144	Amazônia
<i>Epipleoneura lamina</i> (Williamson, 1915)	Zygoptera	-5.685	9.490	Amazônia
<i>Epipleoneura manauensis</i> (Santos, 1964)	Zygoptera	-2.914	1.999	Amazônia
<i>Epipleoneura pereirai</i> (Machado, 1964)	Zygoptera	-3.460	5.119	Amazônia
<i>Epipleoneura spatulata</i> (Rácenis, 1960)	Zygoptera	-0.317	5.734	Amazônia

<i>Epipleoneura tariana</i> (Machado, 1985)	Zygoptera	-4.710	9.839	Amazônia
<i>Epipleoneura waiwaiana</i> (Machado, 1985)	Zygoptera	-3.681	3.830	Amazônia
<i>Erythrodiplax abjecta</i> (Rambur, 1842)	Anisoptera	-15.051	1.101	Cerrado
<i>Erythrodiplax ana</i> (Guillermo-Ferreira, Vilela, Del-Claro & Bispo, 2016)	Anisoptera	-17.849	4.897	Cerrado
<i>Erythrodiplax branconensis</i> (Sjöstedt, 1929)	Anisoptera	-21.677	1.120	Cerrado
<i>Erythrodiplax gomesi</i> (Santos, 1946)	Anisoptera	-20.177	3.461	Cerrado
<i>Erythrodiplax luteofrons</i> (Santos, 1956)	Anisoptera	-21.076	2.770	Cerrado
<i>Erythrodiplax lygaea</i> (Ris, 1911)	Anisoptera	-18.729	6.537	Cerrado
<i>Erythrodiplax media</i> (Borror, 1942)	Anisoptera	-20.146	4.520	Cerrado
<i>Erythrodiplax melanorubra</i> (Borror, 1942)	Anisoptera	-20.409	4.105	Cerrado
<i>Gynacantha gracilis</i> (Burmeister, 1839)	Anisoptera	-5.521	8.163	Amazônia
<i>Gynacantha litoralis</i> (Williamson, 1923)	Anisoptera	-6.676	5.844	Amazônia
<i>Gynacantha membranalis</i> (Karsch, 1891)	Anisoptera	-6.113	7.031	Amazônia
<i>Gynothemis pumila</i> (Karsch, 1890)	Anisoptera	-2.931	1.365	Amazônia
<i>Gynothemis venipunctata</i> (Calvert, 1909)	Anisoptera	-16.530	10.934	Cerrado
<i>Hetaerina indepressa</i> (Garrison, 1990)	Zygoptera	-5.685	7.886	Amazônia
<i>Hetaerina mortua</i> (Hagen in Selys, 1853)	Zygoptera	-20.210	1.863	Cerrado
<i>Hetaerina simplex</i> (Selys, 1853)	Zygoptera	-13.196	12.634	Cerrado
<i>Heteragrion angustipenne</i> (Selys, 1886)	Zygoptera	-5.571	7.738	Amazônia
<i>Heteragrion bariai</i> (De Marmels, 1989)	Zygoptera	-6.442	8.833	Amazônia
<i>Heteragrion ictericum</i> (Williamson, 1919)	Zygoptera	-6.065	6.752	Amazônia
<i>Heteragrion inca</i> (Calvert, 1909)	Zygoptera	-6.474	8.718	Amazônia
<i>Heteragrion silvarum</i> (Sjöstedt, 1918)	Zygoptera	-5.304	8.661	Amazônia
<i>Heteragrion triangulare</i> (Hagen in Selys, 1862)	Zygoptera	-15.976	4.246	Cerrado
<i>Homeoura chelifera</i> (Selys, 1876)	Zygoptera	-20.662	3.995	Cerrado
<i>Idiataphe batesi</i> (Ris, 1913)	Anisoptera	-14.821	7.069	Cerrado

---

<i>Inpabasis machadoi</i> (Santos, 1961)	Zygoptera	-6.367	6.667	Amazônia
<i>Inpabasis rosea</i> (Selys, 1877)	Zygoptera	-2.029	2.177	Amazônia
<i>Lestes bipupillatus</i> (Calvert, 1909)	Zygoptera	-20.563	3.796	Cerrado
<i>Lestes dichrostigma</i> (Calvert, 1909)	Zygoptera	-18.337	8.248	Cerrado
<i>Lestes paulistus</i> (Calvert, 1909)	Zygoptera	-18.799	6.396	Cerrado
<i>Macrothemis hemichlora</i> (Burmeister, 1839)	Anisoptera	-17.808	6.617	Cerrado
<i>Macrothemis heteronycha</i> (Calvert, 1909)	Anisoptera	-15.206	8.286	Cerrado
<i>Macrothemis hosanai</i> (Santos, 1967)	Anisoptera	-19.039	7.245	Cerrado
<i>Macrothemis imitans</i> (Karsch, 1890)	Anisoptera	-17.418	10.087	Cerrado
<i>Mecistogaster linearis</i> (Rambur, 1842)	Zygoptera	-6.796	11.440	Transição
<i>Mecistogaster lucretia</i> (Drury, 1773)	Zygoptera	-5.708	7.982	Amazônia
<i>Metaleptobasis amazônica</i> (Sjöstedt, 1918)	Zygoptera	-6.545	6.090	Amazônia
<i>Metaleptobasis bicornis</i> (Selys, 1877)	Zygoptera	-3.514	5.147	Amazônia
<i>Metaleptobasis brysonima</i> (Williamson, 1915)	Zygoptera	-5.857	7.686	Amazônia
<i>Metaleptobasis diceras</i> (Selys, 1877)	Zygoptera	-6.348	6.705	Amazônia
<i>Metaleptobasis manicaria</i> (Williamson, 1915)	Zygoptera	-5.527	8.154	Amazônia
<i>Metaleptobasis quadricornis</i> (Selys, 1877)	Zygoptera	-5.533	8.333	Amazônia
<i>Metaleptobasis tridentigera</i> (von Ellenrieder, 2013)	Zygoptera	-6.620	7.819	Amazônia
<i>Micrathyria almeidai</i> (Santos, 1945)	Anisoptera	-19.570	5.783	Cerrado
<i>Micrathyria artemis</i> (Ris, 1911)	Anisoptera	-5.828	6.405	Amazônia
<i>Micrathyria hypodidyma</i> (Calvert, 1906)	Anisoptera	-19.015	6.963	Cerrado
<i>Micrathyria iheringi</i> (Santos, 1946)	Anisoptera	-21.441	1.591	Cerrado
<i>Micrathyria longifasciata</i> (Calvert, 1909)	Anisoptera	-21.061	1.045	Cerrado
<i>Micrathyria pseudhypodidyma</i> (Costa, Lourenço & Viera, 2002)	Anisoptera	-18.167	6.833	Cerrado
<i>Microstigma anomalum</i> (Rambur, 1842)	Zygoptera	-6.486	6.207	Amazônia
<i>Microstigma maculatum</i> (Hagen in Selys, 1860)	Zygoptera	-5.671	7.838	Amazônia

---

<i>Minagrion waltheri</i> (Selys, 1876)	Zygoptera	-14.788	9.450	Cerrado
<i>Misagria parana</i> (Kirby, 1889)	Anisoptera	-5.298	8.609	Amazônia
<i>Mnesarete aenea</i> (Selys, 1853)	Zygoptera	-5.889	8.363	Amazônia
<i>Mnesarete astrape</i> (De Marmels, 1989)	Zygoptera	-5.968	7.282	Amazônia
<i>Mnesarete cupraea</i> (Selys, 1853)	Zygoptera	-5.362	9.530	Amazônia
<i>Mnesarete fuscibasis</i> (Calvert, 1909)	Zygoptera	-16.387	3.816	Cerrado
<i>Mnesarete machadoi</i> (Garrison, 2006)	Zygoptera	-15.891	5.598	Cerrado
<i>Mnesarete pudica</i> (Hagen in Selys, 1853)	Zygoptera	-20.779	5.797	Cerrado
<i>Mnesarete rhopalon</i> (Garrison, 2006)	Zygoptera	-21.030	1.540	Cerrado
<i>Mnesarete williamsoni</i> (Garrison, 2006)	Zygoptera	-5.604	8.050	Amazônia
<i>Navicordulia errans</i> (Calvert, 1909)	Anisoptera	-16.415	11.236	Cerrado
<i>Navicordulia leptostyla</i> (Machado & Costa, 1995)	Anisoptera	-17.050	2.400	Cerrado
<i>Neocordulia volxemi</i> (Selys, 1874)	Anisoptera	-19.837	3.901	Cerrado
<i>Neoneura ethela</i> (Williamson, 1917)	Zygoptera	-13.406	16.470	Cerrado
<i>Neoneura myrthea</i> (Williamson, 1917)	Zygoptera	-6.032	6.649	Amazônia
<i>Neoneura rufithorax</i> (Selys, 1886)	Zygoptera	-6.331	6.596	Amazônia
<i>Nephepeltia aequisetis</i> (Calvert, 1909)	Anisoptera	-18.768	6.370	Cerrado
<i>Neuraeschna harpya</i> (Martin, 1909)	Anisoptera	-1.993	4.146	Amazônia
<i>Oligoclada laetitia</i> (Ris, 1911)	Anisoptera	-21.578	1.767	Cerrado
<i>Oligoclada nemesis</i> (Ris, 1911)	Anisoptera	-20.812	2.370	Cerrado
<i>Oligoclada stenoptera</i> (Borrer, 1931)	Anisoptera	-6.133	7.134	Amazônia
<i>Oligoclada sylvia</i> (Kirby, 1889)	Anisoptera	-5.650	7.842	Amazônia
<i>Orthemis biolleyi</i> (Calvert, 1906)	Anisoptera	-2.426	2.649	Amazônia
<i>Orthemis concolor</i> (Ris, 1919)	Anisoptera	-1.911	2.081	Amazônia
<i>Oxyagrion basale</i> (Selys, 1876)	Zygoptera	-18.110	8.701	Cerrado
<i>Oxyagrion chapadense</i> (Costa, 1978)	Zygoptera	-17.044	10.834	Cerrado

<i>Oxyagrion evanescens</i> (Calvert, 1909)	Zygoptera	-17.387	12.648	Cerrado
<i>Oxyagrion hempelii</i> (Calvert, 1909)	Zygoptera	-18.657	6.239	Cerrado
<i>Oxyagrion impunctatum</i> (Calvert, 1909)	Zygoptera	-17.044	10.834	Cerrado
<i>Oxyagrion microstigma</i> (Selys, 1876)	Zygoptera	-20.044	7.123	Cerrado
<i>Oxyagrion santosi</i> (Martins, 1967)	Zygoptera	-18.321	8.490	Cerrado
<i>Oxyagrion sulmatogrossense</i> (Costa, Souza & Santos, 2000)	Zygoptera	-21.347	1.793	Cerrado
<i>Oxyagrion terminale</i> (Selys, 1876)	Zygoptera	-20.662	3.599	Cerrado
<i>Oxystigma petiolatum</i> (Selys, 1862)	Zygoptera	-5.109	9.039	Amazônia
<i>Perilestes kahli</i> (Williamson & Williamson, 1924)	Zygoptera	-1.638	8.058	Amazônia
<i>Perissolestes aculeatus</i> (Kennedy, 1941)	Zygoptera	-10.640	2.397	Transição
<i>Peristicta aeneoviridis</i> (Calvert, 1909)	Zygoptera	-18.030	8.354	Cerrado
<i>Peristicta janiceae</i> (Pessacq & Costa, 2007)	Zygoptera	-16.627	5.133	Cerrado
<i>Perithemis bella</i> (Kirby, 1889)	Anisoptera	-2.523	1.602	Amazônia
<i>Perithemis cornelia</i> (Ris, 1910)	Anisoptera	-6.381	6.506	Amazônia
<i>Phasmoneura exigua</i> (Selys, 1886)	Anisoptera	-6.099	12.198	Transição
<i>Phasmoneura janirae</i> (Lencioni, 1999)	Anisoptera	-8.040	10.105	Transição
<i>Phoenicagrion flammeum</i> (Selys, 1876)	Zygoptera	-5.887	9.942	Amazônia
<i>Phyllocycla argentina</i> (Hagen in Selys, 1878)	Anisoptera	-18.821	1.896	Cerrado
<i>Phyllocycla bartica</i> (Calvert, 1948)	Anisoptera	-3.423	1.706	Amazônia
<i>Phyllogomphoides annectens</i> (Selys, 1869)	Anisoptera	-16.388	7.744	Cerrado
<i>Phyllogomphoides spiniventris</i> (Belle, 1994)	Anisoptera	-16.855	2.790	Cerrado
<i>Phyllogomphoides suspectus</i> (Belle, 1994)	Anisoptera	-11.321	1.078	Transição
<i>Progomphus recticarinatus</i> (Calvert, 1909)	Anisoptera	-18.613	6.306	Cerrado
<i>Protoneura scintilla</i> (Gloyd, 1939)	Zygoptera	-6.416	8.943	Amazônia
<i>Protoneura woytkowskii</i> (Gloyd, 1939)	Zygoptera	-10.015	1.792	Amazônia
<i>Psaironeura bifurcata</i> (Sjöstedt, 1918)	Zygoptera	-4.287	2.623	Amazônia

---

<i>Psaironeura tenuissima</i> (Selys, 1886)	Zygoptera	-5.525	9.103	Amazônia
<i>Rhionaeschna cornigera</i> (Brauer, 1865)	Anisoptera	-21.763	3.685	Cerrado
<i>Tauriphila australis</i> (Hagen, 1867)	Anisoptera	-2.170	3.492	Amazônia
<i>Telebasis abuna</i> (Bick & Bick, 1995)	Zygoptera	-11.925	13.819	Cerrado
<i>Telebasis coccinea</i> (Selys, 1876)	Zygoptera	-12.148	1.824	Transição
<i>Telebasis filiola</i> (Perty, 1834)	Zygoptera	-19.730	7.751	Cerrado
<i>Telebasis pallida</i> (Machado, 2010)	Zygoptera	-15.999	2.653	Cerrado
<i>Telebasis racenisi</i> (Bick & Bick, 1995)	Zygoptera	-12.538	5.822	Transição
<i>Telebasis willinki</i> (Fraser, 1948)	Zygoptera	-21.564	1.795	Cerrado
<i>Tramea abdominalis</i> (Rambur, 1842)	Anisoptera	-20.783	3.177	Cerrado
<i>Uracis fastigiata</i> (Burmeister, 1839)	Anisoptera	-5.912	9.672	Amazônia
<i>Uracis infumata</i> (Rambur, 1842)	Anisoptera	-6.763	5.731	Amazônia
<i>Zenithoptera anceps</i> (Pujol-Luz, 1993)	Anisoptera	-5.083	7.361	Amazônia
<i>Zenithoptera viola</i> (Ris, 1910)	Anisoptera	-13.875	2.465	Cerrado
<i>Zonophora batesi</i> (Selys, 1869)	Anisoptera	-4.257	3.332	Amazônia
<i>Zonophora campanulata</i> (Burmeister, 1839)	Anisoptera	-17.626	5.268	Cerrado
<i>Zonophora supratrangularis</i> (Schmidt, 1941)	Anisoptera	-1.643	3.374	Amazônia

---

**Apêndice 2.** Lista de espécies observadas ao longo do gradiente ambiental de Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e do Cerrado. LMP - ponto médio latitudinal de cada espécie (valores negativos indicam que as latitudes médias ocorrem no hemisfério Sul); TmMax – temperatura média máxima; TmMin – temperatura média mínima; RT – amplitude térmica; MAV – variação anual máxima da temperatura. \* Os valores de TmMax, TmMin, RT e MAV, são mostrados em graus celsius (°C).

Espécies	LMP	TmMax	TmMin	RT	MAV	Bioma
<i>Acanthagrion adustum</i> (Williamson, 1916)	-3.101	32.80	21.20	11.60	14.10	Amazonia
<i>Acanthagrion amazonicum</i> (Sjöstedt, 1918)	-5.103	32.50	21.40	11.10	14.30	Amazonia
<i>Acanthagrion chacoense</i> (Calvert, 1909)	-14.122	33.20	14.50	18.70	19.30	Transição
<i>Acanthagrion chararum</i> (Calvert, 1909)	-18.097	32.10	14.00	18.10	18.40	Cerrado
<i>Acanthagrion cuyabae</i> (Calvert, 1909)	-18.134	31.60	14.20	17.40	19.60	Transição
<i>Acanthagrion jessei</i> (Leonard, 1977)	-13.562	33.90	15.60	18.30	19.50	Transição
<i>Acanthagrion kennedii</i> (Williamson, 1916)	-2.578	32.40	20.70	11.70	12.30	Amazonia
<i>Acanthagrion longispinosum</i> (Leonard, 1977)	-7.790	33.30	18.60	14.70	19.30	Transição
<i>Acanthagrion minutum</i> (Leonard, 1977)	-17.146	32.90	14.00	18.90	19.50	Transição
<i>Acanthagrion rubrifrons</i> (Leonard, 1977)	-2.621	32.60	21.50	11.10	12.20	Amazonia
<i>Acanthagrion temporale</i> (Selys, 1876)	-18.232	30.00	12.30	17.70	20.10	Cerrado
<i>Acanthallagma luteum</i> (Williamson & Williamson, 1924)	-2.402	32.50	20.70	11.80	12.10	Amazonia
<i>Aeolagrion dorsale</i> (Burmeister, 1839)	-5.267	32.90	20.80	12.10	14.10	Amazonia
<i>Aeschnosoma hamadae</i> (Fleck & Neiss, 2012)	-2.454	32.60	22.20	10.40	10.50	Amazonia
<i>Allopodagrion contortum</i> (Hagen in Selys, 1862)	-20.911	27.50	9.70	17.80	19.20	Cerrado
<i>Anax amazili</i> (Burmeister, 1839)	-21.017	29.30	11.80	17.50	18.50	Cerrado
<i>Anax concolor</i> (Brauer, 1865)	-20.523	30.00	12.00	18.00	18.60	Cerrado
<i>Aphylla dentata</i> (Selys, 1859)	-2.518	33.00	18.50	14.50	20.60	Transição
<i>Aphylla molossus</i> (Selys, 1869)	-4.253	31.80	20.00	11.80	11.90	Amazonia
<i>Aphylla theodorina</i> (Navás, 1933)	-21.933	27.40	9.60	17.80	18.80	Cerrado
<i>Archaeogomphus densus</i> (Belle, 1982)	-19.714	28.40	10.10	18.30	18.60	Cerrado

<i>Argia clausenii</i> (Selys, 1865)	-16.372	28.90	10.00	18.90	20.20	Cerrado
<i>Argia dives</i> (Förster, 1914)	-6.865	31.80	17.40	14.40	15.90	Amazonia
<i>Argia euphorbia</i> (Fraser, 1946)	-5.373	33.10	19.80	13.30	14.10	Amazonia
<i>Argia fumigata</i> (Hagen in Selys, 1865)	-6.297	32.60	20.60	12.00	14.10	Amazonia
<i>Argia indicatrix</i> (Calvert, 1902)	-7.036	33.00	19.60	13.40	19.30	Transição
<i>Argia infumata</i> (Selys, 1865)	-5.889	32.60	20.20	12.40	19.20	Transição
<i>Argia insipida</i> (Hagen in Selys, 1865)	-2.850	32.80	21.20	11.60	12.00	Amazonia
<i>Argia pulla</i> (Hagen in Selys, 1865)	0.359	32.60	21.90	10.70	12.30	Amazonia
<i>Argia tamoyo</i> (Calvert, 1909)	-21.065	32.90	13.80	19.00	19.60	Cerrado
<i>Argyrothemis argentea</i> (Ris, 1911)	-7.289	33.10	19.50	13.60	19.30	Transição
<i>Brechmorhoga praedatrix</i> (Calvert, 1909)	-18.534	29.80	11.30	18.50	20.70	Cerrado
<i>Castoraeschna colorata</i> (Martin, 1908)	-19.857	29.10	11.00	18.10	18.60	Cerrado
<i>Castoraeschna januaria</i> (Hagen, 1867)	-20.583	28.60	10.00	18.60	19.30	Cerrado
<i>Castoraeschna longfieldae</i> (Kimmins, 1929)	-17.741	30.40	11.90	18.50	19.80	Cerrado
<i>Chalcopteryx radians</i> (Ris, 1914)	-5.961	32.30	20.40	11.90	13.90	Amazonia
<i>Chalcopteryx scintillans</i> (McLachlan, 1870)	-1.797	32.70	22.40	10.20	10.80	Amazonia
<i>Coryphaeschna amazônica</i> (De Marmels, 1989)	-0.107	32.40	22.20	10.20	10.40	Amazonia
<i>Coryphaeschna perrensi</i> (McLachlan, 1887)	-19.213	30.40	11.40	19.00	20.70	Cerrado
<i>Coryphaeschna viriditas</i> (Calvert, 1952)	-16.866	31.50	13.90	17.60	18.00	Cerrado
<i>Cyanallagma ferenigrum</i> (De Marmels, 2003)	-12.173	34.00	15.40	18.60	19.70	Transição
<i>Cyanallagma nigrinuchale</i> (Selys, 1876)	-20.123	28.90	12.50	16.40	18.20	Cerrado
<i>Cyanogomphus angelomachadoi</i> (Pinto & de Almeida, 2016)	-20.655	28.20	10.70	17.50	18.40	Cerrado
<i>Cyanogomphus comparabilis</i> (Belle, 1994)	-17.099	31.80	14.40	17.40	17.80	Cerrado
<i>Desmogomphus tigrivensis</i> (Williamson, 1920)	-1.577	32.70	22.60	10.10	10.40	Amazonia
<i>Diaphlebia angustipennis</i> (Selys, 1854)	-5.339	33.90	18.10	15.80	20.60	Transição
<i>Diaphlebia nexans</i> (Calvert, 1903)	-12.603	33.60	15.80	17.80	18.00	Cerrado

<i>Diastatops dimidiata</i> (Linnaeus, 1758)	-1.184	33.00	21.40	11.60	11.90	Amazonia
<i>Diastatops emilia</i> (Montgomery, 1940)	-5.928	32.90	19.30	13.60	14.40	Amazonia
<i>Diastatops estherae</i> (Montgomery, 1940)	-2.553	32.80	21.70	11.10	12.00	Amazonia
<i>Dicterias atosanguinea</i> (Selys, 1853)	-5.690	32.50	20.70	11.80	14.10	Amazonia
<i>Drepanoneura loutoni</i> (von Ellenrieder & Garrison, 2008)	-10.023	31.70	15.90	15.80	16.10	Amazonia
<i>Dythemis sterilis</i> (Hagen, 1861)	-12.714	34.80	19.00	15.80	17.70	Cerrado
<i>Elasmothemis constricta</i> (Calvert, 1898)	-16.530	31.20	13.50	17.70	18.50	Cerrado
<i>Elasmothemis schubarti</i> (Santos, 1945)	-19.159	28.70	13.00	15.70	18.50	Cerrado
<i>Elga newtonsantosi</i> (Machado, 1992)	-17.894	31.30	13.50	17.80	18.90	Cerrado
<i>Enallagma novaehispaniae</i> (Calvert, 1907)	-18.311	31.90	13.00	18.90	20.70	Cerrado
<i>Epigomphus hylaeus</i> (Ris, 1918)	-2.838	32.80	21.70	11.10	12.30	Amazonia
<i>Epipleoneura albuquerquei</i> (Machado, 1964)	-5.659	33.40	19.50	13.90	19.20	Transição
<i>Epipleoneura angeloi</i> (Pessacq & Costa, 2010)	-14.473	31.80	17.10	14.70	17.70	Cerrado
<i>Epipleoneura capilliformis</i> (Selys, 1886)	-3.438	32.00	20.40	11.60	13.80	Amazonia
<i>Epipleoneura haroldoi</i> (Santos, 1964)	-3.148	32.30	20.60	11.70	12.20	Amazonia
<i>Epipleoneura humeralis</i> (Selys, 1886)	-3.321	33.00	21.20	11.80	12.30	Amazonia
<i>Epipleoneura kaxuriana</i> (Machado, 1985)	-5.685	33.00	21.50	11.50	14.10	Amazonia
<i>Epipleoneura lamina</i> (Williamson, 1915)	-5.685	33.40	21.80	11.60	16.70	Amazonia
<i>Epipleoneura manauensis</i> (Santos, 1964)	-2.914	32.80	22.40	10.40	11.50	Amazonia
<i>Epipleoneura pereirai</i> (Machado, 1964)	-3.460	32.50	20.90	11.60	13.80	Amazonia
<i>Epipleoneura spatulata</i> (Rácenis, 1960)	-0.317	32.30	19.80	12.50	18.40	Transição
<i>Epipleoneura tariana</i> (Machado, 1985)	-4.710	32.90	18.90	14.00	19.20	Transição
<i>Epipleoneura waiwaiana</i> (Machado, 1985)	-3.681	32.80	21.30	11.50	13.40	Amazonia
<i>Erythrodiplax abjecta</i> (Rambur, 1842)	-15.051	32.30	14.40	17.90	18.50	Cerrado
<i>Erythrodiplax ana</i> (Guillermo-Ferreira, Vilela, Del-Claro & Bispo, 2016)	-17.849	28.40	11.90	16.50	17.10	Cerrado
<i>Erythrodiplax branconensis</i> (Sjöstedt, 1929)	-21.677	31.60	12.20	19.30	19.60	Cerrado

<i>Erythrodiplax gomesi</i> (Santos, 1946)	-20.177	29.40	11.50	17.90	18.50	Cerrado
<i>Erythrodiplax luteofrons</i> (Santos, 1956)	-21.076	28.60	10.20	18.40	18.70	Cerrado
<i>Erythrodiplax lygaea</i> (Ris, 1911)	-18.729	28.20	10.60	17.60	18.50	Cerrado
<i>Erythrodiplax media</i> (Borror, 1942)	-20.146	29.80	10.70	19.10	19.60	Cerrado
<i>Erythrodiplax melanorubra</i> (Borror, 1942)	-20.409	29.60	11.20	18.40	19.60	Cerrado
<i>Gynacantha gracilis</i> (Burmeister, 1839)	-5.521	32.70	20.80	11.90	14.10	Amazonia
<i>Gynacantha litoralis</i> (Williamson, 1923)	-6.676	33.10	19.20	13.90	14.10	Amazonia
<i>Gynacantha membranalis</i> (Karsch, 1891)	-6.113	32.90	20.70	12.20	14.10	Amazonia
<i>Gynothemis pumila</i> (Karsch, 1890)	-2.931	32.60	22.30	10.30	10.50	Amazonia
<i>Gynothemis venipunctata</i> (Calvert, 1909)	-16.530	30.40	12.50	17.90	20.10	Cerrado
<i>Hetaerina indepressa</i> (Garrison, 1990)	-5.685	32.50	20.20	12.30	14.10	Amazonia
<i>Hetaerina mortua</i> (Hagen in Selys, 1853)	-20.210	32.20	13.70	18.50	18.90	Cerrado
<i>Hetaerina simplex</i> (Selys, 1853)	-13.196	30.80	14.90	15.90	22.80	Cerrado
<i>Heteragrion angustipenne</i> (Selys, 1886)	-5.571	33.80	18.50	15.30	19.20	Transição
<i>Heteragrion bariai</i> (De Marmels, 1989)	-6.442	32.80	19.50	13.30	19.20	Amazonia
<i>Heteragrion ictericum</i> (Williamson, 1919)	-6.065	31.70	19.70	12.00	13.90	Amazonia
<i>Heteragrion inca</i> (Calvert, 1909)	-6.474	32.70	20.00	12.70	16.80	Amazonia
<i>Heteragrion silvarum</i> (Sjöstedt, 1918)	-5.304	33.20	20.30	12.90	14.10	Amazonia
<i>Heteragrion triangulare</i> (Hagen in Selys, 1862)	-15.976	30.00	14.40	15.60	18.10	Cerrado
<i>Homeoura chelifera</i> (Selys, 1876)	-20.662	28.80	11.90	16.90	18.20	Cerrado
<i>Idiataphe batesi</i> (Ris, 1913)	-14.821	33.00	15.50	17.50	17.50	Cerrado
<i>Inpabasis machadoi</i> (Santos, 1961)	-6.367	32.50	20.50	12.00	14.20	Amazonia
<i>Inpabasis rosea</i> (Selys, 1877)	-2.029	32.70	22.50	10.20	10.50	Amazonia
<i>Lestes bipupillatus</i> (Calvert, 1909)	-20.563	29.10	11.10	18.00	18.50	Cerrado
<i>Lestes dichrostigma</i> (Calvert, 1909)	-18.337	29.10	12.30	16.80	18.40	Cerrado
<i>Lestes paulistus</i> (Calvert, 1909)	-18.799	30.50	12.40	18.10	18.50	Cerrado

<i>Macrothemis hemichlora</i> (Burmeister, 1839)	-17.808	32.00	13.90	18.10	20.70	Cerrado
<i>Macrothemis heteronycha</i> (Calvert, 1909)	-15.206	31.50	13.50	18.00	19.50	Cerrado
<i>Macrothemis hosanai</i> (Santos, 1967)	-19.039	29.80	11.50	18.30	19.70	Cerrado
<i>Macrothemis imitans</i> (Karsch, 1890)	-17.418	30.80	12.70	18.10	20.70	Cerrado
<i>Mecistogaster linearis</i> (Rambur, 1842)	-6.796	32.90	19.90	13.00	20.00	Transição
<i>Mecistogaster lucretia</i> (Drury, 1773)	-5.708	32.90	21.20	11.70	19.70	Transição
<i>Metaleptobasis amazonica</i> (Sjöstedt, 1918)	-6.545	33.00	20.50	12.50	14.10	Amazonia
<i>Metaleptobasis bicornis</i> (Selys, 1877)	-3.514	32.30	20.40	11.90	13.50	Amazonia
<i>Metaleptobasis brysonima</i> (Williamson, 1915)	-5.857	32.50	20.40	12.10	14.30	Amazonia
<i>Metaleptobasis diceras</i> (Selys, 1877)	-6.348	33.00	18.90	14.10	15.50	Amazonia
<i>Metaleptobasis manicaria</i> (Williamson, 1915)	-5.527	33.10	19.70	13.40	14.10	Amazonia
<i>Metaleptobasis quadricornis</i> (Selys, 1877)	-5.533	32.80	20.80	12.00	14.20	Amazonia
<i>Metaleptobasis tridentigera</i> (von Ellenrieder, 2013)	-6.620	33.00	19.90	13.10	17.20	Amazonia
<i>Micrathyria almeidai</i> (Santos, 1945)	-19.570	29.00	10.80	18.20	19.10	Cerrado
<i>Micrathyria artemis</i> (Ris, 1911)	-5.828	32.50	19.80	12.80	18.80	Amazonia
<i>Micrathyria hypodidyma</i> (Calvert, 1906)	-19.015	28.50	10.20	18.30	18.50	Cerrado
<i>Micrathyria iheringi</i> (Santos, 1946)	-21.441	30.20	11.50	18.70	19.50	Cerrado
<i>Micrathyria longifasciata</i> (Calvert, 1909)	-21.061	30.90	12.50	18.40	18.60	Cerrado
<i>Micrathyria pseudhypodidyma</i> (Costa, Lourenço & Viera, 2002)	-18.167	31.00	13.00	18.00	19.50	Cerrado
<i>Microstigma anomalum</i> (Rambur, 1842)	-6.486	33.10	19.50	13.60	14.10	Amazonia
<i>Microstigma maculatum</i> (Hagen in Selys, 1860)	-5.671	33.00	20.00	13.00	14.10	Amazonia
<i>Minagrion waltheri</i> (Selys, 1876)	-14.788	31.20	14.00	17.20	17.80	Cerrado
<i>Misagria parana</i> (Kirby, 1889)	-5.298	32.90	19.40	13.50	14.10	Amazonia
<i>Mnesarete aenea</i> (Selys, 1853)	-5.889	32.80	19.00	13.80	19.30	Transição
<i>Mnesarete astrape</i> (De Marmels, 1989)	-5.968	32.60	21.80	10.80	22.30	Amazonia
<i>Mnesarete cupraea</i> (Selys, 1853)	-5.362	32.70	19.60	13.10	14.40	Amazonia

<i>Mnesarete fuscibasis</i> (Calvert, 1909)	-16.387	32.10	13.00	19.10	20.50	Cerrado
<i>Mnesarete machadoi</i> (Garrison, 2006)	-15.891	30.60	13.20	17.40	19.00	Cerrado
<i>Mnesarete pudica</i> (Hagen in Selys, 1853)	-20.779	29.70	11.80	17.90	19.70	Cerrado
<i>Mnesarete rhopalon</i> (Garrison, 2006)	-21.030	26.10	7.80	18.30	18.50	Cerrado
<i>Mnesarete williamsoni</i> (Garrison, 2006)	-5.604	32.70	20.60	12.10	14.10	Amazonia
<i>Navicordulia errans</i> (Calvert, 1909)	-16.415	30.30	13.00	17.30	18.70	Cerrado
<i>Navicordulia leptostyla</i> (Machado & Costa, 1995)	-17.050	29.80	12.70	17.10	17.70	Cerrado
<i>Neocordulia volxemi</i> (Selys, 1874)	-19.837	27.50	9.80	17.70	18.00	Cerrado
<i>Neoneura ethela</i> (Williamson, 1917)	-13.406	32.30	13.80	18.50	19.90	Cerrado
<i>Neoneura myrthea</i> (Williamson, 1917)	-6.032	32.70	21.60	11.10	13.40	Amazonia
<i>Neoneura rufithorax</i> (Selys, 1886)	-6.331	33.00	19.70	13.30	14.10	Amazonia
<i>Nephepeltia aequisetis</i> (Calvert, 1909)	-18.768	33.30	15.00	18.30	19.50	Cerrado
<i>Neuraeschna harpya</i> (Martin, 1909)	-1.993	32.40	20.90	11.50	11.80	Amazonia
<i>Oligoclada laetitia</i> (Ris, 1911)	-21.578	29.10	10.80	18.30	18.50	Cerrado
<i>Oligoclada nemesis</i> (Ris, 1911)	-20.812	29.20	10.70	18.50	19.00	Cerrado
<i>Oligoclada stenoptera</i> (Borror, 1931)	-6.133	32.40	19.40	13.00	13.90	Amazonia
<i>Oligoclada sylvia</i> (Kirby, 1889)	-5.650	33.00	21.00	12.00	14.10	Amazonia
<i>Orthemis biolleyi</i> (Calvert, 1906)	-2.426	33.00	21.70	11.30	12.00	Amazonia
<i>Orthemis concolor</i> (Ris, 1919)	-1.911	32.70	21.00	11.70	12.20	Amazonia
<i>Oxyagrion basale</i> (Selys, 1876)	-18.110	30.90	14.60	16.30	20.40	Cerrado
<i>Oxyagrion chapadense</i> (Costa, 1978)	-17.044	31.00	14.30	16.70	20.70	Cerrado
<i>Oxyagrion evanescens</i> (Calvert, 1909)	-17.387	29.20	13.40	15.80	20.40	Cerrado
<i>Oxyagrion hempeli</i> (Calvert, 1909)	-18.657	28.50	11.20	17.30	18.10	Cerrado
<i>Oxyagrion impunctatum</i> (Calvert, 1909)	-17.044	29.00	14.10	14.90	20.40	Cerrado
<i>Oxyagrion microstigma</i> (Selys, 1876)	-20.044	28.60	11.50	17.10	18.60	Cerrado
<i>Oxyagrion santosi</i> (Martins, 1967)	-18.321	29.40	14.50	14.90	18.20	Cerrado

<i>Oxyagrion sulmatogrossense</i> (Costa, Souza & Santos, 2000)	-21.347	32.20	13.60	18.60	19.70	Cerrado
<i>Oxyagrion terminale</i> (Selys, 1876)	-20.662	29.20	11.50	17.70	19.10	Cerrado
<i>Oxystigma petiolatum</i> (Selys, 1862)	-5.109	32.60	20.20	12.40	18.40	Transição
<i>Perilestes kahli</i> (Williamson & Williamson, 1924)	-1.638	32.70	20.70	12.00	12.20	Amazonia
<i>Perissolestes aculeatus</i> (Kennedy, 1941)	-10.640	34.00	17.40	16.60	19.20	Transição
<i>Peristicta aeneoviridis</i> (Calvert, 1909)	-18.030	31.90	13.60	18.30	20.30	Cerrado
<i>Peristicta janiceae</i> (Pessacq & Costa, 2007)	-16.627	28.80	11.30	17.50	19.00	Cerrado
<i>Perithemis bella</i> (Kirby, 1889)	-2.523	32.90	22.30	10.60	11.50	Amazonia
<i>Perithemis cornelia</i> (Ris, 1910)	-6.381	33.20	19.20	14.00	14.10	Amazonia
<i>Phasmoneura exigua</i> (Selys, 1886)	-6.099	33.00	20.30	12.70	19.30	Transição
<i>Phasmoneura janirae</i> (Lencioni, 1999)	-8.040	33.90	17.90	16.00	20.60	Transição
<i>Phoenicagrion flammeum</i> (Selys, 1876)	-5.887	32.70	20.10	12.60	16.80	Amazonia
<i>Phyllocycla argentina</i> (Hagen in Selys, 1878)	-18.821	29.20	11.00	18.20	19.30	Cerrado
<i>Phyllocycla bartica</i> (Calvert, 1948)	-3.423	32.40	20.40	12.00	12.10	Amazonia
<i>Phyllogomphoides annectens</i> (Selys, 1869)	-16.388	29.40	10.90	18.50	20.00	Cerrado
<i>Phyllogomphoides spiniventris</i> (Belle, 1994)	-16.855	30.50	13.40	17.10	17.40	Cerrado
<i>Phyllogomphoides suspectus</i> (Belle, 1994)	-11.321	34.80	15.60	19.20	20.60	Transição
<i>Progomphus recticarinatus</i> (Calvert, 1909)	-18.613	29.50	11.30	18.20	19.80	Cerrado
<i>Protoneura scintilla</i> (Gloyd, 1939)	-6.416	33.00	18.70	14.30	14.40	Amazonia
<i>Protoneura woytkowskii</i> (Gloyd, 1939)	-10.015	31.70	15.90	15.80	16.10	Amazonia
<i>Psaironeura bifurcata</i> (Sjöstedt, 1918)	-4.287	33.10	20.80	12.30	13.40	Amazonia
<i>Psaironeura tenuissima</i> (Selys, 1886)	-5.525	32.60	20.50	12.10	14.40	Amazonia
<i>Rhionaeschna cornigera</i> (Brauer, 1865)	-21.763	28.20	9.90	18.30	18.50	Cerrado
<i>Tauriphila australis</i> (Hagen, 1867)	-2.170	32.10	21.40	10.70	11.00	Amazonia
<i>Telebasis abuna</i> (Bick & Bick, 1995)	-11.925	35.20	19.50	15.70	18.10	Cerrado
<i>Telebasis_coccinea</i> (Selys, 1876)	-12.148	33.50	15.10	18.40	20.40	Transição

---

<i>Telebasis filiola</i> (Perty, 1834)	-19.730	29.00	10.50	18.50	19.00	Cerrado
<i>Telebasis pallida</i> (Machado, 2010)	-15.999	32.30	13.60	18.70	19.50	Cerrado
<i>Telebasis racenisi</i> (Bick & Bick, 1995)	-12.538	33.90	15.50	18.40	19.80	Transição
<i>Telebasis willinki</i> (Fraser, 1948)	-21.564	29.40	11.10	18.30	18.40	Cerrado
<i>Tramea abdominalis</i> (Rambur, 1842)	-20.783	30.00	11.90	18.10	18.50	Cerrado
<i>Uracis fastigiata</i> (Burmeister, 1839)	-5.912	32.50	19.80	12.70	18.50	Amazonia
<i>Uracis infumata</i> (Rambur, 1842)	-6.763	33.20	19.20	14.00	16.80	Cerrado
<i>Zenithoptera anceps</i> (Pujol-Luz, 1993)	-5.083	33.00	20.70	12.30	16.60	Amazonia
<i>Zenithoptera viola</i> (Ris, 1910)	-13.875	34.00	15.40	18.60	19.50	Cerrado
<i>Zonophora batesi</i> (Selys, 1869)	-4.257	32.40	20.70	11.70	12.20	Amazonia
<i>Zonophora campanulata</i> (Burmeister, 1839)	-17.626	28.50	10.40	18.10	19.00	Cerrado
<i>Zonophora supratrangularis</i> (Schmidt, 1941)	-1.643	32.20	21.00	11.20	10.50	Amazonia

---

**Apêndice 3.** Lista de espécies e variáveis morfológicas observadas ao longo do gradiente latitudinal de Floresta Amazônica, Floresta de Transição Amazônia-Cerrado e Cerrado. LONG – Longitude; LAT – Latitude; CT – Comprimento Total; CAA – Comprimento Asa Anterior; LAA – Largura da Asa Anterior; CA – Comprimento do Abdômen; LT – Largura do Tórax; RT – Raio do Tórax; VT – Volume do Tórax. \* Os valores negativos para latitude representam o hemisfério sul.

Espécies	LONG	LAT	C_T	C_AA	L_AA	C_A	L_T	R_T	V_T
<i>Acanthagrion apicale</i>	-55.020	-3.042	34.20	19.82	1.97	27.71	1.45	0.73	1.60
<i>Acanthagrion apicale</i>	-65.065	-9.594	33.95	18.90	2.35	27.59	1.46	0.73	1.63
<i>Acanthagrion apicale</i>	-65.057	-9.602	34.25	19.77	2.25	26.73	1.44	0.72	1.56
<i>Acanthagrion apicale</i>	-64.833	-9.435	33.73	20.23	2.36	27.58	1.46	0.73	1.63
<i>Acanthagrion apicale</i>	-65.440	-9.634	36.28	19.35	2.19	30.02	1.51	0.76	1.80
<i>Acanthagrion apicale</i>	-65.455	-9.629	34.47	19.07	2.37	28.04	1.57	0.79	2.03
<i>Acanthagrion apicale</i>	-52.229	-14.958	32.29	17.78	3.52	26.63	1.38	0.69	1.38
<i>Acanthagrion apicale</i>	-52.179	-15.198	29.63	16.34	2.64	23.97	1.15	0.58	0.80
<i>Acanthagrion apicale</i>	-52.441	-15.026	31.02	17.44	3.15	25.71	1.10	0.55	0.70
<i>Acanthagrion apicale</i>	-51.523	-1.755	33.01	19.00	1.98	26.61	1.55	0.78	1.95
<i>Acanthagrion apicale</i>	-51.524	-1.757	35.40	19.93	2.12	28.00	1.35	0.68	1.29
<i>Acanthagrion apicale</i>	-51.411	-1.742	34.06	19.90	2.05	27.30	1.62	0.81	2.22
<i>Acanthagrion apicale</i>	-51.418	-1.752	34.41	18.86	1.90	27.90	1.53	0.77	1.87
<i>Acanthagrion apicale</i>	-51.418	-1.752	34.73	19.66	2.07	27.70	1.34	0.67	1.26
<i>Acanthagrion apicale</i>	-54.971	-3.185	36.27	19.96	2.26	29.54	0.96	0.48	0.46
<i>Acanthagrion apicale</i>	-54.971	-3.185	36.62	20.45	2.02	30.01	1.31	0.66	1.18
<i>Acanthagrion apicale</i>	-51.785	-14.010	29.19	16.58	1.68	23.80	1.90	0.95	3.59
<i>Acanthagrion apicale</i>	-51.763	-14.159	30.28	16.70	1.94	24.02	1.94	0.97	3.82
<i>Acanthagrion apicale</i>	-51.766	-14.167	34.02	19.10	2.20	27.69	2.30	1.15	6.37
<i>Acanthagrion apicale</i>	-52.470	-12.330	31.51	17.48	3.03	25.53	0.99	0.50	0.51
<i>Acanthagrion apicale</i>	-52.340	-12.950	29.26	16.80	3.21	25.95	0.93	0.47	0.42

<i>Acanthagrion apicale</i>	-52.392	-15.739	28.42	16.77	2.95	23.33	1.28	0.64	1.10
<i>Argia tinctipennis</i>	-54.871	-3.491	31.00	19.30	2.37	23.28	1.52	0.76	1.84
<i>Argia tinctipennis</i>	-54.829	-2.874	30.67	18.60	2.46	24.11	1.47	0.74	1.66
<i>Argia tinctipennis</i>	-64.847	-9.440	31.41	18.66	2.27	24.30	1.53	0.77	1.87
<i>Argia tinctipennis</i>	-64.847	-9.440	30.70	19.18	2.16	23.19	1.69	0.85	2.53
<i>Argia tinctipennis</i>	-52.254	-13.259	30.32	20.25	2.43	23.10	0.80	0.40	0.27
<i>Argia tinctipennis</i>	-52.254	-13.259	32.39	19.59	2.35	24.87	1.21	0.61	0.93
<i>Argia tinctipennis</i>	-52.254	-13.259	31.36	18.53	2.34	24.54	0.85	0.43	0.32
<i>Argia tinctipennis</i>	-52.254	-13.259	30.08	18.54	2.42	23.33	0.63	0.32	0.13
<i>Argia tinctipennis</i>	-52.254	-13.259	31.53	19.09	2.41	24.61	1.12	0.56	0.74
<i>Argia tinctipennis</i>	-52.303	-14.805	30.68	19.03	3.15	23.78	1.42	0.71	1.50
<i>Argia tinctipennis</i>	-52.303	-14.805	32.31	18.52	3.74	24.74	1.47	0.74	1.66
<i>Argia tinctipennis</i>	-52.360	-14.843	30.82	18.63	3.82	23.47	1.33	0.67	1.23
<i>Argia tinctipennis</i>	-52.481	-14.779	30.64	17.97	3.65	23.69	1.09	0.55	0.68
<i>Argia tinctipennis</i>	-52.481	-14.779	31.10	17.82	3.74	24.25	1.16	0.58	0.82
<i>Argia tinctipennis</i>	-52.479	-14.998	32.24	18.80	3.83	25.44	1.11	0.56	0.72
<i>Argia tinctipennis</i>	-54.456	-2.821	26.75	16.38	1.50	20.44	1.11	0.56	0.72
<i>Argia tinctipennis</i>	-54.838	-3.161	30.97	17.20	1.95	24.29	1.30	0.65	1.15
<i>Argia tinctipennis</i>	-55.832	-15.408	35.70	22.00	3.40	27.00	2.30	1.15	6.37
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-55.009	-0.116	26.00	19.00	5.00	20.00	2.50	1.25	8.18
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-55.009	-0.116	30.00	19.50	6.00	23.00	2.90	1.45	12.76
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-52.254	-13.092	28.99	18.24	3.96	22.53	1.32	0.66	1.20
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-52.254	-13.092	28.48	17.55	3.69	22.17	1.33	0.67	1.23
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-52.254	-13.092	28.49	17.58	3.91	22.04	1.38	0.69	1.38
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-52.254	-13.092	28.48	17.98	4.19	22.27	1.13	0.57	0.76
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-52.478	-14.998	27.97	18.67	5.04	22.09	1.22	0.61	0.95

<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-52.479	-14.998	29.28	18.86	5.50	22.66	1.48	0.74	1.70
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-52.442	-15.000	28.13	18.88	5.20	21.53	1.28	0.64	1.10
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-52.479	-14.998	30.30	18.11	5.52	23.56	1.63	0.82	2.27
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-59.967	-2.932	25.93	17.15	3.88	20.29	1.42	0.71	1.50
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-59.933	-2.929	25.10	18.42	4.07	18.96	1.72	0.86	2.66
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-59.960	-2.937	26.90	17.04	4.04	20.82	1.66	0.83	2.39
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-59.960	-2.937	25.90	17.05	4.00	20.36	1.70	0.85	2.57
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-59.931	-2.977	25.81	16.98	3.98	20.23	1.87	0.94	3.42
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-48.285	-3.731	32.66	18.29	4.28	26.25	1.21	0.61	0.93
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.830	-3.143	25.22	15.06	3.72	19.55	1.04	0.52	0.59
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.830	-3.143	30.48	18.22	4.47	23.54	1.12	0.56	0.74
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.830	-3.143	28.61	18.14	3.99	22.26	1.34	0.67	1.26
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.830	-3.143	27.72	18.24	4.10	22.22	1.19	0.60	0.88
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.830	-3.143	27.60	17.91	3.81	21.41	1.11	0.56	0.72
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.830	-3.143	27.59	18.58	4.45	20.95	1.15	0.58	0.80
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.830	-3.143	22.72	18.52	4.39	16.63	1.20	0.60	0.90
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.830	-3.143	28.77	18.11	4.20	22.37	1.46	0.73	1.63
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.830	-3.143	27.00	17.63	3.81	21.53	0.63	0.32	0.13
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.830	-3.143	26.31	15.72	3.77	20.42	1.05	0.53	0.61
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.830	-3.143	28.08	17.78	3.21	21.19	1.26	0.63	1.05
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.830	-3.143	26.72	17.52	4.11	19.93	1.39	0.70	1.41
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.838	-3.161	28.81	18.43	3.58	22.12	1.50	0.75	1.77
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.838	-3.161	27.72	17.33	3.71	21.47	1.49	0.75	1.73
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.838	-3.161	28.05	18.15	3.83	21.64	1.40	0.70	1.44
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.838	-3.161	27.35	17.70	3.68	20.67	1.29	0.65	1.12
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.838	-3.161	28.24	18.59	3.97	20.96	1.37	0.69	1.35

<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.838	-3.161	29.57	18.07	3.78	23.89	1.46	0.73	1.63
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.838	-3.161	29.21	18.26	4.66	21.06	1.32	0.66	1.20
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.838	-3.161	28.91	17.79	4.17	22.80	1.25	0.63	1.02
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.838	-3.161	25.79	17.27	4.32	19.04	1.22	0.61	0.95
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.838	-3.161	26.70	18.04	3.61	21.59	1.00	0.50	0.52
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.838	-3.161	28.82	18.71	4.25	22.56	1.40	0.70	1.44
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.838	-3.161	28.39	18.32	3.82	21.15	1.13	0.57	0.76
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-54.838	-3.161	26.28	18.22	3.79	20.34	1.27	0.64	1.07
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	-55.986	-15.125	29.10	19.00	6.60	20.80	2.60	1.30	9.20
<i>Diastatops obscura</i>	-54.884	-3.259	26.93	23.51	7.05	17.19	2.92	1.46	13.03
<i>Diastatops obscura</i>	-54.884	-3.259	26.30	22.17	6.78	16.44	2.28	1.14	6.20
<i>Diastatops obscura</i>	-54.884	-3.259	25.19	17.59	4.05	13.21	4.14	2.07	37.13
<i>Diastatops obscura</i>	-52.330	-14.742	25.19	22.10	6.69	16.03	1.91	0.96	3.65
<i>Diastatops obscura</i>	-52.357	-14.770	25.93	21.52	6.79	15.11	2.32	1.16	6.53
<i>Diastatops obscura</i>	-52.357	-14.770	25.27	20.95	6.71	15.04	2.11	1.06	4.92
<i>Diastatops obscura</i>	-52.341	-14.985	25.58	20.85	6.50	15.60	2.31	1.16	6.45
<i>Diastatops obscura</i>	-52.566	-14.761	25.22	22.03	6.21	15.85	2.34	1.17	6.71
<i>Diastatops obscura</i>	-52.566	-14.761	24.64	21.79	6.58	14.89	2.37	1.19	6.97
<i>Diastatops obscura</i>	-46.747	-2.954	23.57	19.14	4.50	14.76	4.53	2.27	48.65
<i>Diastatops obscura</i>	-46.747	-2.954	23.17	19.04	4.54	14.56	3.75	1.88	27.60
<i>Diastatops obscura</i>	-46.747	-2.954	23.52	20.38	4.64	13.49	4.40	2.20	44.58
<i>Diastatops obscura</i>	-46.747	-2.954	21.83	19.54	4.22	14.11	4.25	2.13	40.17
<i>Diastatops obscura</i>	-47.679	-2.913	26.15	19.33	5.19	13.80	5.06	2.53	67.80
<i>Diastatops obscura</i>	-47.679	-2.913	24.97	20.45	4.97	15.79	4.96	2.48	63.86
<i>Diastatops obscura</i>	-48.370	-3.801	23.17	19.20	5.04	13.85	4.27	2.14	40.74
<i>Diastatops obscura</i>	-48.370	-3.801	25.15	18.90	4.81	13.99	4.72	2.36	55.03

<i>Diastatops obscura</i>	-48.370	-3.801	19.61	17.13	5.01	12.37	3.68	1.84	26.08
<i>Diastatops obscura</i>	-47.129	-3.297	30.51	24.39	5.65	18.65	5.74	2.87	98.97
<i>Diastatops obscura</i>	-46.968	-3.087	24.45	19.42	4.50	14.06	3.96	1.98	32.50
<i>Diastatops obscura</i>	-46.968	-3.087	25.17	19.45	4.70	15.45	4.29	2.15	41.32
<i>Diastatops obscura</i>	-54.970	-3.051	27.72	23.36	7.40	17.38	2.66	1.33	9.85
<i>Diastatops obscura</i>	-51.743	-13.948	23.32	21.27	6.60	13.79	4.75	2.38	56.09
<i>Diastatops obscura</i>	-51.743	-13.948	26.20	22.42	6.96	15.71	5.50	2.75	87.07
<i>Diastatops obscura</i>	-51.743	-13.948	24.46	20.27	6.55	14.27	4.41	2.21	44.88
<i>Diastatops obscura</i>	-51.889	-12.642	23.25	20.02	6.69	14.01	2.30	1.15	6.37
<i>Diastatops obscura</i>	-51.812	-14.042	24.55	21.33	6.66	14.84	4.63	2.32	51.94
<i>Diastatops obscura</i>	-51.812	-14.042	25.23	22.16	7.18	14.85	4.66	2.33	52.96
<i>Diastatops obscura</i>	-51.812	-14.042	23.90	21.13	6.82	14.09	4.92	2.46	62.33
<i>Diastatops obscura</i>	-51.812	-14.042	22.86	21.43	6.18	15.50	4.54	2.27	48.97
<i>Diastatops obscura</i>	-51.812	-14.042	25.16	21.92	6.63	15.58	4.70	2.35	54.33
<i>Diastatops obscura</i>	-51.812	-14.042	26.41	22.33	6.95	15.92	4.88	2.44	60.82
<i>Diastatops obscura</i>	-51.812	-14.042	25.95	22.35	6.57	15.74	5.43	2.72	83.79
<i>Diastatops obscura</i>	-51.812	-14.042	25.91	20.46	7.28	15.18	5.80	2.90	102.11
<i>Diastatops obscura</i>	-51.812	-14.042	25.57	22.77	6.83	15.55	5.38	2.69	81.49
<i>Diastatops obscura</i>	-51.812	-14.042	26.01	22.38	6.80	15.96	4.78	2.39	57.16
<i>Diastatops obscura</i>	-51.812	-14.042	24.86	21.85	6.94	15.61	5.28	2.64	77.03
<i>Diastatops obscura</i>	-51.761	-13.970	25.65	21.54	6.63	14.82	4.35	2.18	43.08
<i>Diastatops obscura</i>	-51.761	-13.970	25.95	21.41	7.05	13.99	5.00	2.50	65.42
<i>Diastatops obscura</i>	-51.761	-13.970	25.41	21.32	6.20	15.35	4.53	2.27	48.65
<i>Diastatops obscura</i>	-51.761	-13.970	27.40	21.75	6.71	16.44	5.63	2.82	93.39
<i>Diastatops obscura</i>	-51.761	-13.970	25.66	20.99	6.36	15.31	4.55	2.28	49.30
<i>Diastatops obscura</i>	-51.761	-13.970	25.33	21.37	6.45	15.41	4.62	2.31	51.61

<i>Diastatops obscura</i>	-51.761	-13.970	24.49	20.86	6.15	14.52	4.42	2.21	45.19
<i>Diastatops obscura</i>	-51.761	-13.970	23.86	20.56	6.32	13.96	4.47	2.24	46.74
<i>Diastatops obscura</i>	-51.761	-13.970	24.82	21.68	6.46	14.82	4.24	2.12	39.89
<i>Diastatops obscura</i>	-51.761	-13.970	24.50	22.03	6.81	16.28	5.02	2.51	66.20
<i>Diastatops obscura</i>	-51.761	-13.970	26.03	20.30	6.64	15.22	4.42	2.21	45.19
<i>Diastatops obscura</i>	-51.761	-13.970	24.93	21.45	7.09	15.90	4.90	2.45	61.57
<i>Diastatops obscura</i>	-51.761	-13.970	24.75	20.44	7.50	15.37	4.90	2.45	61.57
<i>Diastatops obscura</i>	-51.761	-13.970	26.97	20.49	6.72	16.46	5.49	2.75	86.60
<i>Diastatops obscura</i>	-51.812	-14.042	24.86	20.80	6.53	15.08	4.84	2.42	59.34
<i>Diastatops obscura</i>	-51.812	-14.042	25.83	20.38	6.62	16.15	5.06	2.53	67.80
<i>Diastatops obscura</i>	-51.812	-14.042	25.50	21.51	6.62	14.64	4.66	2.33	52.96
<i>Diastatops obscura</i>	-51.812	-14.042	26.51	23.88	7.57	17.19	5.21	2.61	74.01
<i>Diastatops obscura</i>	-51.812	-14.042	27.61	21.61	6.77	16.44	4.90	2.45	61.57
<i>Diastatops obscura</i>	-51.812	-14.042	28.01	23.25	6.55	16.22	7.04	3.52	182.60
<i>Diastatops obscura</i>	-52.283	-11.830	22.95	20.18	6.68	13.61	1.45	0.73	1.60
<i>Diastatops obscura</i>	-52.283	-11.830	25.73	20.41	6.35	15.09	1.99	1.00	4.12
<i>Diastatops obscura</i>	-52.357	-12.353	25.15	20.96	6.34	14.78	2.12	1.06	4.99
<i>Diastatops obscura</i>	-52.357	-12.353	26.43	21.29	6.40	15.73	2.10	1.05	4.85
<i>Epipleoneura metallica</i>	-52.035	-13.263	33.56	17.69	2.69	27.59	1.07	0.54	0.64
<i>Epipleoneura metallica</i>	-52.035	-13.263	30.34	18.44	3.13	25.34	0.76	0.38	0.23
<i>Epipleoneura metallica</i>	-52.145	-13.256	32.43	18.65	1.65	26.81	0.87	0.44	0.34
<i>Epipleoneura metallica</i>	-52.145	-13.256	32.74	20.21	1.52	26.93	0.86	0.43	0.33
<i>Epipleoneura metallica</i>	-52.145	-13.256	32.66	19.03	1.40	27.09	0.65	0.33	0.14
<i>Epipleoneura metallica</i>	-52.145	-13.256	30.01	17.60	1.39	24.63	0.80	0.40	0.27
<i>Epipleoneura metallica</i>	-52.145	-13.256	35.50	19.02	1.39	29.87	0.84	0.42	0.31
<i>Epipleoneura metallica</i>	-52.254	-13.093	31.57	19.16	3.04	26.49	0.75	0.38	0.22

<i>Epipleoneura metallica</i>	-52.254	-13.093	33.42	17.63	3.01	28.12	0.96	0.48	0.46
<i>Epipleoneura metallica</i>	-52.254	-13.093	34.20	18.46	3.50	28.00	0.95	0.48	0.45
<i>Epipleoneura metallica</i>	-52.360	-14.843	33.11	16.71	2.97	27.71	0.77	0.39	0.24
<i>Epipleoneura metallica</i>	-52.551	-14.764	28.99	16.67	2.82	23.01	0.82	0.41	0.29
<i>Epipleoneura metallica</i>	-59.909	-2.921	32.01	17.49	1.33	27.17	0.98	0.49	0.49
<i>Epipleoneura metallica</i>	-59.960	-2.974	33.04	18.05	1.29	28.45	0.71	0.36	0.19
<i>Epipleoneura metallica</i>	-59.909	-2.934	32.32	17.95	1.20	27.13	1.17	0.59	0.84
<i>Epipleoneura metallica</i>	-59.909	-2.934	31.40	17.60	1.43	26.89	1.06	0.53	0.62
<i>Epipleoneura metallica</i>	-59.965	-2.991	32.20	18.36	1.43	27.30	0.93	0.47	0.42
<i>Epipleoneura metallica</i>	-47.789	-2.756	31.48	16.15	1.78	26.98	0.90	0.45	0.38
<i>Epipleoneura metallica</i>	-47.789	-2.756	33.79	12.45	1.59	28.45	0.93	0.47	0.42
<i>Epipleoneura metallica</i>	-47.789	-2.756	33.69	17.65	1.46	28.61	1.06	0.53	0.62
<i>Epipleoneura metallica</i>	-47.789	-2.756	30.76	17.61	1.58	25.71	0.84	0.42	0.31
<i>Epipleoneura metallica</i>	-48.830	-26.184	32.90	17.00	3.80	27.00	1.50	0.75	1.77
<i>Epipleoneura metallica</i>	-48.830	-26.184	30.50	16.50	3.00	26.10	1.50	0.75	1.77
<i>Epipleoneura metallica</i>	-48.830	-26.184	31.00	16.10	3.50	26.50	1.50	0.75	1.77
<i>Epipleoneura metallica</i>	-48.830	-26.184	32.10	17.20	3.50	27.00	1.60	0.80	2.14
<i>Epipleoneura metallica</i>	-55.724	-15.432	32.80	17.40	3.50	26.10	1.30	0.65	1.15
<i>Epipleoneura metallica</i>	-52.457	-15.678	30.86	15.77	2.58	24.78	0.88	0.44	0.36
<i>Epipleoneura venezuelensis</i>	-64.788	-9.441	32.65	17.09	1.34	27.60	1.16	0.58	0.82
<i>Epipleoneura venezuelensis</i>	-64.788	-9.441	34.05	17.92	1.45	28.59	1.07	0.54	0.64
<i>Epipleoneura venezuelensis</i>	-52.047	-13.262	30.71	16.34	1.41	25.73	0.87	0.44	0.34
<i>Epipleoneura venezuelensis</i>	-52.047	-13.262	29.68	15.67	1.40	24.27	0.66	0.33	0.15
<i>Epipleoneura venezuelensis</i>	-52.047	-13.262	32.54	16.28	1.44	27.04	0.82	0.41	0.29
<i>Epipleoneura venezuelensis</i>	-52.145	-13.256	30.39	15.53	1.31	24.95	0.83	0.42	0.30
<i>Epipleoneura venezuelensis</i>	-56.450	-20.410	33.00	16.00	2.00	26.00	1.00	0.50	0.52

<i>Epipleoneura venezuelensis</i>	-56.450	-20.410	31.00	16.00	2.50	26.00	1.00	0.50	0.52
<i>Epipleoneura venezuelensis</i>	-52.254	-13.259	31.06	15.54	1.32	25.57	0.74	0.37	0.21
<i>Epipleoneura venezuelensis</i>	-52.215	-14.829	32.01	16.33	2.71	27.42	0.63	0.32	0.13
<i>Epipleoneura venezuelensis</i>	-52.231	-15.659	33.83	17.70	2.69	28.20	0.83	0.42	0.30
<i>Epipleoneura venezuelensis</i>	-52.360	-14.843	32.86	16.64	2.97	27.71	0.79	0.40	0.26
<i>Epipleoneura venezuelensis</i>	-52.442	-15.000	32.39	16.45	2.63	26.91	0.72	0.36	0.20
<i>Epipleoneura venezuelensis</i>	-52.363	-15.483	34.47	17.33	3.00	29.08	0.85	0.43	0.32
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-52.123	-15.110	31.74	16.21	2.75	26.90	0.97	0.49	0.48
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-52.123	-15.110	31.27	16.85	2.93	26.52	0.99	0.50	0.51
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-52.215	-14.829	30.59	16.81	3.08	26.26	0.99	0.50	0.51
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-52.228	-14.957	30.47	15.95	2.98	25.27	1.01	0.51	0.54
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-52.228	-14.957	31.97	16.52	3.25	27.07	0.90	0.45	0.38
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-47.625	-3.200	31.22	16.44	1.71	26.54	0.94	0.47	0.43
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-47.625	-3.200	31.86	16.83	2.32	26.45	1.05	0.53	0.61
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-47.625	-3.200	30.97	17.37	2.35	25.78	0.98	0.49	0.49
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-47.833	-3.364	31.43	16.66	2.16	25.00	0.98	0.49	0.49
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-52.357	-12.353	31.94	16.29	1.52	26.75	0.77	0.39	0.24
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-52.357	-12.353	28.40	16.86	1.30	23.42	0.85	0.43	0.32
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-52.357	-12.353	30.83	15.26	1.42	25.93	0.78	0.39	0.25
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-52.357	-12.353	31.62	16.91	1.31	26.29	0.79	0.40	0.26
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-52.357	-12.353	33.15	16.81	1.43	27.98	0.87	0.44	0.34
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-55.832	-15.408	29.20	15.50	4.00	23.10	1.40	0.70	1.44
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-55.823	-15.408	33.00	18.60	3.80	28.00	1.50	0.75	1.77
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-55.347	-15.347	29.10	15.90	3.20	24.10	1.50	0.75	1.77
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-55.347	-15.347	29.50	15.50	3.90	24.50	1.50	0.75	1.77
<i>Epipleoneura westfalli</i>	-55.347	-15.347	29.00	15.80	3.40	23.80	1.50	0.75	1.77

<i>Erythemis vesiculosa</i>	-54.504	-2.627	61.65	41.68	8.59	43.47	6.38	3.19	135.91
<i>Erythemis vesiculosa</i>	-54.504	-2.592	59.32	38.37	8.68	41.99	4.95	2.48	63.47
<i>Erythemis vesiculosa</i>	-65.431	-9.668	58.93	38.71	8.51	40.66	5.80	2.90	102.11
<i>Erythemis vesiculosa</i>	-57.572	-19.279	59.00	40.00	8.00	38.00	3.50	1.75	22.44
<i>Erythemis vesiculosa</i>	-52.071	-14.948	57.90	40.82	8.08	41.34	5.39	2.70	81.95
<i>Erythemis vesiculosa</i>	-52.145	-13.256	42.82	23.73	5.33	31.51	3.00	1.50	14.13
<i>Erythemis vesiculosa</i>	-57.611	-19.215	58.00	40.00	9.00	42.00	5.00	2.50	65.42
<i>Erythemis vesiculosa</i>	-52.331	-14.722	62.24	41.16	7.97	43.62	6.11	3.06	119.37
<i>Erythemis vesiculosa</i>	-52.357	-14.640	58.91	41.14	9.26	41.58	2.45	1.23	7.70
<i>Erythemis vesiculosa</i>	-52.357	-14.640	55.67	37.82	8.00	40.30	4.42	2.21	45.19
<i>Erythemis vesiculosa</i>	-55.007	-2.845	40.14	39.14	8.13	37.44	4.24	2.12	39.89
<i>Erythemis vesiculosa</i>	-54.504	-2.627	58.65	40.39	9.33	41.70	5.57	2.79	90.44
<i>Erythemis vesiculosa</i>	-54.492	-2.730	58.02	38.93	8.51	40.73	4.73	2.37	55.38
<i>Erythemis vesiculosa</i>	-54.492	-2.730	45.76	40.54	7.70	23.53	4.27	2.14	40.74
<i>Erythemis vesiculosa</i>	-54.800	-2.796	56.22	38.48	8.40	38.83	5.51	2.76	87.55
<i>Erythemis vesiculosa</i>	-54.971	-3.185	57.57	37.68	8.16	40.35	5.69	2.85	96.41
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-54.880	-2.996	26.97	21.31	5.80	16.97	2.35	1.18	6.79
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-54.880	-2.996	24.89	19.49	4.55	16.23	1.80	0.90	3.05
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-65.057	-9.601	26.32	20.72	5.06	16.61	2.54	1.27	8.58
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-65.046	-9.599	26.29	20.46	4.61	16.05	2.36	1.18	6.88
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-65.046	-9.599	26.67	20.73	4.69	16.34	2.65	1.33	9.74
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-65.046	-9.599	28.32	20.83	4.51	16.73	1.90	0.95	3.59
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-65.046	-9.599	29.04	22.47	5.07	17.77	2.54	1.27	8.58
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-52.200	-13.058	35.08	25.56	6.10	23.15	1.88	0.94	3.48
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-52.318	-14.683	27.67	21.69	5.41	17.87	2.12	1.06	4.99
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-52.359	-14.720	27.84	19.94	5.45	17.13	1.74	0.87	2.76

<i>Erythrodiplax basalis</i>	-52.357	-14.770	25.19	18.98	4.96	16.54	2.00	1.00	4.19
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-52.442	-14.619	27.77	23.65	6.06	16.38	3.09	1.55	15.44
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-59.896	-2.914	26.59	19.08	4.48	17.22	2.59	1.30	9.09
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-59.896	-2.914	27.66	21.23	5.19	17.27	2.74	1.37	10.77
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-59.896	-2.914	24.93	18.91	4.68	16.13	2.50	1.25	8.18
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-59.896	-2.914	24.98	19.33	4.52	15.62	2.84	1.42	11.99
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-59.896	-2.914	24.72	19.03	4.82	15.37	2.08	1.04	4.71
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-59.896	-2.914	23.67	18.48	4.67	15.31	2.64	1.32	9.63
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-59.896	-2.914	23.31	17.67	4.25	13.98	2.34	1.17	6.71
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-54.832	-2.737	25.67	20.55	5.18	16.43	2.28	1.14	6.20
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-50.585	-6.020	31.59	23.26	5.19	19.81	2.64	1.32	9.63
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	26.94	21.79	5.44	16.31	5.12	2.56	70.24
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	24.11	18.18	4.39	15.18	4.20	2.10	38.77
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	25.06	20.30	4.49	15.95	4.55	2.28	49.30
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	24.70	18.82	4.48	15.81	4.10	2.05	36.07
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	29.34	22.84	5.25	19.27	5.49	2.75	86.60
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	26.13	21.44	4.58	16.56	5.15	2.58	71.48
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	24.84	19.97	4.36	15.74	4.35	2.18	43.08
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	25.05	19.40	4.51	15.98	4.68	2.34	53.64
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	24.12	18.71	4.37	14.79	4.65	2.33	52.62
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	27.09	20.32	5.32	16.49	5.51	2.76	87.55
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	26.03	19.95	4.49	16.95	5.47	2.74	85.65
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	23.15	19.03	4.28	15.27	4.33	2.17	42.49
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	27.59	23.08	5.90	18.97	6.05	3.03	115.89
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	27.55	20.00	5.56	16.37	5.12	2.56	70.24
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	24.90	20.13	4.25	16.22	4.53	2.27	48.65

<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	27.36	20.84	4.80	17.30	4.95	2.48	63.47
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	26.55	20.68	5.65	16.31	5.26	2.63	76.16
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	24.72	19.35	4.36	15.85	5.31	2.66	78.35
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	25.73	19.33	4.74	16.19	4.14	2.07	37.13
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	25.22	19.05	4.56	15.69	4.44	2.22	45.81
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	25.37	19.46	5.20	15.26	5.29	2.65	77.47
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	23.54	19.59	4.86	15.74	4.56	2.28	49.62
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	23.43	20.90	4.95	15.31	4.74	2.37	55.73
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	25.42	20.47	5.15	15.67	5.20	2.60	73.58
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	25.30	20.84	4.59	15.72	5.48	2.74	86.12
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	23.59	18.89	4.95	14.72	5.53	2.77	88.50
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	25.22	20.37	5.19	16.06	4.97	2.49	64.25
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	24.44	18.96	4.34	14.83	5.25	2.63	75.73
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	25.49	19.69	4.90	16.04	4.50	2.25	47.69
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	23.34	18.97	4.37	14.59	4.30	2.15	41.61
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	26.66	20.73	5.13	17.13	5.30	2.65	77.91
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	25.71	20.64	4.37	15.82	4.64	2.32	52.28
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	28.82	22.49	5.45	17.56	5.64	2.82	93.89
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	26.79	20.45	4.64	16.86	5.14	2.57	71.07
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	28.46	21.44	4.50	18.24	5.26	2.63	76.16
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	25.15	20.40	4.70	17.83	5.13	2.57	70.65
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	26.34	19.96	4.72	16.86	4.63	2.32	51.94
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	29.43	22.14	4.80	17.98	5.76	2.88	100.01
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	24.50	19.70	5.11	15.43	4.41	2.21	44.88
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	20.92	16.94	5.04	13.41	4.00	2.00	33.49
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	26.96	19.76	6.40	17.30	4.84	2.42	59.34

<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	23.22	18.06	4.48	14.75	4.42	2.21	45.19
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	21.88	19.09	4.53	14.96	4.27	2.14	40.74
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	25.72	19.87	5.08	16.66	5.15	2.58	71.48
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	24.87	20.08	4.76	13.04	4.71	2.36	54.68
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	24.79	18.89	4.74	16.12	4.61	2.31	51.27
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	24.35	24.01	4.42	16.44	4.36	2.18	43.37
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	27.51	20.68	4.79	17.21	5.17	2.59	72.32
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	22.90	19.16	4.47	11.67	4.42	2.21	45.19
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	25.88	19.67	4.73	15.97	4.93	2.47	62.71
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	25.22	19.80	4.63	15.36	5.61	2.81	92.40
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	24.75	19.78	4.36	15.30	4.17	2.09	37.95
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	26.58	20.59	4.79	16.13	4.18	2.09	38.22
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	27.70	22.20	4.99	17.05	5.10	2.55	69.42
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	28.38	22.08	5.09	18.06	5.54	2.77	88.98
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	29.49	22.53	5.40	17.93	5.60	2.80	91.91
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	24.13	19.20	4.66	16.24	4.36	2.18	43.37
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	25.96	28.88	4.62	16.48	5.51	2.76	87.55
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	28.91	22.19	4.71	17.12	5.32	2.66	78.80
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	23.62	18.61	4.93	14.66	4.40	2.20	44.58
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	25.59	20.04	5.09	16.52	4.57	2.29	49.95
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	23.95	18.41	4.61	14.77	4.12	2.06	36.60
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.743	-13.948	25.90	20.39	4.62	16.35	5.11	2.56	69.83
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.889	-12.642	23.85	18.78	4.44	14.89	1.82	0.91	3.15
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.791	-14.035	23.20	18.99	4.55	14.09	3.59	1.80	24.21
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.791	-14.035	21.83	17.87	3.94	14.02	3.94	1.97	32.01
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.791	-14.035	22.41	18.00	4.45	14.35	3.87	1.94	30.33

<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.791	-14.035	21.62	20.19	4.41	15.28	4.11	2.06	36.33
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.791	-14.035	24.38	18.69	4.44	13.07	4.37	2.19	43.67
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.791	-14.035	25.62	20.05	4.73	14.64	4.33	2.17	42.49
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.791	-14.035	22.55	18.12	3.94	14.36	3.74	1.87	27.38
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.791	-14.035	26.38	20.88	4.78	16.22	4.22	2.11	39.33
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.791	-14.035	27.29	21.48	5.35	17.02	5.05	2.53	67.40
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.791	-14.035	25.02	18.73	4.22	13.21	3.90	1.95	31.04
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.791	-14.035	25.63	20.24	4.98	16.67	4.98	2.49	64.63
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.791	-14.035	23.55	20.42	4.60	15.78	4.54	2.27	48.97
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.791	-14.035	26.89	21.23	4.61	16.43	5.00	2.50	65.42
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.791	-14.035	26.00	22.17	5.08	16.34	5.19	2.60	73.16
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.791	-14.035	25.85	19.94	4.68	16.46	4.39	2.20	44.28
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	25.12	20.34	5.37	15.62	5.24	2.62	75.30
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	24.66	19.67	4.44	15.65	4.59	2.30	50.61
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	23.33	27.07	4.77	15.50	5.09	2.55	69.01
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	27.72	22.09	5.03	16.83	5.17	2.59	72.32
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	26.17	20.28	5.30	15.49	5.35	2.68	80.14
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	22.56	19.48	5.77	13.18	5.24	2.62	75.30
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	29.04	22.44	5.31	18.01	5.65	2.83	94.39
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	27.42	21.22	4.58	15.62	5.65	2.83	94.39
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	26.72	20.74	4.96	17.17	4.79	2.40	57.52
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	23.94	18.10	4.05	15.09	4.31	2.16	41.90
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	23.60	18.82	4.23	14.97	4.20	2.10	38.77
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	25.03	19.40	4.50	15.35	4.38	2.19	43.97
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	23.85	17.93	4.44	14.88	4.01	2.01	33.75
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	25.08	20.80	4.62	16.69	4.23	2.12	39.61

<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	26.24	20.24	4.69	16.42	5.79	2.90	101.58
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	27.11	20.51	5.30	17.43	4.99	2.50	65.02
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	26.56	21.13	5.00	17.67	2.26	1.13	6.04
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	26.54	20.70	4.69	16.63	4.70	2.35	54.33
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	21.00	20.18	4.81	14.72	3.84	1.92	29.63
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	24.25	20.05	4.69	15.35	4.45	2.23	46.12
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	24.95	19.86	4.31	15.29	4.89	2.45	61.19
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	24.37	21.28	4.27	16.85	4.96	2.48	63.86
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	27.05	21.86	5.57	17.04	4.90	2.45	61.57
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	25.23	19.48	4.74	15.92	4.91	2.46	61.95
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	24.22	19.30	4.45	15.09	4.60	2.30	50.94
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	26.23	19.55	4.83	16.89	4.47	2.24	46.74
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	27.09	20.64	4.82	16.98	5.02	2.51	66.20
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	25.64	19.84	5.03	16.26	4.91	2.46	61.95
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	24.81	19.52	4.38	16.05	6.69	3.35	156.70
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	25.64	19.58	4.07	15.46	5.49	2.75	86.60
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	25.84	20.34	5.32	15.62	5.11	2.56	69.83
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	22.78	18.97	4.28	15.39	4.58	2.29	50.28
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	26.56	20.28	4.41	16.22	5.29	2.65	77.47
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	26.35	20.00	4.50	14.90	4.52	2.26	48.33
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	23.83	19.35	4.32	15.00	3.80	1.90	28.72
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	24.92	20.40	4.92	16.57	4.32	2.16	42.19
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	27.14	21.95	4.88	16.50	5.50	2.75	87.07
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	25.12	20.63	4.55	16.72	4.50	2.25	47.69
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	28.17	21.00	4.84	17.72	5.07	2.54	68.20
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	25.98	19.23	4.43	16.55	5.07	2.54	68.20

<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	24.28	19.40	5.95	15.54	4.61	2.31	51.27
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	24.24	18.88	5.00	15.22	4.35	2.18	43.08
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	25.27	19.22	4.79	15.77	4.15	2.08	37.40
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	24.98	15.80	4.36	15.83	4.84	2.42	59.34
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	24.61	19.05	4.52	15.12	4.40	2.20	44.58
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	23.44	19.36	4.82	15.75	4.36	2.18	43.37
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	23.23	19.59	4.56	14.97	5.41	2.71	82.86
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	26.45	20.57	4.19	16.28	4.56	2.28	49.62
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	24.98	19.94	4.91	16.68	5.18	2.59	72.74
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	24.71	18.66	5.11	15.95	4.21	2.11	39.05
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	25.58	19.84	5.09	15.90	4.96	2.48	63.86
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	25.39	19.82	4.36	15.51	4.83	2.42	58.97
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.761	-13.970	23.72	18.37	4.30	14.61	4.39	2.20	44.28
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-51.812	-14.042	22.59	19.52	4.70	16.01	5.33	2.67	79.24
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-52.252	-11.838	26.59	21.46	5.02	16.72	2.30	1.15	6.37
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-52.221	-12.374	25.92	20.07	4.82	17.03	2.24	1.12	5.88
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-52.221	-12.374	28.58	21.77	4.79	17.98	2.65	1.33	9.74
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-52.223	-12.374	30.30	21.87	5.03	18.79	3.18	1.59	16.83
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-52.221	-12.374	26.61	20.46	4.39	16.67	1.83	0.92	3.21
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-52.223	-12.374	28.81	21.49	4.95	18.21	2.65	1.33	9.74
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-52.221	-12.374	29.27	21.73	5.17	17.52	1.52	0.76	1.84
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-52.221	-12.374	26.16	20.88	4.70	16.40	2.40	1.20	7.23
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-52.221	-12.374	27.75	20.90	4.90	17.71	1.03	0.52	0.57
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-52.223	-12.374	22.38	17.82	4.35	14.64	1.77	0.89	2.90
<i>Erythrodiplax basalis</i>	-52.221	-12.374	27.33	22.00	5.07	15.75	1.42	0.71	1.50
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-54.806	-3.379	25.98	19.14	4.64	16.60	1.98	0.99	4.06

<i>Erythrodiplax fusca</i>	-54.806	-3.379	29.68	23.47	5.26	17.95	2.65	1.33	9.74
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-54.806	-3.379	26.52	20.91	4.60	16.80	2.34	1.17	6.71
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-54.806	-3.379	23.74	18.60	4.50	14.76	1.79	0.90	3.00
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-65.057	-9.601	29.53	24.69	5.32	18.29	3.21	1.61	17.31
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-65.057	-9.601	31.23	24.51	5.40	18.86	3.59	1.80	24.21
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-65.046	-9.599	28.36	22.87	5.40	17.56	3.02	1.51	14.41
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-65.057	-9.601	29.23	23.94	5.01	18.11	2.87	1.44	12.37
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-65.046	-9.599	29.38	24.88	5.41	18.27	3.27	1.64	18.30
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-52.318	-14.683	29.97	24.76	5.56	18.30	2.64	1.32	9.63
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-52.357	-14.770	29.12	24.36	5.89	16.78	2.60	1.30	9.20
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-52.310	-15.690	28.30	24.01	5.70	16.32	2.40	1.20	7.23
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-52.481	-14.779	28.27	24.88	5.66	17.04	2.32	1.16	6.53
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-59.896	-2.914	34.12	25.87	5.73	23.71	3.53	1.77	23.02
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-59.896	-2.914	31.62	25.70	5.48	19.21	3.74	1.87	27.38
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-54.832	-2.737	30.13	21.53	5.17	16.47	1.46	0.73	1.63
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-54.832	-2.737	26.67	19.65	4.41	16.72	2.26	1.13	6.04
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-54.971	-3.185	29.86	23.70	5.05	17.82	2.78	1.39	11.24
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-50.585	-6.020	29.94	24.33	5.55	18.57	2.98	1.49	13.85
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-50.583	-6.018	31.42	27.55	5.50	19.45	3.09	1.55	15.44
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-50.575	-6.027	32.75	25.30	5.49	19.84	3.10	1.55	15.59
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-50.575	-6.027	28.92	23.02	5.14	17.89	2.49	1.25	8.08
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-51.743	-13.948	25.68	22.78	4.94	15.78	5.60	2.80	91.91
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-51.743	-13.948	31.85	25.82	5.75	19.14	6.40	3.20	137.19
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-51.791	-14.035	29.13	22.97	5.27	15.77	5.47	2.74	85.65
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-51.791	-14.035	24.27	21.29	5.03	16.23	4.19	2.10	38.50
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-51.791	-14.035	29.39	24.63	5.66	18.50	4.98	2.49	64.63

<i>Erythrodiplax fusca</i>	-51.791	-14.035	28.01	23.62	5.58	17.48	4.96	2.48	63.86
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-51.791	-14.035	27.51	23.07	5.28	16.89	6.00	3.00	113.04
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-52.283	-11.830	29.95	24.51	5.48	19.42	2.88	1.44	12.50
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-52.221	-12.374	29.79	24.69	5.30	18.76	3.37	1.69	20.03
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-52.221	-12.374	31.08	24.74	5.43	19.19	2.88	1.44	12.50
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-52.221	-12.374	30.35	24.21	5.45	18.50	2.91	1.46	12.90
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-52.221	-12.374	29.98	23.90	5.19	18.56	3.33	1.67	19.32
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-53.314	-22.375	32.00	26.00	6.00	20.00	3.00	1.50	14.13
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-53.314	-22.375	30.00	23.00	6.00	19.00	3.00	1.50	14.13
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-53.314	-22.375	32.00	25.00	7.00	21.00	3.00	1.50	14.13
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-53.314	-22.375	30.00	25.00	6.00	20.00	3.00	1.50	14.13
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-53.314	-22.375	30.00	25.00	5.00	18.00	3.00	1.50	14.13
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-52.334	-15.712	27.27	20.85	4.42	14.53	1.88	0.94	3.48
<i>Erythrodiplax fusca</i>	-46.386	-20.241	26.40	22.70	5.60	16.70	3.40	1.70	20.57
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-65.064	-9.593	42.81	29.60	7.38	27.99	4.57	2.29	49.95
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-65.046	-9.599	38.65	29.16	6.68	24.67	2.94	1.47	13.30
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-65.046	-9.599	43.04	30.25	7.09	27.61	4.40	2.20	44.58
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-64.901	-9.602	43.21	30.49	7.34	27.63	4.76	2.38	56.44
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-65.010	-9.571	43.86	31.93	7.19	28.26	4.43	2.22	45.50
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-52.228	-14.957	42.27	31.60	7.85	26.15	4.85	2.43	59.70
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-52.228	-14.957	44.46	32.72	7.91	27.68	4.85	2.43	59.70
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-52.331	-14.722	41.33	30.30	7.07	26.68	3.58	1.79	24.01
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-52.272	-15.705	36.52	27.34	6.43	23.26	4.26	2.13	40.46
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-52.458	-14.988	36.62	28.65	6.71	22.80	3.30	1.65	18.81
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-54.971	-3.185	41.43	31.29	7.71	26.86	3.70	1.85	26.51
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-51.812	-14.042	36.77	29.05	6.92	24.49	7.00	3.50	179.50

<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-51.812	-14.042	38.71	30.48	7.28	26.38	6.50	3.25	143.72
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-51.812	-14.042	39.17	31.45	7.05	25.93	6.96	3.48	176.44
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-51.947	-12.642	36.93	28.27	6.50	24.19	3.75	1.88	27.60
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-52.223	-12.374	41.45	32.20	7.71	27.43	4.21	2.11	39.05
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-52.334	-15.712	40.60	31.05	6.88	25.37	4.65	2.33	52.62
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-52.334	-15.712	42.72	32.72	7.45	26.34	4.70	2.35	54.33
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	-52.334	-15.712	38.22	30.16	6.77	24.73	4.26	2.13	40.46
<i>Heliocharis amazona</i>	-54.810	-3.184	52.91	31.51	5.47	39.31	2.17	1.09	5.35
<i>Heliocharis amazona</i>	-54.810	-3.184	53.94	31.58	4.65	39.92	1.87	0.94	3.42
<i>Heliocharis amazona</i>	-54.964	-3.297	51.21	32.54	5.47	37.10	2.54	1.27	8.58
<i>Heliocharis amazona</i>	-54.964	-3.297	52.99	32.19	5.65	39.12	2.88	1.44	12.50
<i>Heliocharis amazona</i>	-52.254	-13.092	42.46	27.89	4.39	30.89	2.52	1.26	8.37
<i>Heliocharis amazona</i>	-52.318	-14.683	45.31	28.13	4.61	32.55	2.27	1.14	6.12
<i>Heliocharis amazona</i>	-52.332	-15.699	46.23	28.98	4.45	32.45	2.87	1.44	12.37
<i>Heliocharis amazona</i>	-52.458	-14.988	47.45	29.16	5.05	33.63	2.59	1.30	9.09
<i>Heliocharis amazona</i>	-52.441	-15.025	45.07	28.57	5.03	32.45	3.14	1.57	16.20
<i>Heliocharis amazona</i>	-52.441	-15.025	45.82	38.54	4.79	33.25	3.00	1.50	14.13
<i>Heliocharis amazona</i>	-52.408	-15.469	43.64	28.01	4.39	31.43	2.66	1.33	9.85
<i>Heliocharis amazona</i>	-52.408	-15.469	47.77	30.14	5.05	34.17	2.81	1.41	11.61
<i>Heliocharis amazona</i>	-47.123	-3.387	41.68	27.57	4.20	29.28	1.73	0.87	2.71
<i>Heliocharis amazona</i>	-47.123	-3.387	44.88	27.92	4.57	31.77	2.31	1.16	6.45
<i>Heliocharis amazona</i>	-47.625	-3.200	44.71	29.46	4.62	32.40	2.30	1.15	6.37
<i>Heliocharis amazona</i>	-47.625	-3.200	47.96	30.53	4.79	34.34	2.50	1.25	8.18
<i>Heliocharis amazona</i>	-47.450	-3.463	43.53	27.94	4.66	32.11	2.67	1.34	9.96
<i>Heliocharis amazona</i>	-52.283	-11.830	42.95	26.53	4.33	31.22	2.31	1.16	6.45
<i>Heliocharis amazona</i>	-55.558	-20.488	47.00	28.00	5.00	34.00	3.00	1.50	14.13

<i>Heliocharis amazona</i>	-55.832	-15.408	45.40	27.50	5.10	32.80	3.60	1.80	24.42
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-65.354	-9.597	44.88	27.93	5.62	35.86	2.22	1.11	5.73
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-65.354	-9.597	43.73	26.40	5.22	34.50	2.15	1.08	5.20
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-65.358	-9.598	42.35	25.99	5.25	33.01	2.50	1.25	8.18
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-65.358	-9.598	43.66	25.87	5.15	34.23	2.23	1.12	5.80
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-64.845	-9.452	42.03	25.97	5.14	33.00	2.20	1.10	5.57
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-52.054	-14.829	37.42	23.33	4.73	29.32	1.75	0.88	2.80
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-52.228	-14.957	35.35	23.67	4.90	29.15	1.16	0.58	0.82
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-52.318	-14.683	41.88	25.32	5.19	33.40	1.59	0.80	2.10
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-52.304	-14.998	40.65	26.35	5.49	31.68	2.13	1.07	5.06
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-52.341	-14.985	39.36	23.28	4.97	29.35	1.59	0.80	2.10
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-52.341	-14.985	41.03	24.18	5.10	30.58	1.79	0.90	3.00
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-52.458	-14.988	40.99	24.55	4.80	32.02	1.84	0.92	3.26
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.889	-12.642	41.83	24.44	5.20	32.39	1.07	0.54	0.64
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.889	-12.642	40.09	24.09	4.83	32.12	1.65	0.83	2.35
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.889	-12.642	41.71	24.72	5.05	32.65	1.70	0.85	2.57
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.889	-12.642	39.24	24.32	4.77	31.03	1.84	0.92	3.26
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.889	-12.642	41.34	25.36	5.07	32.41	1.52	0.76	1.84
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.791	-14.035	36.16	25.20	5.42	28.00	3.32	1.66	19.15
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.791	-14.035	35.66	24.66	5.27	27.29	2.98	1.49	13.85
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.791	-14.035	41.06	25.44	4.86	32.59	3.54	1.77	23.22
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.791	-14.035	41.41	27.68	5.73	32.30	3.71	1.86	26.72
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.791	-14.035	38.09	26.53	5.37	30.25	3.74	1.87	27.38
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.791	-14.035	43.23	29.41	6.16	34.30	4.31	2.16	41.90
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.791	-14.035	42.16	25.94	5.53	34.29	4.27	2.14	40.74
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.791	-14.035	38.40	29.83	6.06	32.72	4.49	2.25	47.37

<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.791	-14.035	36.69	26.87	5.42	27.76	3.59	1.80	24.21
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.791	-14.035	41.83	25.26	5.03	32.91	3.75	1.88	27.60
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.791	-14.035	38.73	27.28	5.81	30.00	4.92	2.46	62.33
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.791	-14.035	39.92	26.55	6.11	31.61	3.81	1.91	28.94
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	42.62	25.83	5.97	33.34	4.00	2.00	33.49
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	41.88	25.87	5.06	33.06	4.26	2.13	40.46
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	41.08	25.22	5.47	32.61	3.92	1.96	31.52
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	41.10	26.47	5.91	33.22	3.76	1.88	27.82
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	43.01	25.87	5.36	33.66	3.86	1.93	30.10
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	40.70	25.52	5.04	31.55	4.17	2.09	37.95
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	36.64	26.81	5.73	27.46	3.91	1.96	31.28
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	42.21	25.79	2.23	32.52	4.11	2.06	36.33
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	41.83	26.35	5.60	33.12	4.15	2.08	37.40
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	37.75	26.75	5.59	29.24	3.72	1.86	26.94
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	43.60	26.38	4.94	35.06	3.84	1.92	29.63
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	41.95	25.46	5.34	32.04	3.88	1.94	30.57
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	40.41	25.29	5.16	32.37	3.65	1.83	25.45
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	31.43	26.63	5.98	29.62	3.52	1.76	22.82
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	41.52	26.34	5.83	33.13	4.96	2.48	63.86
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	42.08	24.88	4.96	33.61	3.52	1.76	22.82
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	41.21	24.97	5.12	31.92	3.77	1.89	28.04
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.761	-13.970	43.14	26.32	5.19	33.46	3.98	1.99	32.99
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-51.843	-14.106	40.97	25.46	5.65	32.42	4.09	2.05	35.81
<i>Hetaerina curvicauda</i>	-55.832	-15.357	38.20	18.60	5.40	23.80	2.70	1.35	10.30
<i>Heteragrion icterops</i>	-55.068	-3.123	37.45	18.81	1.49	30.42	1.12	0.56	0.74
<i>Heteragrion icterops</i>	-52.254	-13.259	32.85	20.56	4.39	30.87	1.50	0.75	1.77

<i>Heteragrion icterops</i>	-52.570	-14.730	34.47	20.67	3.55	29.76	1.53	0.77	1.87
<i>Heteragrion icterops</i>	-52.570	-14.730	38.14	21.48	3.57	30.90	1.64	0.82	2.31
<i>Heteragrion icterops</i>	-52.458	-14.988	40.12	20.83	3.55	31.61	1.76	0.88	2.85
<i>Heteragrion icterops</i>	-52.441	-15.000	41.81	22.10	3.52	33.43	1.71	0.86	2.62
<i>Heteragrion icterops</i>	-52.441	-15.025	39.26	3.35	3.35	31.14	1.45	0.73	1.60
<i>Heteragrion icterops</i>	-48.830	-2.618	38.90	25.70	3.50	25.10	2.20	1.10	5.57
<i>Heteragrion icterops</i>	-47.180	-3.334	29.52	20.72	1.88	22.18	1.05	0.53	0.61
<i>Heteragrion icterops</i>	-47.180	-3.334	37.37	19.67	2.02	30.77	1.38	0.69	1.38
<i>Heteragrion icterops</i>	-47.180	-3.334	40.15	20.16	1.65	33.57	0.88	0.44	0.36
<i>Heteragrion icterops</i>	-47.180	-3.334	39.90	20.64	2.81	32.47	1.36	0.68	1.32
<i>Heteragrion icterops</i>	-54.731	-3.028	33.06	21.25	1.58	24.18	1.45	0.73	1.60
<i>Heteragrion icterops</i>	-54.731	-3.028	37.61	19.45	1.56	30.71	0.84	0.42	0.31
<i>Heteragrion icterops</i>	-54.830	-3.143	31.04	15.30	1.61	24.94	0.56	0.28	0.09
<i>Heteragrion icterops</i>	-54.830	-3.143	37.72	20.05	2.18	30.43	1.41	0.71	1.47
<i>Heteragrion icterops</i>	-54.838	-3.161	37.93	20.21	2.11	30.91	1.12	0.56	0.74
<i>Heteragrion icterops</i>	-52.221	-12.374	33.92	21.17	1.70	26.42	1.68	0.84	2.48
<i>Ischnura capreolus</i>	-55.885	-15.461	21.70	16.40	2.00	16.80	1.00	0.50	0.52
<i>Ischnura capreolus</i>	-52.386	-13.077	21.71	9.20	2.10	16.94	1.51	0.76	1.80
<i>Ischnura capreolus</i>	-52.386	-13.077	20.36	10.31	2.03	16.22	0.83	0.42	0.30
<i>Ischnura capreolus</i>	-52.330	-14.742	19.34	9.43	1.46	15.12	0.60	0.30	0.11
<i>Ischnura capreolus</i>	-52.357	-14.770	20.52	10.08	1.98	16.05	0.77	0.39	0.24
<i>Ischnura capreolus</i>	-59.896	-2.914	20.75	9.42	0.92	16.19	1.23	0.62	0.97
<i>Ischnura capreolus</i>	-48.556	-2.556	22.50	10.00	2.00	17.90	1.80	0.90	3.05
<i>Ischnura capreolus</i>	-48.556	-2.556	21.20	10.10	2.10	16.80	1.70	0.85	2.57
<i>Ischnura capreolus</i>	-48.556	-2.556	20.90	10.20	2.20	16.90	1.70	0.85	2.57
<i>Ischnura capreolus</i>	-50.583	-6.018	22.92	10.59	1.46	18.09	0.87	0.44	0.34

<i>Ischnura capreolus</i>	-51.889	-12.642	23.04	12.80	2.25	18.13	0.70	0.35	0.18
<i>Ischnura capreolus</i>	-51.812	-14.042	20.35	10.60	2.35	16.15	2.15	1.08	5.20
<i>Ischnura capreolus</i>	-52.223	-12.374	20.51	9.63	1.80	16.32	0.73	0.37	0.20
<i>Ischnura capreolus</i>	-52.225	-12.374	20.75	10.15	1.86	16.39	0.72	0.36	0.20
<i>Ischnura capreolus</i>	-52.223	-12.374	20.14	10.44	1.23	15.74	0.79	0.40	0.26
<i>Ischnura capreolus</i>	-52.223	-12.374	21.08	10.87	1.33	16.20	0.76	0.38	0.23
<i>Ischnura capreolus</i>	-52.223	-12.374	26.94	14.57	1.96	20.81	1.10	0.55	0.70
<i>Ischnura capreolus</i>	-52.223	-12.374	20.58	10.03	1.23	16.46	0.80	0.40	0.27
<i>Ischnura capreolus</i>	-52.223	-12.374	19.43	10.29	1.16	14.97	0.73	0.37	0.20
<i>Orthemis discolor</i>	-54.884	-3.259	51.03	42.67	7.65	32.82	6.11	3.06	119.37
<i>Orthemis discolor</i>	-54.884	-3.259	46.10	41.88	7.43	28.17	5.97	2.99	111.35
<i>Orthemis discolor</i>	-54.806	-3.379	52.53	44.29	8.42	33.94	5.40	2.70	82.41
<i>Orthemis discolor</i>	-54.806	-3.379	50.28	41.40	8.47	31.85	6.03	3.02	114.74
<i>Orthemis discolor</i>	-54.884	-3.259	50.70	43.37	8.62	33.10	6.26	3.13	128.38
<i>Orthemis discolor</i>	-54.788	-2.895	48.23	37.97	7.53	30.23	6.07	3.04	117.04
<i>Orthemis discolor</i>	-54.788	-2.895	49.92	40.15	7.69	30.55	6.13	3.07	120.55
<i>Orthemis discolor</i>	-54.788	-2.895	48.42	38.20	7.61	29.82	6.35	3.18	134.00
<i>Orthemis discolor</i>	-65.057	-9.601	53.18	41.97	8.45	33.97	6.46	3.23	141.08
<i>Orthemis discolor</i>	-65.057	-9.601	51.59	39.73	7.95	34.17	5.86	2.93	105.31
<i>Orthemis discolor</i>	-65.057	-9.601	50.06	40.68	8.17	32.38	6.10	3.05	118.79
<i>Orthemis discolor</i>	-64.681	-9.436	48.61	37.59	7.17	30.43	6.16	3.08	122.33
<i>Orthemis discolor</i>	-64.681	-9.436	49.45	40.36	7.93	31.26	5.61	2.81	92.40
<i>Orthemis discolor</i>	-52.145	-13.256	49.70	42.22	8.64	31.34	5.37	2.69	81.04
<i>Orthemis discolor</i>	-52.331	-14.722	49.40	39.99	8.08	32.37	6.24	3.12	127.15
<i>Orthemis discolor</i>	-52.357	-14.639	47.01	38.94	7.45	29.49	4.67	2.34	53.30
<i>Orthemis discolor</i>	-52.357	-14.640	49.12	41.16	8.32	32.00	5.61	2.81	92.40

<i>Orthemis discolor</i>	-52.357	-14.640	49.84	40.47	8.80	30.66	5.54	2.77	88.98
<i>Orthemis discolor</i>	-52.393	-14.683	46.89	38.66	8.25	28.97	6.14	3.07	121.14
<i>Orthemis discolor</i>	-47.789	-2.756	46.60	37.09	7.38	30.43	5.58	2.79	90.92
<i>Orthemis discolor</i>	-46.948	-3.022	47.74	40.01	8.08	30.97	5.68	2.84	95.90
<i>Orthemis discolor</i>	-46.948	-3.022	45.01	37.61	7.61	28.44	5.60	2.80	91.91
<i>Orthemis discolor</i>	-46.948	-3.022	51.45	43.08	8.31	33.60	5.84	2.92	104.24
<i>Orthemis discolor</i>	-46.948	-3.022	48.45	40.41	7.79	31.26	5.61	2.81	92.40
<i>Orthemis discolor</i>	-47.158	-3.008	51.59	39.86	8.10	32.48	6.37	3.19	135.27
<i>Orthemis discolor</i>	-47.118	-3.084	47.05	42.42	8.06	31.09	6.14	3.07	121.14
<i>Orthemis discolor</i>	-47.118	-3.084	52.59	43.40	8.55	34.00	6.79	3.40	163.83
<i>Orthemis discolor</i>	-47.129	-3.297	50.98	42.11	8.12	32.92	12.55	6.28	1034.45
<i>Orthemis discolor</i>	-48.285	-3.731	52.10	40.32	7.91	32.20	5.40	2.70	82.41
<i>Orthemis discolor</i>	-54.832	-2.737	50.14	41.54	7.68	32.23	6.68	3.34	155.99
<i>Orthemis discolor</i>	-50.583	-6.018	47.41	38.47	7.79	30.30	5.44	2.72	84.25
<i>Orthemis discolor</i>	-50.563	-6.026	51.81	42.84	8.70	32.44	6.47	3.24	141.74
<i>Orthemis discolor</i>	-50.565	-6.042	50.41	40.21	8.27	32.53	6.11	3.06	119.37
<i>Orthemis discolor</i>	-51.743	-13.948	52.06	41.78	8.40	32.11	9.65	4.83	470.28
<i>Orthemis discolor</i>	-51.761	-13.970	49.37	41.51	8.12	31.18	9.83	4.92	497.09
<i>Orthemis discolor</i>	-51.761	-13.970	49.94	42.75	8.03	31.36	9.72	4.86	480.59
<i>Orthemis discolor</i>	-51.761	-13.970	45.70	40.28	7.86	29.30	9.12	4.56	396.97
<i>Orthemis discolor</i>	-51.761	-13.970	47.84	40.34	7.74	29.99	8.17	4.09	285.39
<i>Orthemis discolor</i>	-51.812	-14.042	46.79	40.29	8.23	29.94	8.21	4.11	289.61
<i>Orthemis discolor</i>	-52.223	-12.374	48.12	42.78	8.61	31.28	5.89	2.95	106.94
<i>Orthemis discolor</i>	-52.399	-15.709	48.53	37.82	8.06	30.44	5.64	2.82	93.89
<i>Perithemis lais</i>	-54.790	-2.859	19.85	14.51	4.67	11.53	2.11	1.06	4.92
<i>Perithemis lais</i>	-54.790	-2.859	19.19	14.50	4.56	11.41	2.05	1.03	4.51

<i>Perithemis lais</i>	-64.841	-9.439	18.06	13.83	4.35	9.90	2.05	1.03	4.51
<i>Perithemis lais</i>	-52.331	-14.722	17.48	13.41	3.83	10.07	1.79	0.90	3.00
<i>Perithemis lais</i>	-52.360	-14.721	18.25	13.79	3.98	10.56	1.28	0.64	1.10
<i>Perithemis lais</i>	-52.360	-14.717	19.19	14.10	4.46	11.06	1.34	0.67	1.26
<i>Perithemis lais</i>	-52.272	-15.705	16.97	13.26	4.36	10.03	1.82	0.91	3.15
<i>Perithemis lais</i>	-52.262	-15.715	17.52	13.83	4.07	10.34	1.80	0.90	3.05
<i>Perithemis lais</i>	-51.760	-2.201	19.32	14.43	4.30	11.27	1.25	0.63	1.02
<i>Perithemis lais</i>	-51.760	-2.201	19.68	14.54	4.42	11.18	1.98	0.99	4.06
<i>Perithemis lais</i>	-51.760	-2.201	20.08	14.98	4.43	11.34	1.57	0.79	2.03
<i>Perithemis lais</i>	-51.760	-2.201	18.72	13.93	4.21	10.53	1.76	0.88	2.85
<i>Perithemis lais</i>	-51.760	-2.201	18.14	14.27	4.36	10.66	1.28	0.64	1.10
<i>Perithemis lais</i>	-46.801	-2.940	17.68	14.53	4.31	11.02	2.12	1.06	4.99
<i>Perithemis lais</i>	-47.679	-2.913	18.37	14.86	4.42	10.60	1.59	0.80	2.10
<i>Perithemis lais</i>	-48.116	-3.757	18.53	14.96	4.42	11.50	2.24	1.12	5.88
<i>Perithemis lais</i>	-48.103	-3.775	18.66	14.35	4.66	11.42	1.83	0.92	3.21
<i>Perithemis lais</i>	-47.516	-3.286	19.83	15.27	4.68	12.92	1.93	0.97	3.76
<i>Perithemis lais</i>	-47.516	-3.286	18.53	14.82	4.60	11.27	1.73	0.87	2.71
<i>Perithemis lais</i>	-47.516	-3.286	17.64	14.48	4.41	10.75	2.03	1.02	4.38
<i>Perithemis lais</i>	-47.450	-3.463	17.04	14.44	4.26	10.30	1.93	0.97	3.76
<i>Perithemis lais</i>	-47.464	-3.451	17.23	14.36	4.51	10.36	1.66	0.83	2.39
<i>Perithemis lais</i>	-47.464	-3.451	17.33	13.60	4.17	10.46	1.75	0.88	2.80
<i>Perithemis lais</i>	-54.447	-2.620	19.36	14.41	4.58	11.41	1.88	0.94	3.48
<i>Perithemis lais</i>	-54.710	-2.627	18.99	13.96	4.56	11.01	1.37	0.69	1.35
<i>Perithemis lais</i>	-52.283	-11.830	17.64	14.40	4.70	10.40	1.92	0.96	3.70
<i>Perithemis lais</i>	-52.283	-11.830	17.16	13.68	4.20	10.06	1.56	0.78	1.99
<i>Perithemis lais</i>	-52.223	-12.374	17.70	13.72	4.36	9.90	1.43	0.72	1.53

<i>Perithemis lais</i>	-52.223	-12.374	18.30	13.81	4.33	10.52	1.75	0.88	2.80
<i>Perithemis lais</i>	-52.223	-12.374	18.26	14.12	4.48	10.85	2.04	1.02	4.44
<i>Perithemis mooma</i>	-54.884	-3.259	21.73	16.60	4.75	12.57	2.16	1.08	5.27
<i>Perithemis mooma</i>	-52.386	-13.077	20.09	15.86	4.39	12.04	1.73	0.87	2.71
<i>Perithemis mooma</i>	-52.386	-13.077	21.48	17.10	4.44	12.54	1.82	0.91	3.15
<i>Perithemis mooma</i>	-52.357	-14.639	19.41	17.91	4.93	11.28	2.37	1.19	6.97
<i>Perithemis mooma</i>	-52.357	-14.639	20.22	18.26	4.74	11.04	2.30	1.15	6.37
<i>Perithemis mooma</i>	-52.393	-14.683	22.26	18.12	4.57	12.99	2.35	1.18	6.79
<i>Perithemis mooma</i>	-52.393	-14.683	22.00	17.54	4.82	12.76	2.16	1.08	5.27
<i>Perithemis mooma</i>	-48.225	-3.449	20.71	16.71	4.99	12.07	2.31	1.16	6.45
<i>Perithemis mooma</i>	-52.223	-12.374	23.01	18.31	4.95	13.23	2.32	1.16	6.53
<i>Perithemis mooma</i>	-52.223	-12.374	21.26	16.25	4.15	11.95	2.07	1.04	4.64
<i>Perithemis mooma</i>	-52.223	-12.374	21.55	17.76	4.94	12.26	2.61	1.31	9.30
<i>Perithemis mooma</i>	-52.223	-12.374	24.00	18.80	5.09	13.95	2.60	1.30	9.20
<i>Perithemis mooma</i>	-56.406	-21.142	23.80	18.70	5.40	13.10	3.40	1.70	20.57
<i>Perithemis mooma</i>	-53.209	-22.364	24.00	18.00	5.00	13.00	2.00	1.00	4.19
<i>Perithemis mooma</i>	-53.209	-22.364	23.00	19.00	5.00	23.00	2.00	1.00	4.19
<i>Perithemis mooma</i>	-53.209	-22.364	25.00	19.00	5.00	15.00	2.00	1.00	4.19
<i>Perithemis mooma</i>	-53.209	-22.364	23.00	18.00	5.00	14.00	2.00	1.00	4.19
<i>Perithemis mooma</i>	-53.209	-22.364	23.00	19.00	5.00	13.00	2.00	1.00	4.19
<i>Protoneura tenuis</i>	-65.049	-9.588	37.88	17.69	1.20	32.17	1.22	0.61	0.95
<i>Protoneura tenuis</i>	-65.047	-9.588	37.75	18.75	1.04	32.76	1.14	0.57	0.78
<i>Protoneura tenuis</i>	-65.047	-9.588	35.96	18.43	1.05	31.17	1.08	0.54	0.66
<i>Protoneura tenuis</i>	-65.047	-9.588	35.98	17.03	0.80	30.66	1.19	0.60	0.88
<i>Protoneura tenuis</i>	-65.064	-9.593	37.42	18.49	0.98	32.25	1.29	0.65	1.12
<i>Protoneura tenuis</i>	-52.332	-15.699	38.41	18.72	2.08	32.84	1.07	0.54	0.64

<i>Protoneura tenuis</i>	-52.406	-14.847	38.65	18.56	2.12	33.11	1.21	0.61	0.93
<i>Protoneura tenuis</i>	-52.458	-14.988	37.97	18.50	2.04	32.47	1.21	0.61	0.93
<i>Protoneura tenuis</i>	-52.441	-15.025	36.97	18.41	2.07	32.36	1.27	0.64	1.07
<i>Protoneura tenuis</i>	-52.411	-15.458	38.19	18.60	2.08	31.98	1.27	0.64	1.07
<i>Protoneura tenuis</i>	-51.438	-1.729	31.49	18.25	1.04	26.78	1.19	0.60	0.88
<i>Protoneura tenuis</i>	-51.438	-1.729	35.51	17.70	1.11	30.08	1.35	0.68	1.29
<i>Protoneura tenuis</i>	-51.438	-1.729	34.23	15.93	0.98	29.35	0.78	0.39	0.25
<i>Protoneura tenuis</i>	-51.438	-1.729	31.13	18.26	1.24	26.52	1.15	0.58	0.80
<i>Protoneura tenuis</i>	-51.438	-1.729	36.45	17.96	1.09	31.31	0.85	0.43	0.32
<i>Protoneura tenuis</i>	-51.438	-1.729	31.60	19.30	1.11	26.09	0.84	0.42	0.31
<i>Protoneura tenuis</i>	-51.438	-1.729	34.60	17.18	1.09	29.46	0.85	0.43	0.32
<i>Protoneura tenuis</i>	-51.480	-1.729	35.43	17.81	0.99	30.35	1.04	0.52	0.59
<i>Protoneura tenuis</i>	-48.821	-3.539	38.36	18.99	1.66	33.21	1.03	0.52	0.57
<i>Protoneura tenuis</i>	-48.821	-3.539	37.66	18.95	1.60	31.37	0.90	0.45	0.38
<i>Protoneura tenuis</i>	-48.512	-3.782	38.75	19.21	1.62	33.11	0.85	0.43	0.32
<i>Protoneura tenuis</i>	-48.821	-3.539	36.72	18.01	1.69	31.44	1.06	0.53	0.62
<i>Protoneura tenuis</i>	-47.702	-2.902	34.35	17.03	0.44	31.04	0.10	0.05	0.00
<i>Protoneura tenuis</i>	-46.957	-2.588	24.92	17.70	1.58	29.71	0.42	0.21	0.04
<i>Protoneura tenuis</i>	-47.462	-3.120	39.17	19.06	1.70	33.73	1.18	0.59	0.86
<i>Protoneura tenuis</i>	-47.462	-3.120	36.88	17.95	1.60	31.54	1.12	0.56	0.74
<i>Protoneura tenuis</i>	-47.625	-3.200	36.38	18.36	1.18	31.44	0.96	0.48	0.46
<i>Protoneura tenuis</i>	-47.625	-3.200	39.84	16.80	0.80	34.33	0.92	0.46	0.41
<i>Protoneura tenuis</i>	-47.183	-3.294	36.88	18.46	1.55	31.52	0.63	0.32	0.13
<i>Protoneura tenuis</i>	-47.183	-3.294	39.13	18.54	1.62	33.17	1.27	0.64	1.07
<i>Protoneura tenuis</i>	-54.970	-3.051	35.97	15.44	1.07	31.16	1.35	0.68	1.29
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-52.112	-15.107	24.68	13.41	2.46	19.71	1.23	0.62	0.97

<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-52.323	-14.682	30.85	19.70	3.03	24.20	1.19	0.60	0.88
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-52.318	-14.683	25.34	13.89	2.91	19.48	1.09	0.55	0.68
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-52.393	-14.683	23.93	13.15	2.13	17.68	1.22	0.61	0.95
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-52.393	-14.683	25.91	14.14	2.77	19.85	1.15	0.58	0.80
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-56.682	-20.640	26.00	13.00	1.50	20.00	1.00	0.50	0.52
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-55.658	-20.508	27.00	14.00	2.00	21.00	1.50	0.75	1.77
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-52.441	-15.026	25.24	13.58	2.32	19.44	1.17	0.59	0.84
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-46.940	-2.913	23.21	12.29	1.76	17.43	0.99	0.50	0.51
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-46.940	-2.913	22.15	12.25	1.97	16.61	1.05	0.53	0.61
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-47.180	-3.334	22.63	11.23	1.35	16.78	1.19	0.60	0.88
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-47.516	-3.286	22.45	11.04	0.48	14.92	0.08	0.04	0.00
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-48.511	-3.737	23.25	11.77	1.89	17.68	0.89	0.45	0.37
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-48.135	-3.717	23.83	12.79	2.12	18.56	0.85	0.43	0.32
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-47.833	-3.364	21.77	11.33	0.93	15.99	0.11	0.06	0.00
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-47.833	-3.364	21.96	11.75	1.43	16.46	0.86	0.43	0.33
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-51.791	-14.035	29.10	19.18	2.58	22.94	2.40	1.20	7.23
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-51.791	-14.035	24.62	12.83	1.94	19.27	2.18	1.09	5.42
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-51.791	-14.035	24.78	12.27	1.82	19.73	1.83	0.92	3.21
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-51.818	-14.042	30.86	17.78	3.71	24.61	2.45	1.23	7.70
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-51.818	-14.042	25.88	14.03	2.95	21.06	2.15	1.08	5.20
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-51.818	-14.042	25.08	13.77	2.27	20.39	2.12	1.06	4.99
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-51.818	-14.042	25.33	13.10	2.35	20.10	2.39	1.20	7.14
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-51.818	-14.042	25.37	13.80	2.71	19.66	2.78	1.39	11.24
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-51.818	-14.042	25.53	13.63	1.44	19.72	2.64	1.32	9.63
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-52.221	-12.374	25.20	12.58	1.70	19.26	0.97	0.49	0.48
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-52.221	-12.374	24.19	13.50	1.87	18.55	0.89	0.45	0.37

<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-55.581	-15.273	26.10	14.90	3.20	20.90	2.00	1.00	4.19
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-55.763	-15.439	26.90	15.20	3.80	19.50	2.02	1.01	4.31
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	-45.480	-21.615	26.90	14.20	3.10	20.20	1.90	0.95	3.59
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-54.806	-3.379	25.78	20.89	5.96	14.14	2.75	1.38	10.88
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-54.884	-3.259	24.44	21.59	6.17	14.44	2.60	1.30	9.20
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-54.884	-3.259	25.52	20.87	6.02	14.40	2.10	1.05	4.85
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-54.884	-3.259	22.62	18.92	5.50	14.27	2.05	1.03	4.51
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-52.145	-13.256	24.15	20.17	6.01	14.85	1.32	0.66	1.20
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-52.200	-13.058	22.41	19.20	5.30	13.69	2.46	1.23	7.79
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-52.200	-13.058	23.99	19.34	5.49	14.56	2.73	1.37	10.65
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-52.481	-14.779	24.63	19.25	5.70	13.90	1.72	0.86	2.66
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-52.481	-14.779	25.74	20.82	5.91	14.35	2.24	1.12	5.88
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-52.481	-14.779	25.57	20.78	5.76	14.44	1.71	0.86	2.62
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-52.481	-14.779	25.48	20.92	5.79	14.37	1.83	0.92	3.21
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-52.481	-14.779	24.66	20.14	5.80	14.05	2.06	1.03	4.57
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-52.481	-14.779	26.10	20.39	5.74	14.89	2.21	1.11	5.65
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-52.458	-14.988	25.21	20.70	5.77	13.48	2.71	1.36	10.42
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-59.896	-2.914	23.30	19.83	5.60	13.96	3.02	1.51	14.41
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-59.896	-2.914	20.20	16.79	5.02	11.38	3.05	1.53	14.85
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-59.974	-2.930	25.08	20.14	4.92	14.63	3.22	1.61	17.47
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-59.974	-2.930	24.15	18.95	5.51	14.43	3.08	1.54	15.29
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-59.896	-2.914	25.08	20.32	5.86	15.42	2.93	1.47	13.16
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-51.456	-1.708	27.50	21.48	6.06	16.20	1.98	0.99	4.06
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-52.283	-11.830	22.69	18.91	5.58	13.57	2.43	1.22	7.51
<i>Zenithoptera fasciata</i>	-52.283	-11.830	22.48	17.91	5.16	13.83	2.02	1.01	4.31