



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Sistemática filogenética y biogeografía de los representantes neotropicales de la familia Protoneuridae [Odonata: Zygoptera]

Pessacq, Pablo

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Muzón, Javier

Co-dirección: Spinelli, Gustavo Ricardo

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2005

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120126000079>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA Y BIOGEOGRAFÍA DE LOS
REPRESENTANTES NEOTROPICALES DE LA FAMILIA
PROTONEURIDAE (ODONATA: ZYGOPTERA).

Autor: LIC. PABLO PESSACQ

Director: DR. JAVIER MUZÓN

Codirector: DR. GUSTAVO R. SPINELLI

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

2005

Agradecimientos

Todo mi gratitud a mis directores de tesis, Dr. Javier Muzón y Dr. Gustavo Spinelli, quienes me iniciaron pacientemente en el camino de la Sistemática y de la Entomología.

Al Dr. Rosser Garrison, su ayuda desinteresada contribuyó mucho en el avance de esta tesis.

Al Dr. Oliver Flint, siempre dispuesto a enviar preciados ejemplares.

Al la Dra. Janira Martins Costa, el Dr. Juerg De Marmels y el Dr. Frederic Lencioni, por la ayuda prestada y buena predisposición.

A Javier, por la amistad, los mates y los viajes compartidos.

A mis compañeros de ILPLA: Analía, Eugenia, Juliana, Lia, Lucila (en especial por su habilidad en la repostería), Soledad, Federico, Leandro y Sergio. Hacen que el trabajo y los viajes sean más placenteros todavía.

A mi tío, Carlos Grisolía, quien incentivó en mi desde muy chico el interés por los artrópodos.

A Mariela Theiller, amiga y artista de trazo firme! a Favio Zulli, amigo que me sacó de más de un apuro técnico.

A Valeria, por su paciencia en tiempos de tesis.

A mis padres, Susana y Otto, y a mi hermana Verónica, para ellos no hace falta un motivo en especial de agradecimiento.

Abstract

Protoneurids (Odonata, Zygoptera, Coenagrionoidea) are slender, small to medium size insects. They can be recognized by their reduced venation and metallic colours. They occur in small, dense vegetated streams.

This pantropical family contains about 260 species in 25 genus. In the neotropical region there have been described 85 species in 15 genus.

The present work comprises a cladistic analysis of neotropical Protoneuridae type species, based on external morphological characters.

48 characters and 35 terminal taxa were included in the data matrix.

Acanthagrion ablutum and *Telebasis willinki* (Coenagrionidae) were chosen as outgroup. The ingroup was composed of the following neotropical protoneurids: *Amazoneura ephippigera*, *Epipleoneura lamina*, *E. letitia*, *E. manauensis*, *E. venezuelensis*, *Epipotoneura nehalennia*, *Forcepsioneura sancta*, *Idioneura ancilla*, *Junix novilla*, *Lamproneura lucerna*, *Microneura caligata*, *Neoneura billinearum*, *N. denticulata*, *N. gaida*, *N. sylvatica*, *Peristicta gauchae*, *P. aeneoviridis*, *P. forceps*, *P. sp 1*, *P. sp 2*, *P. sp. 3*, *Phasmoneura exigua*, *Protoneura amatoria*, *P. capillaris*, *P. tenuis*, *Psaironeura remissa* y *Roppaneura beckeri*.

In the ingroup were also included paleotropical protoneurids (i.e., *Elattoneura glauca*, *Nososticta salomonis*, *Prodasineura autumnalis*) *Selysioneura capreola* (Isostictidae) and Platystictidae (i.e., *Coelicia loogali*, *Copera ciliata*).

Heuristic parsimony analyses were carried out with TNT program, with and without implied weighting searches.

The implied weighting searches produced one minimum length tree (138 steps), unweighted search found 27 equally parsimonious trees (138 steps).

The following clades were sustained: Platycnemidoidea, Protoneuridae (incl. *Selysioneura*), Disparoneurinae and Protoneurinae.

Protoneuridae and their neotropical taxa were considered preliminary monophyletic (Protoneurinae, *stat. rest.*, Fraser, 1957). Three subfamily schemes are preliminarily proposed: Protoneuridae = Isostictinae + Disparoneurinae + Protoneurinae.

Genital ligula, epiprocts, cercus and paraproct characters were found to sustain clades inside Protoneurinae, showing low homoplasy. Wing characters were found very homoplastic. The cladogram shows a series of basal taxa (*i.e.*, *Neoneura*, *Junix*, *Microneura* y *Protoneura*), defined by plesiomorphic coloration pattern and cercus characters. Based on genital ligula, epiproct and cercus characters, three derived groups were defined (*i.e.*, *Epipotoneura* + *Epipleoneura*; *Amazonaura* + *Roppaneura* + *Psaironeura* + *Lamproneura* + *Forcepsioneura*; *Idioneura* + *Phasmonaura* + *Peristicta*).

Neoneura, *Epipleoneura*, *Phasmonaura* and *Peristicta* are considered monophyletic genera. *Protoneura* and *Psaironeura* are not. *Amazonaura*, *Forcepsioneura* and *Lamproneura* relations and monophyly must be still clarified.

Peristicta Hagen in Selys, is revised, three new species are described. *P. misionera* Jurzitza was found as *P. aeneoviridis* Calvert synonym. *P. forceps* last instar larvae is described and *P. aeneoviridis* holotype is redescribed.

Finally, keys for the neotropical genus, *Peristicta* species and argentinian species are presented.

Índice

Resumen	3
1. Objetivos e Introducción	6
1.1. Objetivos	6
1.2. Odonata	6
Morfología.....	7
Historia y filogenia del grupo.....	10
1.3. Zygoptera	11
Historia y filogenia del grupo.....	12
1.4. Protoneuridae	14
Morfología.....	15
Historia y filogenia del grupo	15
Lista de Protoneuridae neotropicales	17
2. Material y Métodos	21
2.1. Material examinado y acrónimos	21
2.2. Taxa incluidos en el análisis cladístico	29
2.3. Morfología de las estructuras con caracteres diagnósticos	32
2.4. Caracteres analizados	36
2.5. Análisis cladístico	50
3. Resultados	51
3.1. Cladogramas obtenidos	51
3.2 Los clados obtenidos, resultados y discusión	51
Platycnemidoidea.....	52
Platycnemididae.....	53
Protoneuridae + Selysioneura.....	54
Disparoneurinae	56
Protoneurinae <i>stat. rest.</i>	57
Selysioneura-Isostictinae	59
Las relaciones filogenéticas dentro de Protoneurinae.....	60
Los géneros de Protoneurinae	63
<i>Amazonaura</i> Machado.....	64

<i>Epipleoneura</i> Williamson.....	67
<i>Epipotoneura</i> Williamson.....	70
<i>Forcepsioneura</i> Lencioni	73
<i>Idioneura</i> Selys	76
<i>Junix</i> Rácenis	79
<i>Lamproneura</i> De Marmels	82
<i>Microneura</i> Selys	85
<i>Neoneura</i> Selys	88
<i>Peristicta</i> Hagen <i>in</i> Selys	91
<i>Phasmoneura</i> Williamson	91
<i>Protoneura</i> Selys	95
<i>Psaironeura</i> Williamson	98
<i>Roppaneura</i> Santos	101
3.3. Revisión del género <i>Peristicta</i>	104
Diagnosis, sinapomorfias y discusión.....	104
<i>Peristicta aeneoviridis</i> Calvert	107
<i>Peristicta forceps</i> Hagen <i>in</i> Selys	112
<i>Peristicta gauchae</i> Santos	117
<i>Peristicta lizeria</i> Navás	117
<i>Peristicta janiceae</i> sp. nov. Pessacq & Costa, enviado para publicar.....	118
<i>Peristicta jalmosi</i> sp. nov. Pessacq & Costa, enviado para publicar.....	122
<i>Peristicta muzoni</i> sp. nov. Pessacq & Costa, enviado para publicar	124
3.4. Los representantes de Protoneuridae en la Argentina	127
3.5. Aspectos biogeográficos de Protoneurinae	130
3.6. Claves	133
Clave para las Protoneuridae de la Argentina.....	133
Clave genérica de Protoneuridae neotropicales.	134
Clave para las especies de <i>Peristicta</i> Hagen <i>in</i> Selys	137
4. Conclusiones	139
5. Bibliografía	144
ANEXO: Matriz analizada	152

Resumen

La familia Protoneuridae (Odonata, Zygoptera, Coenagrionoidea) agrupa insectos gráciles, de tamaño pequeño a mediano. Sus integrantes se caracterizan por la tendencia a la reducción de la nerviación alar y un patrón de coloración generalmente con áreas iridiscentes. Habitan principalmente ambientes lóticos de escasas dimensiones y con abundante vegetación riparia, siendo en general crípticos por sus hábitos de vuelo, tamaño y coloración. Esta familia posee una distribución pantropical y reúne aproximadamente 260 especies distribuidas en 25 géneros. Para la región Neotropical han sido descritas unas 85 especies reunidas en 15 géneros.

El presente trabajo consistió en el estudio morfológico de las especies tipo de los géneros de Protoneuridae de distribución neotropical, con la finalidad de establecer su estatus sistemático dentro de la familia mediante la elaboración de un análisis cladístico.

En este sentido, fue construida una matriz conformada por un total de 48 caracteres de la morfología externa (derivados de la morfología de antenas, labio, patas, nerviación alar, genitales secundarios, cercos, paraproctos y epiproctos y de los patrones de coloración) y 35 taxa terminales. Como grupo externo (outgroup) fueron elegidos dos representantes de Coenagrionidae (*Acanthagrion ablutum* y *Telebasis willinkii*) mientras que el grupo interno (ingroup) estuvo compuesto por representantes de todos los taxa de nivel genérico de la región Neotropical, en general por sus especies tipo, con la excepción del género *Proneura* (i.e., *Amazonaura ephippigera*, *Epipleoneura manauensis*, *E. lamina*, *E. letitia*, *E. venezuelensis*, *Epipotoneura nehalennia*, *Forcepsioneura sancta*, *Idioneura ancilla*, *Junix novilla*, *Lamproneura lucerna*, *Microneura caligata*, *Neoneura billinearis*, *N. denticulata*, *N. gaida*, *N. sylvatica*, *Peristicta gauchae*, *P. aeneoviridis*, *P. forceps*, *P. sp 1*, *P. sp 2*, *P. sp. 3*, *Phasmoneura exigua*, *Protoneura amatoria*, *P. capillaris*, *P. tenuis*, *Psaironeura remissa* y *Roppaneura beckeri*), así como representantes paleotropicales de Protoneuridae (i.e., *Elattoneura glauca*, *E. simba*, *Notoneura salomis*, *Prodasineura autumnalis*, *P. croconota* y *Selysioneura capreola*) y representantes de la familia Platycnemididae (i.e., *Coelicia loogali*, *Copera ciliata*, *Platycnemis pennipes* y *Risioicnemis serrata*).

El análisis cladístico fue llevado a cabo con el programa TNT. Se realizó una búsqueda heurística de árboles de Wagner, con y sin pesado de caracteres. Como resultado del análisis con pesos implicados fue obtenido un único árbol, con un largo de 138 pasos. El análisis sin la función de pesos implicados arrojó 27 árboles de 138 pasos. Como resultado de este análisis fueron sustentados los siguientes clados: Platycnemidoidea, Protoneuridae (incl. *Selysioneura*), Disparoneurinae y Protoneurinae.

Los resultados obtenidos sostienen la monofilia de Protoneuridae, proponiéndose un esquema de tres subfamilias: Protoneuridae = Isostictinae + Disparoneurinae + Protoneurinae. La monofilia de Protoneuridae y el arreglo de Isostictinae + Disparoneurinae es considerado un resultado preliminar, que debería ser corroborado con un mayor número de representantes paleotropicales de Protoneuridae e Isostictidae y una mayor cantidad de representantes de Coenagrionidae. La monofilia de Protoneurinae, está sustentada por tres sinapomorfías, aunque con un soporte de Jackknife bajo (33).

La lígula genital, los cercos, los paraproctos y el epiprocto, aportaron buenos caracteres para la definición de grupos derivados y clados dentro de Protoneurinae. La nerviación alar, por el contrario, no fue consistente en este sentido, mostrando una alta homoplasia.

Se han observado dentro de Protoneurinae una serie de taxa basales definidos por estados plesiomórficos en el patrón de coloración y los cercos (*i.e.*, *Microneura*, *Junix*, *Neoneura* y *Protoneura*). A su vez, sobre la base de caracteres de la lígula genital, la morfología de la rama ventral del cerco y el desarrollo del epiprocto, se distinguen tres grupos derivados (*i.e.*, *Epipotoneura* + *Epipleoneura*; *Roppaneura* + *Amazonaura* + *Psaironeura* + *Lamproneura* + *Forcepsioneura*; *Idioneura* + *Phasmoneura* + *Peristicta*).

En el presente trabajo se acepta la monofilia de los siguientes géneros: *Neoneura*, *Epipleoneura*, *Phasmoneura* y *Peristicta*. Por el contrario, se discute el carácter monofilético de *Protoneura* y *Psaironeura*, mientras que necesita ser esclarecido el estatus sistemático de *Amazonaura*, *Forcepsioneura* y *Lamproneura*.

Debido a su importancia en la odonatofauna argentina, se realizó la revisión de todas las especies del género *Peristicta* Hagen *in* Selys, habiéndose obtenido como resultado del mismo la descripción de tres nuevas especies para la ciencia, la sinonimia de *P. misionera* Jurzitza y

P. aeneoviridis Calvert, la descripción del último estadio larval de *P. forceps* y la redescipción del holotipo de *P. aeneoviridis*.

Finalmente, se confeccionaron claves para la identificación de todos los géneros de Protoneurinae, las especies registradas en la República Argentina y las especies del género *Peristicta*.

1. Introducción

1.1. objetivos

El objetivo del presente estudio es determinar las relaciones filogenéticas intergenéricas de Protoneuridae neotropicales (Protoneurinae *sensu* Fraser, 1957) y buscar sinapomorfías a nivel genérico, fundamentalmente sobre la base de las especies tipo, determinando cuando sea posible, aquellos géneros y especies conflictivas.

A su vez, se busca plantear hipótesis preliminares sobre la mono, poli o parafilia de Protoneuridae neotropicales y su relación con Protoneuridae paleotropicales; la jerarquía y posición de Isostictidae con respecto a Protoneuridae y la relación entre Protoneuridae y Platycnemididae.

A su vez, se plantea la realización de una revisión sistemática de aquellos taxa donde lo mismo sea pertinente, incluyendo descripción de nuevas especies, elaboración de claves, etc.

1.2. Odonata

Los integrantes del orden Odonata, conocidos vulgarmente como alguaciles, libélulas o helicópteros, son insectos de tamaño mediano a grande, de coloración variada y hábitos exclusivamente predadores. Son exopterigotas, de condición paleóptera y desarrollo hemimetábolo. Los adultos son aéreos y excelentes voladores, mientras que las larvas se desarrollan en todo tipo de ambiente dulceacuícola y excepcionalmente en aguas salobres o suelo muy húmedo.

El orden cuenta con aproximadamente 5000 especies descritas, distribuidas en 29 familias (Davies & Tobin, 1984). En nuestro país han sido registradas 261 especies, agrupadas en 14 familias (Muzón & von Ellenrieder, 1998).

Si bien el número de especies es bajo en comparación con órdenes megadiversos como Coleoptera o Diptera, los odonatos son insectos cosmopolitas, representados ubicuamente en todo sistema dulceacuícola.

Morfología

Bibliografía básica: Asarían, 1954; Kennedy, 1916a; Needham *et al.*, 2000; Westfall & May, 1996.

Adultos:

Cabeza: Hipognata. Aparato bucal masticador. Antenas setáceas. Tres ocelos; ojos compuestos de gran tamaño, de condición holóptica (*i.e.* Libellulidae) o dióptica (*i.e.* Gomphidae, Zygoptera), ocupando gran parte de la cabeza.

Tórax: Fuertemente modificado para el vuelo. Protórax reducido, muy móvil. Meso y metatórax fusionados en un pterotórax, con su eje dorso-ventral inclinado de manera que las patas II y III adquieren una posición delantera, que junto con la pata I forman una canastilla para la caza en vuelo. Alas situadas en la parte “posterior” del pterotórax. Tergo y esterno muy reducidos. Patas no cursoriales, armadas de espinas, tarsos triarticulados.

Alas (figuras I-1 a I-3):

Si bien existen diversas interpretaciones de la nerviación alar, aquí se sigue la propuesta por Riek & Kukalová Peck (1984), enmendada por Bechly (1996) por considerarla la mejor aproximación, sustentado por extensa evidencia fósil.

Las alas de este taxón son membranosas, generalmente hialinas. Las estructuras y nervaduras más relevantes son: - Arculo, estructura formada por la parte basal de RP a partir de su divergencia con RA (arculo superior) y la parte basal de MA a partir de su divergencia con M+CuA (arculo inferior). - Celda discoidal, celda tetraédrica, su forma varía de trapezoidal a rectangular, de acuerdo a la longitud del lado anterior. Su lado basal corresponde al subarculo. - Nodo, estructura compleja, formada por la torsión de SCA en sentido posterior y la torsión de SCP en sentido anterior, esta última forma parte del margen alar distal al nodo. - Subnodo,

nervadura cruzada que desciende del nodo. – Pterostigma, zona esclerotizada que ocupa aproximadamente una celda (Coenagrionoidea) en la zona apical del ala entre el margen alar y RA. - Nervaduras antenodales, cruzadas que se encuentran en el espacio comprendido desde la base del ala al nodo y el margen alar y RA+RP.

Abdomen: Cilíndrico, alargado, con 10 segmentos visibles. Tergos muy desarrollados, extendiéndose lateral y ventralmente, pleuras y esterno reducidos. Ovipositor bien desarrollado, adaptado para la oviposición endofítica en Zygoptera, Aeshnidae, Austropetalidae, Gomphidae y Petaluridae; reducido o atrofiado, no adaptado para la postura endofítica en Libellulidae y Cordulidae.

En Zygoptera cercos y paraproctos están bien desarrollados, siendo utilizados para tomar a la hembra durante la reproducción. Excepcionalmente en algunos Zygoptera los paraproctos son vestigiales. El epiprocto se encuentra generalmente poco desarrollado y su función, si existe alguna, es desconocida.

En Anisoptera y Anisozygoptera (*sensu* Fraser, 1957) cercos y epiprocto están bien desarrollados y cumplen la función de sujeción de la hembra. Los paraproctos son vestigiales. Apertura genital del macho en el segmento IX, cubierta por un par de placas operculares. En las hembras dicha apertura se encuentra en el segmento VIII, flanqueada por las valvas del ovipositor.

Machos con aparato copulador secundario formado a partir de estructuras tegumentarias, ubicado en una foseta de los segmentos II-III. Constituido por un par de hamules anteriores, un par de hamules posteriores, vesícula espermática y lígula genital.

En Zygoptera la lígula genital funciona como órgano intromitente o pene, mientras que en Anisoptera se halla reducida y la vesícula seminal cumple dicha función. En *Epiophlebia* (Anisozygoptera actuales *sensu* Fraser, 1957) los hamules posteriores y la lígula genital conforman el órgano de transferencia espermática.

Reproducción: Previo a la cópula, se forma el tándem, en el cual el macho toma a la hembra por la cabeza, protórax o región anterior del pterotórax, con cercos y/o paraproctos

(Zygoptera) o con cercos y epiprocto (Anisoptera, Anisozygoptera). Luego de esto se produce la cópula, al flexionar la hembra su abdomen y contactar la apertura genital con el aparato copulador secundario del macho (Needham *et al.*, 2000; Westfall & May, 1996). La transferencia del esperma desde la apertura genital primaria hasta el aparato copulador secundario puede producirse previa a la formación del tándem o bien luego de este.

Larvas:

Cabeza: Hipognata. Aparato bucal másticador, labio en “máscara” fuertemente modificado para la función raptorial, alargado, dividido en prementón y postmentón, flexionado por debajo de la cabeza, palpos armados con un gancho móvil y setas. Antenas filiformes. Ocelos ausentes o no funcionales; ojos compuestos de gran tamaño.

Tórax: Protórax muy móvil. Meso y metatórax fusionado en un pterotórax. Patas de posición lateral, cursoriales. Esbozos alares desplazados a la parte posterior del pterotórax, paralelos al abdomen y extendiéndose hasta casi la mitad del mismo en las larvas de último estadio. A diferencia de otros insectos hemimetábolos, en Odonata el margen interno de los esbozos alares, cercano a la línea media del cuerpo, formará el margen costal alar; esto ocurre debido al desarrollo erecto de los esbozos. (Chapman, 1998; Needham *et al.*, 2000; Westfall & May, 1996).

Abdomen: Cilíndrico, alargado, con 10 segmentos visibles. Tergos, pleuras y esternos normalmente desarrollados. Epiprocto y paraproctos modificados en laminillas caudales (Zygoptera) o placas triangulares formando la pirámide anal cerrando la apertura del ano junto a los cercos, de menor tamaño (Epiprocta). En Zygoptera los cercos se encuentran representados por pequeñas estructuras entre las laminillas laterales (paraproctos) y la laminilla media (epiprocto).

Historia y filogenia del grupo

Tradicionalmente han sido reconocidos tres subórdenes (Fraser, 1957): Zygoptera, Anisoptera y Anisozygoptera, este último con solo dos especies actuales dentro de la familia Epiophlebiidae y numerosos representantes mesozoicos.

Los anisozigópteros son considerados en la actualidad un grupo poli o parafilético.

Fraser (1957), Nel *et al.* (1993), Bechly (1996), Lohman (1996), Trueman (1996) y Rehn (2003) reconocen la monofilia de Anisoptera, mientras que todavía existe cierta controversia con respecto a Zygoptera, la cual será discutida oportunamente.

Nel *et al.* (1993) sostienen la polifilia de Anisozygoptera y consideran a Heterophlebioidea (una de las cinco superfamilias de “Anisozygoptera”) como grupo hermano de Anisoptera.

Lohman (1996) en su estudio de Anisoptera, aporta evidencia que sustenta la polifilia de Anisozygoptera y reconoce dos subórdenes: Zygoptera y Eiprocta. Este último incluiría los infraórdenes Anisoptera y Epiophlebioptera (=Epiophlebiidae).

Bechly (1996) con un enfoque similar, considera dos grandes grupos dentro de Odonata: Zygoptera y Eiproctophora, este último incluye parte de Anisozygoptera como grupo parafilético y basal con respecto de Anisoptera.

Rehn (2003), obtiene un cladograma altamente congruente con lo propuesto por Lohman, sustentado Eiprocta por cuatro sinapomorfias:

- 1- Frente expandido, formando gran parte de la cabeza en la zona anterior a los ojos.
- 2- Vena oblicua presente entre RP2 e IR1.
- 3- Árculus entre la 1° y 2° antenodal o más cerca de la 1°.
- 4- Eiprocto muy desarrollado y modificado para tomar a la hembra.

Algunas de las sinapomorfias propuestas para Odonata (Nel *et al.*, 1993; Bechly, 1996, Lohman, 1996; Rehn, 2003) son:

- CuP ausente (nomenclatura propuesta por Riek & Kukalová Peck, 1984; modificada por Rehn, 2003).
- Vena discoidal presente, formando el lado distal del cuadrángulo.
- Celda discoidal del ala posterior cerrada por el árculo inferior.

- Tarsómero basal corto.
- Flagelo antenal del imago extremadamente reducido (antena setácea).
- Labio de las larvas modificado en “máscara”.
- Larvas con branquias rectales.
- Línea ecdisial acotada a cabeza y protórax.

1.3. Zygoptera

Los zigópteros son odonatos gráciles, de tamaño pequeño a mediano y vuelo lento.

El suborden incluye unas 1100 especies distribuidas en 21 familias. Para nuestro país han sido registradas 83 especies agrupadas en 7 familias y 23 géneros (Muzón & von Ellenrieder, 1998).

Algunas de las sinapomorfias del suborden propuestas por Bechly (1996) y Rehn (2003) son:

- Cabeza transversalmente alargada.
- Ojos muy separados.
- Superficie dorsal y ventral del pterostigma con microesculturas únicas y notables.
- Pterotórax extremadamente oblicuo.
- Ausencia o reducción del epiprocto.
- Tres laminillas caudales en las larvas formadas a partir de epiprocto y paraproctos.
- Alas pecioladas.
- Venación de alas posteriores y anteriores iguales.
- Lígula genital con función de órgano intromitente y remoción de esperma.
- Posición de la rama media de RP a menos del 25% del largo alar.

Según el esquema tradicional de Fraser (1957), ampliamente seguido en la actualidad (Davies & Tobin, 1984; Westfall & May, 1996; Watson *et al.*, 1991), el suborden está compuesto por 4 superfamilias:

- 1- Calopterygoidea (Amphipterygidae + Calopterygidae + Chlorocyphidae + Dicteriastidae + Diphlebiidae + Euphaeidae + Polythoridae + Rimanellidae).
- 2- Coenagrionoidea (Coenagrionidae + Isostictidae + Platycnemididae + Platystictidae + Protoneuridae + Pseudostigmatidae).
- 3- Hemiphlebioidea (Hemiphlebiidae).
- 4- Lestoidea (Chlorolestidae + Lestidae + Lestoideidae + Megapodagrionidae + Perilestidae + Pseudolestidae).

Sin embargo, no existe consenso en la actualidad en cuanto a la inclusión de ciertas familias en una u otra superfamilia o a la relación dentro y entre ellas, lo cual será abordado en la siguiente sección.

Historia y filogenia del grupo

Existen numerosas hipótesis sobre la filogenia de Zygoptera dentro del orden Odonata. La mono o parafilia de los zigópteros es el tema central de discusión. Los esquemas filogenéticos más representativos son expuestos en las árboles I-1 a I-3 a, b y c (Bechly, 1996; Fraser, 1957; Rehn, 2003).

Fraser (1957), propone el origen de Anisoptera a partir de un ancestro zigóptero, que bajo el paradigma cladístico actual, es interpretado como parafilia del suborden. El agrupamiento de Fraser responde a “caracteres persistentes arcaicos” o simplesiomorfías, lo cual no es compatible con el actual paradigma de la sistemática filogenética. El esquema filogenético de Fraser es presentado en el árbol I-1.

Hennig (1981) en un trabajo sumamente abarcativo sobre filogenia de insectos sostiene la teoría de Fraser.

Trueman (1996) analiza una matriz de 47 grupos terminales fósiles y actuales y 96 caracteres alares. Como resultado, obtiene un cladograma altamente pectinado en el cual Zygoptera conforma un grupo parafilético. Este trabajo considera únicamente caracteres de nerviación alar. Trueman en sus conclusiones considera su trabajo como “un primer paso en un largo proceso” de aproximación cladística.

Bechly (1996) en su exhaustivo análisis cladístico no computarizado (“by hand and brain!”) incluye 49 taxa terminales actuales y extintos. No incluye matriz ni lista de caracteres, y como resultado postula la monofilia de Zygoptera (árbol I-2), sustentada por numerosas sinapomorfias, algunas de ellas mencionadas en la página anterior.

Tal vez el análisis más significativo sea el de Rehn (2003) quien incluye 85 taxa terminales actuales y extintos y 122 caracteres, con una amplia consideración de la morfología del adulto y un bajo porcentaje de caracteres larvales. Los resultados obtenidos (árbol I-3a), aunque metodológicamente disímiles, son similares a los obtenidos por Bechly (1996).

Tal cual fue expresado en la sección anterior, no existe consenso en cuanto a la posición de ciertos grupos y relación entre las superfamilias de Zygoptera. Los grupos más conflictivos son Hemiphlebioidea y Megapodagrionidae.

El primero, un grupo aberrante compuesto por un único género monotípico actual, presente en Australia, presenta la característica única de poseer la celda discoidal abierta posteriormente (árculo inferior ausente, ver materiales y métodos), ha sido ubicado como grupo hermano de Zygoptera (Fraser, 1957; Hennig, 1981); como grupo hermano de Lestidae y Coenagrionoidea, (Carle, 1982); en una politomía junto al resto de Zygoptera (Pfau, 1991) o más relacionado con Lestinoidea (Bechly, 1996; Rehn 2003) .

Megapodagrionidae a su vez, y citando sólo algunos ejemplos, ha sido ubicado dentro de Coenagrionoidea (Fraser, 1957; Bechly, 1996); como grupo hermano de Coenagrionoidea y Lestinoidea + Hemiphlebioidea (Rehn, 2003) o junto a Pseudolestidae en una politomía junto al resto de Zygoptera (Pfau 1991).

También se desprende claramente de lo anterior que las relaciones entre las superfamilias de Zygoptera están pobremente establecidas.

La profusión de diversas nomenclaturas de nerviación alar y posteriores enmiendas (Bechly, 1996; Carle, 1982; Fraser, 1957; Nel *et al.*, 1993; Rehn, 2003; Riek & Kukalová-Peck, 1984), con sus consecuentes homologías contribuyen a este complejo panorama.

Existe consenso en considerar a Coenagrionidae, Isostictidae, Platycnemididae, Platystictidae, Protoneuridae y Pseudostigmatidae dentro de Coenagrionoidea (Bechly, 1996; Carle, 1982; Fraser, 1957; Pfau, 1991; Rehn, 2003).

1.4. Protoneuridae

La familia Protoneuridae, incluida dentro de la superfamilia Coenagrionoidea (Fraser, 1957; Rehn, 2003) está integrada por insectos sumamente gráciles, de tamaño pequeño a mediano. Habitan principalmente ambientes lóticos de escasas dimensiones y con abundante vegetación riparia, siendo en general crípticos por sus hábitos de vuelo, tamaño y coloración.

La familia posee una distribución pantropical y reúne aproximadamente 260 especies distribuidas en 25 géneros. Para la región Neotropical han sido descritas unas 85 especies reunidas en 15 géneros.

Sus integrantes se caracterizan por la tendencia a la reducción de la nerviación alar y un patrón de coloración generalmente con áreas iridiscentes.

Una de las características más relevantes al observar ejemplares de la familia a simple vista, es su gracilidad, lo cual puede ayudar a la identificación del grupo en el campo. Esta tendencia llega a su máximo en *Protoneura* Selys, donde la relación largo máximo/ancho máximo del abdomen en los machos es mayor a 40.

Dentro de Coenagrionoidea, los caracteres alares que distinguen a la familia son: el reducido número de nervaduras cruzadas, la reducción en el largo de CuA y la ausencia de CuP (presente, de sólo una celda de longitud en *Proneura* Selys y *Chlorocnemis* Selys).

Las larvas de la familia, extremadamente similares a las de Coenagrionidae, sólo pueden distinguirse de ellas por la presencia de un par de setas en el prementón, característica compartida exclusivamente con *Telebasis* Selys (Coenagrionidae) e Isostictidae.

Las sinapomorfías propuestas para la familia por Bechly (1996), que serán analizadas a posteriori son:

- Celda discoidal rectangular.
- CuA completamente fusionadas con el margen alar.
- Laminillas caudales de las larvas bipartitas.

- Segmento tres de la lígula genital con cuatro lóbulos laterales.

Morfología

Nerviación alar (figs. I-1, II-13 a II-17): celda discoidal rectangular (figs. I-1 Fuerte tendencia a la reducción de las nervaduras, evidenciada por: 1- Fusión de CuA al margen alar posterior, excepto *Chlorocnemis* y *Proneura* (figura IV-1), con CuA libre, de una celda de longitud; 2- La reducción de MP, excepcionalmente (*i.e.*, *Peristicta forceps* Hagen *in* Selys) hasta 5 celdas distales a la nervadura descendente del subnodo; 3- Fusión de CuP&AA' al margen posterior del ala en algunos géneros; 4- Reducción en el número de posnodales.

Terminalia (figs. II-31 a II-36): los cercos siempre se encuentran bien desarrollados, pudiendo variar ampliamente en forma y tamaño. Presentan un eje principal o rama dorsal bien desarrollada, además pueden observarse en algunos grupos dientes internos en la rama dorsal y/o una rama ventral. Los paraproctos varían desde desarrollados hasta vestigiales.

Genitalia secundaria (figs. II-23 a II-28): la lígula genital o “pene” presenta el tercer segmento bien desarrollado, pudiendo poseer lóbulos laterales que aportan caracteres para la determinación específica y/o genérica.

Historia y filogenia del grupo

La historia taxonómica de los protonéuridos comienza en 1857 cuando el Barón Edmunde Selys de Longchamps propone la Legión Protoneura sobre la base de un nuevo género homónimo. Incluye tres especies previamente asignadas a los géneros *Argia* y *Agrion* por Rambur (1842). Posteriormente, Selys (1860, 1863, 1886) describe nuevos géneros y especies, en su mayoría neotropicales.

Hacia finales del siglo XIX, la legión Protoneura reunía a aquellos zigópteros caracterizados por la presencia de celda discoidal rectangular y reducción de CuA (Protoneuridae + Platystictidae).

Tillyard (1917) propone estatus de familia para los actuales Protoneuridae, mientras que Fraser (1957) propone un arreglo de cuatro subfamilias (*i.e.*, Protoneurinae, Caconeurinae, Disparoneurinae e Isostictinae) sobre la base de la morfología de los cercos y las características de su patrón de nerviación alar.

Lieftnick (1975) da a Isostictinae estatus de familia sobre la base de caracteres larvales y Watson (1992) critica el arreglo interno, reconociendo sólo una subfamilia (Protoneurinae). Sólo Bechly (1996) y Rehn (2003) realizan análisis filogenéticos del orden Odonata, donde la familia es incluida, y se proponen sinapomorfias para la misma. El primero, en un análisis filogenético no computarizado (“by hand and brain!”) donde no se incluye matriz de datos ni lista de caracteres, postula la monofilia del grupo, restablece el rango de Isostictinae y considera a Protoneurinae, Caconeurinae y Disparoneurinae (*sensu* Fraser 1957) dentro de una única subfamilia (Protoneurinae).

Por último Rehn (2003) considera a la familia polifilética. Los protonéuridos neotropicales (Protoneurinae *sensu* Fraser, 1957) conforman un clado monofilético hermano de Isostictinae, mientras que el resto de la familia se relaciona más cercanamente con Platycnemididae.

Fraser (1957), redefine a la familia a través de la siguiente combinación de caracteres:

- Celda discoidal alargada, estrecha y cuadrangular.
- Celda subdiscoidal completa o con su lado posterior formado por el margen del ala.
- Reducción de Cup-AA
- Mp variable, pero generalmente reducida a una o pocas celdas de largo.
- Pterostigma corto y poco variable en forma.
- RP” distal, proximal o continua con la cruzada descendente del subnodo.
- Sólo Ma zigsageante.
- Alas estrechas o muy estrechas,
- Ausencia de venas cruzadas suplementarias en la base del espacio cúbito anal, sólo Ac presente.
- Cercos y paraproctos muy variados, excepto en Disparoneurinae.
- Larvas de tipo coenagriónido.

Lista de protoneuridae neotropicales

(Género previo de la especie y sinónimos entre paréntesis, especie tipo señalada con *)

Amazoneura Machado, 2004

ephippiger (Selys 1886) (*Protoneura*, *Phasmoneura*, *Forcepsioneura*)

westfalli (Machado, 2001) * (*Forcepsioneura*)

juruaensis Machado, 2004

Epipleoneura Williamson, 1915

albuquerquei Machado, 1964

capilliformis (Selys, 1886) (*Protoneura*) (Sinónimo *incusa* Williamson, 1915)

fernandezi Rácenis, 1960

fuscaenea Williamson, 1915

haroldoi Santos, 1964

humeralis (Selys, 1886) (*Protoneura*)

kaxuriana Machado, 1985

lamina Williamson, 1915 * (Sinónimo *protostictoides* Fraser, 1946 (*Protoneura*))

letitia Donnelly, 1992

machadoi Rácenis, 1960

manauensis Santos, 1964

metallica Rácenis, 1955

ocuene De Marmels, 1989

pallida Rácenis, 1960

pereirai Machado, 1964

peruviensis (Fraser, 1946) (*Protoneura*)

solitaria De Marmels, 1989

spatulata Rácenis, 1960

tariana Machado, 1985

uncinata De Marmels, 1989

venezuelensis Rácenis, 1955

waiwaiana Machado, 1985

westfalli Machado, 1986

williamsoni Santos, 1957

Epipotoneura Williamson, 1915

nehalennia Williamson, 1915 *

Forcepsioneura Lencioni, 1999

garrisoni Lencioni, 1999 *

haerteli Machado, 2001

itatiaiae (Santos, 1970) (*Phasmoneura*)

lucia Machado, 2000

sancta (Hagen *in* Selys, 1860) (*Protoneura*, *Psaironeura*) (sinónimo *ciganae* Santos, 1968b (*Phasmoneura*))

Idioneura Selys, 1860

ancilla Selys, 1860 *

Junix Rácenis, 1968

elumbis Rácenis, 1968 *

Lamproneura De Marmels, 2003

lucerna De Marmels, 2003 *

Microneura Hagen *in* Selys, 1886

caligata Hagen *in* Selys, 1886 *

Neoneura Selys, 1860 (Sinónimo *Caenoneura* Kirby, 1890)

aaroni Calvert, 1903

amelia Calvert, 1903

bilinearis Selys, 1860 *

carnatica Selys, 1886

crisina Rácenis, 1955

denticulata Williamson, 1917 (Sinónimo *pardalina* Sjoestedt, 1918)

desana Machado, 1989

esthera Williamson, 1917

ethela Williamson, 1917

fulvicollis Selys, 1886

gaida Rácenis, 1953
joana Williamson, 1917
jurzitzai Garrison, 1999
lucas Machado, 2002
luzmarina De Marmels, 1989
maria (Scudder, 1866) (*Agrion*) (Sinónimo *palustris* Hagen, 1867)
mariana Williamson, 1917
moorei Machado, 2003
myrthea Williamson, 1917
paya Calvert, 1907
rubriventris Selys, 1860
rufithorax Selys, 1886
schreiberi Machado, 1975
sylvatica Hagen in Selys, 1886
waltheri Selys, 1886
Peristicta Hagen in Selys, 1860
aeneoviridis Calvert, 1909 (Sinónimo *misionera* Jurzitza, 1981)
forceps Hagen in Selys, 1860 *
gauchae Santos, 1968a
lizeria Navás, 1920
Phasmoneura Williamson, 1916
exigua (Selys, 1886) * (*Protoneura*) (Sinónimo *olmyra* Williamson, 1916)
janirae Lencioni, 1999
Proneura Selys, 1889
prolongata Selys, 1889 *
Protoneura Selys in Sagras, 1857
ailsa Donnelly, 1961
amatoria Calvert, 1907
aurantiaca Selys, 1886
calverti Williamson, 1915
capillaris (Rambur, 1842) * (*Agrion*)

cara Calvert, 1903
corculum Calvert, 1907
cupida Calvert, 1903
dunklei Daigle, 1990
klugi Cowley, 1941
macintyreii Kennedy, 1939
paucinervis Selys, 1886
peramans Calvert, 1902
rojiza González, 1992
sanguinipes Westfall, 1987
scintilla Gloyd, 1939
sulfurata Donnelly, 1989
tenuis Selys, 1860
viridis Westfall, 1964
woytkowskii Gloyd, 1939

Psaironeura Williamson, 1915

bifurcata (Sjöstedt, 1918) (*Protoneura*) (sinónimo *machadoi* De Marmels, 1989)
remissa (Calvert, 1903) *
selvatica Esquivel 1993
tenuissima (Selys, 1886) (sinónimo *cerasina* williamson, 1915)

Roppaneura Santos, 1966

beckeri Santos, 1966 *

2. Material y métodos

2.1. Material examinado

A menos que se indique lo contrario entre paréntesis, el material pertenece a la colección del Museo de La Plata.

Acrónimos:

AMNH: Museo Americano de Historia Natural, USA.

LN: Colección “Landessammlungen Naturkunde”, Alemania.

MBV: Museo de Biología, Universidad Central de Venezuela.

MCZ: Museo de Zoología comparada, Universidad de Harvard, USA.

MIZA: Museo del Instituto de zoología Agrícola, Universidad de Venezuela, Maracay, Venezuela.

MNRJ: Colección del Museo Nacional de Río de Janeiro, Brasil.

RG: Colección privada del Dr. Rosser Garrison.

UFC: Colección de la Universidad de Florida, USA.

USNM: United States National Museum, Washington D.C., USA.

Coenagrionidae:

- *Acanthagrion* Selys:

***Acanthagrion ablutum* Calvert:**

Argentina - Corrientes, arroyo Payubre, Ruta Provincial 29, a 25 km de Mercedes, 29°1'41S”

58°10'28”N. Pessacq & Muzón col. 21/2/2003. 5 ♂♂, 2 ♀♀.

- *Argia* Rambur:

***Argia joegenseni* Ris:**

Argentina – Córdoba, Villa General Belgrano. Mola col. 7/3/1983. 2 ♂♂. Jujuy, arroyo camino a Palma Sola, Ruta Prov. 6, 23° 52,12' S 64° 22,44'. N. Muzón & Von Ellenrieder col. 17/1/1997. 1 ♂, 1 ♀.

- *Cyanallagma* Kennedy:

***Cyanallagma bonariense* (Ris):**

Argentina – Buenos Aires, Punta Indio, arroyo Villoldo, 35° 15'51"S 57°15'34"N. Muzón & Von Ellenrieder col. 24/11/1998. 3 ♂♂.

- *Enallagma* (Charpentier):

***Enallagma cyathigerum* (Charpentier):**

Inglaterra – Hampshire, Warren Heath. Hartley col. 4/9/1981. 2 ♂♂.

- *Telebasis*:

***Telebasis willinki* Fraser:**

Argentina – Corrientes, Colonia Pellegrini, Laguna Iberá, 28° 32'16"S 57°11'12"N. Muzón & Pessacq col. 3/11/2003. 5 ♂♂.

Brasil – San Pablo, Río Claro, sitio Primavera. F.A. Lencioni col. 23/2/1998. 3 ♂♂.

Isostictidae:

- *Selysioneura* Foerster:

***Selysioneura capreola* Lieftnick:**

Indonesia – Irian Jaya, Hollandia, Humbolt baii, Nonno. Stuber col. 19-21/2/1936. 2 ♂♂.
(AMNH).

Protoneuridae:

- *Amazoneura* Machado:

***Amazoneura ephipigera* (Selys):**

Ecuador- Napo, P.N. Yasuni, arroyo sin nombre, 00° 39' 05"S 76° 21'35". N. Donnelly col. 15/11/1997. 1 ♂.

- *Elattoneura* Cowley:

***Elattoneura glauca* (Selys):**

Sudáfrica - Natal, Zululand, Hudley. Pinhey col. 28/11/1948. 1 ♂. (AMNH).

Kenya– Mombasa, Shimba. Couichowrd col. 9/1952. 1 ♂. (AMNH).

***Elattoneura simba* (Martín):**

Kenya– Mombasa, Shimba. Couichowrd col. 9/1952. 1 ♂. (AMNH).

- *Epipleoneura* Williamson:

***Epipleoneura lamina* Williamson:**

Brasil - Rondonia, Rio Pardo. Garrison col. 5-10/11/1989. 1 ♂, 1 ♀. (RG). Mato Grosso,

Abuná Jananebos. Sin datos de colector. 25/9/1948. 1 ♂, 1 ♀. (MNRJ).

***Epipleoneura manauensis* Santos:**

Brasil - Amazonas, Rio Negro. Williamson & Strohm col. 8/6/1998. 1 ♂.

***Epipleoneura venezuelensis* Rácenis:**

Brasil– Sao Pablo, Brotas, Fazenda Santa Lucia da Boa Vista. Lencioni col. 1/11/1998. 1 ♂.

Paraguay - Guayra, arroyo a 3,9 km S Villarica en el camino a Caazapa. Flint col. 2/12/1973.

1 ♂.

***Epipleoneura* sp.:**

Argentina - Misiones, Río Iguazú 25°41'39" S 54°27'07". Donnelly col. 22/1/1997. 1 ♂.

- *Epipotoneura* Williamson:

***Epipotoneura nehalennia* Williamson:**

Brasil - Amazonas, Reserva Ducke, 26 km E de Manaus. Flint col. 2-4/2/1979. 1 ♂.

(AMNH).

- *Forcepsioneura* Lenconi:

***Forcepsioneura sancta* (Hagen in Selys):**

Brasil - Río de Janeiro, restinga Marambaia, Gruta da Santa. Garrison col. 4/12/2000. 2 ♂♂.

(RG).

- *Idioneura* Selys:

***Idioneura ancilla* Selys:**

Brasil - Río de Janeiro, Casimiro de Abreu. Gloyd col. 3/1974; 1 ♂, 1 ♀. Espiritu Santo,

Conceicao da Barra. Elias col. 4-9/9/1968. 3 ♂♂. (MNRJ).

- *Microneura* Selys:

***Microneura caligata* Selys:**

Cuba – Provincia Las Villas, Trinidad. Pequeño arroyo 7 millas N del camino Cienfuegos-Trinidad. Westfall col. 8/6/1959. 1 ♂, 1 ♀. (UFC).

- *Neoneura* Selys:

***Neoneura billinear* Selys:**

Brasil - Itabuna, Rio Cachoeira. Santos col. 22/7/1978. 3 ♂. (MNRJ).

Venezuela - El Guay, Zulia. Williamson & Ditzler col. 19/4/1920. 1 ♂, 1 ♀. (RG)

***Neoneura denticulata* Williamson:**

Brasil– Rondonia, Río Pardo y tributarios, 13 km N Fazenda Rancho grande, 62 km SO Ariquemes. Garrison col. 5-10/11/1989. 1 ♂, 1 ♀. (RG)

***Neoneura ethela* Williamson:**

Argentina – Corrientes, Mercedes, arroyo Payubre, Ruta Provincial 29 aproximadamente 25 km Mercedes, 29°1'41S" 58°10'28"N. Pessacq & Muzón col. 21-23/2/2003. 7 ♂♂, 5 ♀♀.

Misiones, P.N. Iguazú, Río Iguazú. Donnelly col. 22/1/1997. 1 ♂, 1 ♀.

arroyo Los Loros. Capítulo col. 24/11/1982. 1 ♂.

***Neoneura fulvicollis* Selys:**

Argentina– Misiones, P.N. Iguazú, Apepu. Jurzitza col. 24/1/1979. 1 ♂, 1 ♀. (RG). Misiones, Puerto Iguazú. Muzón col. 10-12/4/1985. 1 ♂.

***Neoneura gaida* Rácenis:**

Surinam - Río Corantijn, cascadas Wonotobo. Belle col. 1/10/1956. 1 ♂. (RG).

***Neoneura mariana* Williamson:**

Venezuela– Bolivar, Jabillal, Río Caura. Padilla col. 27/2/1984. 1 ♂. (RG).

***Neoneura paya* Calvert:**

México – Veracruz, Río Otapa, 8 km S La Tinaja. Garrison col. 20/8/1976; 1♂, 1♀ en tándem. (RG).

***Neoneura rubiventris* Selys:**

Ecuador – Napo, lodge La Selva, lago Mandiocha y arroyo de desagüe. N. Donnelly col. 25/11/1997. 1 ♂.

***Neoneura rufithorax* Selys:**

Perú - Madre de Dios, P.N. Manu, Río Man, cerca de Pakitza. Louton col. 9/9/1988. 1 ♂, 1 ♀, en tándem. (RG).

***Neoneura sylvatica* Selys:**

Brasil – Rondonia, Fazenda Rancho Grande, 62 km SO Ariquemes. Garrison col. 2-11/11/1989. 2 ♂y 1 ♀, 1 tándem. (RG).

- *Nososticta* Selys

***Nososticta salomonis* (Selys):**

Nueva Guinea - Epik este, Wewak, arroyo Mini. Wimmer col. 13/7/1975. 2 ♂. (NMNH).

Papua y Nueva Guinea– Morobe, Jardines Botánicos Lae. Donnelly col. 16-21/10/1972. 1 ♂. (AMNH).

- *Peristicta* Hagen *in* Selys:

***Peristicta aeneoviridis* Calvert:**

Argentina - Misiones, Puerto Iguazú, arroyo frente al camping “El Pindó”. Muzón col. 19/9/1988. 2 ♂♂. Misiones arroyo Yaza y Ruta Provincial 14. Muzón col. 11/4/1991. 1 ♂. Misiones, Puerto Piray. Muzón col. 10/4/1991. 2 ♂♂. Entre Ríos, arroyo El Palmar, La Glorieta. Muzón col. 9/1987. 4 ♂♂.

Paraguay – Sapucay. Foster col. 11/1899. 1 ♂ (**Holotipo**) (USNM). Santa Isabel, arroyo Leprosario. Bulla col. 7/3/1979. 1 ♂, 1 ♀.

Uruguay - arroyo del Cordobés. Achaval col. 22/1/1967. 1 ♂. Quebrada de los cuervos. Carbonel col. 15/12/1952. 2 ♂♂.

***Peristicta forceps* Hagen *in* Selys:**

Argentina - Corrientes, arroyo Payubre, Ruta Provincial 29 aproximadamente a 25 km de Mercedes, 29°1'41S” 58°10'28”N. Pessacq & Muzón col. 21/2/2003. 3 ♂♂, 1 ♀. Idem. anterior, excepto Pessacq col. 21/2/2003. 23 ♂, 2 ♀, 1 tándem. Entre Ríos, arroyo Colman y Rut. Nac14, 32°23'36”S 58°16'42”N. Pessacq col. 19/2/2003. 3 ♂♂. Delta río Paraná. Heppers col. 11/1967. 2 ♂♂, 1 ♀. Entre Ríos, arroyo Perucho Verne y Ruta Nacional 14 km 355. Flint col. 16/11/1973. 1 ♂(RG).

Uruguay - Aguas Blancas. Achaval col. 24/11/63. 1 ♂.

***Peristicta gauchae* Santos:**

Brasil - Río Grande do Sul, Rio Pinto. Santos col. 9/11/1967. 1 ♂ (**Paratipo**). (MNRJ). Río Grande do Sul, Riacho entre Taimbas y Itambezimbo. Santos col. 31/1/1982. 3 ♂♂ (MNRJ).

***Peristicta* sp 1:**

Brasil - Minas Gerais, Serra do Cipó. N.D.Santos col. 12/1947. 12 ♂♂ (**Holotipo** y 11 **paratipos**). Idem sitio de colecta anterior. N.D.Santos & J.P.Machado col. 17/1/1951. 1 ♂

(**paratipos**) (MNRJ). Estrada Belo Horizonte, Serra do Cipó. N.D.Santos, J.P.Machado & C.Borges col. 11-12/1963. 25 ♂♂ (**paratipos**) (MNRJ).

***Peristicta* sp 2:**

Brasil - Goiás, Reserva de la Universidad de Brasilia. N.D.Santos, H. Mesquita & L.F. Netto col. 8-14/2/1981. 3 ♂♂ (1 **holotipo**, 2 **paratipos**) (MNRJ). Goiás, Parque Nacional dos Veadeiros (Rio São Bartolomeu). N.D.Santos, H.Mesquita & L.F.Netto col. 14/2/1982. 2 ♂♂ (**paratipos**) (MNRJ). Minas Gerais, Urobotanga, Estrada Rio-Bahia (Rio Caratinga). N.D. Santos & J.P.Machado col. 8/2/1955. 12 ♂♂ (**paratipos**) (MNRJ).

***Peristicta* sp 3:**

Brasil - Mato Grosso, Serra da Bodoquena. N.D. Santos col. 12/1941. 23 ♂♂ (1 **holotipo**, 22 **paratipos**) (MNRJ).

- *Phasmoneura* Williamson:

***Phasmoneura exigua* (Selys):**

Brasil – Amazonas, Am 10, km 220, 48 km W. Itacoatiara. Flint col. 30/1/1979. 1 ♂. (RG).

Amazonas, Manaus, Igarape do Pajarinho. Elias col. 11/1959. 2 ♂♂, 1 ♀. (MNRJ).

Amazonas, Igarape Tarumanzhino, 46 km al N de Manaos. Flint col. 6/2/1979. 1 ♂.

Amazonas, Reserva campinas, 60 km al N de Manaos. 6/2/1979. 1 ♂. Sin datos de colector.

- *Prodasineura* Cowley: _

***Prodasineura autumnalis* (Fraser):**

China - Hong Kong, Sha Lo Tung. Garrison col. 14/7/1999. 2 ♂♂. (RG).

***Prodasineura croconota* (Ris):**

China - Hong Kong, Sha Lo Tung. Garrison col. 13/7/1999. 1 ♂.

- *Protoneura*:

***Protoneura ailsa* Donnelly:**

Dominica – Café. N. Donnelly col. 6/6/1964. 1 ♀.

***Protoneura amatoria* Calvert:**

Panamá – zona del canal, arroyo en el camino Pipeline, 2,2 km al NO de Gamboa. Garrison col. 7/8/1979. 1 ♂, 1 ♀. (RG).

***Protoneura capillaris* (Rambur):**

Cuba – Pinar del Río, La Caridad, 2.2 km al NO de Soroa. Flint col. 5/12/1994. 1 ♂, 1 ♀. (AMNH). Idem anterior excepto Sancti Spiritus, Salto Caburni. 1 ♂.

Cuba – Provincia las Villas, jardín botánico Atkins. Westfall col. 7/6/1959. 1 ♂, 1 ♀. (UFC).

***Protoneura cara* Calvert:**

México – Oxaca, arroyo 15 km E El Camarón. Paulson col. 26/8/1967. 1 ♂, 1 ♀. (RG).

***Protoneura corculum* Calvert:**

México – Veracruz, lago Caldera, del motel Playa Azul. Garrison col. 19/8/1976. 1 ♂, 1 ♀
tándem. (RG).

***Protoneura dunklei* Daigle:**

República Dominicana – La Vega, arroyo Ana Marie, 10,9 km S Autopista Duarte en el
camino a Jarabacoa, en el predio de “Centro Vacacional Turístico Racquet Club”. Daigle col.
9/6/1989. 1 ♂(Paratipo). (RG).

***Protoneura paucinervis* Selys:**

República Dominicana - Dist. Nac. arroyo Bermejo. Sin datos de colector ni fecha. 1 ♀. (RG).
Perú - Depto. Madre de dios, P.N. Manu, Cocha Salvador. Sin datos de colector ni fecha. 1 ♂,
1 ♀. (RG).

***Protoneura tenuis* Selys:**

Brasil – Rondonia, arroyo 7 km SE Cacauplandia, 70 km S Ariquemes. Garrison col.
7/11/1989. 1 ♂, 1 ♀.

***Protoneura sanguinipes* Westfall:**

República Dominicana - Distrito Nacional, arroyo Bermejo, 4 km NNE Hatillo. Garrison col.
10/8/1983. 1 ♂, 1 ♀ (Paratipo). (RG).

***Protoneura viridis* Westfall:**

República Dominicana - Distrito Nacional, arroyo Bermejo, 4 km NNE Hatillo. Garrison col.
10/8/1983. 1 ♂, 1 ♀. (RG).

***Protoneura woytkowskii* Gloyd:**

Ecuador - Napo Pastaza, Río Pastaza, Puyo. Macintyre col. 1-31/12/1948. 1 ♂, 1 ♀. (RG).

• *Psaironeura* Williamson:

***Psaironeura remissa* (Calvert):**

México - Veracruz, arroyo cerca de playa escondida, a unos 30 km NE Catemaco. Garrison
col. 23/7/1982. 1 ♂, 1 ♀. (RG). Veracruz, presidio, 40 km al SE de Córdoba. Flint col.
28/7/1965. 2 ♂♂. (AMNH). Idem anterior excepto Río Coyolucan. 1 ♂.

Panamá – Zona del canal, ruta Pipelino, río Agua Salud. Flint col. 8-13/7/1967. 1 ♂.
(AMNH).

Venezuela – Tachira. Williamson & Ditzler col. 5/4/1920. 2 ♂♂. (MNRJ).

- *Roppaneura* Santos:

***Roppaneura beckeri* Santos:**

Brasil - Pocos de Caldas, cascata da novia. Santos col. 13/10/1964. 3 ♂♂. (MNRJ).

Platycnemididae:

- *Coelicia* Kirby:

***Coelicia loogali* Laidlaw:**

Thailandia - Chiang Mai, cascada Siriphum, cerca de Doi Inthanon. Garrison col. 11-
12/7/1996. 2 ♂♂, 1 ♀.(RG).

- *Copera* Kirby:

***Coelicia ciliata* (Selys):**

Thailandia - Chaiyaphum, Tung Lui Lai. Garrison col. 18/7/1996. 1 ♂, 1 ♀. (RG).

Idem anterior. 1 ♂, 1 ♀.

***Coelicia marginipes* (Rambur):**

Thailandia– Lampang, Wang Chin, cerca de ruta 101, 70 km al SSO de Phrae. Garrison col.
15/7/1996. 1 ♂, 1 ♀.

China - Hong Kong SAR, Tai Tong, arroyo. Garrison col. 20/7/1999. 1 ♂. (RG).

- *Platycnemis* Charpenier:

***Platycnemis pennipes* (Pallas):**

Francia – Havte Garone, St. Christaud, Río le Volp. Fleck col. 8/8/2000. 1 ♂, 1 ♀.

- *Risioenemis* Cowley:

***Risioenemis serrata* (Hagen in Selys):**

Filipinas – Mindoro, San José. Skinner col. 3/1945. 3 ♂♂. (AMNH).

2.2. Taxa incluidos en el análisis cladístico

Fueron estudiados un total de 35 taxa terminales representantes de 4 familias: Coenagrionidae, Platycnemididae, Isostictidae y Protoneuridae.

Outgroup: basado en información previa (Munz, 1919; Fraser, 1957; Bechly, 1996; Trueman, 1996; Rehn, 2003), fueron elegidos como Outgroup dos representantes de Coenagrionidae (*Acanthagrion ablutum*, *Telebasis willinkii*).

Ingroup: nuevas especies y la mayor cantidad de especies tipo de Protoneuridae neotropicales (Protoneurinae *sensu* Fraser, 1957). Representantes de Protoneuridae paleotropicales (Disparoneurinae *sensu* Fraser, 1957), Isostictidae (Isostictinae *sensu* Fraser, 1957) y Platycnemididae.

Los criterios seguidos para la elección del ingroup fueron:

- Determinar las relaciones filogenéticas intergenéricas y de Protoneuridae neotropicales (Protoneurinae *sensu* Fraser, 1957).
- Buscar sinapomorfias a nivel genérico y determinar la posición de especies conflictivas.
- Plantear hipótesis sobre:
 - La mono, poli o parafilia de Protoneuridae neotropicales y su relación con Protoneuridae paleotropicales.
 - La jerarquía y posición de Isostictidae con respecto a Protoneuridae.
 - La relación entre Protoneuridae y Platycnemididae.

Especies incluidas en el análisis

Lamentablemente no fue posible incluir a *Proneura prolongata* Selys, conocida sólo a través de su descripción original. Tampoco pudieron ser incluidas las especies tipo de *Amazonaura*, *Forcepsioneura* y *Junix* Rácenis el material no se encuentra disponible para su estudio.

Protoneuridae neotropicales (Protoneurinae sensu Fraser, 1957):

Amazonaura ephippigera: 1 macho.

Epipleoneura lamina: 2 machos, 2 hembras.

Epipleoneuraletitia: descripción original.

Epipleoneura manauensis: 1 macho.

Epipleoneura venezuelensis: 2 machos.

Epipotoneura nehalennia: 1 macho.

Forcepsioneura sancta: 2 machos.

Idioneura ancilla: 4 machos, 2 hembras.

Junix novilla: descripción original y comunicaciones personales del Dr. De Marmels.

Lamproneura lucerna Rácenis: descripción original y comunicaciones personales del Dr. De Marmels.

Microneura caligata: 1 macho, 1 hembra.

Neoneura billinear: 4 machos, 1 hembra.

Neoneura denticulata: 1 macho, 1 hembra.

Neoneura gaida: 1 macho.

Neoneura sylvatica: 3 machos, 2 hembras.

Peristicta gauchae: 4 machos.

P. aeneoviridis: 13 machos, 1 hembra.

P. forceps: 33 machos, 2 hembras.

P. sp 1: 5 machos.

P. sp 2: 5 machos.

P. sp. 3: 5 machos.

Phasmoneura exigua: 5 machos, 1 hembra.

Protoneura amatoria: 1 macho, 1 hembra.

Protoneura capillaris: 3 machos, 2 hembra.

Protoneura tenuis: 1 macho, 1 hembra.

Psaironeura remissa: 7 machos, 1 hembra.

Roppaneura beckeri: 3 machos.

Protoneuridae paleotropicales (Disparoneurinae sensu Fraser, 1957):

Elattoneura glauca: 2 machos.

Nososticta salomonis: 3 machos.

Prodasineura autumnalis: 2 machos.

Isostictidae (Isostictinae sensu Fraser, 1957):

Selysioneura capreola: 2 machos.

Platycnemididae:

Coelicia loogali: 2 machos, 1 hembra.

Copera ciliata: 2 machos, 2 hembras.

Coenagrionidae:

Acanthagrion ablutum: 5 machos, 2 hembras.

Telebasis willinki: 8 machos.

2.3. Morfología de las estructuras con caracteres diagnósticos

La siguiente descripción morfológica trata únicamente aquellas estructuras utilizadas para la obtención de caracteres, pretendiendo facilitar la comprensión de los mismos.

Adultos:

Cabeza

Cabeza según el esquema generalizado de Hexapoda, con zonas más o menos bien delimitadas por suturas, epicráneo dorsal, frente anterior y genas laterales al clipeo.

Frente constituida por una antefrente, más o menos vertical y una postfrente, más o menos horizontal, la división entre ambas puede ser una carina angulosa o una superficie curva.

Antenas ubicadas lateralmente al frente. Antenífer de forma variada.

Piezas bucales: mandíbulas fuertes, en las cuales se distinguen tres dientes incisivos internos y cuatro molares. Maxilas con un palpo unisegmentado. Labio compuesto por un postmentón corto y un prementón más largo, con una hendidura apical.

Protórax

Formado por tres lóbulos, anterior, medio y posterior. Este último funciona como estructura de fijación para la terminalia del macho durante el tándem.

Patas

Coxas pequeñas y cónicas. Trocánter corto, dividido en dos partes por una sutura. Fémur y tibia de similar longitud, armados de espinas que participan en la “canastilla” que forman las patas para la captura de presas. Tarsos trisegmentados. Uñas tarsales bien desarrolladas, generalmente con un diente subapical.

Alas

Figuras I-1 a I-3, II-13 a II-20

Si bien existen diversas interpretaciones de la nerviación alar, aquí se sigue la propuesta por Riek & Kukalová Peck (1984), enmendada por Bechly (1996) por considerarla la mejor aproximación, sustentado por una extensa evidencia fósil.

Algunas de las diferencias más significativas con otras nomenclaturas propuestas (Comstock & Needham 1898-1899; Tillyard & Fraser, 1940; Carle 1982) son: M y Cu fusionadas basalmente. MP y CuA presentes. Margen alar proximal al subnodo formado por la fusión de PC, CA, CP y SCA.

Las estructuras y nervaduras más relevantes en el presente análisis son: - Arculo, estructura formada por la parte basal de RP a partir de su divergencia con RA (arculo superior) y la parte basal de MA a partir de su divergencia con M+CuA (arculo inferior). - Celda discoidal, celda tetraédrica, su forma varía de trapezoidal a rectangular, de acuerdo a la longitud del lado anterior. Su lado basal corresponde al subarculo. - Nodo, estructura compleja, formada por la torsión de SCA en sentido posterior y la torsión de SCP en sentido anterior, esta última forma parte del margen alar distal al nodo.

- Subnodo, nervadura cruzada que desciende del nodo. - Pterostigma, zona esclerotizada que ocupa aproximadamente una celda (Coenagrionoidea) en la zona apical del ala entre el margen alar y RA. - Nervaduras antenodales, cruzadas que se encuentran en el espacio comprendido desde la base del ala al nodo y el margen alar y RA+RP.

Lígula genital

Figuras II-23 a II-30

La lígula genital o pene funciona como órgano intromitente de la genitalia secundaria en Zygotera. Participa a su vez en el mecanismo de reconocimiento específico entre sexos, y en algunos casos como órgano de remoción del esperma depositado por otros machos (Waage, 1979).

En este trabajo, se sigue la terminología clásica propuesta por Kennedy (1916a), quien consideró a esta estructura compuesta por tres segmentos: segmento I, el más largo y esclerotizado, puede presentar espinas laterales en su zona distal. Segmento II, corto y membranoso, puede presentar ventralmente un pliegue interno, y en su porción distal un pliegue posterior. Segmento III, corto y membranoso, articula con el segmento II, puede presentar lóbulos laterales en diferente posición, número y forma. Su ápice puede estar lobulado. Es el que mayor cantidad de caracteres diagnósticos aporta, siendo fundamental en muchos casos para la identificación específica y en menor medida genérica.

Cercos

Figuras II-31 a II-36

Siguiendo una nomenclatura adaptada de Garison (1999), en su revisión del género *Neoneura*, se considera a los cercos compuestos por una rama principal y dorsal, con distintas formas y dimensiones y una rama ventral, la cual puede o no estar presente y también variar en forma y dimensión.

La rama dorsal queda definida como toda estructura con origen en la base del cerco y que se proyecta distalmente, siendo el eje principal del cerco. Puede variar desde filiforme y forcipada (*Peristicta*) hasta aplanada lateralmente y de forma variada (*Neoneura*). La rama dorsal puede presentar placas o dientes, los cuales serán llamados estructuras accesorias.

La rama ventral queda definida como toda estructura con origen en la zona ventral-basal del cerco. Puede estar escasamente desarrollada (*Lamproneura Rácenis*), o llegar a una longitud subigual a la rama dorsal, y estar dirigida ventral (*Peristicta*) o longitudinalmente (*Neoneura*).

Epiprocto y Paraproctos

Estructuras remanentes del onceavo segmento abdominal. El epiprocto, generalmente reducido o ausente en Zygoptera representa el tergo, mientras que los paraproctos, de desarrollo variada, corresponden a las pleuras del mismo segmento. Estos últimos pueden participar en la sujeción de la hembra durante el tándem.

Ovipositor

Bien desarrollado en Zygoptera, adaptado a la oviposición endofítica, sigue el esquema generalizado de Hexapoda, con tres pares de valvas derivadas de los segmentos abdominales VIII y IX.

Coloración

La coloración de Odonata, responde a la deposición de pigmentos en la cutícula (básicamente negro, pardos, amarillos y rojos), gránulos refráctiles de las células cuticulares (azules y celestes) y lípidos epicuticulares y escamas.

Los patrones de coloración, fundamentalmente de cabeza y tórax aportan importantes caracteres para la diagnosis específica y/o genérica.

Generalmente la cabeza presenta dorsalmente una coloración oscura con áreas claras. Dentro de estos patrones los más usuales son las manchas postoculares, que se sitúan en la parte posterolateral y la barra posoccipital, una banda transversal en la región posterior del occipucio.

El tórax suele presentar bandas longitudinales en el mesepisterno y mesepimeron, llamadas bandas mediodorsales, antehumerales y humerales.

Larvas

Piezas bucales

La característica más llamativa de las piezas bucales, y una de las sinapomorfias del orden es la modificación del labio en estructura raptora.

Prementon y postmentón (figs. II-40, II-42) fuertemente alargados y flexionados por debajo de la cabeza y tórax. Prementón con setas en número variada a los lados de la línea media. Palpos (figs. II-41) armados con un gancho móvil y setas en número variada en su margen externo. Margen distal del palpo con un diente curvo interno y varios dientes externos más pequeños, o un solo diente externo separado del diente curvo interno por una hendidura.

Laminillas caudales

Figuras II-38 y II-39.

Presentes en número de tres en el extremo del abdomen, participan en la locomoción a modo de aletas y suplementan el intercambio gaseoso, encontrándose profusamente surcadas por traqueas. De forma variada, aplanadas, sacoides o triquetrales, las laterales se desarrollan como expansiones de los paraproctos, mientras que la laminilla media lo hace a partir del epiprocto.

Presentan un nodo, el cual puede estar pobremente indicado por espinas de la carina lateral o bien delimitado por una línea transversal, que divide la laminilla en una parte basal más esclerotizada y una apical, menos esclerotizada

2.4. Caracteres analizados

Fueron estudiados un total de 48 caracteres de la morfología externa.

Los caracteres y sus estados para los adultos fueron extraídos de la observación del material, scanning y bibliografía. Los caracteres larvales, fueron obtenidos a partir de la bibliografía (con la excepción de *Peristicta forceps*).

Al referirse a Protoneuridae neotropicales no se incluye a *Proneura prolongata*, la cual no fue incluida en el análisis ya que se la conoce únicamente por su descripción original (insuficiente para los fines aquí previstos) y material tipo sumamente dañado, no disponible para préstamo.

En los comentarios a continuación de cada caracter se hace referencia al material incluido en el análisis cladístico, al material estudiado y a la bibliografía consultada.

Coenagrionidae es la familia más numerosa de Zygoptera (aproximadamente 85 géneros), ciertos estados de caracteres son variables dentro de la misma en alguno de los géneros no examinados.

Cabeza

1- Carina dorsal del antenifer: Ausente, antenifer cilíndrico: 0.

Presente, margen anterior del antenifer plano (fig. II-1): 1.

Los Coenagrionidae, Isostictidae y Platycnemididae examinados y parte de Protoneuridae examinados presentan el estado 0. En las especies de *Epipleoneura*, *Neoneura*, *Protoneura* y *Peristicta* examinadas, el caracter presentó el estado 1.

2- Frente: Redondeada (fig II-2): 0.

Angulosa (fig II-3): 1.

En la bibliografía consultada y el material examinado de Coenagrionidae, se observa el estado 0, con la excepción de *Telebasis*. Comparten este estado los Isostictidae, Platycnemididae y Protoneuridae paleotropicales examinados.

Los Protoneuridae neotropicales presentan el estado 1, exceptuando a *Phasnoneura* y *Junix novilla*.

Rehn (2003), trata este caracter como sinapomorfía de Protoneuridae neotropicales.

3- Hendidura premental: Desarrollada (fig. II-4): 0.

Escasamente desarrollada (fig. II-5): 1.

Este caracter presenta estado 1 en Platycnemididae y Protoneuridae paleotropicales.

Rehn (2003), trata este caracter como única sinapomorfia del grupo monofilético compuesto por Protoneuridae paleotropicales y Platycnemididae.

4- Línea de clivaje en forma de Y entre los ocelos: Desarrollada (fig II-6): 0.

Vestigial o ausente (fig. II-7):1.

Los Protoneuridae paleotropicales y Coenagrionidae examinados, y parte de los Protoneuridae neotropicales presentan estado 0.

Los Platycnemididae e Isostictidae examinados presentan el estado 1, al igual que *Amazonaura ephippigera*, *Epipotoneura nehalea*, *Forcepsioneura sancta*, *Lamproneura*, *Microneura* y *Phasmoneura exigua*.

5- Sutura postfrontal: Presente (fig. II-6): 0.

Ausente (fig. II-7): 1

Presenta estado 1 en los Platycnemididae y Protoneuridae paleotropicales examinados. Rehn (2003) considera este caracter como única sinapomorfia del grupo monofilético compuesto por Protoneuridae paleotropicales y parte de Platycnemididae.

Tórax

6- Lóbulo posterior del protórax en forma de yunque en los machos: Ausente: 0.

Presente (fig. II-9):1

Sólo *Junix* presenta una evidente emarginación en forma de yunque en la zona media del protórax.

7- Lóbulos del margen posterolateral del protórax: Desarrollados: 0.

Ausentes(fig. II-8): 1.

Muy desarrollados (fig. II-10): 2.

Sólo *Epipleoneura lamina* y *Selysioneura capreola* presentan el estado 1, mientras que *Forcepsioneura sancta* y *Lamproneura lucerna* presentan el estado 2. Los Coenagrionidae examinados presentan estado 0.

8- Lámina mesostigmal de la hembra: Sin proyecciones: 0.

Con una proyección media alargada: 1.

Con 2 proyecciones laterales: 2.

Idioneura presenta el estado 1, mientras que *Nososticta salomonis* y *Elatoneura glauca* presentan el estado 2.

Patatas

9- Espinas tibiales: Cortas, longitud no mayor a tres veces el ancho de la tibia: 0.

Largas, longitud mayor a cinco veces el ancho de la tibia: 1.

Idioneura ancilla, *Microneura calligata* y los Platycnemididae y Protoneuridae paleotropicales examinados presentan estado 1.

10- Dientes tarsales: Desarrollo normal (fig. II-11): 0.

Vestigiales o ausentes (fig. II-12): 1.

Este carácter presenta el estado 1 en *Junix*, *Phasmonera exigua* y *Selysioneura capreola*.

11- Tibias II y III de los machos expandidas: Ausente: 0.

Presente: 1.

Sólo presenta su estado 1 en *Copera*.

Nerviación alar

12- Desarrollo de CuA: Libre, prolongándose longitudinalmente varias celdas más allá de su divergencia con MP (fig. II-13): 0.

Fusionada al margen alar, no distinguible como una nervadura libre: 1

Platycnemididae y Coenagrionidae poseen una CuA larga, generalmente superior a 4 celdas posterior a su divergencia con MP.

Protoneuridae posee el estado 1 (ver excepciones en la sección 1.3).

Este caracter ha sido tomado en cuenta para definir grupos desde los primeros trabajos de Selys (1860, 1889) (ver Protoneuridae en Introducción).

13- Desarrollo de CuP&AA': Libre al separarse de M+Cu, tan larga como la celda donde se encuentra (fig. II-13, II-14): 0.

Libre al separarse de M+Cu, tan larga como la mitad de la celda donde se encuentra (fig. II-15): 1.

Totalmente fusionada al margen alar al separarse de M+Cu (ausente) (fig. II-16): 2.

El estado de este caracter es 0 en los Platycnemididae y Coenagrionidae examinados. En Protoneuridae es variado: 0 en *Idioneura*, *Neoneura*, *Peristicta* y *Elattoneura*; 1 en *Junix*, *Lamproneura* y *Nososticta salomonis* y 2 en los restantes taxa: *Amazona*, *Epipotoneura*, *Epipleoneura*, *Forcepsioneura*, *Microneura*, *Phasmona*, *Prodasineura*, *Protoneura*, *Psaironeura*, *Roppaneura*, y *Selysioneura*.

Este estado de CuP&AA', siempre estable a nivel intraespecífico, es tradicionalmente utilizado para caracterizar los géneros de Protoneuridae.

14- Longitud de Mp: Larga, más de cinco celdas posterior a la descendente del subnodo: 0.

Longitud media, entre dos y cuatro celdas posterior a la descendente del subnodo (fig. II-14): 1.

Corta, alcanza el margen alar en la primer celda posterior a la descendente del subnodo (fig. II-16): 2.

Muy corta, no alcanza o termina en la descendente del subnodo (fig. II-15): 3.

Extremadamente reducida (fig. II-17): 4.

En Coenagrionidae y Platycnemididae, la longitud de Mp es mayor a cinco celdas. En Protoneuridae, la longitud de esta nervadura es variada, el máximo es de tres a cinco celdas en *Peristicta forceps*, mientras que en *Selysioneura* (Isostictidae) se encuentra extremadamente reducida (estado 4).

La tendencia a la reducción de esta nervadura es utilizada para definir grupos dentro de Coenagrionoidea (ver introducción) (Selys 1857, 1860, 1863, 1886, 1889; Munz, 1919; Fraser, 1957; Davies & Tobin, 1984).

15- Origen de IR2: En la descendente del subnodo: 0.

Distal a la descendente del subnodo (fig. II-15):1.

Muy distal a la descendente del subnodo (fig. II-17): 2.

Coenagrionidae y los Platycnemididae examinados y la mayor parte de Protoneuridae presentan estado 0.

Amazona ephippigera, *Epipleoneura lamina*, *Forcepsioneura sancta*, *Phasmona exigua*, *Nososticta salomonis* presentan los estados 0 y 1.

Lamproneura lucerna y *Psaironeura remissa* presentan estado 1. *Selysioneura* presenta estado 2.

16- Nervaduras adicionales entre RP1 y RP2: 1 (fig. II-13): 0.

2 (fig. II-14): 1.

0: 2.

Los Coenagrionidae examinados, *Amazona ephippigera*, *Forcepsioneura sancta*, *Lamproneura lucerna*, *Microneura calligata*, *Protoneura capillaris*, *Psaironeura remissa*, y los Protoneuridae paleotropicales examinados presentan estado 0.

Neoneura billinear, todo el material de *Peristicta* y los Platycnemididae examinados presentan el estado 1, mientras que *Epipotoneura nehalennia* y *Junix novilla* presentan el estado 2.

Selysioneura capreola presenta los estados 0 y 2. *Epipleoneura lamina*, *Idioneura ancilla*, *Phasmoneura exigua* y *Roppaneura beckerii* presentan los estados 0 y 1

17- Tamaño del pterostigma: Margen posterior no menor a 3/4 celda (fig. II-13): 0.

Margen posterior 1/2 celda o menor (fig. II-18): 1.

En *Peristicta gauchae* y *Roppaneura beckerii* el estado del caracter es 1.

18- Divergencia de RP-RA (árculo): Coincidiendo con la 2° posnodal: 0.

Distal a la 2° posnodal (fig. II-16): 1.

Presenta su estado 0 en la mayor parte de Coenagrionidae, *Amazona ephippigera* y *Junix novilla*.

El resto de los Protoneuridae presentan estado 1, con la excepción de *Epipleoneura lamina*, *Phasmoneura exigua* y *Elattoneura glauca*, que presentan los estados 0 y 1.

19- Lado anterior de la celda discoidal: Corto, su longitud menor a 0,6 la longitud del margen posterior (celda discoidal trapezoidal) (fig. II-19): 0.

Largo, su longitud igual o subigual a la longitud del margen posterior (celda discoidal rectangular) (fig. II-20): 1.

Presenta su estado 0 en Coenagrionidae, los restantes taxa presentan estado 1.

Este caracter es utilizado tradicionalmente para definir grupos dentro de Coenagrionoidea como celda discoidal rectangular (Coenagrionidae) o celda discoidal trapezoidal (Protoneuridae, Platycnemididae) (Davies & Tobin, 1984; Bechly, 1996; Rehn, 2003).

20- Posición del subárculo: Distal a la bifurcación Rp-Ma (fig. II-19): 0.

En o proximal a la bifurcación Rp-Ma (fig. II-20): 1.

Este caracter presenta estado 1 en Protoneuridae neotropicales.

Rehn (2003), considera el estado proximal a la bifurcación Rp-Ma como sinapomorfía de Protoneuridae neotropicales.

21- Cruzada separando IR2 y Rp posterior a su origen: Presente (fig. II-16): 0.

Muy reducida o ausente, Ir2 y Rp
unidas posteriormente a su origen (fig.
II-15): 1.

Este caracter presenta estado 1 en *Lamproneura lucerna*, *Epipotoneura nehalennia*,
Forcepsioneura sancta, *Phasmoneura exigua* y *Psaironeura remissa*.

22- Lado distal de la celda discoidal: Ángulo posterior agudo (fig. II-19): 0.

Ángulo posterior recto (fig. II-20): 1.

Presentan su estado 0 en Coenagrionidae y el material de *Coelicia* examinado.

Lígula genital

23- Proyecciones espiniformes: Presentes, bifurcadas (fig. II-21): 0.

Muy reducidas, simples (fig. II-22): 1.

Presenta estado 1 en Platycnemididae.

24- Pliegue interno: Presente (fig. II-23): 0.

Ausente (fig. II-25): 1.

Presenta estado 1 en *Epipleoneura*, *Epipotoneura nehalennia* y *Protoneura tenuis*.

25- Pliegue interno: Corto, no toca el segmento III (fig. II-23): 0.

Largo, toca el segmento III (fig. II-24): 1.

Forcepsioneura sancta, *Lamproneura lucerna*, *Psaironeura remissa* y *Roppaneura beckerii* presentan el estado 1. De Marmels (2003) y Lencioni (1999) utilizan este caracter en la diagn3sis de g3neros.

26- Espinas del segmento 1: Presentes (fig. II-27): 0.

Ausentes: 1.

Los Protoneuridae paleotropicales examinados y *Epipleoneura lamina*, *Forcepsioneura sancta*, *Lamproneura lucerna*, *Protoneura capillaris* y *Psaironeura remissa* presentan el estado 1.

27- Proyecciones lateroposteriores del segmento III: Ausentes: 0.

Presentes (fig. II-25, II-26): 1.

Solo *Epipleoneura* presenta estado 1.

28- L3bulos laterales del segmento 3: Presentes, su longitud nunca superior a la del segmento III, nunca fuertemente recurvados (fig. II-23): 0.

Presentes, su longitud total mayor a 1.5 la del segmento III, fuertemente recurvados (fig. II-24): 1.

Ausentes (fig. II-25, II-27): 2.

Los Coenagrionidae, Platycnemididae y Protoneuridae paleotropicales examinados, *Neoneura*, *Peristicta* (excepto *P. jalmosi*) *Phasmoneura* y *Protoneura tenuis* presentan estado 0.

Amazona, *Forcepsioneura*, *Lamproneura lucerna*, *Psaironeura* y *Roppaneura beckerii* presentan estado 1, mientras que *Epipleoneura lamina*, *Epipotoneura nehalennia*, *Microneura calligata*, *Peristicta jalmosi*, *Protoneura amatoria* y *P. capillaris* presentan el estado 2.

29- Lóbulos apicales del segmento III: Ausentes: 0.

Presentes, proyectándose hacia delante (fig. II-28):1.

Los Protoneuridae paleotropicales y *Peristicta aeneoviridis*, *P. forceps*, *P. jalmosi* y *P. muzoni* presentan el estado 1.

30- Lóbulo posterior de la lígula genital: Ausente: 0.

Presente: 1.

Presente en su estado 1 en Platycnemididae.

Cercos

31- Rama dorsal: No forcipada: 0.

Forcipada (fig. II-31, II-32).

Presenta estado 0 en los Coenagrionidae, Protoneuridae paleotropicales y Platycnemididae estudiados y parte de Protoneuridae neotropicales. Estado 1 en *Selysioneura capreola*, *Epipleoneura lamina*, *Epipotoneura nehalennia*, *Lamproneura lucerna*, *Peristicta*, *Phasmoneura exigua*, *Psaironeura remissa* y *Roppaneura beckerii*.

32- Estructuras accesorias de la rama dorsal: Ausentes: 0.

Presentes (fig. II-33, II-34): 1.

Presenta su estado 0 en Coenagrionidae, *Selysioneura capreola*, y unos pocos Protoneuridae (*Epipleoneura lamina*, *Protoneura viridis*, *Psaironeura remissa*, *Prodasineura autumnalis* y *Nososticta salomonis*)

33- Concentraciones de pelos en la cara interna de la rama dorsal: Ausentes: 0.

Presentes (fig. II-33): 1.

Presenta estado 1 en *Peristicta aeneoviridis*, *P. forceps*, *P. jalmosi*, *P. janiceae* y *P. muzoni*.

34- Rama ventral: Ausente (fig. II-35): 0.

Presente (fig. II-33, II-34): 1.

Presenta su estado 1 en Protoneuridae neotropicales, excluyendo a *Junix novilla* y *Microneura calligata* con estado 0.

35- Rama ventral: Recta: 0.

Curva, siguiendo el margen del segmento abdominal X (fig. II-33): 1.

Presenta estado 1 sólo en *Peristicta*.

36- Rama ventral: Ausente: 0.

Filiforme: 1.

Truncada (fig. II-34): 2.

La rama ventral se encuentra ausente (0) en la mayoría de los taxa estudiados, presenta estado 1 en *Forcepsioneura sancta*, *Idioneura ancilla*, *Peristicta* y *Phasmoneura*, mientras que *Amazona ephippigera*, *Epipotoneura nehalennia*, *Lamproneura lucerna* y *Roppaneura beckerii* presentan el estado 2.

Paraproctos

- 37-** Grado de desarrollo: Muy desarrollados, con una rama de desarrollo longitudinal, paralelo al abdomen, con una longitud igual o superior al largo máximo del décimo segmento abdominal (fig. II-44): 0.
Desarrollo medio, con una rama con una rama de desarrollo longitudinal, paralelo al abdomen, de una longitud igual o menor a 0,5 el largo máximo del décimo segmento abdominal (fig. II-36): 1.
Truncados, rama ausente (fig. II-34): 2.

Presenta el estado 0 Coenagrionidae, los Protoneuridae paleotropicales y Platycnemididae estudiados, *junix novilla*, *Microneura calligata*, *Neoneura billinear*, *N. sylvatica* y *Protoneura*.

Epipotoneura nehalennia, *Epipleoneura*, *Neoneura denticulata* y *N. gaida* presentan el estado 1.

Amazona ephippigera, *Forcepsioneura sancta*, *Idioneura ancilla*, *Lamproneura lucerna*, *Peristicta*, *Phasmoneura*, *Psaironeura*, *Roppaneura beckerii* y *Selysioneura* presentan el estado 2.

Epiproctos

- 38-** Grado de desarrollo: Rudimentarios, su longitud menor a 0,2 la longitud de los cercos: 0.
Muy desarrollados, longitud mayor a la mitad de la de los cercos, usualmente con proyecciones laterales o ramas (fig. II-32): 1.

Presentan estado 1 *Epipleoneura* (con la excepción de *E. letitia*) y *Epipotoneura nehalennia*.

Ovipositor

- 39-** Longitud del ovipositor: No sobrepasando el extremo distal del abdomen: 0.
Sobrepasando el extremo distal del abdomen por una distancia igual o superior al largo del décimo segmento abdominal: 1.

Presenta estado 1 *Junix elumbis* y *Selysioneura*.

Coloración

—

40- Patrón de coloración dorsal de la cabeza: Con patrones claros (fig. II-7): 0.

Totalmente negro (fig. II-6):1.

Presenta estado 0 en Coenagrionidae, *Junix novilla*, *Neoneura*, *Elattoneura glauca*, *Selysioneura capreola* y *Copera ciliata*, mientras que el estado 1 aparece en los restantes taxa.

41- Patrón de coloración del mesotórax: Con bandas claras (fig. II-38): 0.

Uniformemente oscuro: 1.

Presenta estado 0 en Coenagrionidae, *Neoneura*, *Microneura caligata*, *Protoneura amatoria*, *P. tenuis*, *Roppaneura beckerii*, Protoneuridae paleotropicales, *Selysioneura capreola* y Platycnemididae.

42- Patrón de coloración del abdomen: Con bandas claras bien definidas: 0.

Uniformemente amarillo: 1.

Sin bandas claras definidas: 2.

Coenagrionidae, *Neoneura billinear*is y Platycnemididae presentan el estado 0. El estado 1 sólo aparece en *Roppaneura beckerii*, mientras que el resto de los taxa presentan el estado 2.

43- Iridiscencia: Ausente: 0.

Presente: 1.

Presente en estado 0 en Coenagrionidae, Protoneuridae paleotropicales, *Neoneura*, *Selysioneura capreola* y *Coelicia loogali*. Todos los Protoneuridae neotropicales restantes y *Copera ciliata* presentan estado 1.

Caracteres larvales

44- Nodo de la laminilla caudal: Poco desarrollado: 0.

Desarrollado (fig. II-39): 1.

Muy desarrollado, con una notable constricción (fig. II-40):

2.

Presenta su estado 0 en *Acanthagrion* y *Telebasis* (variable en el resto de Coenagrionidae) *Idioneura ancilla* y *Peristicta*. El estado 2 solo aparece en *Selysioneura capreola*, mientras que el estado 1 aparece en el resto de los taxa en los que fue posible codificar el caracter.

45- Número de setas labiales: Más de dos (fig. II-41): 0.

Dos (fig. II-43): 1.

Ninguna: 2.

Presenta su estado 0 sólo en Coenagrionidae e *Idioneura ancilla*.

46- Setas palpales: Presentes (fig. II-41): 0.

Ausentes (fig. II-43): 1.

Presenta su estado 1 en las larvas de último estadio de *Selysioneura*.

47- Forma de las laminillas caudales: Aplanadas: 0.

Sacoides: 1.

Presenta su estado 1 sólo en *Selysioneura*.

48- Margen distal del palpo: Con un diente curvo interno y varios dientes pequeños externos:

0

Con un diente curvo interno y un diente menor externo (fig. II-42): 1.

Presenta su estado 1 en Protoneuridae paleotropicales y *Selysioneura*.

2.5. Análisis cladístico

El análisis cladístico fue llevado a cabo con el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2003).

La matriz analizada se presenta en el ANEXO.

Los caracteres multiestado con una secuencia lógica de transformación fueron tratados como ordenados (caracteres 14 y 37). Fueron codificados estados polimórficos para 6 caracteres, los cuales se indican con [] en la matriz (caracteres 11, 16, 17, 19 y 21). Los signos ? en la matriz representa información no disponible (entrada faltante).

Se realizó la búsqueda heurística de árboles de Wagner, con la función TBR (“tree bisection reconnection”) implementada en el programa (“random seed” = 1, 10 réplicas, salvando en memoria 10 árboles por réplica).

Se llevaron a cabo análisis con y sin pesado de caracteres. Para el primero de los casos fue elegido el pesado *a posteriori*, el cual otorga pesos diferenciales a los caracteres sobre la base de su grado de homoplasia, implementado a través del comando “implied weighting”, el cual aplica la teoría propuesta inicialmente por Farris (1969) sobre pesado de caracteres a través de aproximaciones sucesivas.

Para obtener medidas de soporte de grupos se llevó a cabo una búsqueda por remuestreo (jackknife; porcentaje de reemplazo: 36, 200 réplicas) y se obtuvieron los índices de consistencia y retención.

3.Resultados

3.1. Cladogramas obtenidos.

Como resultado del análisis cladístico con pesos implicados fue obtenido un único árbol (IC=0,442; IR=0,751), con un largo de 138 pasos (árbol III-1). El resultado del remuestreo por jackknife para el mismo es presentado en el árbol III-2.

Al realizar el análisis sin la función de pesos implicados fueron obtenidos 27 árboles de 138 pasos, el consenso estricto es presentado en el árbol III-3. A su vez, fue realizado un consenso según *majority rule*, implementado en el TNT, el cual colapsa las ramas no soportadas por un porcentaje determinado de los árboles obtenidos (50%). El cladograma obtenido es presentado en árbol III-4.

3.2. Los clados obtenidos, resultados y discusión

Los siguientes resultados se basan en el árbol obtenido con pesado *a posteriori* de caracteres (“implied weightning”).

Justificamos esta elección sobre la base de consideraciones previas acerca de la homoplasia de los caracteres alares de Zygoptera, y en particular de Coenagrionoidea. Rehn (2003),

considera que a partir de la alta reducción de la nerviación, las alas proveen “inconsistentes y débiles caracteres para inferir relaciones filogenéticas, siendo posiblemente convergente en un gran número de taxa”. Bechly (1996), considera que estos caracteres presentan numerosas convergencias en Coenagrionoidea, y enumera las mismas en Coenagrionomorpha (= Coenagrionoidea *sensu* Fraser, 1957).

Consideramos que no realizar un pesado de caracteres implica la decisión subjetiva de otorgar un peso equitativo a caracteres, que muestran una alta homoplasia.

El consenso estricto obtenido a partir del sin la función de pesos implicados muestra diferencias con aquel obtenido con pesos implicados, fundamentalmente en la posición de *Junix novilla* y *Neoneura billinear*, ubicados por fuera de Protoneurinae.

El árbol obtenido según *majority rule* mantiene la topología general de aquel obtenido con pesos implicados.

Platycnemidoidea (*sensu* Bechly, 1996) (nodo 2)

Los resultados obtenidos en el análisis coinciden con aquellos obtenidos por Bechly (1996) (discutidos más abajo) y Rehn (2003), quienes sostienen la monofilia del grupo compuesto por Isostictidae, Platycnemididae y Protoneuridae (Platycnemidoidea *sensu* Bechly, 1996). Rehn (2003) no propone un nombre para este clado, en virtud de considerar poco resuelta las relaciones dentro de Coenagrionoidea.

En el análisis cladístico, el soporte obtenido para el grupo fue alto (jackknife = 90, árbol III-2) y es sustentado por dos sinapomorfias: **1-** Divergencia de RP-RA (árculo) distal a la segunda posnodal (caracter 18: 0 → 1), con reversiones en *Amazonera ephippigera* y *Junix novilla*. **2-** Longitud del lado anterior de la celda discoidal, más de 0,75 veces que el lado posterior (celda discoidal rectangular, caracter 19: 0 → 1) sin reversiones.

La celda discoidal de forma rectangular aparece como el caracter tradicional en la diagnosis de Isostictidae, Platycnemididae y Protoneuridae y es tratado como sinapomorfia para el clado

compuesto por dichas familias (Rehn, 2003) y como “probable sinapomorfía” por Bechly (1996).

La divergencia de RP-RA (árculo) es una sinapomorfía validada en el presente análisis, que debería ser verificada en una mayor cantidad de material.

Bechly (1996) propone como sinapomorfía para Platycnemidoidea la presencia de una hilera de cuatro setas en el prementón de la larva. En el presente estudio, dicho estado no fue corroborado en la bibliografía de Protoneuridae consultada.

Fraser (1957) considera a Protoneuridae y Patystictidae como estrechamente relacionadas, sin embargo, ubica a la primera en la base de una serie de transformación de la cual derivan Patystictidae y Coenagrionidae.

En virtud de los resultados obtenidos y de lo arriba expuesto consideramos válida la monofilia del clado.

Dentro de Coenagrionoidea, también Platystictidae posee una celda discoidal rectangular, en tal sentido, Rehn (2003) y Bechly (1996) consideran este carácter una convergencia con Platycnemidoidea (*sensu* Bechly, 1996).

Platycnemididae (nodo 3)

La monofilia del grupo aparece aquí sustentada por cinco sinapomorfías: **1-** Hendidura premental escasamente desarrollada (carácter 3: 0 → 1), paralelismo con los Protoneuridae paleotropicales examinados. **2-** Sutura postfrontal ausente (carácter 5: 0 → 1), paralelismo con Protoneuridae paleotropicales. **3-** Dos nervaduras adicionales entre RP1 y RP2 (carácter 16: 0 → 1), paralelismo con *Peristicta* y *Neoneura*. **4-** Proyecciones espiniformes de la lígula genital muy reducidas y simples (carácter 23: 0 → 1) único. **5-** Lóbulo posterior de la lígula genital presente (carácter 30: 0 → 1) único.

Las proyecciones espiniformes ausentes o muy reducidas y el lóbulo posterior de la lígula genital son sinapomorfías únicas que deberían ser analizadas en una muestra más extensa de material.

Las nervaduras adicionales entre RP1 y RP2, un carácter no tradicional en la diagnosis de estos grupos, debería ser corroborado con un mayor número de ejemplares.

Esta familia es generalmente considerada como un taxón monofilético, sin embargo, los resultados obtenidos por Rehn (2003) en sus dos árboles (con y sin peso de caracteres) sostienen la parafilia de la misma, en la base del clado formado junto a los Protoneuridae paleotropicales o bien en una politomía junto a otros coenagriónidos (árbol I-3).

Bechly (1996) considera a este un clado monofilético (árbol I-2), sustentado por una única sinapomorfia: pelos o espinas presentes en el segmento I de la lígula genital.

El objetivo primario del este trabajo no ha sido evaluar la monofilia de Platycnemididae y los análisis fueron llevados a cabo con un número restringido de especies. Sin embargo, la familia parece bien sustentada por numerosas sinapomorfias y una medida de soporte alta (jackknife = 81, árbol III-2). Puede ser separada de Coenagrionidae por la celda discoidal rectangular y distinguible de Protoneuridae sobre la base de la reducción de CuA y MP y la marcada tendencia a la reducción de CuP&AA' en esta última.

Protoneuridae + Selysioneura (nodo 4).

La monofilia del grupo aparece sustentada por tres sinapomorfias: **1-** CuA fusionada al margen alar, no distinguible como una nervadura libre (carácter 12: 0 → 1) único.

2- CuP&AA' totalmente fusionada al margen alar (carácter 13: 0 → 2) con transformaciones al estado 1 y 0 en *Idioneura ancilla*, *Junix novilla*, *Lamproneura lucerna*, *Neoneura billinear* y *Peristicta*. **3-** MP corta, alcanzando el margen alar entre la primer y cuarta celda distal a la descendente del subnodo (carácter 14: 0 → 1,2) con transformaciones a los estados 3 y 4 en *Junix novilla*, *Phasmoneura exigua*, *Prodaineura autumnalis*, *Psaironeura remissa*, y *Selysioneura* (subsecuentes reducciones en la longitud de esta nervadura).

Las sinapomorfias **1** y **2** son los caracteres utilizados tradicionalmente para diagnosticar a la familia (junto con la celda discoidal rectangular). El carácter 14 (codificado con 4 estados para separar grupos dentro de Protoneuridae) puede ser codificado como MP corta, con un

solo estado derivado, y de esta manera ser considerado como sinapomorfia única. El soporte obtenido para este grupo, sin embargo es bajo (jackknife = 15, árbol III-2).

Este clado coincide con Protoneuridae *sensu* Fraser (ver introducción), lamentablemente, en el presente análisis no pudieron ser incluidos representantes de Caconeurinae *sensu* Fraser (1957) (ver sección Disparoneurinae) y sólo fue incluido un representante de Isostictidae (ver sección *Selysioneura* - Isostictinae).

Bechly (1996) restablece el estatus de subfamilia de Isostictidae, y propone cinco sinapomorfias para Protoneuridae (Isostictinae + Protoneurinae (incl. Caconeurinae y Disparoneurinae)): **1-** Celda discoidal rectangular (convergente con Platystictidae, “tal vez sinapomorfia con Platycnemididae”). **2-** Esclerotización dorsal de MAb reducida. **3-** CuA completamente fusionada al margen alar (“convergencia con Platystictidae”). **4-** Larvas con laminillas caudales de las bipartitas. **5-** Cuatro lóbulos en el tercer segmento de la lígula genital (“revertido en la mayor parte de Isostictinae y parte de Protoneurinae, pero preservado en Caconeurinae y Disparoneurinae”).

De estas sinapomorfias, la laminilla caudal bipartita no se observa en todos los géneros de Protoneuridae de los que se conoce la larva y es también muy variada dentro de Coenagrionidae. La presencia de cuatro lóbulos en el tercer segmento de la lígula genital, aquí tratados como lóbulos apicales de la lígula genital (caracter 29), sólo fue observada en algunas especies de *Peristicta* dentro de Protoneuridae neotropicales, (aunque es uniforme en los Protoneuridae paleotropicales, ver sección Disparoneurinae).

Rehn (2003) obtiene dos árboles con resultados disímiles en la resolución de Protoneuridae (árbol I-3), en el primero de ellos, obtenido sin peso de caracteres, los mismos forman un clado polifilético, donde los protonéuridos paleotropicales se encuentran más relacionados con Platycnemididae (sustentado por la hendidura premental poco desarrollada), mientras que Isostictidae forma otro grupo monofilético junto a Protoneuridae neotropicales (sustentado por la reducción o ausencia de CuA). En el árbol obtenido con peso de caracteres los Protoneuridae también conforman un clado polifilético, compuesto por Protoneuridae +

Isostictidae + *Lestoidea*, éste último, único género de Lestoideidae, familia endémica del noreste de Australia.

Aquí consideramos como un resultado preliminar la monofilia de Protoneuridae, la cual debería ser analizada con una mayor cantidad de representantes paleotropicales de Protoneuridae y una mayor cantidad de representantes de Coenagrionidae. Los primeros fueron incluidos con sólo tres especies, mientras que Coenagrionidae presenta variación en algunos de los caracteres analizados.

Un carácter larval compartido por todos los protoneuridos examinados e incluidos en el análisis de los cuales se conoce la larva (con la excepción de *Idioneura ancilla*) es la presencia de dos setas en el prementón, la descripción de un mayor número de larvas para la familia podría apoyar al mismo como una sinapomorfia para el clado. Dentro de Coenagrionidae solo *Telebasis* comparte dicho carácter.

Disparoneurinae (*sensu* Fraser, 1957) + Selysioneura, (nodo 5).

La monofilia del taxón está sustentada por dos sinapomorfias: **1-** Patrón de coloración del abdomen sin bandas claras definidas (carácter 42: 0 → 2), compartido con la mayor parte de Protoneuridae neotropicales (nodo 5). **2-** Margen distal del palpo labial con un diente interno mayor y uno externo menor (carácter 48: 0 → 1), único.

La monofilia de este grupo no obtuvo soporte en el remuestreo por jackknife, a su vez, una de las sinapomorfias que lo sustentan es compartida con otros protonéuridos neotropicales. El margen distal del palpo labial con un diente interno mayor y uno externo menor, es un carácter prometedor, no analizado en otros estudios de Protoneuridae, aunque codificado aquí a partir de la bibliografía.

Para obtener resultados confiables sobre la monofilia de este grupo, debería analizarse una serie más extensa de especímenes.

La posición de *Selysioneura* con respecto a lo restantes Protoneuridae es discutida más adelante.

Disparoneurinae (*sensu* Fraser, 1957) (nodo 6).

La monofilia del taxón está sustentada por: **1-** Hendidura premental escasamente desarrollada (caracter 3: 0 → 1) compartido con Platycnemididae. **2-** Sutura posfrontal ausente (caracter 5: 0 → 1) compartido con los Platycnemididae examinados. **3-** Lóbulos apicales de la lígula genital presentes, proyectándose hacia adelante (caracter 29: 0 → 1), compartido con algunas especies de *Peristicta*.

El grupo está bien apoyado por los resultados del remuestreo (jackknife = 76, árbol III-2) y tres sinapomorfias, dos de ellas convergentes con Platycnemididae y discutidas más abajo.

La hendidura premental también es codificada por Rehn (2003) como escasamente desarrollada en *Caconeura* y *Esme* (Caconeurinae *sensu* Fraser), al igual que la ausencia de sutura posfrontal. La presencia de los lóbulos apicales de la lígula genital, discutida en la sección Protoneuridae + *Selysioneura*, es un caracter compartido por los protonéuridos paleotropicales (Caconeurinae + Disparoneurinae *sensu* Fraser, 1957) pero no por los protonéuridos neotropicales. Los caracteres alares a su vez no muestran diferencias significativas para separar las subfamilias de Fraser (Munz, 1919; Watson, *et al.* 1991). A pesar de no haber sido examinado material de Caconeurinae, lo anterior avala las conclusiones de Watson (1992), quien no halla sustento morfológico para separar a los protonéuridos paleotropicales en dos subfamilias (Caconeurinae y Disparoneurinae *sensu* Fraser, 1957).

Los resultados muestran convergencia entre Protoneuridae paleotropicales y Platycnemididae al compartir dos estados de caracter: **1-** Hendidura premental escasamente desarrollada. **2-** Ausencia de sutura posfrontal.

La sutura posfrontal no es compartida por todos los platicnemídidos (Rehn, 2003), por lo que esta convergencia podría ser relativa.

Protoneurinae *stat. rest.* (nodo 8).

La monofilia del taxa, aunque presenta un soporte bajo (jackknife = 33, árbol III-2) está sustentada por tres sinapomorfias: **1-** Subárculo antes o en la bifurcación de RP-MA (caracter 20: 0 → 1), único. **2-** Estructuras accesorias de la rama dorsal del cerco presentes (caracter 32: 0 → 1), único, revertido en *Epipleoneura*, *Protoneura viridis* y *Psaironeura remissa*. **3-** Iridiscencia presente (caracter 43: 0 → 1), único, revertido en *Neoneura*.

Las estructuras accesorias de la rama dorsal del cerco están presentes en la mayoría de los Protoneurinae. Aún cuando son codificadas como ausentes para *Protoneura capillaris* y *Psaironeura remissa* (las especies tipo de estos géneros) estas estructuras se observan en la mayor parte de las especies del primer género y en dos de las cuatro especies de *Psaironeura*, encontrándose ausentes en la mayor parte de *Epipleoneura*. A su vez se encuentran presentes en *Elattonneura glauca* (Protoneuridae paleotropicales).

La la posición del subárculo antes o en la bifurcación de RP-MA. Rehn (2003) codifica este caracter como subárculo *antes* de la bifurcación de RP-MA, y es una de las sinapomorfias que obtiene para los protonéuridos neotropicales. Merece ser destacado que Selys (1860, 1886) utilizaba este caracter (y sus estados *antes* o *en* la bifurcación RP-MA) para separar los subgéneros de la legión Protoneura, sin embargo el mismo no vuelve a ser mencionado en la bibliografía hasta ser retomado con un nuevo sentido por Rehn (2003).

Otra de las sinapomorfias propuestas por Rehn (2003), es la frente angulosa. Este caracter es compartido por todos los Potoneurinae, excepto *Junix novilla* y *Phasmoneura*. En análisis previos a la inclusión de *Junix novilla* (incluido luego a través de la descripción original y comentarios personales del Dr. De Marmels) dicho caracter resultaba como sinapomorfía para Protoneurinae.

Debe ser mencionado que *Junix novilla* fue analizado con diez entradas faltantes en la matriz, por lo tanto su posición relativa dentro del clado es incierta.

La presencia de iridiscencia es una sinapomorfia compartida por los Protoneurinae, con la excepción de *Neoneura*, en los restantes taxa examinados el estado 0 (con la excepción de *Copera ciliata*). Unos pocos géneros de Coenagrionidae presentan iridiscencia, por lo que la validez de este caracter debería ser evaluada con una mayor cantidad de ejemplares.

Otro caracter compartido por la mayoría de los taxa de Protoneurinae es la presencia de rama ventral del cerco, compartida por todos los géneros con excepción de *Microneura caligata* y *Junix novilla*, dicho caracter no se encuentra en ningún otro de los taxa examinados.

Selysioneura – Isostictinae.

Selysioneura representa un género sumamente especializado donde la reducción de MP y la posición de IR2 y RP” distal al subnodo llegan a su máximo dentro de Coenagrionoidea. Otros representantes de Isostictidae, presentan caracteres alares menos extremos y compartidos con los restantes Protoneuridae.

La separación de Isostictidae como una familia separada (Lieftnick, 1975) puede ser considerada arbitraria, ya que si bien las larvas de este taxón poseen sinapomorfias únicas, y los adultos poseen una morfología uniforme de la lígula genital (Kennedy, 1916a) que podrían definirlo como grupo monofilético, mantienen a su vez aquellos caracteres alares sinapomórficos que los definen como Protoneuridae (caracteres 12 y 14).

Sobre la base de lo anterior, y teniendo en cuenta los resultados obtenidos, donde *Selysioneura* se relaciona con los protonéuridos paleotropicales (árbol III-1), consideramos como injustificada la separación de Isostictidae como un clado externo a Protoneuridae. De todas formas, la posición y jerarquía de este grupo con respecto a los restantes protonéuridos debe ser evaluada sobre la base de una serie representativa de ejemplares, por lo que estas consideraciones son preliminares.

En los resultados obtenidos por Rehn (2003), este grupo aparece como grupo hermano de Protoneurinae o bien dentro de Protoneuridae (árbol I-3). El mismo autor, considera sin justificaciones explícitas el estatus de familia que Lieftnick (1975) otorga al grupo.

Bechly (1996) considera a Isostictinae (†Eoprotoneurini + Isostictini) como grupo hermano de Protoneurinae justificando la monofilia del primero sobre la base de al arco secundariamente distal a la segunda antenodal (“tal vez sinapomorfía con ciertos Protoneurinae”) y la monofilia de Isostictini sobre la base de las laminillas caudales sacoides.

Relaciones filogenéticas internas de Protoneurinae

En la base de Protoneurinae, y de forma pectinada, aparecen sucesivamente, *Microneura caligata*, *Junix novilla*, las cuatro especies incluidas de *Neoneura* (conformando un clado monofilético) y sucesivamente, las tres especies de *Protoneura* incluidas en el análisis. El primer nodo de esta sucesión (**nodo 9**) queda definido por la presencia de carina dorsal en el antenifer (caracter 1: 0 → 1), con posteriores reversiones.

El siguiente nodo (**10**) es sustentado por la presencia de rama ventral del cerco (caracter 34: 0 → 1) sin posteriores reversiones.

En el remuestreo por jackknife, la posición de los tres primeros taxa no obtiene soporte. *Junix novilla* fue analizado con diez entradas faltantes en la matriz (material no disponible), y por lo tanto su posición es considerada preliminar.

Los primeros tres géneros de Protoneurinae muestran una combinación de caracteres plesiomórficos que como se describe más abajo (nodo 14), corresponden a caracteres de cercos, paraproctos y coloración.

El **nodo 14** no obtiene soporte, estando sustentado por cuatro sinapomorfías: **1-** Espinas del segmento I de la lígula genital ausentes (caracter 26: 0 → 1), con posteriores cambios, **2-** Rama dorsal del cerco forcipada (caracter 31: 0 → 1) única, **3-** patrón de coloración dorsal de la cabeza totalmente negro (caracter 40: 0 → 1) única, **4-** Patrón de coloración del abdomen

sin bandas claras definidas (caracter 42: 0 → 2), con una transformación en *Roppaneura beckeri* (caracter 42: 2 → 1).

Este nodo delimita un grupo que, más allá de los caracteres alares sinapomórficos de Protoneurinae, se diferencia de otros Coenagrionoidea, sobre la base de la morfología de los cercos y la ausencia de patrones de coloración claros en cabeza y mesotórax. Cabe destacar, que la presencia de estos patrones claros en cabeza, tórax y abdomen es característico de Coenagrionidae. La ausencia de estas áreas claras definidas en el patrón de coloración aparece como una tendencia que define los grupos más derivados de Protoneurinae, junto con la morfología de los cercos.

Las tres especies incluidas de *Protoneura* aparecen de manera pectinada, conformando un grupo parafilético. Los nodos sucesivos en estos taxa quedan delimitados por la ausencia de lóbulos laterales en la lígula genital (**nodo 15**, caracter 28: 0 → 2) y la ausencia de patrones claros de coloración en el abdomen (**nodo 16**, caracter 41: 0 → 1). A su vez, estas taxa mantienen el estado plesiomórfico de los paraproctos (muy desarrollados), caracter que sufre dos transformaciones sucesivas en los **nodos 17 y 22** (caracter 37: 0 → 1 → 2). En el primero de estos nodos se observa una primera reducción en su tamaño (paraproctos de desarrollo medio) que separa a *Epipleoneura* y *Epipotoneura nehalennia* del segundo clado, definido por una segunda reducción en estas estructuras (paraproctos truncados, nodo 22).

A su vez, el **nodo 22** aparece apoyado por una sinapomorfía convergente y revertida (carina dorsal del antenifer, caracter 1: 1 → 0).

El grupo formado por *Epipotoneura nehalennia* y las cuatro especies de *Epipleoneura* incluidas en el análisis (**nodo 18**), con un soporte bajo (24) está sustentado por 2 sinapomorfías únicas: **1-** Epiprocto muy desarrollado (caracter 38: 0 → 1). **2-** Pliegue interno de la lígula genital ausente (caracter 24: 0 → 1). Este clado será discutido en la siguiente sección, bajo *Epipotoneura*.

El grupo compuesto por *Roppaneura beckeri*, *Amazonaura ephippigera*, *Psaironeura remissa*, *Forcepsioneura sancta* y *Lamproneura lucerna* (**nodo 23**), si bien obtuvo un bajo soporte

(25), aparece sustentado por dos caracteres únicos de la lígula genital y sin reversiones: pliegue interno largo y lóbulos laterales largos y recurvados (caracteres 25: 0 → 1 y 28 : 0 → 1).

Continuando en esta rama, el **nodo 24** no está apoyado por sinapomorfías, mientras que el **nodo 25**, con bajo soporte (18) es sustentado por la reducción de la nervadura cruzada separando IR2 y Rp luego de su origen (caracter 21: 0 → 1), convergente con *Epipotoneura nehalennia* y *Phasmoneura*.

Por último en este grupo de cinco taxa, *Forcepsioneura sancta* y *Lamproneura lucerna* (**nodo 26**) aparecen unidas por los lóbulos del protórax muy desarrollados (caracter 7: 0 → 2). Al no encontrarse disponible material de *Lamproneura lucerna*, se utilizó como fuente de información la descripción original y comunicaciones personales del Dr. De Marmels. Este taxón fue incluido con ocho entradas faltantes en la matriz, sin embargo, fueron codificados aquellos caracteres que definen el clado del nodo 23.

Cabe destacar que la morfología de los cercos de este clado (forcipados, filiformes, con estructuras accesorias y rama ventral) si bien es similar en todas sus especies, sobre la base de cierta variación pueden esbozarse tres grupos, el primero de ellos relaciona a *Psaironeura bifurcata* (Sjoestedt) y *P. tenuissima* (Selys) con *Lamproneura lucerna*, donde la rama dorsal del cerco es robusta y presenta estructuras accesorias de posición casi apical (De Marmels, 2003), mientras que *Amazonaura*, *Forcepsioneura* y *Roppaneura beckeri* presentan cercos más delgados y las estructuras accesorias tienen una posición basal.

Psaironeura remissa y *P. selvatica* conforman un tercer grupo que se aleja del patrón básico al presentar cercos ampliamente foliosos y sin estructuras accesorias.

Por otro lado, la forma de la rama ventral varía desde truncada a filiforme dentro de *Amazonaura* y *Psaironeura*; es filiforme en *Forcepsioneura* y truncada en *Roppaneura beckeri*.

La coloración en algunos de estos taxa es variada, *Roppaneura* presenta una coloración abdominal amarilla y bandas claras en el mesotórax, mientras que *Psaironeura bifurcata* y *P. tenuissima* presentan una coloración abdominal roja. Los restantes taxa presentan una coloración uniforme, dominada por el color negro con iridiscencia verde.

El desarrollo de los lóbulos posterolaterales del protórax es variado dentro *Amazonaura*, muy desarrollado en *Forcepsioneura* y *Lamproneura* y normalmente desarrollado en los restantes taxa.

Si sumamos estas variaciones y similitudes morfológicas y de coloración a la convergencia y polimorfismos que presentan las sinapomorfias del nodo 25, las relaciones dentro de este clado parecen poco claras, la monofilia de los taxa será abordada más adelante, mientras que para la resolución de las relaciones entre estos taxa deberían ser incluidos en futuros análisis la mayor cantidad de especies posibles y codificados más caracteres.

La relación obtenida en el análisis entre *Forcepsioneura* y *Lamproneura lucerna* (única especie del género) sustentada por los lóbulos del protórax muy desarrollados (nodo 26) podría avalar la transferencia de esta última a *Forcepsioneura*. Sin embargo, a través de lo expuesto anteriormente dicho cambio parece inapropiado por el momento.

El nodo 27 (*Idioneura ancilla*, *Phasmoneura exigua* y *Peristicta*) no obtuvo soporte y es sustentado por una única sinapomorfia: rama ventral del cerco filiforme (caracter 36: 0 → 2) compartida con *Forcepsioneura sancta* y otras especies no incluidas en el análisis (las restantes especies de *Forcepsioneura* y dos especies de *Amazonaura*).

El clado formado por *Phasmoneura exigua* y *Peristicta*, con un soporte bajo (34) (nodo 28) está sustentado por dos sinapomorfias: 1- Rama ventral del cerco curva (caracter 35: 0 → 1), único 2- Lóbulos laterales del segmento III de la lígula genital presentes, cortos (caracter 28: 2 → 0) compartido.

Más allá de estos resultados, la morfología de los cercos y la coloración de estos taxa son similares. Los caracteres alares, por el contrario, muestran diferencias que bajo un enfoque tradicional separarían ampliamente estos taxa.

Los géneros de Protoneurinae

Las redescipciones se realizan sobre la base de siguiente modelo, incorporándose caracteres adicionales al final del mismo siempre que sea necesario:

- Coloración de la cabeza.
- Patrón de coloración del mesotórax.
- Forma de la frente.
- Forma del antenifer.
- Lóbulos del margen posterolateral de protórax.
- Longitud de las espinas tibiales.
- Desarrollo del diente subapical de las uñas tarsales.
- Desarrollo del pterostigma.
- Relación de los espacios antenodales.
- Posición del árculo.
- Origen de IR2.
- Fusión de IR2 y RP”.
- Presencia de CuP&AA’.
- Longitud de MP.
- Pliegue interno de la lígula genital, presencia y desarrollo.
- Lóbulos del tercer segmento de la lígula genital.
- Presencia de espinas en el primer segmento de la lígula genital.
- Forma, presencia de rama ventral y estructuras accesorias de los cercos.
- Longitud de los cercos.
- Desarrollo de los paraproctos.

Amazoneura Machado 2004

- 2004 *Amazoneura* Machado: 333-336; figs. 1-4; tabla 1 (*gen. nov.*; especie tipo: *Forcepsioneura westfalli* Machado; localidad tipo: Brasil, Acre: Mancio Lima. Serie

típica: holotipo macho (colección privada del autor). *Forcepsioneura ephippigera* (Selys) es transferida al género y se describe *A. juruaensis* sp. nov.; tabla comparativa de las especies; ilustraciones de protórax en vista dorsal, pterotórax en vista lateral y ventral y cercos en vista lateral).

Diagnosis

Único Protoneurinae con la siguiente combinación de caracteres: Lóbulos del margen posterolateral de protórax ausentes o poco desarrollados; áreas oscuras del metepímeron confluyendo ventralmente detrás del último trocánter; CuP&AA' ausente; paraproctos ausentes.

Redescripción

- Coloración de la cabeza negra metálica.
- Coloración del mesotórax oscura.
- Frente angulosa.
- Antenifer cilíndrico.
- Lóbulos del margen posterolateral de protórax ausentes o poco desarrollados.
- Espinas tibiales cortas.
- Uñas tarsales con diente subapical bien desarrollado.
- Pterostigma casi tan largo como la celda sobre la que se encuentra.
- Segundo espacio antenodal más corto que el primero y tercero.
- Árculo coincidiendo con la segunda antenodal.
- IR2 se origina en el subnodo o ligeramente distal.
- IR2 y RP'' casi fusionadas luego de su origen separadas por una cruzada pequeña.
- CuP&AA' ausente.
- MP alcanza el margen alar entre la segunda posnodal y la descendente del subnodo.
- Pliegue interno de la lígula genital presente, largo, contactando el tercer segmento de la lígula.

- Tercer segmento de la lígula genital con dos largos filamentos.
- Espinas del primer segmento de la lígula genital presentes.
- Cercos forcipados, filiformes, con rama dorsal y ventral roma y estructuras accesorias dirigidas ventral y medialmente.
- Cercos más largos que el segmento abdominal X.
- Paraproctos vestigiales.

Autapomorfías obtenidas en el análisis cladístico:

1. Línea de clivaje en forma de Y entre los ocelos vestigial o ausente. Caracter 4: 0 → 1 (compartida con *Epipotoneura nehalennia*, *Lamproneura lucerna*, *Microneura caligata*, *Phasmoneura exigua* y *Selysioneura capreola*).
2. Divergencia de RP-RA (árculo) a nivel de la 2° posnodal. Caracter 18: 1 → 0 (compartida con *Junix novilla*).

Discusión taxonómica

El género se encuentra compuesto por tres especies: *Amazonaura ephippigera*, *A. westfalli* (Machado) y *A. juruaensis* Machado, las que se distribuyen en el noroeste de Brasil, el norte de Perú y el este de Ecuador (mapa 2).

Machado (2001) describe a *Forcepsioneura westfalli*, y junto a *F. ephippigera* crea el grupo *ephippigera*, sobre la base de la similitud en el patrón de coloración con áreas oscuras confluyendo ventralmente, y su distribución en la selva amazónica.

Con el descubrimiento de una nueva especie del grupo, Machado (2004) considera justificada la creación de un nuevo género. De esta manera transfiere a *Forcepsioneura westfalli* y a *F. ephippigera* a *Amazonaura* y describe una nueva especie a la que nomina *A. juruaensis*.

Machado (2004) no brinda una diagnosis de su género, aunque lo describe detalladamente como protonéuridos de tamaño mediano, de coloración oscura con reflejos metálicos, con áreas oscuras del metepímeron confluyendo ventralmente y con lóbulos posterolaterales del protórax “difícilmente visibles” o ausentes.

De los caracteres alares destaca la ausencia de CuP&AA', la longitud de dos celdas de MP, el origen de IR2 en el subnodo o ligeramente distal, una cruzada pequeña separando IR2 y RP" luego de su origen y el primer espacio antenodal más largo que el segundo y subigual al tercero. Otros caracteres descritos son la lígula genital, con dos filamentos largos; los cercos, forcipados, con una rama ventral corta y roma y estructuras accesorias y la ausencia de paraproctos.

A su vez, agrupa a *Amazonaura* junto a *Forcepsioneura*, *Phasmoneura*, *Psaironeura*, y *Roppaneura beckerii*, sobre la base de la ausencia de paraproctos y la reducción de CuPAA". Diferencia a *Phasmoneura* en virtud de la ausencia de filamentos en la lígula genital, a *Roppaneura beckerii* sobre la base de su color predominantemente amarillo, la relación de los espacios antenodales y la longitud de MP, y a *Psaironeura* por el largo de CuA y el color predominantemente rojo (no compartido por todas las especies del género).

Considera a *Forcepsioneura* como el género más cercanamente relacionado, diferenciándolo sobre la base de los lóbulos posterolaterales del protórax "difícilmente visibles" o ausentes (bien desarrollados en *Forcepsioneura*), parte posterior de la cabeza negro (claro en *Forcepsioneura*) y segundo espacio antenodal igual o más largo que el tercero (más corto en *Forcepsioneura*).

Propone como caracter único dentro de Protoneuridae a las áreas oscuras del metepimeron confluyendo ventralmente por detrás del último trocánter.

Dentro de la variación interespecífica, destaca el desarrollo diferencial de los lóbulos posterolaterales del protórax, las variaciones en la morfología de los cercos y la distribución de pruinosidad en los machos maduros.

Amazonaura ephippigera (un ejemplar) fue el único representante del género que pudo ser examinado, el material de las restantes especies se encuentra en la colección privada del autor, no disponible para su estudio.

No fueron obtenidas para este taxón autapomorfias u otros estados de caracter que puedan verificarse con ejemplares cogenéricos. La monofilia de *Amazonaura* podría sustentarse, tal vez, sobre la base de las áreas oscuras del metepimeron confluyendo ventralmente. Sin embargo, a partir de las descripciones originales, se aprecia una variación importante en el desarrollo de la rama ventral, en la morfología de la rama dorsal, y en las estructuras

accesorias de los cercos, así como también en el desarrollo de los lóbulos posteriores del protórax. Los anteriores son caracteres importantes en la delimitación de clados, por lo que para obtener conclusiones válidas sobre la monofilia del género y su relación con otros taxa, como fue discutido en la sección de relaciones internas de Protoneurinae, deberían ser analizadas las restantes especies del mismo en conjunto con las del nodo 15.

Epipleoneura Williamson 1915

- 1915 *Epipleoneura* Williamson: 618-620, 625-629, 632-635, 643-645; lámina 42: figs. 7 y 8, lámina 43: fig. 20, lámina 44: figs. 25-30; tabla 1 (*gen. nov.*; especie tipo: *Epipleoneura lamina sp. nov.*; localidad tipo: British Guayana, Tumatumari. Serie típica: holotipo macho y alotipo, (colección privada del autor), un paratipo macho (USNM) *Epipleoneura incusa sp. nov.* y *E. fuscanea sp. nov.* descripciones; clave para las especies y los géneros *Epipoleoneura* Williamson, *Epipotoneura* Williamson, *Protoneura* Selys y *Psaironeura*; tabla con caracteres alares; ilustraciones de tórax, cercos en vista lateral y fotos de las alas;).
- 1960 *Epipleoneura*. Rácenis: 25-41; lámina 1: figuras a-c, lámina 2: figuras a y b, lámina 3: figuras a y b, lámina 4: figuras a-c (reseña histórica de las especies del género, descripción de los biotopos usuales del género, comentarios sobre las estructuras diagnósticas. *Epipleoneura fernandesi sp. nov.*, *E. pallida sp. nov.*, *E. spatulata sp. nov.* y *E. machadoi sp. nov.*, descripción e ilustraciones de cercos y protórax de la hembra).

Diagnosis

Único Protoneurinae con la siguiente combinación de caracteres: Lóbulos del margen posterolateral de protórax ausentes; pliegue interno de la lígula genital ausente; tercer segmento de la lígula genital con dos proyecciones lateroposteriores; paraproctos presentes, de desarrollo medio; epiprocto muy desarrollado, tan largo como la mitad de los cercos; CuP&AA' ausente.

Redescripción

- Coloración del dorso de la cabeza verde o negro metálico.
- Coloración del mesotórax oscura, negra o pardo oscuro.
- Frente angulosa.
- Antenifer con carina dorsal, margen anterior plano.
- Lóbulos del margen posterolateral de protórax ausentes.
- Espinas tibiales cortas.
- Diente subapical de las uñas tarsales bien desarrollado.
- Pterostigma tan grande como la celda sobre la que se encuentra.
- Espacios antenodales subiguales o el segundo ligeramente más corto.
- Árculo se origina en la segunda antenodal o ligeramente distal.
- IR2 y RP” separadas por una cruzada luego de su origen.
- MP generalmente alcanza el margen alar en la primer celda luego de la descendente del subnodo.
- Pliegue interno de la lígula genital ausente.
- Proyecciones lateroposteriores en el segmento III de la lígula genital.
- Lóbulos del tercer segmento de la lígula genital ausentes.
- Espinas en el primer segmento de la lígula genital ausentes.
- Cercos generalmente forcipados, estructuras accesorias ausentes, rama ventral generalmente ausente; si está presente se encuentra poco desarrollada.
- Cercos más cortos que el segmento abdominal X.
- Paraproctos desarrollados, subiguales o más cortos que los cercos.
- Epiprocto muy desarrollado, generalmente.

Sinapomorfías obtenidas en el análisis cladístico:

1. Margen posterolateral del protórax sin lóbulos. Caracter 7: 0 → 1 (compartida con *Selysioneura capreola*).

2. Proyecciones lateroposteriores del segmento III de la lígula genital. Caracter 27: 0 → 1 (única).

Discusión taxonómica

El género está compuesto actualmente por 24 especies, las cuales se distribuyen en el norte de América del Sur y sur de América Central. La mayor cantidad de registros son para Brasil, Venezuela y Guayana Británica (mapa 3). El registro más austral corresponde a Misiones, Argentina; a través de una especie no nominada, que podría corresponder a una nueva especie cercana a *E. venezuelensis* (Donnelly *et al.*, 1998).

Williamson (1915) describe a *Epipleoneura* sobre la base de tres nuevas especies: *E. incusa*, *E. fusca* y *E. lamina*. No aporta una diagnosis del género y lo describe a través de la tabulación de caracteres alares y clave donde son incluidos *Protoneura*, *Psaironeura* y *Epipotoneura*.

Las características que Williamson (1915) describe para el género son: alas no muy estrechas, ancho mayor a un sexto del largo; distancia de la base al nodo un tercio del largo del ala o menos; primer espacio antenodal subigual al tercero, menos del doble que el segundo; RP'' proximal al subnodo; MP alcanza el margen alar luego de la descendente del subnodo; IR2 se origina en la descendente del subnodo o ligeramente distal; CuP&AA' ausente.

Las cuatro especies incluidas en el análisis conforman un clado monofilético (nodo 19) aunque con regular medida de soporte (46). Las sinapomorfías obtenidas para el género son: proyecciones lateroposteriores del segmento III de la lígula genital (fig. II-25 y II-26) y ausencia de lóbulos en el margen posterolateral del protórax. Las mismas aparecen como caracteres derivados en las especies examinadas y en la bibliografía consultada.

A su vez, el epiprocto bien desarrollado en la gran mayoría de las especies (fig. II-32) otorga un mayor sustento al género (ver discusión en *Epipotoneura*).

Cabe destacar que los caracteres alares muestran cierta variación interespecífica en el material examinado y en las descripciones estudiadas, las más importantes de las cuales son la relación de los espacios antenodales, y la longitud de MP.

Epipotoneura Williamson 1915 (gen. monotípico) .

- 1915 *Epipotoneura* Williamson: 618-620, 630-635, 643-645; lámina 42: fig. 10, lámina 43: fig. 22, lámina 44: fig. 33; tabla (*gen. nov.*; especie tipo: *Epipotoneura nehalennia sp. nov.*; localidad tipo: Guayana Británica, Tumatumari. Serie típica: holotipo macho (en la colección privada del autor), paratipo hembra (USNM). Descripción; clave para los géneros *Epipoleoneura* Williamson, *Epipotoneura*, *Protoneura* Selys y *Psaironeura*; tabla con caracteres alares; ilustraciones de tórax, cercos en vista lateral y fotos de las alas).

Diagnosis

Único Protoneurinae con la siguiente combinación de caracteres: Lóbulos del margen posterolateral de protórax presentes; pliegue interno de la lígula genital ausente; epiprocto muy desarrollado, tan largo como la mitad de los cercos; paraproctos presentes, de desarrollo medio; CuP&AA' ausente; segundo espacio antenodal más corto que el primero y tercero; ausencia de nervaduras adicionales entre RP1 y RP2.

Redescripción

- Coloración del dorso de la cabeza negro metálico.
- Coloración del mesotórax negra.
- Frente angulosa.
- Antenifer cilíndrico.
- Lóbulos del margen posterolateral de protórax presentes.
- Espinas tibiales cortas.
- Diente subapical de las uñas tarsales bien desarrollado.
- Pterostigma tan grande como la celda sobre la que se encuentra.
- Árculo distal a la segunda antenodal.

- IR2 se origina en la descendente del subnodo o distal.
- RP'' y IR2 se origina separadas o juntas en el subnodo o distal al mismo.
- CuP&AA' ausente.
- MP generalmente alcanza el margen alar en la primer celda luego de la descendente del subnodo.
- Ausencia de nervaduras adicionales entre RP1 y RP2.
- Pliegue interno de la lígula genital ausente.
- Lóbulos del tercer segmento de la lígula genital ausentes.
- Espinas en el primer segmento de la lígula genital presentes.
- Cercos débilmente forcipados, gruesos, con rama ventral muy corta y roma y estructuras accesorias internas.
- Cercos más largos que el segmento abdominal X.
- Paraproctos vestigiales.
- Epiprocto muy desarrollado.

Autapomorfías obtenidas en el análisis cladístico:

1. Línea de clivaje entre los ocelos vestigial o ausente Caracter 4: 0→ 1 (compartida con *Amazonaura ephippigera*, *Lamproneura lucerna* y *Phasmoneura exigua*).
2. Sin nervaduras adicionales entre RP1 y RP2. Caracter 16: 0→ 2 (compartida con *Junix novilla*).
3. Nervadura cruzada separando IR2 y Rp posterior a su origen reducida o ausente. Caracter 22: 0→ 1 (compartida con *Phasmoneura exigua* y el nodo 17: *Lamproneura lucerna*, *Forcepsioneura sancta* y *Psaironeura remissa*).

Discusión taxonómica

El género está compuesto por una única especie, citada originalmente en la Guayana Británica (mapa 1). El material examinado, sin embargo, proviene de Brasil, Amazonas, Reserva Ducke, 26 km al E de Manaus.

Williamson (1915), describe *Epipotoneura* a través de la tabulación de caracteres alares y clave donde son incluidos *Protoneura*, *Psaironeura* y *Epipleoneura*.

Las características más importantes puntualizadas por Williamson (1915) son: primer y tercer espacios antenodales subiguales, el segundo más corto, alas no muy estrechas, el ancho un sexto del largo o más, distancia de la base al nodo un tercio del largo del ala o ligeramente menor, IR2 distal al subnodo y separada de RP” o se origina en o distal al mismo y fusionada con RP”, MP alcanza el margen alar luego de la descendente del subnodo, pterostigma largo y estrecho, más largo que el doble del ancho, CuP& AA’ ausente.

El material examinado, un único macho, muestra diferencias con las ilustraciones de la lígula genital realizados por Kennedy (1917) y con las ilustraciones de los cercos y epiproctos en la descripción original, (fig. II-35) (Williamson, 1915). En el material examinado, IR2 y RP” se originan separadas, la primera en la descendente del subnodo y la segunda proximal al mismo, Williamson (1915) describe a IR2 como distal al subnodo y separada de RP” o se origina en o distal al mismo y fusionada con RP.

No ha sido posible examinar todavía el holotipo de *Epipotoneura nehalennia*, a pesar de haber sido solicitado al USNM. Las diferencias aquí señaladas podrían sugerir la existencia de una segunda especie de *Epipotoneura*, aunque ello se deberá corroborar luego del estudio del ejemplar tipo.

La línea de clivaje entre los ocelos vestigial o ausente y la reducción de la nervadura cruzada separando IR2 y Rp, son estados de carácter compartidos por un número elevado de géneros. La ausencia de nervaduras adicionales entre RP1 y RP2 puede ser considerado como un carácter confiable observado tanto en el ejemplar examinado como en la descripción original de *Epipotoneura nehalennia*. Sin embargo, debería ser confirmado a través del estudio de una mayor cantidad de especímenes.

Las sinapomorfias para el grupo que conforma junto a *Epipleoneura* Williamson (nodo 18, carácter 24: pliegue interno de la lígula genital ausente, carácter 38: epiprocto muy desarrollado) y la presencia de otras sinapomorfias en *Epipleoneura* la separa claramente como un taxón independiente y fácilmente distinguible de este último género y de otros protonéuridos. Cabe mencionar que los dos estados de caracteres mencionados más arriba,

fueron observados tanto en el material examinado como en las ilustraciones de la lígula genital de Kennedy (1917) y descripciones originales.

Forcepsioneura Lencioni 1999

- 1999 *Forcepsioneura* Lencioni: 127-137, figura 1, figura 4: ilustraciones a-f, figura 5: ilustraciones a-f, figura 6: ilustraciones a-f, figura 7: ilustraciones a-f (*gen. nov.*; especie tipo: *Forcepsioneura garrisoni sp. nov.*; localidad tipo: Brasil, estado de San Pablo, Iguapé. Serie típica: holotipo macho, (depositado en la colección privada del autor); descripción. *Phasmoneura ephippigera*, *P. ciganae* Santos y *P. itatiae* Santos, son transferidas al nuevo género. Clave genérica y específica; mapa de distribución; ilustraciones de cercos en vista lateral y dorsal, protórax en vista dorsal, detalle de las alas, fotografía de barrido electrónico de la lígula genital).

Diagnosis

Único Protoneurinae con la siguiente combinación de caracteres: Lóbulos del margen posterolateral de protórax muy desarrollados; pliegue interno de la lígula genital presente, largo, contactando el tercer segmento de la lígula; tercer segmento de la lígula genital con dos largos filamentos; CuP&AA' ausente; paraproctos vestigiales.

Redescripción

- Coloración del dorso de la cabeza negro metálico.
- Coloración del mesotórax oscura.
- Frente angulosa.
- Antenifer cilíndrico.
- Lóbulos del margen posterolateral de protórax muy desarrollados.
- Espinas tibiales cortas.
- Diente subapical de las uñas tarsales bien desarrollado.

- Pterostigma tan grande como la celda sobre la que se encuentra.
- Segundo espacio antenodal más corto que el primero y tercero.
- Árculo distal a la segunda antenodal.
- IR2 se origina en el sub-nodo o ligeramente distalmente.
- IR2 y RP'' separadas por una pequeña cruzada.
- CuP&AA' ausente.
- MP generalmente alcanza el margen alar en la primer celda luego de la descendente del sub-nodo.
- Pliegue interno de la lígula genital presente, largo, contactando el tercer segmento de la lígula.
- Tercer segmento de la lígula genital con dos largos filamentos.
- Espinas en el primer segmento de la lígula genital presentes.
- Cercos forcipados, filiformes, con rama ventral generalmente larga y filiforme; estructuras accesorias presentes de posición interna y basal.
- Cercos más largos que el segmento abdominal X.
- Paraproctos vestigiales.

Autapomorfías obtenidas en el análisis cladístico:

1. Rama ventral del cerco filiforme. Caracter 36: 2 → 1 (compartida con el nodo 19).

Discusión taxonómica

El género está compuesto por cinco especies, distribuidas en el sureste de Brasil, principalmente en los estados de Minas Gerais, Río de Janeiro y San Pablo (mapa 4). Lencioni (1999) justifica la creación del género sobre la base de caracteres de los cercos y la lígula genital (fig. II-24). Para los primeros destaca el desarrollo forcipado de la rama dorsal; la presencia de una apófisis basal interna y la presencia de la rama ventral; de la lígula genital, destaca la presencia de pliegue interno largo y los filamentos recurvados en el tercer segmento. Estas características lo distinguen claramente de *Phasmoneura*, género que

agrupaba las tres especies (*P. ephippigera*, *P. itatiae* y *P. sancta*) que Lencioni (1999) transfiere a *Forcepsioneura*.

Cabe destacar que Machado (2004) transfiere a *Forcepsioneura ephippigera* (Selys) y *F. westfalli* Machado a *Amazonaura*, y considera estrechamente relacionados estos dos géneros (ver *Amazonaura*).

Más allá de los caracteres de los cercos y la lígula genital comentados anteriormente, Lencioni (1999) brinda las siguientes características morfológicas en la descripción genérica: uñas tarsales con un diente bien desarrollado; 11 a 17 posnodales en ala anterior y 8 a 14 en ala posterior; primer espacio antenodal más largo que el segundo; RP2 se origina entre la quinta y séptima posnodal en el ala anterior y entre la cuarta y quinta en el ala posterior; IR1 se origina entre la séptima y novena posnodal en el ala anterior y entre la cuarta y octava en el ala posterior; MP generalmente alcanza el margen alar luego la descendente del subnodo; IR2 se origina en el subnodo o ligeramente distal al mismo; IR2 y RP'' separadas por una pequeña cruzada, CuP&AA' ausente.

A partir del análisis cladístico no fueron encontradas autapomorfías que lo definan claramente como grupo monofilético. La rama ventral del cerco filiforme es compartida con dos especies de *Amazonaura* (no incluidas en el análisis), *Idioneura*, *Peristicta* y *Phasmoneura*.

Los caracteres diagnósticos propuestos por Lencioni (1999) son compartidos por otros géneros neotropicales de la familia: las características de la lígula genital como ya fuera expuesto están presentes en *Amazonaura*, *Lamproneura lucerna*, *Psaironeura* y *Roppaneura beckerii* y los cercos son similares a los de *Roppaneura beckerii* y *Amazonaura*.

A favor de la monofilia del género, podría considerarse el gran desarrollo de los lóbulos del margen posterolateral del protórax (fig. II-10), estado de carácter compartido con *Lamproneura lucerna* (sinapomorfía del nodo 26) de la cual puede separarse fácilmente por el desarrollo de CuP&AA' y la morfología de los cercos.

La mayor parte del material de este género se encuentra en las colecciones privadas de F. Lencioni y A.B.M. Machado. No fue posible para el autor del género el envío de material para su estudio.

Al no tener acceso a la especie tipo del género ni otros ejemplares cogenéricos, las presentes conclusiones se consideran preliminares. Para obtener resultados válidos sobre la monofilia

del género y su relación con otros taxa, deberían ser analizadas las restantes especies del mismo.

Idioneura Selys 1860

- 1860 *Idioneura* Selys: 30-31 (*Idioneura* como un nuevo subgénero de *Protoneura*; especie tipo: *Idioneura ancilla* sp. nov; localidad tipo: Bahia, Brésil (sic!). Serie típica: dos sintipos macho y hembra (MB). La descripción de Selys contiene la siguiente lista sinonímica: "*Agrion* (sans nom spécifique), Hagen et Selys, Rev. Odon., page 332."; a su vez, cita como autor de la especie a Hoffmanssegg, MS).
- 1962 *Idioneura*. Santos: 1-5, lámina 1: figuras 1-9 (redescripción del macho y de la hembra sobre la base de material del estado de Guanabara; ilustraciones de cercos en vista dorsal, lateral y ventral, protórax de la hembra en vista lateral, lóbulo posterior del protórax en vista posterior y dorsal, ovipositor en vista lateral, lígula genital en vista lateral y dorsal).

Diagnosis

Único Protoneurinae con la siguiente combinación de caracteres: Lámina mesostigmal de la hembra con una proyección media alargada; tibias con espinas largas, más de cinco veces el ancho de la tibia; paraproctos ausentes; CuP&AA' presente; larvas con cuatro o más setas labiales.

Redescripción

- Coloración del dorso de la cabeza verde metálico.
- Coloración del mesotórax oscura.
- Frente angulosa.
- Antenifer cilíndrico.
- Lóbulos del margen posterolateral de protórax desarrollados.

- Espinas tibiales largas, longitud mayor a cinco veces el ancho de la tibia.
- Diente subapical de las uñas tarsales bien desarrollado.
- Pterostigma tan grande como la celda sobre la que se encuentra.
- Espacios antenodales subiguales o el segundo ligeramente más corto que el primero.
- Árculo se origina distal a la segunda antenodal.
- IR2 se origina en la descendente del subnodo.
- IR2 y RP'' separadas por una cruzada luego de su origen.
- CuP&AA' presente.
- MP generalmente alcanza el margen alar en la primer celda luego de la descendente del subnodo.
- Pliegue interno de la lígula genital presente, corto.
- Lóbulos del tercer segmento de la lígula genital ausentes.
- Espinas en el primer segmento de la lígula genital presentes.
- Cercos no forcipados, rama ventral presente, filiforme; estructuras accesorias en forma de diente de posición ventral interna.
- Cercos ligeramente más corto que el segmento abdominal X.
- Lámina mesostigmal de la hembra con una proyección media alargada.
- Larvas con cuatro o más setas labiales.
- Paraproctos vestigiales.

Autapomorfías obtenidas en el análisis cladístico:

1. Lámina mesostigmal de la hembra con una proyección media alargada. Caracter 8: 0 → 1 (única).
2. Espinas tibiales largas, longitud mayor a cinco veces el ancho de la tibia. Caracter 9: 0 → 1 (compartida con *Microneura caligata*, no codificado como autapomorfía para dicho género en el análisis cladístico del TNT).
3. Rama dorsal del cerco no forcipada. Caracter 31: 1 → 0 (única para Protoneuridae).
4. Más de dos setas labiales. Caracter 45: 1 → 0 (única para Protoneuridae).

Discusión taxonómica

Género monotípico, presente en el centro-este de Brasil en los estados de Bahia, Espiritu Santo y Guanabara (Santos, 1969) (mapa 1).

Selys (1860) diagnostica a *Idioneura* de la siguiente manera: RP y MA se originan de un mismo punto y se separan inmediatamente, IR2 se origina ligeramente distal a la segunda antenodal, MP se origina ligeramente distal a la descendente del subnodo, CuP&AA' presente, pterostigma ligeramente más corto que la celda sobre la que se encuentra, tibias con espinas largas, abdomen largo y delgado, cercos gruesos y dentados, paraproctos ausentes.

A partir del análisis cladístico fueron obtenidos autapomorfias que definen a este género, dos de ellas son: la lámina mesostigmal de la hembra y las espinas tibiales largas, este último estado de carácter compartido dentro de Protoneurinae sólo con *Microneura caligata*, lejos en la topología del árbol obtenido. Este estado de carácter no fué codificado por el TNT como autapomorfia para *Microneura* debido a una ambigüedad en los nodos 4 y 8.

La rama dorsal del cerco no forcipada, revertida sólo en este taxón, parece una autapomorfia válida, aunque es un estado de carácter compartido por un número elevado de protonéuridos, y por lo tanto su utilidad en la diagnosis es relativa. La presencia de más de dos setas labiales en las larvas, es una reversión única y un estado de carácter no observado en otros Protoneuridae. Sin embargo, al ser conocidas menos del 50% de las larvas a nivel genérico, la validez de este carácter todavía debe ser evaluada.

Este género, más allá de las sinapomorfias y diagnosis presentadas, es fácilmente distinguible de otros protonéuridos por la morfología de los cercos (fig. II-37) y la lígula genital (fig. II-27), lo cual le otorga un mayor sustento al taxón.

En la visita realizada al Museo Nacional de Río de Janeiro y por indicación de la Dr. Janira Martins Costa, fueron examinados especímenes adultos de una especie distinta, claramente cogenérica con *Idioneura ancilla*. Este material difiere de la especie tipo en la morfología de los cercos y dimensiones, sin embargo, comparte aquellos estados de carácter aquí obtenidos como sinapomorfias, con la excepción del carácter 45, número de setas del labio de la larva.

Junix Rácenis 1968

- 1968 *Junix* Rácenis: 1-5, 11-12; figuras 1-5 (*gen. nov.*; especie tipo: *Junix novilla sp. nov.*; localidad tipo: Santa Cruz, Río Atacavi, Amazonas, Venezuela. Serie típica: holotipo macho, dos paratipos macho y dos paratipos hembras (MBV); descripción; ilustraciones de alas, cercos en vista dorsal y lateral, protórax del macho en vista dorsal y ovipositor de la hembra).

Diagnosis

Único Protoneurinae con la siguiente combinación de caracteres: Frente redondeada; lóbulo posterior del protórax de los machos con una protuberancia en forma de yunque; diente subapical de las uñas tarsales ausente; paraproctos forcipados más largos que el segmento abdominal X; CuP&AA' presente

Redescripción

- Coloración del dorso de la cabeza con manchas postoculares azules y zonas claras.
- Coloración del mesotórax oscura.
- Frente redondeada.
- Antenifer redondeado.
- Lóbulos del margen posterolateral de protórax desarrollados.
- Espinas tibiales cortas.
- Diente subapical de las uñas tarsales ausente.
- Pterostigma menos de la mitad de la longitud de la celda donde se encuentra.
- Árculo se origina en la segunda antenodal.
- IR2 se origina en el sub-nodo.
- IR2 y RP'' separadas por una cruzada luego de su origen.

- CuP&AA' presente, corta, llega hasta la transversa que desciende distalmente de la celda discoidal.
- MP alcanza el margen alar antes de la cruzada descendente del subnodo.
- Pliegue interno de la lígula genital presente, corto.
- Espinas en el primer segmento de la lígula genital presentes.
- Cercos muy reducidos, sin rama ventral ni estructuras acesorias.
- Cercos más cortos que el segmento abdominal X y los paraproctos.
- Paraproctos muy desarrollados, filiformes y forcipados.
- Ovipositor largo, supera ampliamente el segmento X.
- Lóbulo posterior del protórax en los machos con una protuberancia en forma de yunque.
- Seis a siete post-nodales en ala anterior, cinco a seis en ala posterior.

Autapomorfías obtenidas en el análisis cladístico:

1. Lóbulo posterior del protórax en forma de yunque en los machos. Caracter 6: 0 → 1 (única).
2. Dientes tarsales vestigiales o ausentes. Caracter 10: 0 → 1 (compartida con *Phasmoneura exigua*).
3. CuP&AA' . Caracter 13: 2 → 1 (compartida con *Lamproneura lucerna*).
4. MP muy corta, alcanza el margen alar anteriormente o en la descendente del subnodo. Caracter 14: 2 → 3 (compartida con *Phasmoneura exigua* y *Psaironeura remissa*).
5. Sin nervaduras adicionales entre RP1 y RP2. Caracter 16: 0 → 2 (compartida con *Epipotoneura nehalennia*).
6. Longitud del margen posterior del pterostigma media celda o menor. Caracter 17: 0 → 1 (compartida con *Roppaneura beckerii* y *Peristicta gauchae*).
7. Divergencia de RP-RA (árculo) a nivel de la segunda posnodal. Caracter 18: 1 → 0 (compartida con *Amazonaura ephippigera*).
8. Longitud del ovipositor sobrepasando ampliamente el extremo distal del abdomen. Caracter 39: 0 → 1 (única).

Discusión taxonómica

Este género monotípico, distribuido en Venezuela (mapa 1), es conocido sólo a través de los cinco ejemplares tipo de la descripción original. Los mismos se encuentran en muy mal estado de conservación (De Marmels, comunicación personal).

Rácenis (1968), brinda una descripción sumamente detallada de *Junix novilla* destacando la coloración del dorso de la cabeza con manchas postoculares azules y zonas claras verdosas; la coloración del mesotórax oscura; la frente alta y redondeada; el lóbulo posterior del protórax con una protuberancia en forma de yunque; las espinas tibiales cortas; la ausencia de diente subapical de las uñas tarsales.

Las características alares descritas son: seis o siete posnodales en ala anterior, cinco o seis en ala posterior; primer y segundo espacios antenodales subiguales, el tercero ligeramente más largo; árculo originándose en la segunda antenodal; RP¹ proximal al sub-nodo; RP² originándose en la cuarta posnodal; IR 1 originándose a nivel de la sexta posnodal; MP alcanza el margen alar a nivel del sub-nodo, anteriormente a la cruzada descendente; IR² originándose en el sub-nodo; RP³ e IR² se originan separadas y CuP&AA' presente, muy corta. De las estructuras abdominales menciona la longitud de los cercos, mucho más cortos que los paraproctos, y el ovipositor largo, superando ampliamente el margen posterior del segmento abdominal X.

Sobre la base de los caracteres alares, la relaciona con *Idioneura ancilla*.

A partir del análisis cladístico, *Junix* aparece sustentado por una gran cantidad de autapomorfias útiles en su diagnosis y que lo separan claramente de otros integrantes de la subfamilia.

De las ocho autapomorfias obtenidas, dos son únicas (ovipositor sobrepasando el extremo distal del abdomen y lóbulo posterior del protórax en forma de yunque), mientras que la ausencia de nervaduras adicionales entre RP¹ y RP², los dientes tarsales ausentes y el árculo a nivel de la segunda posnodal, son compartidas sólo con un género cada una, otorgándole mayor robustez a la definición del taxón. Las restantes autapomorfias (caracteres alares), muestran paralelismos con un elevado número de géneros y por lo tanto no son consideradas informativas.

Más allá de las autapomorfías obtenidas y los estados de carácter codificados, la morfología de este enigmático taxón, en particular los paraproctos forcipados y de gran desarrollo, la reducción de los cercos, el patrón de coloración de la cabeza y la longitud de CuP&AA', son sumamente inusuales para Protoneurinae, separándolo claramente del resto de los géneros. Siendo *Junix* un taxón monotípico, cabe la posibilidad de que la descripción de nuevas especies altere la diagnosis genérica.

Lamproneura De Marmels 2003

- 2003 *Lamproneura* De Marmels: 1-6, figuras 1-7 (*gen. nov.*; especie tipo: *Lamproneura lucerna sp. nov.*; localidad tipo: Venezuela, estado de Anzeátegui, distrito Freites, serranía de Turimiquire, Las Haciendas. Serie típica: holotipo macho (MIZA); ilustraciones de alas vista general y detalle, cercos en vista dorsal, posterior y lateral, lígula genital en vista dorsal y lateral).

Diagnosis

Único Protoneurinae con la siguiente combinación de caracteres: Lóbulos del margen posterolateral de protórax muy desarrollados; tercer segmento de la lígula genital con dos largos filamentos recurvados y pliegue interno largo; CuP&AA' presente, tan larga como la mitad de la celda donde se encuentra.

Redescripción (a partir de la descripción original y comunicaciones personales del Dr. De Marmels).

- Coloración del dorso de la cabeza negra metálica.
- Mesotórax negro metálico.
- Frente angulosa.
- Antenifer cilíndrico.
- Lóbulos del margen posterolateral de protórax muy desarrollados.

- Espinas tibiales cortas.
- Uñas tarsales con diente subapical bien desarrollado.
- Pterostigma tan largo como la celda sobre la que se encuentra.
- Segundo espacio antenodal largo, igual o ligeramente más corto que el primero y el tercero.
- Árculo distal a la segunda antenodal.
- IR2 se origina inmediatamente luego de la descendente del subnodo.
- IR2 y RP” casi fusionadas luego de su origen.
- CuP&AA’ presente, corta, llega hasta la transversa que desciende distalmente de la celda discoidal.
- MP alcanza el margen alar luego de la cruzada descendente del subnodo.
- Pliegue interno de la lígula genital presente, largo.
- Tercer segmento de la lígula genital con dos largos filamentos recurvados.
- Ausencia de espinas en el primer segmento de la lígula genital.
- Cercos forcipados, filiformes, rama ventral corta y roma; estructuras accesorias bífidas, de posición subapical interna.
- Cercos más largos que el segmento abdominal X.
- Paraproctos vestigiales.

Autapomorfías obtenidas en el análisis cladístico:

1. Línea de clivaje en forma de Y entre los ocelos vestigial o ausente. Caracter 4: 0 → 1 (compartido con: *Amazonaura ephippigera*, *Epipotoneura nehalenia*, *Forcepsioneura sancta*, *Microneura caligata* y *Phasmoneura exigua*).
2. CuP&AA’ libre al separarse de M+Cu, tan larga como la mitad de la celda donde se encuentra. Caracter 13: 0 → 1 (compartido con: *Junix novilla*).

Discusión taxonómica

Este género monotípico, conocido sólo a partir del holotipo macho, es citado para el sistema montañoso costero del noreste de Venezuela (mapa 1), una zona de gran endemividad (De Marmels, 2003).

El autor justifica la creación del género, en virtud a la siguiente combinación única de caracteres: - CuP&AA' libre (compartida con *Idioneura*, *Junix*, *Neoneura*, *Peristicta* y *Proneura*), - tercer segmento de la lígula genital con pliegue interno largo y dos filamentos largos y recurvados, (compartidos con *Forcepsioneura*, *Psaironeura*, y *Roppaneura*). A su vez, menciona que el segundo espacio antenodal largo es un carácter de importancia, compartido con *Psaironeura* y *Junix* (con este último a su vez comparte la longitud de CuP&AA'). Los paraproctos rudimentarios lo acercarían a *Forcepsioneura* (y *Amazonaura*), mientras que la morfología de los cercos lo acercarían al grupo bifurcata de *Psaironeura*. De Marmels (2003) finaliza su descripción las siguientes características morfológicas: tamaño medio; coloración del dorso de la cabeza y mesotórax negra metálica; uñas tarsales con diente subapical bien desarrollado; pterostigma tan largo como la celda sobre la que se encuentra; árculo distal a la segunda antenodal; IR2 se origina ligeramente distal a la descendente del subnodo; RP'' se origina ligeramente antes del subnodo; IR2 y RP'' casi fusionadas luego de su origen; MP alcanza el margen alar distal a la cruzada descendente del subnodo; cercos con rama dorsal y ventral, con apófisis bífidas de posición subapical y mesoventral (fig. II-34).

De los resultados obtenidos en el análisis cladístico, la longitud de CuP&AA' (igual a la mitad de la celda donde se encuentra), es una autapomorfía para el género (ver *Junix*), que debería ser constatada en un mayor número de ejemplares; la línea de clivaje en forma de Y entre los ocelos vestigial o ausente es un estado de carácter que muestra paralelismo con otros cuatro géneros neotropicales, no siendo confiable para la definición del género.

A pesar de esta falta de autapomorfías, el género podría quedar definido por la combinación única de caracteres presentada por De Marmels (2003): CuP&AA' presente y tercer segmento de la lígula genital con dos filamentos largos y recurvados, pliegue interno largo.

En el análisis cladístico forma un grupo monofilético junto a *Forcepsioneura*, y varios de los géneros que De Marmels (2003) incluye en su discusión, lo cual ya ha sido mencionado en la sección de relaciones filogenéticas de Protoneurinae.

Microneura Selys 1886

- 1886 *Microneura* Selys: 206-207 (*Microneura* como un nuevo subgénero de *Protoneura* Selys in Sagra; especie tipo: *Microneura caligata* sp. nov; localidad tipo: Cuba, en las cercanías de Trinidad. Serie típica: holotipo macho. Selys comienza su descripción “*Microneura* Hagen 1867”, sin embargo, Hagen en dicho trabajo sólo nombra la especie sin agregar más datos).
- 1996 *Microneura caligata*. Westfall & May: 553-556, figs. 211-214 (caracteres genéricos; datos del macho, de la hembra y de la larva; ilustraciones de alas, cercos y láminas mesostigmeles, vista general dorsal de la larva, labio y palpos en vista dorsal; en clave para Protoneuridae de América del Norte y las Antillas)

Diagnosis

Único Protoneurinae con la siguiente combinación de caracteres: Espinas tibiales largas, más de cinco veces el ancho de la tibia; paraproctos muy desarrollados, ligeramente más largos que los cercos; 13 o más posnodales; CuP&AA' ausente.

Redescripción

- Coloración de la cabeza negra metálica.
- Coloración del mesotórax oscura.
- Frente angulosa.
- Antenifer cilíndrico.
- Lóbulos del margen posterolateral de protórax desarrollados.
- Espinas tibiales largas.
- Diente subapical de las uñas tarsales bien desarrollado.
- Pterostigma reniforme, casi tan largo como la celda donde se encuentra.

- Segundo espacio antenodal más corto que el primero y tercero.
- Árculo distal a la segunda antenodal.
- IR2 se origina del subnodo.
- IR2 y RP'' separadas por una cruzada luego de su origen.
- CuP&AA' ausente.
- MP generalmente alcanza el margen alar en la primer celda luego de la descendente del subnodo.
- Pliegue interno de la lígula genital corto.
- Lóbulos del tercer segmento de la lígula genital ausentes.
- Espinas del primer segmento de la lígula genital presentes.
- Cercos no forcipados, sin rama ventral, estructuras accesorias de posición subapical internas.
- Cercos ligeramente más largos que el segmento abdominal X.
- Paraproctos muy desarrollados, ligeramente más largos que los cercos.
- Nerviación densa, 13 o más posnodales.
- MA larga, más de 14 celdas.

Autapomorfías obtenidas en el análisis cladístico:

1. Lóbulos laterales del segmento III de la lígula genital ausentes. Caracter 28: 0 → 2 (compartida con *Peristicta jalmosi*, *Protoneura amatoria* y *P. capillaris*).
2. Coloración dorsal de la cabeza totalmente negra. Caracter 40: 0 → 1 (compartida con el nodo 14).

Discusión taxonómica

Microneura es un género monotípico, endémico de Cuba (mapa 1). Selys (1886) diagnostica breve y eficazmente a *Microneura* sobre la base de las siguientes características: IR2 se origina en el subnodo; pterostigma reniforme, alargado; cercos complejos, parecen estar

compuestos por dos ramás superpuestas; paraproctos ligeramente más largos que los cercos; 13 posnodales; patas y espinas tibiales largas (en comparación con *Protoneura*).

Westfall & May (1996) ubican a este género cercano, y tal vez derivado de *Protoneura*. Lo incluyen en su clave de protonéuridos de América del Norte y las Antillas, y destacan las siguientes características para su diferenciación con otros taxa: Abdomen extremadamente atenuado, al igual que en *Protoneura*; espinas tibiales largas; nerviación densa (13 o más posnodales) y MA larga (más de 14 celdas).

Las autapomorfías obtenidas son compartida por un elevado número de taxa.

Las espinas tibiales largas son un estado de caracter compartido con *Idioneura ancilla*, lejos en la topología del árbol obtenido y disímil morfológicamente, que, sin embargo, no fue codificada como autapomorfías en el análisis cladístico, debido a una ambigüedad en el caracter en el nodo 8.

Al ser este taxón endémico de Cuba, lugar aceptablemente muestreado (Westfall & May, 1996), no parece esperable la aparición de nuevas especies. De tal manera, y al no conformar un clado monofilético con ningún otro género, *Microneura* es considerado aquí un taxón bien delimitado, distinguible de otros sobre la base de la longitud de las espinas tibiales (sinapomorfía), la densa nerviación alar y la morfología de los cercos.

La lígula genital guarda estrechas semejanzas con las de algunas especies de *Protoneura*.

Neoneura Selys 1860

- 1860 *Neoneura* Selys: 31-32 (*Neoneura* como un nuevo subgénero de *Protoneura* Selys in Sagras; especie tipo: *Neoneura billinearisp. nov.*; localidad tipo: Le Para, América meridional tropical (probablemente Pará, Brasil). Serie típica: 2 sintipos macho y hembra (MB). *Neoneura rubriventris sp. nov.*).
- 1890 *Caenoneura* Kirby: (gen. nov.). Bibliografía no disponible.

- 1917 *Neoneura*. Williamson: 211-246, lámina 9: figs. 1-6, lámina 10: figs. 7-12, lámina 11: figs. 13-18, lámina 12: figs. 19-24, lámina 13: figs. 25-30, lámina 14: figs. 31-43, lámina 15: figs. 44-59, lámina 16: figs. 60-74, lámina 17: figs. 75-98, lámina 18: figs. 99-102, lámina 19: figs. 103-106 (Clave para las especies del género; menciona que los tipos de las especies de Selys se encuentran muy dañados. *Neoneura joana* sp. nov., *N. ethela* sp. nov., *N. mariana*, sp. nov. *N. denticulata* sp. nov., *N. myrthea* sp. nov., *N. esthera* sp. nov. Descripciones, redescipción de las especies de Selys; ilustraciones de protórax, cercos en vista dorsal y lateral, láminas mesostigmas en vista dorsal y alas).
- 1999 *Neoneura*. Garrison: 343-375, 105 ilustraciones (reseña histórica del género; propuesta de nomenclatura para cercos; agrupamiento de especies en tres grupos: *fulvicolis*, *crístina* y *gaida*; clave para las especies; *Neoneura jurzitzai* sp. nov.; ilustraciones de cercos de todas las especies y láminas mesostigmas de las hembras conocidas).

Diagnosis

Único Protoneurinae con la siguiente combinación de caracteres: Iridiscencia ausente; frente angulosa; mesotórax con bandas claras; paraproctos bien desarrollados; CuP&AA' presente.

Redescipción

- Iridiscencia ausente.
- Dorso de la cabeza con patrones claros.
- Mesotórax con bandas claras.
- Frente angulosa.
- Antenífer con carina dorsal, que separa dos superficies, anterior y dorsal planas.
- Lóbulos del margen posterolateral de protórax desarrollados.
- Espinas tibiales cortas.
- Diente subapical de las uñas tarsales bien desarrollado.
- Pterostigma casi tan grande como la celda sobre la que se encuentra.
- Segundo espacio antenodal más corto que el primero y el tercero.

- Árculo se origina ligeramente distal la segunda antenodal.
- IR2 se origina en la descendente del subnodo.
- IR2 y RP'' separadas por una cruzada luego de su origen.
- CuP&AA' presente.
- MP alcanza el margen alar en la primer o segunda celda luego de la descendente del subnodo.
- Pliegue interno de la lígula genital presente, corto.
- Lóbulos del tercer segmento de la lígula genital presentes, alargados y ligeramente curvados hacia adelante.
- Espinas en el primer segmento de la lígula genital presentes.
- Cercos de forma extremadamente variada, nunca filiformes, raramente forcipados, presencia de rama ventral de forma variada y estructuras accesorias de los cercos.
- Longitud de los cercos variada con respecto al segmento abdominal X.
- Paraproctos desarrollados, longitud variada con respecto a los cercos, ligeramente más cortos, iguales o más largos.

Sinapomorfias obtenidas en el análisis cladístico:

1. CuP&AA' libre. Caracter 13: 2 → 0 (estado de caracter compartido con *Peristicta* e *Idioneura ancilla*, no codificado como autapomorfia para dichos géneros en el análisis cladístico del TNT).
2. Sin nervaduras adicionales entre RP1 y RP2. Caracter 16: 0 → 1 (compartida con *Peristicta*).
3. Iridiscencia ausente. Caracter 43: 1 → 0 (única).

Discusión taxonómica

Con 25 especies descriptas, *Neoneura* es el género con mayor número de especies de la familia.

Posee una amplia distribución que abarca las zonas tropicales de América del Sur, América Central y el sur de América del Norte (mapa 5). Brasil, con 14 especies registradas, es el país con mayor riqueza específica, siguiéndole Venezuela con 12 especies.

El límite austral de distribución de este taxón es la provincia de Corrientes, Argentina (*Neoneura ethela*) mientras que el límite boreal es el estado de Texas (*N. aaroni* Calvert y *N. amelia* Calvert). *Neoneura carnatica* Selys y *N. maria* (Scudder) son dos especies endémicas de Cuba.

Selys (1860) describe a *Neoneura* sobre la base de dos nuevas especies: *N. rubriventris* y *N. billinear*, caracterizando al género a través de las siguientes características: abdomen mediano; patas y espinas tibiales cortas; alas ligeramente redondeadas; RP y MA se originan de un mismo punto y se separan inmediatamente; IR2 se origina en la segunda antenodal; MP alcanza el margen alar ligeramente distal a la descendente del subnodo; CuP&AA' presente; pterostigma romboidal, tan largo como la celda sobre la que se encuentra; cercos gruesos; paraproctos iguales o más cortos que los cercos.

En el análisis cladístico las cuatro especies de *Neoneura* incluidas conforman un clado monofilético (nodo 11) con un soporte regular (46). La ausencia de nervaduras adicionales entre RP1 y RP2 fue una autapomorfía obtenida para las cuatro especies incluidas en el análisis. Sin embargo, este es un estado de carácter no compartido por todas las especies examinadas. A su vez, la presencia de rama ventral es compartida por la mayor parte de Protoneurinae. La única autapomorfía que parece válida en el reconocimiento del género es la ausencia de iridiscencia.

Parecen definirse en el análisis dos grupos dentro del género (nodos 12 y 13). El primero de ellos incluye aquellas especies de *Neoneura* con paraproctos muy desarrollados (carácter 37, estado 0, *N. billinear* y *N. sylvatica*), mientras que el segundo incluye aquellas con paraproctos de desarrollo medio (estado 1, *N. gaida* y *N. denticulata*).

Dentro del primer grupo, y en las especies examinadas, codifican de la misma manera *Neoneura mariana*, *N. paya* y *N. rufithorax*, mientras que dentro del segundo grupo lo hacen *N. ethela*, *N. fulvicolis* y *N. rubriventris*.

La morfología de los cercos, aunque variable, es característica del género (Garrison, 1999) y la forma de la lígula genital es extremadamente uniforme (Kennedy, 1917), habiendo sido constatado en este estudio. Por lo expuesto más arriba, apoyado por la detallada revisión de Garrison (1999) aquí se considera a *Neoneura* como un taxón válido.

El género reúne una serie de caracteres plesiomórficos que lo ubican en la base de Protoneurinae. La conjunción de algunos de estos caracteres son de importancia para su identificación, por ejemplo la presencia de CuP&AA', el dorso de la cabeza y el mesotórax con patrones claros de coloración, y la contextura robusta. Todas estas son similitudes con Coenagrionidae, con los cuales puede ser fácilmente confundido en el campo.

Peristicta Selys 1860

Este género será tratado en el punto 3.3.

Phasmoneura WILLIAMSON 1916

- 1916 *Phasmoneura* Williamson: 30-33, figuras 1 y 2 (*gen. nov.*; especie tipo: *Phasmoneura olmyra sp. nov.*, localidad tipo: Guayana Británica, Rockstone. Serie típica: holotipo y un paratipo machos (colección privada del autor); clave para separar al género de *Psaironeura*; ilustraciones de cercos en vista dorsal y lateral).
- 1985 *Phasmoneura*. Machado: 211-214 (sinonimia de *Phasmoneura olmyra* con *Protoneura exigua* Selys).
- 1999 *Phasmoneura*. Lencioni: 127-137, figura 1, figura 2: ilustraciones a-f, figura 3: ilustraciones a-f (nueva definición del género; *P. ephippigera*, *P. ciganae* y *P. itatae* son transferidas a *Forcepsioneura* Lencioni; se describe *Phasmoneura garrisoni sp. nov.*; clave genérica y específica; mapa de distribución; ilustraciones de cercos en vista lateral y dorsal, detalle de las alas, fotografía de barrido electrónico de la lígula genital).

Diagnosis

Único Protoneurinae con la siguiente combinación de caracteres: Frente redondeada; diente subapical de las uñas tarsales ausente; paraproctos vestigiales; CuP&AA' ausente.

Redescripción

- Coloración del dorso de la cabeza negro metálico.
- Coloración del mesotórax oscura.
- Frente redondeada.
- Antenifer cilíndrico.
- Lóbulos del margen posterolateral de protórax desarrollados.
- Espinas tibiales cortas.
- Diente subapical de las uñas tarsales vestigial o ausente.
- Pterostigma casi tan grande como la celda sobre la que se encuentra.
- Espacios antenodales subiguales.
- Árculo se origina en la segunda antenodal o ligeramente distal.
- IR2 se origina en la descendente del subnodo o ligeramente distal.
- IR2 y RP'' unidas luego de su origen o separadas por una cruzada extremadamente corta.
- CuP&AA' ausente.
- MP en el ala anterior alcanza el margen alar en la cruzada descendente del subnodo o ligeramente antes. En el ala posterior MP alcanza el margen alar en la cruzada descendente del subnodo.
- Pliegue interno de la lígula genital presente, corto.
- Lóbulos del tercer segmento de la lígula genital presentes, cortos y redondeados.
- Espinas en el primer segmento de la lígula genital presentes.
- Cercos forcipados, rama ventral filiforme, curvada hacia adentro, estructuras accesorias en el tercio apical, de posición ventral.
- Cercos más largos que el segmento abdominal X.

- Paraproctos vestigiales.

Autapomorfías obtenidas en el análisis cladístico:

1. Frente redondeada. Caracter 2: 1 → 0 (compartida con *Junix novilla*, no codificado como autapomorfía para dicho género en el análisis cladístico del TNT).
2. Línea de clivaje en forma de Y entre los ocelos vestigial o ausente. Caracter 4: 0 → 1 (compartido con *Amazonera ephippigera*, *Epipotoneura nehalenia*, *Forcepsioneura sancta*, *Lamproneura lucerna* y *Microneura caligata*).
3. Dientes tarsales vestigiales o ausentes. Caracter 10: 0 → 1 (compartido con *Junix novilla*).
4. MP muy corta, no alcanza la cruzada descendente del subnodo. Caracter 14: 2 → 3 (compartido con *Junix novilla* y *Psaironeura remissa*).
5. Nervadura cruzada separando IR2 y Rp posterior a su origen reducida o ausente. Caracter 21: 0 → 1 (compartido con *Epipotoneura nehalennia* y el nodo 17: *Lamproneura lucerna*, *Forcepsioneura sancta*, y *Psaironeura remissa*).

Discusión taxonómica

Género con dos especies (*Phasmoneura exigua*, *P. janirae*) de Brasil, en los estados de Amazonas, Mato Grosso y Pará (mapa 7).

Williamson (1916) describe a *Phasmoneura*, sobre la base de una única especie (*Phasmoneura olmyra*), no aporta diagnosis genérica y lo relaciona con *Epipleoneura*, diferenciándolo de éste exclusivamente sobre la base del origen de IR1.

En la descripción genérica, Williamson (1916) destaca las siguientes características alares: Espacios antenodales subiguales; segunda antenodal proximal al árculo; RP'' se origina proximal al subnodo y alcanza el margen alar distal al pterostigma; RP2 se origina en la séptima posnodal en el ala anterior y en la quinta en el ala posterior; IR1 se origina en la décima posnodal en el ala anterior y en la octava en el ala posterior; MP en el ala anterior alcanza el margen alar en la cruzada descendente del subnodo, en el ala posterior en la cruzada descendente del subnodo; IR2 distal al subnodo; IR2 y RP'' escasamente separadas en su origen; CuP&AA' ausente.

La definición de *Phasmoneura* cambia al ser transferidas *P. ciganae*, *P. ephippigera* y *P. itatiae* a *Forcepsioneura* (Lencioni 1999) y ser descripta *P. janirae* Lencioni.

Los nuevos caracteres que Lencioni (1999) aporta para la definición del género son: Uñas tarsales sin dientes subapicales; lígula genital con pliegue interno corto, sin filamentos terminales en el segmento tres; cercos forcipados, sin apófisis interna.

A partir de los resultados del análisis cladístico, *Phasmoneura* es considerado un género bien definido. La frente redondeada y las uñas tarsales vestigiales sustentan al grupo, y son compartidas sólo con *Junix*, género que en su morfología y en la topología del árbol obtenido aparece lejano a *Phasmoneura*. La frente redondeada en *Junix novilla* no fue obtenida como autapomorfía para este último género debido a las ambigüedades en los nodos 8 y 9.

Si bien no ha sido analizado material de *Phasmoneura janirae*, a partir de la descripción original se observa que la morfología del cerco y de la lígula genital es sumamente similar a la de *P. exigua*, sin permitir dudas en la identificación genérica de ambas especies.

Protoneura Selys, 1857.

- 1857 *Protoneura* Selys in Sagras: (*gen. nov.*; especie tipo: *Agrion capillaris* Rambur, localidad tipo: Cuba). Bibliografía no disponible.
- 1860 *Protoneura*.: 33-34 (como un subgénero de *Protoneura* Selys in Sagras; redescipción del género; *Protoneura tenuis sp. nov.*).
- 1915 *Protoneura*. Williamson: 616-625, 632-635, 643-645; lámina 42: fig. 6, lámina 43: fig. 11-18, lámina 44: figs. 23 y 24; tabla (redefinición del género; se describe *Protoneura calverti sp. nov.*; clave para las especies y los géneros *Epipoleoneura*, *Epipotoneura*, *Protoneura* y *Psaironeura*. *Protoneura tenuissima* Selys es transferida a *Psaironeura*. Tabla con caracteres alares; ilustraciones de tórax, cercos en vista lateral y fotos de las alas).

- 1941 *Protoneura*. Cowley: 145-173, figuras 1-28, tablas 1-4 (redefinición del género; definición del grupo *tenuis*; clave para las especies; adiciones y correcciones a las descripciones de *Protoneura macintyreii* Kennedy, *P. cintilla* Cowley & Gloyd, *P. tenuis* Selys y *P. woytkowskii* Gloyd; se establecen relaciones evolutivas entre las especies del género y se propone un posible centro de origen; ilustraciones de las especies tratadas de: cabeza en vista anterior, protórax en vista lateral, pterotórax en vista dorsal, abdomen en vista dorsal, lígula genital en vista dorsal y lateral, cercos en vista lateral y dorsal, mapa de distribución, tablas con medidas de cabeza, fémur y tibia y abdomen).

Diagnosis

Único Protoneurinae con la siguiente combinación de caracteres: Contextura sumamente grácil, relación largo máximo/ancho máximo del abdomen mayor a 40; paraproctos muy desarrollados; CuP&AA' ausente.

Redescripción

- Coloración del dorso de la cabeza oscura.
- Coloración del mesotórax oscura o con bandas claras.
- Frente angulosa.
- Antenifer con carina dorsal, que separa dos superficies, anterior y dorsal planas.
- Lóbulos del margen posterolateral de protórax desarrollados.
- Espinas tibiales cortas.
- Diente subapical de las uñas tarsales bien desarrollado.
- Pterostigma tan grande como la celda sobre la que se encuentra o ligeramente más chico.
- Segundo espacio antenodal más corto que el primero y el tercero.
- Árculo se origina distal a la segunda antenodal.
- IR2 se origina del subnodo.
- IR2 y RP'' separadas por una cruzada luego de su origen.
- CuP&AA'' ausente.

- MP alcanza el margen alar en o a menos de una celda luego de la cruzada descendente del subnodo.
- Pliegue interno de la lígula genital presente o ausente.
- Lóbulos del tercer segmento de la lígula genital presentes o ausentes.
- Espinas en el primer segmento de la lígula genital presentes o ausentes.
- Forma de los cercos variable, no forcipados, no filiformes. Rama ventral ausente, estructuras accesorias de los cercos presentes, generalmente de posición interna.
- Cercos generalmente más largos que el décimo segmento abdominal.
- Paraproctos desarrollados, subiguales, ligeramente más cortos o más largos que los cercos.

Sinapomorfías obtenidas en el análisis cladístico:

No fueron obtenidas en el análisis sinapomorfías en común para las tres especies del género incluidas.

Discusión taxonómica

Protoneura posee unas 20 especies distribuidas principalmente en el norte de América del Sur, América Central y las Antillas (mapa 8). Su límite austral corresponde a Bolivia (*P. tenuis*). Selys (1860) redescubre a *Protoneura capillaris* (Rambur) y nombra una nueva especie: *P. tenuis*. Asimismo, redescubre el género sobre la base de las siguientes características: RP y MA se originan de una misma rama y se mantienen juntas por una corta distancia; MP alcanza el margen alar ligeramente distal de la descendente del subnodo; CuP&AA' ausente; pterostigma alargado, tan largo como la celda sobre la que se encuentra; alas estrechas; tibias con espinas cortas; patas cortas; abdomen largo y delgado.

Williamson (1915) describe tres nuevos géneros relacionados a *Protoneura*: *Epipleoneura*, *Epipotoneura* y *Psaironeura*; transfiere *Protoneura sancta* al último de ellos y redefine a *Protoneura* sobre la base de las siguientes características alares: Alas estrechas, ancho un sexto del largo; primer espacio antenodal más largo que el tercero y el doble que el segundo; IR2 se origina del subnodo; RP2 se origina en la quinta posnodal en el ala anterior; RP''

alcanza el margen alar distal al nivel del pterostigma; MP no cruza la descendente del subnodo.

Cowley (1941) define el grupo *tenuis*, presenta una clave para las especies del género, realiza correcciones a las descripciones de *Protoneura macintyreii*, *P. cintilla*, *P. tenuis* y *P. woytkowskii* y redefine a *Protoneura* de la siguiente manera: MP alcanza el margen alar en o a menos de una celda distal a la descendente del subnodo; ancho de las alas menos de un sexto del largo; RP¹ proximal al subnodo; RP se origina entre la cuarta y la sexta posnodal en el ala anterior, y entre la tercera y la cuarta en el ala posterior; RP² sobrepasando el pterostigma o a nivel de la parte distal del mismo.

No fueron encontradas sinapomorfias en el análisis cladístico. Las tres especies incluidas en el análisis aparecen en el árbol de manera pectinada, formando un grupo parafilético, las mismas difieren en caracteres de la lígula genital (caracteres 24 y 28, presencia/ausencia de pliegue interno y morfología de los lóbulos laterales), cercos (caracter 32 presencia/ausencia de estructuras accesorias en la rama dorsal) y patrón de coloración (caracter 41, coloración del mesotórax con o sin bandas claras).

Como ya fue destacado en el párrafo anterior, existe en las especies de *Protoneura* una gran variación en la morfología de las estructuras diagnósticas: los cercos pueden presentar una rama ventral poco desarrollada o ausente; las estructuras accesorias, en caso de estar presentes, muestran distinta posición y forma; la lígula genital puede presentar o no pliegue interno, y la forma del tercer segmento y los lóbulos laterales (en caso de estar presentes) es muy variada, pudiendo presentar o no, espinas en el segmento I. El patrón de coloración de cabeza y mesotórax, relativamente uniforme en otros géneros, también varía, puede ser uniformemente negro o bien presentar patrones claros de coloración.

Los caracteres alares, relativamente uniformes dentro del taxa, son convergentes con los de otros géneros, y muestran reversiones, por sí solos no definen al grupo.

Numerosas especies de este taxón han sufrido cambios de género y con exclusión de los géneros monotípicos y *Neoneura*, los restantes taxa poseen miembros ubicados previamente en *Protoneura*.

Como conclusión, en este trabajo se considera que este grupo no conforma un género bien definido, mereciendo una detallada revisión.

Psaironeura Williamson 1915

- 1915 *Psaironeura* Williamson: 618-620, 629-630, 632-635, 643-645; lámina 42: fig. 9, lámina 43: fig. 21, lámina 44: figs. 31 y 32; tabla (*gen. nov.*; especie tipo: *Protoneura remissa* Calvert; clave para las especies y los géneros *Epipoleoneura* Williamson, *Epipotoneura*, *Protoneura* Selys y *Psaironeura*. *Psaironeura cerasina* sp. nov.; *Protoneura sancta* Selys y *P. tenuissima* Selys son transferidas al nuevo género; tabla con caracteres alares; ilustraciones de tórax, cercos en vista lateral y fotos de las alas).
- 2004 *Psaironeura* Garrison: 83-89; figura 1: ilustraciones a-e, ; figura 2: ilustraciones a-e, figura 3: ilustraciones a-e, figura 4: ilustraciones a-n, figura 5, figura 6 (reseña histórica del género; sinónimia de *Psaironeura machadoi* De Marmels con *P. bifurcata*; clave para diferenciar *P. bifurcata* de *P. tenuissima* (Selys); ilustraciones de variación morfológica de cercos en *P. bifurcata* y *P. tenuissima*; mapas de distribución).

Diagnosis

Único Protoneurinae con la siguiente combinación de caracteres: Cercos foliosos o tórax de color predominantemente rojo; espacios antenodales subiguales; lóbulos del tercer segmento de la lígula genital largos y recurvados; paraproctos vestigiales; CuP&AA' ausente.

Redescripción

- Coloración del dorso de la cabeza verde o negro metálico.
- Coloración del pterotórax verde oscuro metálico o rojo con zonas dorsales negras.
- Frente angulosa.
- Antenifer cilíndrico.
- Lóbulos del margen posterolateral de protórax desarrollados.

- Espinas tibiales cortas.
- Diente subapical de las uñas tarsales bien desarrollado.
- Pterostigma tan grande como la celda sobre la que se encuentra.
- Espacios antenodales subiguales.
- Árculo originándose distal la segunda antenodal.
- IR2 se origina en el subnodo o distal al mismo.
- IR2 y RP'' unidas luego de su origen o separadas por una cruzada muy corta.
- CuP&AA' ausente.
- MP alcanza el margen alar en la descendente del subnodo o ligeramente antes.
- Pliegue interno de la lígula genital presente, largo, no contactando el segmento III.
- Lóbulos del tercer segmento de la lígula genital largos y recurvados.
- Espinas en el primer segmento de la lígula genital presentes.
- Cercos de forma variada, generalmente forcipados, foliosos o filiformes, rama ventral presente, estructuras accesorias de los cercos variables.
- Cercos más largos que el segmento abdominal X.
- Paraproctos vestigiales.

Autapomorfías obtenidas en el análisis cladístico:

1. MP muy corta, no alcanza la cruzada descendente del subnodo. Caracter 14: 2→ 3 (compartido con *Junix novilla*, *Phasmoneura exigua* y *Nososticta salomonis*).
2. Estructuras accesorias de la rama ventral del cerco ausentes. Caracter 32: 1→ 0 (estado compartido con *Epipleoneura lamina* y *Protoneura capillaris*).

Discusión taxonómica

Se reconocen actualmente cuatro especies para el género. Dos de ellas (*Psaironeura remissa* y *P. selvatica* Esquivel) se distribuyen en América Central (mapa 9), presentan cercos foliosos, sin estructuras accesorias y coloración verde metálica. *Psaironeura bifurcata* y *P. tenuísima* se

distribuyen en América del Sur (mapa 9), sus cercos son filiformes, presentan estructuras accesorias, y el color predominante del tórax es rojo (Garrison, 2004).

Williamson (1915) describe a *Psaironeura* sobre la base de *Protoneura remissa* Calvert y una nueva especie: *P. cerasina*. No aporta una diagnosis del género, describiéndolo a través de la tabulación de caracteres alares y clave donde son incluidos *Epipleoneura*, *Epipotoneura* y *Protoneura*.

Las características que Williamson (1915) describe para el género son: Espacios antenodales subiguales; RP'' proximal al subnodo; RP2 se origina en la cuarta posnodal en el ala posterior; IR1 se origina en la novena posnodal en el ala anterior y en la séptima u octava en el ala posterior; MPalcanza el margen alaren la descendente del subnodo; IR2 se origina distal al subnodo; RP''e IR2 se originan separadas en el ala anterior, CuP&AA' ausente.

Ninguna de las autapomorfías obtenidas es única para el género. Las estructuras accesorias de la rama ventral del cerco, ausentes en *Psaironeura remissa* y *P. selvatica*, se encuentran presentes en el resto de las especies (*P. bifurcata* y *P. tenuissima*).

Williamson (1915) define el género exclusivamente sobre la base de los caracteres alares, los cuales no aportan información concluyente, mostrando fuertes paralelismos en Protoneuridae. Este género posee poca coherencia interna, como fue expuesto anteriormente, *Psaironeura tenuissima* y *P. bifurcata*, parecen más relacionados a *Lamproneura lucerna* sobre la base a la morfología de los cercos (De Marmels, 2003), diferenciándose de otros taxa sobre la base de la coloración predominantemente roja. La morfología de los cercos de *Psaironeura remissa* y *P. selvatica* no guardan similitud con los de otros taxa y su patrón de coloración es similar al de *Amazonaura*, *Forcepsioneura* y *Lamproneura lucerna*. Un análisis de las cuatro especies de *Psaironeura* probablemente resultaría en una escisión del mismo en dos grupos de dos especies cada uno, con relaciones por el momento inciertas con otros taxa.

Para una correcta definición del grupo, se debería estudiar un número mayor de ejemplares.

Por otro lado, recolecciones más intensivas y revisiones de las colecciones existentes seguramente aportarán nuevas especies al género, que podrían servir para esclarecer la situación del mismo. Garrison (2004) cita una especie no descrita aún, cercana a *P. remissa* y con distribución en Panamá, Venezuela, Colombia y Ecuador.

Roppaneura Santos 1966

- 1966 *Roppaneura* Santos: 1-5, ilustraciones 1-11 (*gen. nov.*; especie tipo: *Roppaneura beckeri* *sp. nov.*; localidad tipo: Morro de Ferro, Pocos das Caldas, Minas Gerais. Serie típica: holotipo macho y alotipo (MNRJ) descripción de macho y hembra; caracterización del género; ilustraciones de alas en vista general y detalle, pterostigma, lámina mesostigmal, tórax en vista dorsal, cabeza en vista dorsal, cercos en vista lateral, ventral y dorsal y lígula genital en vista lateral).

Diagnosis

Único Protoneurinae con la siguiente combinación de caracteres: Paraproctos vestigiales; Coloración del abdomen amarilla; CuP&AA' ausente.

Redescripción

- Coloración del dorso de la cabeza negro metálico con una franja posterior más clara.
- Coloración del mesotórax con bandas claras.
- Frente angulosa.
- Antenifer cilíndrico.
- Lóbulos del margen posterolateral de protórax desarrollados.
- Espinas tibiales cortas.
- Diente subapical de las uñas tarsales bien desarrollado.
- Pterostigma muy reducido menos de media celda.
- Segundo espacio antenodal más corto que el primero y el tercero.
- Árculo distal a la segunda posnodal.
- IR2 se origina en el subnodo.
- IR2 y RP'' separadas luego de su origen por una cruzada corta.
- CuP&AA' ausente.

- MP alcanza el margen alar en la segunda celda posnodal.
- Pliegue interno de la lígula genital presente, largo.
- Lóbulos del tercer segmento de la lígula genital largos y recurvados.
- Espinas en el primer segmento de la lígula genital presentes.
- Cercos forcipados, filiformes, rama ventral corta y roma, estructuras accesorias presentes, de posición basal-interna.
- Cercos más largos que el segmento abdominal X.
- Paraproctos vestigiales.
- Coloración del abdomen amarilla.

Autapomorfías obtenidas en el análisis cladístico:

1. MP entre dos y cuatro celdas posterior a la descendente del subnodo. Caracter 14: 2 → 1 (compartida con *Peristicta*).
2. Pterostigma menos de $\frac{1}{2}$ del largo de la celda sobre la que se encuentra. Caracter 17: 0 → 1 (compartida con *Peristicta gauchae*).
3. Patrón de coloración del mesotórax con bandas claras. Caracter 41: 1 → 0 (estado compartido con *Protoneura tenuis*, *P. amatoria* y *Neoneura*).
4. Abdomen uniformemente amarillo. Caracter 42: 0 → 1 (única).

Discusión taxonómica

Este género monotípico, exclusivo de Brasil (mapa 1) es fácilmente distinguible por ser el único Protoneuridae que posee un color predominantemente amarillo. Merece ser destacado que la larva de *Roppaneura beckerii* (no descripta aún) es la única en la familia que ha sido registrada criando en fitotelmatas (Machado, 1976).

Santos (1966) al describir un género monotípico, destaca la dificultad de identificar aquellos caracteres importantes en la diagnosis genérica, de aquellos de importancia específica, y define a *Roppaneura* a partir de las siguientes características alares: nueve o diez posnodales en ala anterior, ocho en ala posterior; relación de los espacios antenodales 1,7:1,1:2,3; RP”

proximal al subnodo; RP2 se origina en la tercer posnodal en el ala anterior y en la segunda en el ala posterior; IR1 se origina a nivel de la quinta o sexta posnodal en el ala anterior y en la sexta o séptima en el ala posterior; MP alcanza el margen alar a nivel de la segunda celda posnodal en ala posterior y a nivel de la mitad de la segunda celda en el ala anterior; IR2 se origina en el subnodo; IR2 & RP'' se originan separadas; CuP&AA' ausente; pterostigma muy reducido.

Según Santos (1966), y exclusivamente sobre la base de su robustez, este género estaría cercano a *Neoneura*, del cual difiere por la nervadura CuP&AA' ausente. La relación con otros géneros no es clara.

A partir del análisis cladístico, *Roppaneura beckeri* aparece como un taxón definido y separado claramente de otros géneros, el abdomen uniformemente amarillo es la característica distintiva y autapomorfía de este género monotípico, la longitud de MP también aparece como una autapomorfía compartida sólo con *Peristicta*, al igual que el pterostigma reducido (compartido con *Peristicta gauchae*).

Las bandas claras del mesotórax (reversión única) también representan una autapomorfía útil en la diagnosis.

Debe ser destacado que la morfología de la lígula genital es compartida con los integrantes del nodo 18, y los cercos son sumamente similares a los de *Amazonaura* y *Forcepsioneura*, para ampliar esta discusión ver la sección de relaciones filogenéticas internas de Protoneurinae.

3.3. Revisión del género *Peristicta* Hagen in Selys 1860.

- 1860 *Peristicta* Hagen in Selys: 14 (*Peristicta* como un subgénero de *Alloneura* Selys; especie tipo: *Peristicta forceps* sp. nov.; localidad tipo: Brésil (sic!). Serie típica: holotipo macho).

Diagnosis

Único Protoneurinae con la siguiente combinación de caracteres: Rama ventral de los cercos curvándose hacia adentro siguiendo el margen del segmento abdominal X; MP alcanza el margen alar entre la segunda y quinta celda luego de la descendente del subnodo; CuP&AA' presente.

Redescripción

- Dorso de la cabeza negro con reflejos verde metálico.
- Mesotórax de coloración negra con reflejos verde metálico.
- Frente angulosa.
- Antenifer con carina dorsal, que separa dos superficies planas, una anterior anterior y una dorsal.
- Lóbulos del margen posterolateral de protórax desarrollados.
- Espinas tibiales cortas.
- Diente subapical de las uñas tarsales bien desarrollado.
- Pterostigma tan largo como la celda sobre la que se encuentra, reducido en *Peristicta gauchae*.
- Segundo espacio antenodal más corto que el primero y el tercero.
- Árculo generalmente distal a la segunda antenodal.
- Origen de IR2 en el subnodo.
- IR2 y RP'' separadas por una cruzada luego de su origen.
- CuP&AA' presente.
- MP alcanza el margen alar entre la segunda y quinta celda luego de la descendente del subnodo.
- Dos nervaduras adicionales entre RP1 y RP2.
- Pliegue interno de la lígula genital presente, corto.
- Lóbulos del tercer segmento de la lígula genital presentes (con la excepción de *Peristicta jalmosi*).
- Espinas del primer segmento de la lígula genital presentes.

- Cercos forcipados, rama ventral presente, curvándose hacia adentro siguiendo el margen del segmento abdominal X, estructuras accesorias de los cercos presentes, de posición ventral a interna.
- Cercos más largos que el segmento abdominal X (con la excepción de *Peristicta gauchae*).
- Concentraciones de pelos en la cara interna de los cercos (con la excepción de *Peristicta gauchae*).
- Paraproctos vestigiales.

Sinapomorfías obtenidas en el análisis cladístico:

1. Carina dorsal del antenifer presente. Caracter 1: 0 → 1 (compartida con el nodo 35: Protoneurinae, con posteriores reversiones).
2. MP de longitud media, extendiéndose entre dos y cuatro celdas luego de la descendente del subnodo. Caracter 14: 2 → 1 (compartida con *Roppaneura beckerii*).
3. Dos nervaduras adicionales entre RP1 y RP2. Caracter 16: 0 → 1 (compartida con *Neoneura*).

Discusión Taxonómica

Hasta el presente, el género agrupaba cinco especies: *P. aeneoviridis* de Argentina, Brasil y Paraguay; *P. forceps* de Brasil; *P. gauchae* de Brasil y *P. lizeria* y *P. misionera* Jurzitza de Argentina (mapa 6).

Aquí se postula la sinonimia de *Peristicta misionera*, con *P. aeneoviridis* y se describen tres nuevas especies para Brasil.

Hagen *in* Selys (1860) describe a *Peristicta* sobre la base de una nueva especie: *Peristicta forceps*, caracterizando al género a través de las siguientes características: RP y MA se originan de una misma rama manteniéndose juntas por una corta distancia; MP de cuatro celdas de longitud; CuP&AA' presente; IR2 se origina de la segunda posnodal; pterostigma romboidal, ligeramente más corto que la celda sobre la que se encuentra; alas cortas,

ligeramente ensanchadas; escapo de las antenas casi tan longitud como el pedicelo; abdomen longitud y delgado; cercos más largos que el segmento abdominal X; paraproctos ausentes.

Más allá de las sinapomorfias obtenidas, discutidas más abajo, las características morfológicas son uniformes, fundamentalmente en lo que respecta a la morfología de los cercos. Los mismos presentan dos ramas: una dorsal y una ventral. La rama dorsal es gruesa, forcipada y más larga que el segmento abdominal X, posee estructuras accesorias en forma de placa, de posición interna o interna-ventral, sobre la cual se observan concentraciones de pelos. La rama ventral es delgada y filiforme, casi tan larga como la dorsal, curvada hacia la línea media ventral del abdomen, siguiendo el margen del segmento abdominal X.

Los cercos de *Peristicta gauchae* se diferencian del patrón básico, por ser más cortos que el segmento abdominal X y carecer de concentraciones de pelos. Sin embargo, su morfología conserva los demás rasgos distintivos del género.

El patrón de coloración es uniforme dentro del género. Se caracteriza por el color negro con reflejos verde metálicos en la zona dorsal de cabeza y tórax y color negro o pardo oscuro en el abdomen. La coloración de la zona ventral de estos tagma se caracteriza porque puede presentar colores algo más claros, que varían desde el pardo claro hasta el amarillo claro. La extensión de las zonas claras ventrales puede estar muy reducida (*Peristicta forceps*, acotadas al pectus), o bien extenderse hasta la línea media lateral en tórax y abdomen (*P. gauchae*).

La nerviación alar es relativamente uniforme, la mayor variación intra e interespecífica se observa en la longitud de MP, que puede variar de 5 celdas distal a la descendente del subnodo en *Peristicta forceps* a excepcionalmente solo una celda en *P. janiceae* (12% de los casos en el ala anterior y 5% en el ala posterior de esta especie).

La lígula genital muestra una amplia variación morfológica, pudiendo estar presentes o ausentes el ápice bilobulado y los lóbulos laterales. Estos últimos pueden variar desde alargados y curvos, en *Peristicta forceps*, hasta reducidos y ligeramente rectangulares, en *P. aeneoviridis*.

Peeristicta conforma un clado monofilético, con un soporte alto (74). Las sinapomorfias obtenidas merecen los siguientes comentarios: La longitud de MP y la presencia de dos nervaduras adicionales entre RP1 y RP2 son caracteres útiles para la diagnosis del género y lo definen como grupo monofilético. A pesar de ser compartidos con *Roppaneura beckeri* el primero y con *Neoneura bilinearis* el segundo, ambos taxa se encuentran alejados en la topología del árbol obtenido.

Con la exclusión de *Peristicta gauchae*, en la base del clado, las restantes especies comparten la presencia de concentraciones de pelos en la cara interna de los cercos (caracter 33: 0 → 1).

Peristicta aeneoviridis Calvert 1909

- 1909 *Peristicta aeneoviridis* Calvert: 211-212; lamina VI: figura 24 (*sp. nov.*; localidad tipo: Sapucay, Paraguay. Serie típica: holotipo macho (USNM); descripción; ilustraciones de cerco en vista dorsal).
- 1913 *Peristicta aeneoviridis*. Ris: 71-72 (descripción de la hembra; registro para Misiones, Argentina; tres machos, una hembra).
- 1947 *Peristicta aeneoviridis*. Fraser: 431 (registro para Misiones, Argentina; bajo Platystictidae)
- 1972 *Peristicta aeneoviridis*. Santos: 143-144, 6 figuras (descripción de la larva; Paraná, riacho a 50 km de Curitiba-Ponta grossa; ilustraciones de antena, vista general dorsal, segmentos abdominales V-X, labio en vista dorsal, palpos labiales en vista dorsal y laminillas caudales en vista lateral. No es posible precisar con seguridad si la larva descrita es coespecífica con *P. aeneoviridis*).
- 1981 *Peristicta misionera* Jurzitza: 227-230, 8 figuras (*sp. nov.*; localidad tipo: arroyo Yacú chico, Iguazú, Misiones, Argentina. Serie típica: holotipo macho, 9 paratipos macho (LN); ilustraciones de lígula genital en vista lateral y dorsal, cercos en vista lateral, posterior, dorsal y ventral, detalle de pterostigma en ala anterior y posterior).

Material examinado:

ARGENTINA - Misiones, Puerto Iguazú, arroyo frente al camping “El Pindó”. Muzón col. 19/9/1988; 5♂ MLP. Misiones A° Yaza y Rut. Prov. 14. Muzón col. 11/4/1991; 3♂ (MLP). Misiones, Puerto Piray. Muzón col. 10/4/1991; 2♂♂(MLP). Entre Ríos, A° El Palmar, La Glorieta. Muzón col. 9/1987; 4♂♂ (MLP).

PARAGUAY – **Holotipo** ♂ – Sapucay, Foster col. 11/1899. **USNM**. Santa Isabel, A° Leprosario. Bulla col. 7/3/1979. 1 ♂, 1 ♀ (MLP).

URUGUAY - A° del Cordobés. Achaval col. 22/1/1967; 1♂ (MLP). Quebrada de los cuervos. Carbonel col. 15/12/1952; 2♂♂ (MLP).

Ris (1913) describe la hembra de *Peristicta aeneoviridis*, sobre la base de un ejemplar capturado junto con tres machos, en misiones, argentina. menciona que aún teniendo en cuenta las diferencias en la longitud de MP, es improbable que la hembra no pertenezca a *P. aeneoviridis*.

Santos (1968b) aporta información de la variación de caracteres alares así como ilustraciones de *Peristicta aeneoviridis*. Las ilustraciones de la lígula genital no concuerdan con la del holotipo de *P. aeneoviridis*. Los caracteres alares muestran diferencias con el material de *Peristicta aeneoviridis* revisado, las más importantes de las cuales son MP de 0.5 a 1.5 celdas distal a la cruzada descendente del subnodo en material del río Mutum, Espirito Santo, Brazil. Al revisar la colección del MNRJ, fueron encontrados los ejemplares examinados por Santos (1968b), a partir de los cuales se describen dos nuevas especies tratadas más abajo.

Jurzitza (1981) describe su nueva especie *Peristicta misionera*, sobre la base de 10 ♂♂ de Iguazú, Argentina. A través de la comparación con el holotipo de *P. aeneoviridis*, la descripción original y material determinado por el mismo Jurzitza como *P. misionera*, se propone la sinonimia con *P. aeneoviridis*.

Cabe mencionar que para establecer su nueva especie, Jurzitza tomó en cuenta, en parte, la información de Santos (1968b).

Redescripción del holotipo:

Pterotórax, alas, cercos y lígula genital del holotipo figuras III-1 a III-6.

El holotipo se encuentra en excelente estado de conservación, la cabeza se encuentra fijada al tórax con una minucia y adhesivo. Sólo falta la pata anterior derecha y existe un desplazamiento lateral entre los segmentos abdominales III y IV

La descripción de Calvert (1909) es precisa con respecto al patrón de coloración y los caracteres alares. Sólo están ilustrados, de manera esquemática, los cercos en vista dorsal. La presencia de la rama ventral no se menciona en la descripción original, sin embargo, ha sido observada en el holotipo. La misma es delgada y filiforme, casi tan larga como la rama dorsal, curvada hacia la línea media ventral del abdomen, siguiendo el margen del segmento abdominal X.

La lígula genital (fig. III-6) no fue descrita por Calvert (1909). En el holotipo se encuentra protruida, pudiéndose observar las espinas del segmento I y el pliegue interno del segmento II. El segmento III posee el ápice bilobado y dos procesos laterales rectangulares, más cortos que anchos.

Caracteres alares:

Ala anterior (figura III-1): **CuP** de una celda de longitud. **Mp** se extiende una celda y media posterior a la vena descendente del subnodo (dsn); origen de **RP2** a nivel de la cuarta posnodal; **IR1** a nivel de la sexta o la séptima posnodal; primer y tercer **espacios antenodales** aproximadamente iguales, el segundo más corto; **arculus** a nivel de la segunda antenodal; origen de **IR2** a nivel de la vena que desciende del subnodo; 12 **posnodales**; **pterostigma** pequeño, margen posterior aproximadamente $\frac{3}{4}$ de la longitud de la celda sobre la que se encuentra.

Ala posterior (figura III-2): **CuP** de una celda de longitud. **Mp** se extiende dos celdas y media posterior a la vena descendente del subnodo (dsn); origen de **RP2** a nivel de la tercera posnodal; **IR1** a nivel de la sexta posnodal; primer y tercer **espacios antenodales** aproximadamente iguales, el segundo más corto; **arculus** a nivel de la segunda antenodal; origen de **IR2** a nivel de la vena que desciende del subnodo; 10 **posnodales**; **pterostigma** pequeño, margen posterior aproximadamente $\frac{3}{4}$ de la longitud de la celda sobre la que se encuentra.

Etiquetas del holotipo:

- 1- “Type macho” manuscrito, “PERISTICTA AENEOVIRIDIS CALV.” manuscrito, “PP Calvert det. 1909 An Car Mus. VI p.” impreso, “211” manuscrito “ORIG. Pl o e. VI f. 124” manuscrito, (Pl o e.no claramente legible). Tinta negra, papel blanco.
- 2- “SAPUCAY, PARAGUAY. NOV., 1899. W.T. FOSTER COLLECTOR’S No. 18” manuscrito. Tinta negra, papel blanco.
- 3- “TYPE No” impreso, “66421” manuscrito, “USNM” impreso. Tinta negra, papel rojo.

Variación intraespecífica

Cercos y lígula genital figuras III-12 a III-16.

Coloración:

Pterotórax: en algunos ejemplares, el color verde oscuro iridiscente del holotipo se extiende ventralmente, alcanzando el metepimeron. Generalmente, el color verde oscuro iridiscente se vuelve negro en la zona más ventral, y una banda negra ocupa la mitad anterior de la sutura metapleuraleal.

Caracteres alares:

Ala anterior: **Mp** se extiende 1.2 (10%) a 1.5 (90%) celdas posterior a la vena descendente del subnodo (dsn); origen de **RP2** a nivel de la tercera (10%), cuarta (80%) o quinta (10%) posnodal; **IR1** a nivel de la quinta(10%), sexta (40%), séptima (40%) u octava (10%) posnodal; **arculus** a nivel de la segunda antenodal (10%) o distal (90%); origen de **IR2** a nivel de la vena que desciende del subnodo; 9-12 **posnodales**; **pterostigma** pequeño, margen posterior de $\frac{1}{2}$ a $\frac{3}{4}$ la longitud de la celda sobre la que se encuentra.

Ala posterior: **Mp** se extiende 1.5 (10%), 2 (20%) o 2.5 (70%) celdas posterior a la vena descendente del subnodo (dsn); origen de **RP2** a nivel de la tercera (80%) o cuarta (20%) posnodal; **IR1** a nivel de la quinta (10%), sexta (70%) o séptima (20%) posnodal; origen de **IR2** a nivel de la vena que desciende del subnodo; 8-9 **posnodales**; **pterostigma** pequeño, margen posterior de $\frac{1}{2}$ a $\frac{3}{4}$ la longitud de la celda sobre la que se encuentra.

Redescripción de la hembra

Medidas (mm.): ala anterior: 16.4, abdomen: 26.2.

Coloración:

Cabeza: dorsalmente negra, con manchas postoculares, barra occipital y frente pardo. Postclipeo y anteclypeo pardo claro, el último con sus márgenes proximal y lateral negro. Labio pardo claro, con un área proximal más oscura.

Protórax: negro, con una banda pardo claro a ambos márgenes de los lóbulos posterior y medio, prolongándose dorsalmente en el lóbulo anterior.

Pterotórax: mitad superior del mesepisterno y mesepimeron negro, mitad inferior del mesepisterno pardo; metepisterno amarillo claro, con un área anterior pardo claro, sutura interpleural con una banda negra en los 2/3 anteriores; metepimeron pardo claro. Patas: pardo claro, fémur con un área distal negra, pretarso con una mancha negra proximal.

Abdomen: segmentos I-II pardo, dorsalmente más oscuros. Segmentos III-VI dorsal y ventralmente pardos, más claros en los márgenes, con una mancha latero-proximal más oscura. Mitad dorsal de los segmentos VII-X pardo, mitad ventral más oscura.

Caracteres alares:

Ala anterior: **CuP** de una celda de longitud. **Mp** se extiende una celda y media posterior a la vena descendente del subnodo (dsn); origen de **RP2** a nivel de la cuarta posnodal; **IR1** a nivel de la sexta posnodal; primer y tercer **espacios antenodales** aproximadamente iguales, el primero ligeramente más corto, segundo espacio antenodal el más corto; **árculus** distal al nivel de la segunda antenodal; origen de **IR2** en la vena que desciende del subnodo; nueve **posnodales**; **pterostigma** pequeño, margen posterior $\frac{3}{4}$ la longitud de la celda sobre la que se encuentra.

Ala posterior: **CuP** de una celda de longitud. **Mp** se extiende 2.2 celdas posterior a la vena descendente del subnodo (dsn); origen de **RP2** a nivel de la tercera posnodal; **IR1** a nivel de la sexta posnodal; primer y tercer **espacios antenodales** aproximadamente iguales, el primero

ligeramente más corto, segundo espacio antenodal el más corto; **arculus** a nivel de la segunda antenodal; origen de **IR2** a nivel de la vena que desciende del subnodo; ocho **posnodales**; **pterostigma** pequeño, margen posterior $\frac{3}{4}$ de la longitud de la celda sobre la que se encuentra.

Peristicta forceps Hagen in Selys 1860.

- 1860 *Peristicta forceps* Hagen in Selys: 14 (*Peristicta* como un subgénero de *Alloneura* Selys; especie tipo: *Peristicta* Hagen in Selys *sp. nov.*; localidad tipo: Brésil (sic!). Serie típica: holotipo macho).
- 1919 *Peristicta forceps*. Munz: 25, 63, 122; lámina XIX, figura 134 (clave para la identificación de los géneros de Zygoptera; ilustraciones del ala de un ejemplar hembra).

Material examinado:

ARGENTINA - Corrientes, A° Payubre, Rut. Prov. 29 aproximadamente a 25 km de Mercedes, 29°1'41S'' 58°10'28''N. Pessacq & Muzón col. 21/2/2003; 3♂♂, 1♀ (MLP). Idem. anterior, excepto Pessacq col. 21/2/2003; 23♂♂, 2♀, 1♂y 1♀ en tándem; 2♂, 2♀ larvas de último estadio, criadas y emergidas en laboratorio; 4 ♂, 1♀ larvas de último estadio (MLP). Entre Ríos, A° Colman y Rut. Nac14, 32°23'36''S 58°16'42''N. Pessacq col. 19/2/2003; 3♂♂ (MLP). Delta río Paraná. Col. Heppers. 11/1967; 2♂♂, 1♀ (MLP). Entre Ríos, A° Perrucho Verne y Rut. Nac14 km 355. Col. Flint. 16/11/1973; 1♂(RG).

URUGUAY- Aguas Blancas. Col. Achaval. 24/11/63; 1♂ (MLP).

Esta especie no ha sido registrada desde su descripción original.

El holotipo se encuentra en el Museo de Zoología Comparada de Harvard (MCZ). Imágenes del holotipo pueden ser vistas "on line" en: www.mcz.28168.oeb.harvard.edu.

En las imágenes puede observarse que el ejemplar se encuentra en muy mal estado de conservación; las alas anteriores se encuentran completas aunque dañadas, mientras que las alas posteriores se ven extensamente dañadas y flexionadas. El abdomen está roto,

aparentemente los últimos segmentos, incluyendo los cercos, están perdidos. Los primeros segmentos abdominales se encuentran pegados al tórax y separados del resto. Segmentos I-III cubiertos ventralmente de pegamento, de manera que la foseta y la lígula genital no se son observables.

La única fuente de caracteres diagnósticos preservada es el ala anterior. Afortunadamente, la lígula genital fue dibujada por Kenedy (1916b), aquí es reproducida en la figura III-11.

Las imágenes “on line” incluyen las etiquetas:

- 1- “Brasilia” manuscrito. Tinta negra, papel blanco muy avejentado.
- 2- “forceps” manuscrito. Tinta negra, papel blanco muy avejentado.
- 3- “Hagen” impreso. Tinta negra, papel blanco muy avejentado, etiqueta rota, separada por la mitad.
- 4- “Mus. Berol.” Impreso. Tinta negra, papel blanco muy avejentado.
- 5- “Type” Impreso, “12228” manuscrito. Tinta negra, papel rojo.
- 6- “penis drawn” manuscrito. Tinta negra, papel blanco muy avejentado.
- 7- “*Peristicta forceps* HOLOTYPE ♂” impreso, tinta azul, papel blanco.

Redescripción del macho

Medidas (n=10, mm): A° Payubre: ala anterior: 15.88 ± 0.2 , abdomen: 25.17 ± 0.53 ; A° Colman: ala anterior: 13.95 ± 0.2 , abdomen: 21.3 ± 1.27 ; A° Perrucho Verne: ala posterior: 15.5, abdomen: 24.3; Delta del Río Paraná: ala anterior: 16, abdomen: 25.7

Coloración:

Cabeza: negra. Labio y anteclípeo con una banda anterior amarillenta, genas celestes claro ventralmente este color se extiende como una banda bordeando el margen interno de los ojos.

Protórax: negro.

Pterotórax: negro, con reflejos verde iridiscentes, este color se extiende desde la carina dorsal hasta el mesepimeron, la sutura metapleurale o ligeramente más ventral. Resto del pterotórax amarillo claro. Patas: negras, margen posterior de las tibias amarillo claro.

Abdomen: negro, segmentos I-II con reflejos dorsales verde iridiscentes, segmentos V-X ventralmente más claros.

Caracteres alares:

Ala anterior: **CuP** de una celda de longitud. **Mp** se extiende 3 (40%), 3.5 (40%) o 4 (20%) celdas posterior a la vena descendente del subnodo (dsn); origen de **RP2** a nivel de la cuarta (90%) o quinta (10%) posnodal; **IR1** a nivel de la sexta (55%) séptima (40%) u octava (5%) posnodal; primer y tercer **espacios antenodales** aproximadamente iguales, el primero ligeramente más corto, segundo espacio antenodal el más corto; **arculus** distal (90%) o muy cerca (10%) del nivel de la segunda antenodal; origen de **IR2** a nivel de la vena que desciende del subnodo; **posnodales** 10 (35%), 11 (45%) o 12 (20%); **pteroestigma** pequeño, margen posterior $\frac{3}{4}$ la longitud de la celda sobre la que se encuentra.

Ala posterior: **CuP** de una celda de longitud. **Mp** se extiende 3.5 (5%), 4 (30%), 4.5 (30%), 5 (30%) o 5.5 (5%) celdas posterior a la vena descendente del subnodo (dsn); origen de **RP2** a nivel de la tercera (90%) o cuarta (10%) posnodal; **IR1** a nivel de la quinta (30%) o sexta (70%) posnodal; primer y tercer **espacios antenodales** aproximadamente iguales, el primero ligeramente más corto, segundo espacio antenodal el más corto; **arculus** distal (90%) o muy cerca (10%) del nivel de la segunda antenodal; origen de **IR2** a nivel de la vena que desciende del subnodo; 8 (20%), 9 (60%) o 10 (20%) **posnodales**; **pteroestigma** pequeño, margen posterior $\frac{3}{4}$ la longitud de la celda sobre la que se encuentra.

Ligula genital (fig. III-10, III-11) con pliegue interno bien desarrollado, segmento III con dos lóbulos laterales alargados y curvados hacia delante y ápice bilobulado. Espinas del segmento I presentes.

Cercos (figs III-7 a III-9) la rama dorsal forcipada, paralela al abdomen en vista lateral, más larga que el segmento abdominal X. Con un estructura accesoria en forma de placa, de posición interno-ventral, poco visible en vista lateral. Rama ventral delgada, se origina en la base de la rama dorsal, curvada hacia la línea media ventral del abdomen, siguiendo el margen del segmento abdominal X.

Paraproctos reducidos

Descripción de la hembra

Medidas (mm.): A° Payubre: ala anterior: 16.68 ± 0.65 , abdomen: 23.95 ± 0.72 .; Delta Río Paraná, ala anterior: 17.1, abdomen: 24.2.

Coloración:

Cabeza: Dorsalmente negra, con manchas postoculares, barra occipital y frente pardo claro. Postclipeo y anteclypeo pardo claro, el último con los márgenes proximal y laterales negros. Labio pardo claro, con un área proximal más oscura.

Protórax: pardo oscuro, con una banda castaño a ambos lados de los lóbulos posterior y medio, prolongándose dorsalmente en el lóbulo anterior.

Pterotórax: carina dorsal canela, mesotórax pardo o pardo oscuro, con una banda dorsal negra en el mesepisterno y la sutura mesopleural con una banda central negra. Metepímeron y metepisterno pardo, sutura metapleurale posteriormente negra.

Patas: canela, fémur con áreas laterales y posteriores pardo oscuro. Tibias de pardo a pardo oscuro.

Abdomen: segmentos I-VI pardo rojizos, dorsalmente negros. II-V con manchas latero-distales más oscuras y manchas latero-proximales más claras. Mitad dorsal de los segmentos VII-X pardo oscuro, mitad ventral pardo.

Caracteres alares:

Ala anterior: **CuP** de una celda de longitud. **Mp** se extiende 2.5 (40%) a 3.5 (60%) celdas posterior a la vena descendente del subnodo (dsn); origen de **RP2** a nivel de la cuarta posnodal; **IR1** a nivel de la sexta (80%) o séptima (20%) posnodal; **arculus** ligeramente distal o distal al nivel de la segunda antenodal; origen de **IR2** a nivel de la vena que desciende del subnodo; 9 (20%), 10 (20%) o 11 (60%) **posnodales**; **pterostigma** pequeño, lado posterior $\frac{3}{4}$ la longitud de la celda sobre la que se encuentra.

Ala posterior: **CuP** de una celda de longitud. **Mp** se extiende 3 (20%), 3.5 (40%), 4 (20%) o 5 (20%) celdas posterior a la vena descendente del subnodo (dsn); origen de **RP2** a nivel de la tercera posnodal; **IR1** a nivel de la quinta (40%) o sexta (60%) posnodal; primer **espacio**

antenodal más corto que el tercero, segundo más corto que el primero; **arculus** ligeramente distal o distal al nivel de la segunda antenodal; origen de **IR2** a nivel de la vena que desciende del subnodo; 8(20%) o 9(80%) **posnodales**; **pterostigma** pequeño, margen posterior $\frac{3}{4}$ la longitud de la celda sobre la que se encuentra.

Descripción de la larva

Vista general dorsal, laminillas caudales, labio y paraproctos figuras III-17 a III-22.

Medidas (n= 9; mm.): cabeza: ancho máximo: 2.85 ± 0.1 , longitud máxima: 1.54 ± 0.14 ;
prementon: longitud máxima: 2.46 ± 0.61 , ancho máximo 1.7 ± 0.14 ; longitud fémur I: 1.5 ± 0.1 , fémur II: 1.8 ± 0.1 , fémur III: 2.57 ± 0.11 ; longitud tibia I: 1.84 ± 0.074 , tibia II: 1.98 ± 0.04 , tibia III: 2.57 ± 0.09 ; longitud de esbozos alares externos: 3.83 ± 0.20 , esbozos alares internos: 3.98 ± 0.1 ; cercos: 0.2; laminillas caudales: 5.85 ± 0.4 .

Cabeza: ancho más de dos veces el largo, márgenes posterolaterales cóncavos, ángulo posterior con numerosas espinas. Margen posterior cóncavo. Antenas de seis segmentos.

Labio en posición de descanso (fig. III-19) alcanza la segunda coxa; prementón con una seta a cada lado; lados con una hilera de setas espiniformes. Setas palpaes (fig. III-19): cinco (80%) o cuatro (20%); diente móvil largo y agudo, 0.7 veces la longitud del margen distal del palpo.

Margen externo distal del palpo con cuatro o cinco pequeños dientes, margen interno distal con tres dientes y el diente terminal curvo típico. Fórmula mandibular (*sensu* Watson, 1956):

L 1+2345 0 ab; R 1-2345 y a:

Tórax: esbozos alares casi paralelos, alcanzando el sexto segmento abdominal.

Abdomen: cilíndrico. Cercos de macho y hembra como en figs. III-20 y III-21. Espinas distales en los lados de los segmentos V-X.

Laminillas caudales: oblongas, nodo poco marcado., con numerosas y finas setas en el margen apical. Coloración: parda, con manchas marginales más claras.

Laminilla caudal media (fig. III-18): Proporción longitud/ancho aproximadamente 3, ápice cóncavo. Carina ventral con numerosas setas cortas. Carina dorsal con aproximadamente 10-

15 setas cortas y gruesas en el tercio apical y 15-20 setas más finas en los dos tercios basales. Carina central con 25-30 setas cortas y gruesas.

Laminilla caudal central (figura III-17): Proporción longitud/ancho mayor a 3, ápice concavo o recto. Carina ventral con 10-20 setas cortas y gruesas en el tercio apical y 10-25 setas más finas en los dos tercios basales. Carina dorsal con 10-20 setas cortas y gruesas en el tercio apical y numerosas setas más finas en los dos tercios basales. Carina central con 25-30 setas cortas y gruesas.

Peristicta gauchae Santos 1968.

- 1968 *Peristicta gauchae* Santos: 79-80, figuras 1-7 (*sp. nov.*; localidad tipo: Río Pinto, a 93 kilómetros de la entrada de Sao Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil. Serie típica: holotipo macho; alotipo hembra, seis paratipos macho (MNRJ). Ilustraciones de cercos en vista dorsal, lateral y ventral, lígula genital en vista lateral y dorsal y detalles de pterostigmás en ala anterior posterior; comparación con otras especies del género).

Material examinado:

BRASIL – **Paratipo** ♂ - Río Grande do Sul, Rio Pinto. Santos col. 9/11/1967; MNRJ. Río Grande do Sul, Riacho entre Taimbas y Itambezimbo. Santos col. 31/1/1982; 3♂♂; MNRJ.

Esta especie, conocida sólo en el estado de Río Grande do Sul, Brasil, es fácilmente distinguible del resto de las especies sobre la base de la longitud de los cercos, más cortos que el segmento abdominal X. La coloración, si bien sigue el patrón del género, se caracteriza por presentar áreas claras algo más extendidas en la zona ventral del pterotórax y del abdomen.

La morfología de la lígula genital es muy similar a la de *Peristicta janiceae*, careciendo de los lóbulos apicales típicos de las demás especies.

Los caracteres alares siguen la diagnosis del género, con la excepción de la reducción del pterostigma (margen posterior menos que la mitad de la celda sobre la que se encuentra).

Peristicta lizeria Navás 1920.

- 1920 *Peristicta lizeria* Navás: 45-46, figura 1: ilustraciones a-b (*sp. nov.*; localidad tipo: Buenos Aires, Argentina. Serie típica: holotipo macho. Ilustraciones de cercos en vista lateral y dorsal).

Navás (1920) provee la descripción del patrón de coloración, caracteres alares, cercos e ilustraciones de los mismos en vista dorsal y lateral.

La provincia de Buenos Aires posee la odonatofauna mejor muestreada del país, sin embargo, *P. lizeria* no ha sido registrada desde su descripción original. La única especie del género registrada en el delta del Río Paraná ha sido *P. forceps*.

Peristicta janiceae sp. nov. Pessacq & Costa, enviado para publicar.

- 1968 *Peristicta aeneoviridis*. Santos: 223, 225-226, figuras (registro para Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil; variación de los caracteres de nerviación alar; ilustraciones de cercos en vista dorsal, lateral, dorsal y ventral; lígula genital en vista lateral y dorsal y pterostigma).

Material examinado:

BRASIL – **Holotipo** ♂ – Minas Gerais, Serra do Cipó, Santos col. 12/1947 (MNRJ). – **Paratipos:** idem holotipo; 11 ♂♂(MNRJ). Idem anterior excepto: Santos y Machado col. 17/1/1951; 1 ♂(MNRJ). Idem anterior excepto:; 1.XII.1963; 4 ♂(MNRJ). Estrada Belo Horizonte, Serra do Cipó. N.D. Santos, J.P.Machado y C.Borges col. 11-12/1963; 25 ♂♂(MNRJ). Serra do Caraça, Riacho dos Cascudos. N.D.Santos y L.F.Netto col. 14-15/12/1979; 4 ♂♂(MNRJ). Rio Caraças (cascada). N.D.Santos leg. y L.F.Netto col. 12/1979; 5 ♂♂(MNRJ). Diamantina. N.D.Santos col. 3/1962; 5 ♂♂(MNRJ). Gouvêa. N.D.Santos col.

3/1962; 5 ♂♂(MNRJ). Urobotanga, entrada Rio-Bahia, Rio Caratinga. N.D.Santos y J.P.Machado col. 8/2/1955; 4 ♂♂(MNRJ).

Etimología. Esta especie está dedicada a Janice Martins Costa, hija de Janira Newton Dias Dos Santos.

Descripción del holotipo

Medidas: Longitud total 37 mm., abdomen 35 mm., ala anterior 19 mm., ala posterior 18 mm.

Coloración.

Cabeza: Dorsalmente negra. Labio y anteclípeo con una delgada banda amarillo claro en su borde anterior; genas con un área inferior amarillo claro, la cual se extiende ventralmente como una banda bordeando el margen interno de los ojos.

Protórax: Negro. Lóbulo anterior con un área anterior amarillo claro.

Pterotórax: Patrón de coloración verde iridiscente extendiéndose desde la carina dorsal hasta el mesepímeron. Resto del pterotórax amarillo claro.

Patas: pardo claro, lado posterior de las tibias amarillo claro.

Abdomen: Segmentos I-VI pardo, VIII-X negros. Cercos negros.

Caracteres alares:

Ala anterior (fig. III-23): **cu-c** entre la primer y segunda antenodal. **CuP** de una celda de longitud. **Mp** con un longitud de dos celdas posterior a la descendente del subnodo. Origen de **RP2** a nivel de la quinta posnodal. **IR1** a nivel de la séptima y octava posnodal. Longitud del primer y tercer **espacio antenodal** aproximadamente igual, el segundo más corto. **Arculus** distal al nivel de la segunda antenodal. Origen de **IR2** a nivel de la vena descendente del subnodo. Trece **posnodales**. **Pterostigma** ligeramente más corto que la celda sobre la que se encuentra.

Ala posterior (fig. III-24): **cu-c** entre la primer y segunda antenodal. **CuP** de una celda de longitud. **Mp** con un longitud de tres celdas posterior a la descendente del subnodo. Origen de **RP2** a nivel de la tercera y cuarta posnodal. **IR1** a nivel de la séptima posnodal. Longitud del primer y tercer **espacio antenodal** aproximadamente igual, el segundo más corto. **Arculus** distal al nivel de la segunda antenodal. Origen de **IR2** a nivel de la vena descendente del subnodo. Trece **posnodales**. **Pterostigma** ligeramente más corto que la celda sobre la que se encuentra.

Ligula genital (fig. III-28 y III-29) pliegue interno bien desarrollado, segmento III con dos lóbulos laterales alargados y curvados hacia delante.

Cercos (fig. III-25 a III-27): la rama dorsal forcipada, paralela al abdomen en vista lateral, más larga que el segmento abdominal X; con un estructura accesoria en forma de placa, de posición interna, no visible en vista lateral. Rama ventral delgada, se origina en la base de la rama dorsal, curvada hacia la línea media ventral del abdomen siguiendo el margen del segmento abdominal X.

Paraproctos reducidos.

Variación intraespecífica.

Medidas (n=10, mm): Longitud total: $36 \pm 1,6$; ala anterior: $18,0 \pm 0,6$; ala posterior: $17 \pm 0,8$; abdomen: $32,7 \pm 1,34$.

Pterotórax: en algunos especímenes de Serra do Cipó, el patrón de coloración verde iridiscente se extiende ventralmente, alcanzando el metepímeron. Generalmente, la coloración verde iridiscente se torna negra ventralmente; una banda negra ocupa la mitad anterior de la sutura metapleural.

Caracteres alares:

Ala anterior: **cu-c** más cercana a la primera que a la segunda posnodal (10%); **Mp** se extiende 1 (12,5%), 1.5 (60%), 2 (25%) o 2,5 (2,5%) celdas posterior a la descendente del subnodo. **RP2** se origina entre la tercera y cuarta posnodal (5%), en la cuarta (85%) o entre la cuarta y

quinta (10%) posnodales. **IR1** a nivel de la sexta (12,5%), séptima (75%) u octava (12,5%) posnodal. **Arculus** casi en (10%) o distal del nivel de la segunda antenodal (90%). **Posnodales:** 9 (2.5%), 10 (10%), 11 (40%), 12 (37,5%) or 13 (10%).

Ala posterior: **cu-c** más cercana a la primera que a la segunda posnodal (10%); **Mp** se extiende 1 (5%), 1.5 (50%), 2 (22,5%) o 2,5 (22,5%) celdas posterior a la descendente del subnodo. **RP2** se origina justo antes del nivel de la tercera (20%) en la tercera (77,5%) o en la cuarta (2,5%) posnodal. **IR1** a nivel de la sexta (55%) o séptima (45%) posnodal. **Arculus** casi en (10%) o distal del nivel de la segunda antenodal (90%). **Posnodales:** 9 (2.5%), 10 (10%), 11 (40%), 12 (37,5%) or 13 (10%). **Posnodales:** 8 (2,5%), 9 (22,5%), 10 (60%) u 11 (15%).

Cercos: La placa de la rama dorsal, ligeramente observable en el holotipo en vista lateral, es algo visible en algunos especímenes de Diamantina y Serra do Cipó.

Peristicta jalmosi sp. nov. Pessacq & Costa, enviado para publicar.

Material examinado:

BRASIL – **Holotipo** ♂- Goiás, Reserva de la Universidad de Brasilia. N.D.Santos, H.Mesquita y L.F.Netto col. 8-14/2/1981 (MNRJ). **Paratipos:** Goiás, Chapada dos Veadeiros. N.D.Santos, H.Mesquita y L.F.Netto col. 14/2/1981; cinco ♂♂ (MNRJ). Goiás, Parque Nacional dos Veadeiros, Rio São Bartolomeu. N.D.Santos, H.Mesquita y L.F.Netto col. 14/2/1982; dos ♂♂ (MNRJ). Goiás, Entrada a Belo Horizonte, Brasilia. N.D.Santos, J.M.Costa y C. Borges col. 2/1981; dos ♂♂ (MNRJ). Minas Gerais, Urobotanga, entrada Rio-Bahia, Rio Caratinga. N.D.Santos y J.P.Machado col. 8/2/1955. ocho ♂♂ (MNRJ). Minas Gerais, Lagoa Santa, Fazenda Januária. Santos & Ulisses col. 21/10/1983; un ♂♂ (MNRJ). Igual lugar que el anterior. N.D.Santos y L.F.Netto col. 9/4/1979; cuatro ♂♂ (MNRJ). Minas

Gerais, Ponte Nova. L. Moogen col. 10/10/1964; dos ♂♂ (MNRJ). Minas Gerais, Serra São João del Rey. N.D.Santos col. 3/1962; dos ♂♂ (MNRJ).

Etimología: esta especie esta dedicada a Jalmos Costa, esposo de Janira Newton Dias Dos Santos.

Descripción del holotipo

Medidas: Longitud total 34,8 mm., abdomen 29,1 mm.

Coloración:

Cabeza: dorsalmente negra, con iridescencia verde. Labio con una delgada banda amarillo claro en su margen anterior; genas con un área inferior celeste, la cual se extiende ventralmente como una banda bordeando el margen ocular interno.

Protórax: negro, dorsalmente con iridescencia verde.

Pterotórax: mesepímeron y mesepisterno verde iridiscente, metepimeron y metepisterno negro. Pectus amarillo claro.

Patas: amarillo claro, tibias negras con una mancha proximal amarillo claro.

Abdomen: segmentos I-VI pardo oscuro, VII-X negros. Segmentos IV-VII con una mancha lateral proximal amarillo claro. Cercos: negros

Caracteres alares:

Ala anterior (fig. III-30): 18,9 mm. **cu-c** entre la primer y segunda antenodal. **CuP** de una celda de longitud. **Mp** con un longitud de 1,5 celdas posterior a la descendente del subnodo. Origen de **RP2** casi a nivel de la quinta posnodal. **IR1** a nivel de la séptima. Longitud del primer y tercer **espacio antenodal** aproximadamente igual, segundo más corto. **Arculus** distal al nivel de la segunda antenodal. Origen de **IR2** a nivel de la vena descendente del subnodo. 12 y 13 **posnodales**. **Pterostigma** ligeramente más corto que la celda sobre la que se encuentra.

Ala posterior (fig. III-31): 17,6 mm. **cu-c** entre la primer y segunda antenodal. **CuP** de una celda de longitud. **Mp** con un longitud de 1,5 y 2 celdas posterior a la descendente del subnodo. Origen de **RP2** a nivel de la tercera. **IR1** a nivel de la sexta o séptima posnodal. Longitud del primer y tercer **espacio antenodal** aproximadamente igual, segundo más corto. **Arculus** distal al nivel de la segunda antenodal. Origen de **IR2** a nivel de la vena descendente del subnodo. Diez **posnodales**. **Pterostigma** ligeramente más corto que la celda sobre la que se encuentra.

Lígula genital (figs. III-35 y III-36) con pliegue interno bien desarrollado, segmento III con carina dorsal, dos pequeños procesos laterales redondeados. Ápice bilobado.

Cercos (figs. III-32 a III-35): La rama dorsal forcipada, dirigida hacia arriba, más larga que el segmento abdominal X.; con un estructura accesoria en forma de placa, de posición ventral, visible en vista lateral como una proceso cóncavo del margen ventral del cerco. Rama ventral delgada, se origina en la base de la rama dorsal. Curvada hacia la línea media ventral del abdomen siguiendo el margen del segmento abdominal X.

Paraproctos reducidos.

Variación intraespecífica

Machos (n=10, mm). Longitud total: $35 \pm 0,7$; ala anterior: $16,4 \pm 1,1$; ala posterior: $13,3 \pm 0,73$; abdomen: $28,5 \pm 0,5$.

Pterotórax: en algunos especímenes de *Lagoa Sancta*, el metepímeron varía de amarillo claro a pardo claro y una banda amarillo claro ocupa la sutura mesopleural.

Caracteres alares:

Ala anterior: **Mp** se extiende 1 (40%) o 1.5 (60%) celdas posterior a la descendente del subnodo. **RP2** se origina entre la cuarta (80%) o quinta (20%) posnodal. **IR1** a nivel de la sexta (20%) o séptima (80%) posnodal. **Posnodales**: 10 (60%), 11 (30%) or 12 (19%).

Ala posterior: **Mp** se extiende 1 (20%) o 1.5 (80%) celdas posterior a la descendente del subnodo. **RP2** se origina a nivel de la tercera posnodal. **IR1** a nivel de la sexta (50%) o séptima (50%) posnodal. **Posnodales**: 8 (20%), 9 (50%) or 10 (30%).

Peristicta muzoni sp. nov. Pessacq & Costa, enviado para publicar.

- 1968 *Peristicta aeneoviridis*. Santos: 225-226 (registro para Serra da Bodoquena, Mato Grosso, Brazil; variación de los caracteres de nerviación alar).

Material examinado:

BRASIL – **Holotipo** ♂ - Mato Grosso, Serra da Bodoquena. N.D.Santos col. 12/1941 (MNRJ). **Paratipos**: Idem que el holotipo, 22 ♂♂ (MNRJ).

Etimología. Esta especie está dedicada a mi director y amigo Javier Muzón.

Descripción del holotipo

Medidas: Longitud total 31,5 mm. Abdomen 26,3 mm.

Coloración.

Cabeza: verde iridiscente. Labio con una delgada banda amarillo claro en su borde anterior; genas con un área inferior amarillo claro, la cual se extiende ventralmente como una banda bordeando el margen ocular interno.

Protórax: verde iridiscente, lóbulo anterior con una banda anterior amarilla.

Pterotórax: mesepímeron y mesepisterno verde iridiscente. Metepímeron y metepisterno pardo claro. Pectum amarillo claro.

Patatas: amarillo claro. Tibias pardo claro en el lado anterior, con un área distal negra.

Abdomen: segmentos I-VI pardo claros, VII-X negros. Segmentos IV-VII con una mancha lateral proximal amarillo claro. Cercos: negros

Caracteres alares:

Ala anterior (fig. III-37): 16,7 mm. **cu-c** entre la primer y segunda antenodal. **CuP** de una celda de longitud. **Mp** con un longitud de 1,5 celdas más allá de la descendente del subnodo. Origen de **RP2** a nivel de la cuarta posnodal. **IR1** a nivel de la sexta y séptima. Longitud del primer y tercer **espacios antenodales** aproximadamente igual, segundo más corto. **Arculus** distal al nivel de la segunda antenodal. Origen de **IR2** a nivel de la vena descendente del subnodo. 10 **posnodales**. **Pterostigma** ligeramente más pequeño que la celda sobre la que se encuentra.

Ala posterior (fig. III-38): 15,6 mm. **cu-c** entre la primer y segunda antenodal. **CuP** de una celda de longitud. **Mp** con un longitud de 1,5 celdas posterior a la descendente del subnodo. Origen de **RP2** a nivel de la tercera posnodal. **IR1** a nivel de la sexta. Longitud del primer y tercer **espacio antenodal** aproximadamente igual, el segundo más corto. **Arculus** distal al nivel de la segunda antenodal. Origen de **IR2** a nivel de la vena descendente del subnodo. Ocho **posnodales**. **Pterostigma** ligeramente más corto que la celda sobre la que se encuentra.

Lígula genital (figs. III-42 y III-43) con pliegue interno bien desarrollado, segmento III con dos lóbulos laterales alargados y dirigidos anteriormente. Ápice bilobado.

Cercos (figs. III-39 a III-41) con rama dorsal y ventral. La primera forcipada, dirigida hacia arriba, más larga que el segmento abdominal X. Con un estructura accesoria en forma de placa, de posición ventral, visible en vista lateral como un proceso fuertemente cóncavo del margen ventral del cerco. Rama ventral delgada, se origina en la base de la rama dorsal. Curvada hacia la línea media ventral del abdomen siguiendo el margen del segmento abdominal X.

Paraproctos reducidos.

Variación intraespecífica.

Macho (n=10, mm). Longitud total: $32 \pm 1,1$; ala anterior: $16,6 \pm 0,5$; ala posterior: $15,56 \pm 0,5$; abdomen: $27,08 \pm 0,88$.

Pterotórax: en parte de los especímenes, el metatórax muestra un color amarillo claro y el segmento abdominal VII negro.

Caracteres alares:

Ala anterior: **Mp** se extiende 1 (20%) o 1.5 (80%) celdas de la cruzada descendente del subnodo; **RP2** se origina a nivel de la cuarta (90%) o quinta (10%) posnodal; **IR1** a nivel de la sexta (20%) o séptima (80%); **arculus** se origina a nivel de (10%), ligeramente distal (70%) o distal (20%) de la segunda antenodal; 10 (60%), 11 (30%) o 12 (10%) **posnodales**.

Ala posterior: **Mp** se extiende 1.5 (10%) celdas de la cruzada descendente del subnodo; **RP2** se origina a nivel de la tercera posnodal; **IR1** a nivel de la sexta; **arculus** se origina ligeramente distal (70%) o distal (20%) o a nivel de la segunda antenodal; 8 (50%) 9 (40%) o 10 (10%) **posnodales**.

3.4. Los representantes de la familia Protoneuridae (Zygoptera:Odonata) en la Argentina.

La familia Protoneuridae es una de las cinco familias del suborden Zygoptera representadas en la Argentina. Posee una distribución pantropical y reúne aproximadamente a 260 especies, ocho de las cuales (3%) han sido citadas en el país (Muzón & von Ellenrieder, 1998). Sus integrantes se caracterizan por la tendencia a la reducción de la nerviación alar y un patrón de coloración con áreas iridiscentes. En Argentina habitan principalmente ambientes lóticos de escasas dimensiones y con abundante vegetación riparia de la Mesopotamia, siendo en general crípticos por sus hábitos de vuelo, tamaño y coloración. Sus larvas pueden distinguirse de las de otras familias relacionadas por la presencia de un sólo par de setas en el prementón.

La llamativa ausencia de registros en las yungas argentinas se debe, muy probablemente, a la falta de recolecciones adecuadas.

En Argentina el estudio de esta familia ha sido escaso, registrándose sólo dos nuevas especies (*Peristicta lizeria* y *P. misionera*) y citas aisladas (Ris, 1913; Fraser, 1947; Donnelly *et al.*, 1998). Su representación en las colecciones del país es sumamente pobre, debido principalmente a su difícil observación y captura.

Los géneros representados en la Argentina:

- ***Epipleoneura***

Este género, con 24 especies descritas, ha sido registrado en la provincia de Misiones (Donnelly *et al.*, 1998) con una especie cercana a *Epipleoneura venezuelensis* Rácenis 1955. Sólo ha sido descrita la larva de *E. venezuelensis* (Costa *et al.* 2000).

El género puede ser caracterizado por la ausencia de CuP&AA'; MP con una celda distal a dsn; paraproctos bien desarrollados; epiprocto muy desarrollado; margen basal del tercer segmento de la lígula genital con estructuras en forma de aurícula.

- ***Neoneura***

El género más diverso a nivel neotropical con 25 especies descritas, cuatro de las cuales han sido registradas en Argentina (Muzón & von Ellenrieder, 1998): *Neoneura fulvicollis*, *N. sylvatica*, *N. whalteri* Selys, *N. ethela*. Han sido descritas las larvas de cuatro especies (Santos, 1988; Westfall & May, 1996).

El género puede ser caracterizado por la presencia de CuP&AA'; MP con una celda distal a dsn; sin áreas iridiscentes en tórax y abdomen y paraproctos bien desarrollados.

- ***Peristicta***

Este género reúne a cinco especies, tres de las cuales han sido citadas previamente para Argentina (Muzón & von Ellenrieder, 1998): *Peristicta aeneoviridis*, *P. lizeria* y *P. misionera*. A las especies citadas anteriormente se suma *P. forceps*.

De las cuatro especies citadas, *Peristicta lizeria* (localidad tipo: provincia de Buenos Aires), es conocida sólo a través de su descripción original. La pérdida del material tipo y la insuficiente descripción original, hacen que la identidad de esta especie sea dudosa. Como fue citado anteriormente, el estudio del holotipo de *P. aeneoviridis* mostró la sinonimia con *P. misionera*.

Este género puede caracterizarse por CuP&AA' presente; MP con 2 a 5 celdas distales a dsn; cercos forcipados y paraproctos vestigiales.

Lista de especies

(L: larva descripta para la especie; LG: larva descripta para alguna especie del género; entre [] las principales referencias bibliográficas para cada taxón)

Género *Epipleoneura*. LG [Williamson, 1915]

Epipleoneura sp. Misiones.

Género *Neoneura*. LG [Garrison, 1999; Westfall & May, 1996]

Neoneura ethela. Misiones, Corrientes.

N. fulvicollis. Misiones.

N. sylvatica. Misiones.

N. waltheri Selys. Misiones.

Género *Peristicta*. LG

Peristicta aeneoviridis. L. Misiones, Entre Ríos.

P. forceps. Buenos Aires (delta del Río Paraná), Corrientes, Entre Ríos.

P. lizeria. Buenos Aires.

3.5. Aspectos biogeográficos de Protoneurinae

Consideraciones generales acerca de la ocurrencia de Protoneurinae en la Región Neotropical:

Como ya ha sido mencionado, muchos de los grupos de protonéuridos neotropicales exhiben coloración y hábitos crípticos. Excepto algunas especies, como por ejemplo aquellas reunidas en *Neoneura*, la mayoría de los protoneurinos pasan prácticamente desapercibidos en los limnótopos que frecuentan. Frecuentemente habitan arroyos de escasas dimensiones, prefiriendo sitios sombríos con abundante vegetación riparia donde realizan vuelos cortos, de escasa exposición. Estas particularidades biológicas resultan generalmente en colecciones escasas, excepto que sean el objeto de búsqueda del especialista. Por estas razones el estado de conocimiento corológico de este grupo es breve y fragmentario y menor que aquel del resto de los zygópteros neotropicales.

Por lo antes expuesto, las distribuciones conocidas expresan en primer lugar el esfuerzo de colecta realizado y en segundo lugar la tradición odonitológica de cada país de la región (e.g., L.A. Bulla y J. Muzón en Argentina; A. Machado, N.D. dos Santos, J.M. Costa y F. Lencioni en Brasil; R. Novelo Gutierrez y E. Gonzalez Soriano en México; J. Rácenis y J. De Marmels en Venezuela; varios odonatólogos norteamericanos en Panamá y Cuba; E. B. Williamson, en Guayana). Existe una lamentable escasez de registros para Colombia (con solo dos especies registradas), centro-este de Brasil (estados de Maranhao, Ceará, y norte de Goiás y Bahia, entre otros) y las Yungas de la Argentina. El caso particular de las Yungas argentinas es llamativo ya que en general la biodiversidad de esta región es, en líneas generales, similar a la región paranense del país y si bien no ha tenido el mismo esfuerzo de muestreo que la provincia de Misiones, se han realizado varias campañas odonitológicas donde no ha sido registrada ninguna especie de Protoneuridae.

Esquema biogeográfico preliminar de las Protoneurinae

Los representantes de Protoneurinae se encuentran distribuidos casi exclusivamente en la región Neotropical, sólo dos especies alcanzan la región neártica (*Neoneura aaroni* y *N. amelia*).

Los patrones de distribución (mapas 1-9) no muestran coincidencias con áreas biogeográficas pre-establecidas (Morrone, 2004), lo cual es esperable en insectos con alta capacidad de vuelo, dispersión y hábitos predadores. Sin embargo, puede esbozarse un esquema preliminar de cuatro áreas que exhiben ciertas características propias:

- América del Sur septentrional: cuenca del río Orinoco y norte de la cuenca Amazónica.
- América del Sur meridional: suroeste del Brazil, oeste de Paraguay y mesopotamia argentina
- Caribe y Antillas: costas de Venezuela y Cuba
- América Central.

América del Sur septentrional, en particular la cuenca del río Orinoco y la cuenca norte del río Amazonas, es la zona que muestra un mayor número de especies y exhibe la presencia de grupos basales: En ella se distribuyen dos géneros endémicos (*Junix* y *Epipotoneura*) así como 14 especies de *Epipleoneura*, 12 de *Neoneura*, dos de *Psaironeura*, cuatro de *Protoneura* y una de *Phasmoneura* (mapas 3, 5, 7, 8, 9). En el oeste de la cuenca del Amazonas aparece *Amazononeura*, con tres especies conocidas exclusivamente de esta área (mapa 1).

En la zona meridional de América del Sur pueden distinguirse dos áreas de interés: una de ellas es la provincia biogeográfica del Bosque Atlántico Brasileño (Morrone, 2004), y la otra es la cuenca del Río de La Plata. En la primera de estas áreas se han registrado tres géneros endémicos: *Forcepsioneura*, *Idioneura ancilla* (género monotípico) y *Ropponeura* (género monotípico) (mapas 1 y 4). *Forcepsioneura* agrupa cuatro especies conocidas, de las cuales sólo una (*F. sancta*) ha sido registrada también fuera de esta región biogeográfica.

En la cuenca del Río de La Plata, en particular las áreas que corresponden a las provincias biogeográficas de la Pampa y Paranaense (Morrone, 2004), aparece una concentración llamativa de especies por ser esta la zona más austral respecto a la distribución de la subfamilia. Han sido registradas seis especies de *Neoneura*, tres de *Peristicta* y una de *Epipleoneura* (mapas 3, 5 y 6).

Las demás registros en América del Sur meridional corresponden a especies y citas dispersas en Perú, Bolivia y el resto del Brasil.

La zona del Caribe y las Antillas posee dos géneros monotípicos endémicos: *Microneura* y *Lamproneura* (mapa 1), así como también otras seis especies endémicas: *Neoneura carnatica*, *N. maria*, *Protoneura capillaris*, *P. dunklei*, *P. sanguinipes* y *P. viridis* (mapas 5 y 8).

Si bien América Central no presenta endemismos, han sido registradas en esta zona 12 especies reunidas en los géneros *Epipleoneura*, *Neoneura*, *Protoneura* y *Psaironeura*. Merecen cierta consideración las dos especies de *Psaironeura* registradas (*P. remissa* y *P. selvatica*) ya que como fuera mencionado en el tratamiento del género, las mismas podrían constituir un grupo monofilético exclusivo de este área.

Discusión

A partir del árbol obtenido en el análisis cladístico (árbol III-1), se aprecia que los grupos más basales: *Neoneura*, *Junix*, *Protoneura*, *Epipleoneura* y *Epipotoneura*, si bien en algunos casos ampliamente distribuidos, son endémicos o se distribuyen fundamentalmente en la zona septentrional de América del Sur (mapas 1-9). Los taxa más derivados en el árbol (*i.e.*, *Amazonaura*, *Forcepsioneura*, *Idioneura*, *Peristicta*, *Psaironeura* y *Roppaneura*) muestran un área de distribución que, en líneas generales, se encuentra alejada de la zona de mayor biodiversidad. El caso extremo lo presenta *Peristicta*, que posee el área de distribución más austral (es el único que alcanza el paralelo 34° en la provincia de Buenos Aires) y se ubica en el extremo distal del cladograma obtenido (árbol III-1)

Las antillas, un área insular de relativa escasa superficie, muestran un elevado nivel de endemidad.

Lo expuesto en el párrafo anterior podría sugerir eventos de especiación en las áreas marginales, a partir de una zona primaria de distribución en la zona septentrional de América del Norte.

3.6. Claves

Clave de las especies de Protoneuridae presentes en la Argentina (machos, adultos).

- 1-** CuP&AA' libre (Fig. IV-2,)..... **2**

- 1''-** CuP&AA' fusionada al margen alar posterior (fig. IV-3).....*Epipleoneura sp.*

- 2-** Cercos forcipados (fig. III-3). MP con 2 a 5 celdas distales a dsn. Dorso del tórax y abdomen negros con iridiscencia verde oscuro. **3**

- 2''-** Cercos de forma variada, nunca forcipados. MP con una celda distal a dsn. Dorso del tórax y abdomen sin iridiscencia**4**

3- MP en el ala posterior con 2 a 3 celdas distales a dsn. Segmento 3 de la lígula genital con dos proyecciones laterales auriculares.

..... *Peristicta aeneoviridis*

3''- MP en el ala posterior con cuatro o más celdas distales a dsn. Tercer segmento de la lígula genital con dos proyecciones laterales alargadas y curvadas apicalmente (fig. III-10).

..... *Peristicta forceps*

4- Cercos, en vista lateral, tan largos como el doble de los paraproctos

..... *Neoneura waltheri*

4''- Cercos en vista lateral más cortos o subiguales que los paraproctos

..... 5

5- Abdomen predominantemente rojo.....6

5''- Abdomen verde oliváceo..... *Neoneura fulvicollis*

6- Segmentos abdominales 1-3 azules..... *Neoneura sylvatica*

6''- Segmentos abdominales 1-3 rojos..... *Neoneura ethela*

Clave genérica de Protoneuridae neotropicales (machos, adultos).

1- CuA ausente (figs. IV-2 y IV-3).....2

1'-CuA de una celda de longitud (fig. IV-1)..... *Proneura*

2- CuP&AA' presente, separada del margen alar (fig. IV-2).....	3
2'- CuP&AA' fusionada al margen alar (fig. IV-3).....	7
3- Paraproctos vestigiales (figs. IV-4 y IV-5).....	4
3'- Cercos bien desarrollados figs. (IV-6 y IV-7).....	6
4- MP alcanza el margen alar de dos a cinco celdas posterior a la cruzada descendente del subnodo (fig. IV-2). Rama ventral del cerco filiforme, curvada hacia adentro siguiendo el margen del X segmento abdominal (fig. IV-5).....	<i>Peristicta</i>
4'- MP alcanza el margen alar en la primer celda posterior a la cruzada descendente del subnodo o anteriormente a ella (fig. IV-3). Rama ventral del cerco filiforme o truncada, nunca curvada hacia adentro siguiendo el margen del X segmento abdominal.....	5
5- Cercos forcipados, rama ventral del mismo truncada (fig. IV-4). IR2 originandose algo distal al subnodo. IR2 y RP'' generalmente fusionadas luego de su origen, primer cruzada ausente o muy reducida.	
<i>Lamproneura</i>	
5'- Cercos variados, nunca forcipados, rama ventral del mismo filiforme (fig. IV-9). IR2 originandose en el subnodo. IR2 y RP'' no fusionadas luego de su origen, primer cruzada presente	
..... <i>Idioneura</i>	

6- Paraproctos forcipados, muy largos, mayores a la longitud del X segmento abdominal y más del doble que los cercos. Mp alcanza el margen alar antes de la descendiente del subnodo (fig. IV-8). Lóbulo posterior del protorax con un proceso en forma de yunque (fig. IV-10).

.....*Junix*

6'- Paraproctos variados, nunca forcipados, generalmente no mayores a la longitud del X segmento abdominal, no más del doble que los cercos. Mp generalmente alcanza el margen alar luego de la descendente del subnodo. Proceso en forma de yunque ausente

Neoneura

7- Paraproctos desarrollados, por lo menos 0,5 veces el largo de los cercos, generalmente subiguales o más largos que los cercos (fig. IV-

6)
8

7'- Paraproctos vestigiales o muy poco desarrollados (*Phasmoneura*), siempre mucho menores al 0,5 veces el largo de los cercos.....10

8- Epiprocto generalmente muy desarrollado (figs. IV-11, IV-12). Lígula genital con proyecciones lateroposteriores en el segmento III (figs IV-13, IV-14). Generalmente cercos y/o paraproctos más cortos que el X segmento abdominal

Epipleoneura

8'- Epiprocto poco desarrollado. Lígula genital sin proyecciones lateroposteriores en el segmento III. Generalmente cercos y/o paraproctos subiguales o más largos que el X segmento abdominal.....9

9- 12-15 posnodales en el ala anterior. Espinas tibiales largas, más del doble de la distancia que las separa. Género monotípico, endémico de

Cuba.

Microneura

9'- Menos de 12 posnodales en el ala anterior (fig. IV-2, IV-3). Espinas tibiales cortas, como máximo iguales a la distancia que las separa.

Protoneura

10- Frente redondeado (fig. IV-15), diente de las uñas tarsales ausente o rudimentario (fig. IV-16).....*Phasmoneura*

10'- Frente angulosa (fig. IV-17), diente de las uñas tarsales bien desarrollado (fig. IV-18)
11

11- Segmentos 1-7 del abdomen amarillos, solo oscurecidos dorsalmente. Pterostigma reducido, margen posterior la mitad o menos de la longitud de la celda sobre la que se encuentra (fig. IV-19). IR2 originándose en el subnodo*Roppaneura*

11'- Segmentos 1-7 del abdomen nunca amarillos y oscurecidos dorsalmente. Pterostigma normalmente desarrollado, margen posterior aproximadamente igual a la longitud de la celda sobre la que se encuentra. IR2 generalmente originándose algo distal al subnodo
.....12

12- Tórax con patrón de coloración rojo, cercos como en las figuras 20-22, o tórax verde oscuro metálico y cercos ampliamente foliosos.....*Psaironeura*

12'- Tórax nunca con patrón de coloración rojo ni cercos ampliamente foliosos.....13

13- Segmento III de la lígula genital sin lóbulos delgados y fuertemente recurvados. Cercos como en las figuras IV-23 y IV-24.....*Epipotoneura*

13’- Segmento III de la lígula genital con lóbulos recurvados (fig. IV-25).....14

14- Lóbulo posterior del protórax con lóbulos laterales muy desarrollados (fig. IV-26). Patrón oscuro de coloración del pterotórax no se extiende ventralmente por detrás de las patas II y III.
.....*Forcepsioneura*

14’- Lóbulo posterior del protórax con lóbulos laterales ausentes o poco desarrollados. Patrón oscuro de coloración del pterotórax se extiende ventralmente por detrás de las patas II y III.
.....*Amazonaura*

Clave para las especies de *Peristicta* (machos, adultos)

1- Cerco más corto que el segmento abdominal X. Diente del cerco subapical.
.....*Peristicta gauchae*

1’- Cerco más largo que el segmento abdominal X. Diente del cerco nunca apical.
.....2

2- Diente del cerco de posición ventral, bien visible en vista lateral. Segmento III de la lígula genital con ápice bilobulado (figs. III-36, III-43).....3

2’- Diente del cerco de posición interna o interna-ventral, no bien visible en vista lateral. Segmento III de la lígula genital sin ápice bilobulado (fig. III-29).
.....*P. janicee*

3- Segmento III de la lígula genital con sutura dorsal, lóbulos laterales ausentes (fig. III-35).

.....	<i>P. jalmosi</i>
3'- Segmento III de la lígula genital sin sutura dorsal, lóbulos laterales bien desarrollados (figs. III-10, III-15 y III-42).....	4
4-. Lóbulos laterales de la lígula genital curvos y largos, sobrepasando el nivel del ápice.	<i>P. forceps</i>
4'- Lóbulos laterales de la lígula genital cortos y nunca curvos.....	5
5- Lóbulos laterales de la lígula genital más anchos que largos, no dirigidos hacia adelante.. <i>aeneoviridis</i>	
5'- Lóbulos laterales de la lígula genital más largos que anchos, dirigidos hacia adelante. (fig. III-42) <i>P. muzoni</i>	

4. Conclusiones

Protoneuridae

Si bien los resultados obtenidos sostienen la monofilia de Protoneuridae (incluyendo Isostictinae *sensu* Fraser, 1957), parece adecuado considerar esto como un resultado preliminar, que debería ser confirmado con una mayor serie de de Protoneuridae paleotropicales, incluidos aquí con sólo tres taxa terminales y con una mayor cantidad de Coenagrionidae, familia que presenta cierta variación en los caracteres analizados.

La monofilia de Protoneuridae, con un bajo soporte (18) se halla sustentada por tres sinapomorfias: CuA no distinguible como una nervadura libre (caracter 12), CuP&AA' totalmente fusionada al margen alar (caracter 13) con posteriores transformaciones y MP corta, alcanzando el margen alar entre la primer y cuarta celda distal a la descendiente del subnodo (carácter 14). Estas sinapomorfias, junto con la celda discoidal rectangular (sinapomorfia para Platycnemidoidea, *sensu* Bechly) son los caracteres utilizados tradicionalmente para diagnosticar a la familia.

Según lo argumentado por Fraser (1957) los protonéuridos agrupan cuatro subfamilias: Caconeurinae, Disparoneurinae, Isostictinae y Protoneurinae, justificadas sobre la base de la morfología de los cercos y el patrón de nerviación alar.

Lieftnick (1957) a partir de caracteres larvales, da a Isostictinae rango de familia, mientras que Watson (1992) no halla sustento morfológico para diferenciar grupos en los restantes Protoneuridae, reconociendo sólo una subfamilia (Protoneurinae).

Si bien no fue posible examinar material de Caconeurinae (*sensu* Fraser, 1957), y teniendo en cuenta lo propuesto por Watson (1992) y lo expuesto en la sección Disparoneurinae (punto 3.2), parece posible considerar que los protonéuridos paleotropicales constituyen un grupo homogéneo (Caconeurinae + Disparoneurinae, *sensu* Fraser, 1957), compartiendo caracteres derivados de la lígula genital (Bechly, 1996; Kennedy, 1917), la sutura posfrontal y el labio (Rehn, 2003), que los diferencian tanto de Protoneurinae como de Isostictinae, las otras dos subfamilias propuestas por Fraser (1957).

En contra de los argumentos de Watson (1992), en este trabajo se considera que los protonéuridos neotropicales conforma un grupo monofilético, separado del resto de los Protoneuridae sobre la base de lo expuesto en la sección Protoneurinae (punto 3.2.) y en

particular por las sinapomorfias obtenidas: Subárculo antes o en la bifurcación de RP-MA (caracter 20), estructuras accesorias de la rama dorsal del cerco presentes (caracter 32) y presencia de iridiscencia (caracter 43).

Con respecto a Isostictidae (*sensu* Lieftnick, 1975) la posición de *Selysioneura* obtenida en este trabajo sostiene el arreglo previo de Fraser (1957). *Selysioneura* aparece relacionada a los protonéuridos paleotropicales (árbol III-1). Sin lugar a dudas, debido a que este taxón estuvo representado por una única especie, esta conclusión debe ser considerada preliminar.

Sobre la base de las consideraciones realizadas, parecería posible proponer un esquema preliminar de tres subfamilias dentro de Proneuridae (Isostictinae + Disparoneuninae + Protroneurinae).

Protoneurinae: relaciones filogenéticas internas y caracteres que las sustentan

El patrón de coloración e iridiscencia (caracteres 40, 41, 42 y 43), los caracteres de la lígula genital (caracteres 24, 25 y 28), de los cercos (caracteres 31 y 34), de los paraproctos (caracter 37) y del epiprocto (caracter 38), muestran nula o baja homoplasia, y son los que definen grupos derivados y clados dentro de Protoneurinae. Los caracteres alares, por el contrario, no fueron consistentes en este sentido.

Como pudo observarse en la sección de relaciones filogenéticas internas de Protoneurinae aparecen dentro de Protoneurinae una serie de taxas basales (*Microneura caligata*, *Junix novilla* y *Neoneura*), definidos por estados plesiomórficos en el patrón de coloración y los cercos. El clado compuesto por los restantes Protoneurinae (nodo 14) queda definido por la ausencia de espinas en el segmento I de la lígula genital (caracter 26), la ausencia de bandas o manchas claras en la cabeza y el abdomen (caracteres 40 y 42) y la morfología de los cercos (caracter 31). Los dos siguientes nodos separan, de manera pectinada, las tres especies de *Protoneura* incluidas, en base a la ausencia de lóbulos laterales de la lígula genital (nodo 15) y la ausencia de patrones claros de coloración en el abdomen (nodo 16). A su vez, estas taxa mantienen el estado plesiomórfico de los paraproctos (muy desarrollados), carácter que sufre dos transformaciones sucesivas en los nodos 17 y 22 (caracter 37: 0 → 1 → 2).

En el clado sustentado por el nodo 17, aparecen tres grupos, definidos sobre la base de caracteres de la lígula genital, la morfología de la rama ventral del cerco y el desarrollo del epiprocto. El primero de estos grupos, compuesto por *Epipotoneura nehalennia* y las tres especies de *Epiploneura* incluidas en el análisis, se encuentra claramente separado de otros Protoneuridae sobre la base del desarrollo del epiprocto (caracter 38) y la ausencia de pliegue interno de la lígula genital (caracter 24).

El segundo grupo, el más interesante a partir de los interrogantes que plantea, está compuesto por *Roppaneura beckeri*, *Amazona ephippigera*, *Psaironeura remissa*, *Forcepsioneura sancta* y *Lamproneura lucerna* (nodo 23). Este clado con tan sólo 14 especies descritas, se encuentra sustentado por caracteres de la lígula genital (caracteres 25 y 28) y presenta relaciones internas que deben ser esclarecidas con un mayor número de especies. A su vez, la definición y monofilia de los géneros de este grupo debe aún ser evaluada.

El tercer grupo (nodo 27) está compuesto por *Idoneura ancilla*, *Phasmoneura* y *Peristicta*, relacionados por la rama ventral del cerco filiforme (caracter 36, homoplásico).

Phasmoneura y *Peristicta* son dos géneros relacionados por las sinapomorfias obtenidas (caracteres 28 y 35, nodo 28) y como fuera destacado en la sección de las relaciones filogenéticas de Protoneurinae (punto 3.2.), por otros caracteres no codificados en la matriz. A su vez, muestran diferencias en la nerviación alar (fuertemente homoplásica).

Si bien los caracteres alares sustentaron la monofilia de Protoneuridae y Protoneurinae, estos no fueron consistentes en la definición de clados dentro de la subfamilia.

Aquellos caracteres utilizados tradicionalmente en las descripciones genéricas de Protoneurinae, y en el establecimiento de sus relaciones son: la presencia de CuP&AA' (caracter 13), la longitud de MP (caracter 14), el origen de IR2 con relación al subnodo (caracter 15), divergencia RP-RA (árculo) con respecto a la segunda posnodal (caracter 18) y la presencia de una cruzada separando IR'' y RP'' luego de su origen (caracter 21). Todos estos caracteres mostraron un mayor o menor grado de homoplasia.

Los caracteres alares merecen comentarios más extensos. Por ejemplo, la presencia de CuP&AA' es utilizada para relacionar géneros y marcar tendencias evolutivas por numerosos autores (e.g. De Marmels, 2003; Lencioni, 1999; Machado, 2001; Munz, 1919). A partir del

análisis cladístico, el mismo parece poco confiable para tal fin, mostrando numerosos paralelismos. Sin embargo, su presencia o ausencia, es uniforme en los géneros monofiléticos y puede ser considerado en la definición de los mismos. La relación de los espacios antenodales muestra una situación similar a la anterior, aunque con variación intragenérica (e.g. *Epiploneura*).

La longitud de Mp, más allá de la homoplasia que presenta, muestra variación dentro de géneros como *Peristicta* y *Phasmoneura* y es, relativamente uniforme dentro de *Neuneura* y *Epiploneura* entre otros. No se considera a este un carácter confiable en la definición genérica.

Otro carácter repetidamente utilizado en las diagnósticos, es el origen del IR2 con respecto al subnodo (carácter 15). Si bien no muestra homoplasia, fue codificado como polimórfico en varios taxa. Tampoco se lo considera confiable en la definición genérica.

El origen de IR1 y RP2 con respecto a las nervaduras posnodales y el número de estas últimas, son caracteres tradicionalmente utilizados en la diagnóstico de géneros y especies. En el material estudiado y la bibliografía consultada, se observó que dichos caracteres son altamente variables. Su utilización en el análisis cladístico fue descartado y no son considerados confiables en las definiciones y diagnósticos genéricas, con excepción, tal vez, de *Microneura caligata*, con un número inusualmente elevado de posnodales.

Como puede verse a partir de lo discutido anteriormente, los caracteres alares, utilizados para definir los géneros de Protoneurinae y establecer sus relaciones, son altamente homopásicos, y no sustentaron de manera unívoca ningún clado supragenérico dentro de Protoneurinae.

La definición de géneros sobre la base de caracteres alares parece inapropiada.

Los caracteres de la cabeza informativos para Protoneurinae (caracteres 1, 2 y 4), mostraron una alta homoplasia.

La lígula genital, escasamente utilizada en las diagnósticos y descrita sólo en trabajos recientes o en la labor de Kennedy (1917), aporta buenos caracteres en la definición de clados.

Fundamentalmente la presencia o ausencia del pliegue interno y su longitud, (caracteres 24 y 25, nodos 18 y 23), el desarrollo de lóbulos laterales largos y recurvados (carácter 28, nodo 23) y la presencia de proyecciones lateroposteriores (carácter 27, *Epiploneura*). La reducción

de los lóbulos laterales (caracter 28) y la presencia o ausencia de espinas en el segundo (caracter 26), muestran paralelismos.

La distribución de la variación morfológica de la lígula genital es llamativa, la misma es uniforme dentro de *Neoneura*, *Epiploneura*, las dos especies de *Phasmoneura* y todos los taxa del grupo delimitado por el nodo 23, mientras que en *Peristicta*, un género bien sustentado, la morfología de esta estructura es muy variable. Dentro de *Protoneura*, género cuya monofilia es dudosa, la morfología de esta estructura es extremadamente variable.

A partir del análisis filogenético y la consideraciones realizadas en la sección 3.2. (los géneros de Protoneurinae) consideramos como taxa monofiléticos y bien definidos a: *Neoneura*, *Roppaneura* (monotípico), *Epipleoneura*, *Epipotoneura* (monotípico), *Idioneura* (monotípico), *Phasmoneura* y *Peristicta*.

La monofilia de *Protoneura* es cuestionable, no constituyendo un clado monofilético en el análisis realizado, siendo necesaria una revisión extensa de material y la búsqueda de nuevos caracteres. *Psaironeura* parece un grupo artificial, definido en su descripción original exclusivamente sobre la base de caracteres alares, homoplásicos y variables y con relaciones poco claras con otros taxa.

Las relaciones y monofilia de *Amazoneura*, *Forcepsioneura* y *Lamproneura*, como fue citado repetidamente, necesitan ser esclarecidas, tal vez el último, sobre la base de su singular combinación de caracteres sea el que posee un mayor sustento.

Merece ser destacado que todos los caracteres que definieron clados dentro de Protoneurinae, están vinculados a la reproducción.

5. Bibliografía

ASAHINA, S. 1954. A morphological study of a relic dragonfly *Epiophlebia superstes*. The Japan society for the promotion of science. Tokyo. 153 pp.

- BECHLY, G. 1996. Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der Odonata. *Petalura, Special volume, 2*: 1-402.
- CALVERT, P.P. 1902. *Protoneura peramans*, sp. nov. *Biología Centrali Americana. Insecta. Neuroptera. Odonata*. Porter & Dulau & Co., London: 73-128
- CALVERT, P.P. 1903. Odonata. *Biologia Cent. Am.* 50:129-144.
- CALVERT, P.P. 1907. Insecta. Neuroptera. Odonata. In: *Biología centrali-Americana*. Porter & Dulau & Co., London. pp. 309-404.
- CALVERT, P.P. 1909. III contribution to the knowledge of the Odonata of the neotropical region. *An. of the Carnegie Museum.* 6: 73-281.
- CARLE, F.L. 1982. The wing vein homologies and phylogeny of the Odonata: a continuing debate. *Odonatologica. Rapid communications.* 4: 1-66.
- CHAPMAN, R.F. 1998. The insects, structure and function. Cambridge University Press. Cambridge. 770 pp.
- COMSTOCK, J.H. & NEEDHAM, J.G. 1898-1899. The wings of insects. *The American Naturalist.* 32: 43-48, 81-89, 231-257, 335-340, 561-565, 769-767, 903-911. 33: 117-126, 573-582, 845-860.
- COSTA, J.M., A.B.M. MACHADO, F.A.A. LENCIONI & T.C. SANTOS. 2000. Diversidade e distribuição dos Odonata (Insecta) no estado de São Paulo, Brasil: Parte I – Lista das espécies e registros bibliográficos. *Publ. Avul. Mus. Nac.*, Rio de Janeiro 80: 1-27.
- COWLEY, J. 1941. A new species of *Protoneura* from Perú, and a review of the group of *P. tenuis* Selys (O. P.). *Trans. R. Ent. Soc. lond.* 91:145-173.
- DAIGLE, J.J. 1990. *Protoneura dunklei*, spec. nov. from the Dominicana republic, West Indies (Zygoptera, Protoneuridae). *Odonatologica.* 19(1):81-84.
- DAVIES, D.A.L. & TOBIN, P. 1984. The dragonflies of the world: A systematic list of the extant species of Odonata. 1. Zygoptera. *Societas Internationalis Odonatologica, Rapid Communications (Supplement).* 3: 1-127.
- DE MARMELS, J. 1989. Hllazgo de Odonata nuevos para Venezuela o poco conocidos. 5. *Bol. Ent. Venez.* 5 (7):54-57.

- DE MARMELS, J. 2003. *Lamproneura lucerna*, gen. n. sp. n. from Venezuela, and *Cyanallagma ferrenigrum* sp. n. a remarkable new species from Brazil (Odonata: Protoneuridae, Coenagrionidae). *International journal of Odonatology*. 6(2): 99-108.
- DONNELLY, T. W. 1961. A new species of damselfly from Sta. Lucia, British West Indies. *The Florida entomologist*. 44:119-121.
- DONNELLY, T. W. 1989. *Protoneura sulfurata*, a new sp. from Costa Rica, with notes on the sub caribbean species of the genus. *Fla. Ent.* 72(3): 436-441.
- DONNELLY, T.W. 1992. The Odonata of Panamá and Mesoamérica. In: *Insects of Panamá and Mesoamérica*. Oxford Univ. Press, pp. 52-89.
- DONNELLY, T.W, N. VON ELLENRIEDER & J. MUZÓN. 1998. Nuevos registros de Odonata (Insecta) para la Argentina. *Neotrópica*. 44(111-112): 115-116.
- ESQUIVEL, C. 1993. *Psaironeura selvatica* sp. nov. (Odonata: Protoneuridae), a new damselfly from Costa Rica. *Revta. Biol. Trop.* 41(3): 703-707.
- FARRIS, J.S. 1969. A successive approximation approach to character weighting. *Sist. Zool.* 18: 374-385.
- FOERSTER, F. 1900. Odonaten aus Neu-Guinea. *Entom. Nachrichten*. 25. 186-191.
- FRASER, F. C. 1946 . Notes on the amazonian Odonata in the Leeds Museum. *Trans. R. Ent. Soc. London*, 97:443-472.
- FRASER, F. C. 1947. The Odonata of the Argentina Republic 1. *Acta zoologica lilloana*. IV: 427-461.
- FRASER, F.C. 1957. A reclassification of the order Odonata, based on some new interpretations of the venation of the dragonfly wing. *Publ. R. Zool. Soc. N.S.W.*, Sydney. 12: 1-133.
- GARRISON, R. W. 1999. The genus *Neoneura*, with keys and description of new species, *Neoneura jurzitzai*, spec. nov. (Zygoptera: Protoneuridae). *Odonatológica*. 28(4): 343-375.
- GARRISON, R. W. 2004. An analysis of the *Psaironeura tenuissima* complex, including synonymy of *P. machadoi* De Marmels with *P. bifurcata* Sjöestedt (Zygoptera: Protoneuridae). *Odonatológica*. 33(1): 83-89.
- GLOYD, L.K. 1939a. Two new species of *Protoneura* from South América (Odonata). *Occ. Pap. Of the Museum of Zool. Univ. of Michigan*. 408:1-17.

- GLOYD, L.K. 1939b. *Protoneura macyntirei*, a new species of dragonfly from Ecuador (Odonata: Protoneurinae). *Occ. Pap. Of the Museum of Zool. Univ. of Michigan*. 410:1-11.
- GOLOBOFF, P., J.FARIS & K. NIXXON. 2003. T.N.T. Tree analysis using new technology. Program and documentation available from the authors, and at www.zmuc.dk/public/philogeny.
- GONZÁLES SORIANO, E. 1992. *Protoneura rojiza*, sp. nov., a new damselfly from Mexico (Zygoptera, Protoneuridae). *Odonatologica*. 21(4). 489-493.
- HENNIG, W. 1981. *Insect Phylogeny*. New York. Wiley. 514 pp.
- HAGEN, H.A. 1867. The Odonat-fauna of the isla of Cuba. *Proceedings of the Boston Society of Natural History*. 11: 289-294.
- JURZITZA, G. 1981. *Peristicta misionera* spec. nov. aus Iguazú, Misiones, Argentina. *Odonatológica*. 10(3): 227-230.
- KENNEDY, C.H. 1916a. Notes on penes of Zygoptera. *Ent. News*. 27: 325-333.
- KENNEDY, C.H. 1916b. The phylogeny of Zygoptera. Tesis no publicada. Universidad Cornell. 293 p.p.
- KENNEDY, C.H. 1917. Notes on penes of Zygoptera (Odonata). The penes in *Neoneura* and related genera. *Ent. News*. 28: 289-294.
- KENNEDY, C.H. 1939. *Protoneura macintyreii*, a new species of dragonfly from Ecuador (Odonata, Protoneuridae). *Occ. Pap. Of the Museum of Michigan*. 410: 1-11.
- KIRBY, W.F. 1890. *A synonymic catalogue of Neuroptera Odonata, or dragonflies. With an appendix of fossil species*. British Museum. London.
- LENCIONI, F.A.A. 1999. The genus *Phasmoneura*, with description of *Forcepsioneura* gen. nov. and two new species. *Odonatologica*. Vol. 28(2): 127-137.
- LIEFTNICK, M.A. 1975. The dragonflies (Odonata) of New Caledonia and Loyalty Islands. Part. 1. Images. *Cah. O.R.S.T.O.M. (Hydrobiol.)* 9: 127-166.
- LOHMANN, H. 1996 Das Phylogenetische System der Anisoptera (Odonata). *Entomologische Zeitschrift*. 106: 209-296.
- MACHADO, A.B.M. 1964. Duas novas *Epipleoneuras* dos rios Paru de oeste e Anapari (Odonata: Protoneuridae). *Bol. Mus. Paraense Emilio Goeldi*. 51: 1-15.

- MACHADO, A.B.M. 1975. *Neoneura scheirberi* nova especie da regio Amazonica (Odonata: Protoneuridae). *Ciencia Cultura*. 27(7): 764-766.
- MACHADO, A.B.M. 1976. Fauna asociada a água das folhas de umbelíferas com observacoes da ninfa da *Roppaneura beckeri* Santos (Odonata: Protoneuridae). *Ciencia Cultura*. 28(7): 895-896.
- MACHADO, A.B.M. 1984. Studies on neotropical Protoneuridae. 3. redescription of the holotype of *Epipleoneura humeralis* (Selys, 1886) (Zygoptera, Protoneuridae). *Odonatológica*. 13(4): 585-589.
- MACHADO, A.B.M. 1985. Studies on neotropical Protoneuridae. 5. Redescription of the type of *Phasmoneura ephippigera* (Selys, 1886) (Zygoptera, Protoneuridae). *Odonatológica*. 14(4): 363-368.
- MACHADO, A.B.M. 1986. Studies on neotropical Protoneuridae. 7. *Epipleoneura westfalli* spec. Nov. From the amazonian region (Zygoptera, Protoneuridae). *Odonatológica*. 15(1): 113-118.
- MACHADO, A.B.M. 1989. Studies on neotropical Protoneuridae. 8. *Neoneura desana* sp. nov. From the Amazonian region. *Rev. Bras. Ent.* 33(2): 225-228.
- MACHADO, A.B.M. 2000. Studies on neotropical Protoneuridae. 10. *Forceopsioneura lucia* sp. n. from the Parque Estadual Rola Moca, Minas Gerais, Brazil (Odonata: Zygoptera). *Bol. Mus. Biol. Mello Leitao (N. Ser)*. 11: 127-134.
- MACHADO, A.B.M. 2001. Studies on neotropical Protoneuridae. 11. Two new species of *Forceopsioneura* Lencioni (Odonata: Zygoptera), with a key to the male of the genus. *Rev. Bras. Zool.* 18 (3): 845-854.
- MACHADO, A.B.M. 2004. Studies on neotropical Protoneuridae. 15. *Amazonaura* gen. nov. with description of *A. juruaensis* sp. nov. (Odonata: Zygoptera). *Rev. Bras. Zool.* 21 (2): 333-336.
- MORRONE, J.J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Rev. Bras. Ent.* 48(2): 149-162.
- MUNZ, P.A. 1919. A venational study of the suborder Zygoptera (Odonata), with keys for the identification of genera. *Memoirs of the American Entomological Society*. 3: 1-78.
- MUZÓN, J. & VON ELLENRIEDER, N. 1998. Odonata. In: J.J. Morrone and S. Coscarón

- eds., *Biodiversidad de Artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonómica*. Ediciones Sur, La Plata, Argentina, pp. 14-25.
- NAVÁS, L. 1920. Insectos sudamericanos. *An. Soc. Cient. Arg.* XC: 44-51.
- NEL, A.; MARTINEZ-DECLOS, X.; PAICHELER, J.C. & HENROTAY M. 1993. Les “Anisozygoptera” fossiles. Phylogénie et classification (Odonata). *Martinia*. 3:1-311.
- NEEDHAM, J.G. & WESTFALL, M.J. JR. 1955 *A manual of the Dragonflies of North America (Anisoptera)*. Berkeley, CA, Univ. of California Press. 615 pp.
- NEEDHAM, J.G., WESTFALL, M.J. JR. & MAY, M. L. 2000. *Dragonflies of North America*. Scientific Publishers, Gainesville, 939 pp.
- PFAU, H.K. 1991. Contributions of functional morphology to the phylogenetic systematics of Odonata. *Adv. Odonatol.* 5: 109-141.
- RÁCENIS, J. 1953. Una nueva especie del género *Neoneura* de Venezuela. *Act. Biol. Venezuelica*.1(9): 156-158.
- RÁCENIS, J. 1955. Los representantes Venezolanos de la familia Protoneuridae (Odonata). *Mem. Soc. cien. Nat. La Salle* 15: 48-62.
- RÁCENIS, J. 1960. Cuatro nuevas especies del género *Epipleoneura*. *Act. Biol. Venezuelica*. 3: 25-42.
- RÁCENIS, J. 1968. Dos nuevos géneros de los Zygopteros (Insecta: Odonata) de la Amazonia Venezolana. *Pub. Ocas. Del museo De cienc. Nat., Caracas, Venezuela*. 11: 1-15.
- RAMBUR, M.P. 1842. Histoire naturelle des insectes Neuropteres. París, Roret.534 pp.
- REHN, A.C. 2003. Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. *Systematic Entomology*, 28: 181-239.
- RIEK, E.F. & KUKALOVÁ-PECK, J. 1984 A new interpretation of dragonfly wing venation based upon early Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic characters states in pterygote wings. *Canadian Journal of Zoology*. 62: 1150-1166.
- RIS, F., 1913. Neuer Beitrag zur kenntnis der odonaten fauna von Argentina. *Memories Soc. Entom. de Belgique*. T. XXII-15X.
- SANTOS, N.D. dos. 1957. *Epipleoneura williamsoni* sp.n. (Protoneuridae: Odonata). *Bol Mus. Nac., N.S. Zool.* 168: 1-5.
- SANTOS, N. D. dos. 1966. Contribucao ao conhecimento da regia de Pocos de Caldas, M.G.,

- Brazil. *Roppaneura beckeri* gen. nov., sp. nov. (Odonata, Protoneuridae). *Boletim do Museo Nacional*. 256: 1-5.
- SANTOS, N.D. dos. 1968a. *Peristicta gauchae* sp. n. (Odonata, Protoneuridae). *Atas. Soc. biol. Rio de Janeiro*. 12(2): 79-80.
- SANTOS, N. D. dos. 1968b. Fauna do estado da Guanabara. 63- "*Phasmoneura ciganae*" sp. nov. e notas sobre outras especies (Odonata, Protoneuridae). *Atas. Soc. biol. Rio de Janeiro*. Vol.11- N°6.
- SANTOS, N. D. dos. 1969. Contribucao ao conhecimento da fauna do estado da Guanabara. 63- descricao da ninfa de *Idioneura ancilla* Selys, 1860 (Odonata - Protoneuridae). *Atas. Soc. biol. Rio de Janeiro*. Vol.12- N°5-6.
- SANTOS, N. D. dos. 1970. *Phasmoneura itatiaiae* sp. nov. (Odonata, Protoneuridae). *Atas. Soc. biol. Rio de Janeiro*. 13(2): 25-26.
- SANTOS, N. D. dos. 1972. Descricao da ninfa de *Peristicta aeneoviridis* Calvert, 1909 (Odonata: Protoneuridae). *Atas soc. biol. Rio de Janeiro*. 15 (3): 143-144.
- SANTOS, N.D. dos. 1988. Catálogo bibliográfico de ninfas de Odonatos Neotropicais. *Acta Amazonica* 18 (1-2): 265-350.
- SELYS-LONGCHAMPS, M.E. 1857. Neuroptères del ísle de Cuba. *De La Sagra Hist. Cuba*. 7: 183-201.
- SELYS-LONGCHAMPS, M.E. 1860. Synopsis des Agrionines: Derniere legion: Protoneura. *Bull. Acad. r. Belg.* 10(2): 431-462.
- SELYS-LONGCHAMPS, M.E. 1863. Quatriéme légion: Platycnemis. *Bull. Acad. r. Belg.* 16 (2): 147-176.
- SELYS-LONGCHAMPS, M.E. 1886. Revision du synopsis des Agrionines. Premiere partie. Les legions Pseudostigma-Podagrion-Platycnemis et Protoneura. *Mem. Cour. Acad. r. Belg.* 38: 1-233.
- SELYS-LONGCHAMPS, M.E. 1889. *Proneura*. Nouveau genre d'Agrionines de la legion des Protoneuras. *Compte-rendus Soc. Ent. Belg.* 4 pp
- SJOESTEDT, Y. 1918. Wissenschaftliche ergebnisse der Schwedischen Entomologischen reise des Herrn Dr. A. Roman in Amazonas 1914-1915. I. Odonata. *Arkiv. For Zoologi*. 11(15): 1-54.

- TILLYARD, R.J. 1917. *The Biology of Dragonflies (Odonata or Paraneuroptera)*. Cambridge Univ. Press: London. xii + 396S.
- TILLYARD, R.J. & FRASER, F.C. 1940. A reclassification of the order Odonata based on some new interpretation of the venation of the dragonfly wing. Part III. Continuation and conclusion. *Australian Zoologist*. 9: 359-396.
- TRUEMAN, J.W.H. 1996. A preliminary cladistic analysis of odonate wing venation. *Odonatologica*. 25(1): 59-72.
- WATSON, M.C. 1956. The utilization of mandibular armature in taxonomic studies of anisoptera nymph. *Trans. Amer. Entomol. Soc.* 81: 155-205
- WATSON, J.A.L. 1992. The subfamilies of Protoneuridae (Zygoptera). *Odonatologica*, 21(2): 195-201.
- WATSON, J.A.L, THEISCHINGER, G. & ABBEY, H.M. 1991. *The Australian Dragonflies*. Csiro. Canberra and Melbourne. 274 pp.
- WAAGE, J. K. 1979. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science*. 203: 916-918.
- WESTFALL, M.J. 1964. A new damselfly from the West Indies (Odonata, Protoneuridae). *Quart. J. Fla. Acad. Sci.* 27(2):111-119.
- WESTFALL, M.J. 1987. *Protoneura sanguipes* spec. nov. a new Protoneurid damselfly from the Dominic Republic, West Indies. *Odonatologica*. 16(1):93-97.
- WESTFALL, M.J., Jr. & M.L. MAY. 1996. *Damselflies of North America*. Scientific Publishers. Gainesville. 650 pp.
- WILLIAMSON, E.B. 1915. Notes on neotropical dragonflies or Odonata. *Ent. news*. Vol 27: 30-33.
- WILLIAMSON, E.B. 1916. A new Dragonfly genus of the legion Protoneura (Odonata). *Proc. U.S. natn. Mus.* 48(2089):601-638, pls 38-44 excl.
- WILLIAMSON, E.B. 1917. The Genus *Neoneura*. *Trans. Amer. Entomol. Soc.* 43: 211-246.

ANEXO

acanth 0000000000 0000000000 0000000000 0000000000 0000000000 000
telewi 0100000000 0000000000 0000010000 0000000000 0000000001 000
amazep 0001000000 00122[01]0010 1101?01?01 0011101022 00[01]11121?? ???
epipot 1101100000 0012202001 1111?1?002 0011001021 10111121?? ???
epipla 1100100100 00122[01]001[01] 110101?112 00100010?1 10111121?1 000
epipla 1100100100 00122[01]001[01] 110101?112 00100010?1 10111121?1 000

epipla 1100100100 00122[01]001[01] 110101?112 00100010?1 10111121?1 000
epiple 1100100100 00122[01]001[01] 110101?112 00100010?1 00111121?1 000
forsan 0100100200 00122[01]0001 1111001?01 0011101012 00?01121?1 000
idiona 0100100011 001020[01]011 1[01]01000002 0000101012 0001112100 000
junixn 1000001000 1011302110 1101?0000? 0000100?00 011?00?1?? ???
lampro 0101000200 0011210011 1111?01101 0011101?22 001?1121?? ???
micron 0101100001 0012200001 1101?00?02 0000100?00 0011100111 000
neobil 1100000000 0010201001 1101000000 00001010?0 00[01]0000011 000
neogai 1100000000 0010201001 1101000000 00001010?1 00[01]0000011 000
neosyl 1100000000 0010201001 1101000000 00001010?0 00[01]0000011 000
neoden 1100000000 0010201001 1101000000 00001010?1 00[01]0000011 000
perfor 1100000000 0010101001 1101000000 1011111112 0000112101 000
peraeen 1100000000 0010101001 1101000000 1011111112 0000112101 000
persp2 1100000000 0010101001 1101000002 1011111112 0000112101 000
persp1 1100000000 0010101001 1101000000 0011111112 0000112101 000
persp3 1100000000 0010101001 1101000000 1011111112 0000112101 000
pergau 1100000000 0010101101 1101000000 0010101112 00001121?? ?00
phases 0001100000 10123[01]001[01] 1111000000 0011101112 00[01]11121?? ?00
protca 1100?00000 0012200001 1101000102 00100010?0 0012112111 000
proten 1100?00000 0012200001 1101010100 00101010?0 0012102111 000
protam 1100?00000 0012200001 1101000102 00101010?0 0012102111 000
psaire 0100000000 [01]012310011 1111001101 00100010?2 00101121?? ?00
Roppbe 0100000000 001210[01]101 1101?01001 0011101022 00001011?? ?00
prodas 0010110001 0012100001 1001000100 1001000?00 0000112001 001
Notone 0010110021 00123[01]0001 1001000100 1001000?00 0001101011 001
Elatto 0010110021 001110000[01] 1001000100 1001100?00 00000010?1 001
Selysi 0001100100 101242[02]001 1001?00?00 0001000?02 0011002021 111
coelic 0011110001 0000001001 1000100000 0101100?00 00001000?? ???
copera 0011010001 0100001001 1001100000 0100000?00 00010001?? ???