

ESTUDOS CROMOSSÔMICOS NA
ORDEM ODONATA

ANGELA MARIA DE SOUZA BUENO

Orientador: AMILTON FERREIRA

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia de Invertebrados).



0.208.934-4

UFSC-BU

RIO CLARO
ESTADO DE SÃO PAULO
JANEIRO DE 1982

Empréstimo Proibido

Aos meus pais e minhas irmãs

Ao meu inesquecível mestre

Vardeci Gama

(em memória)

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Amilton Ferreira pela orientação segura durante a execução deste trabalho.

Ao Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Catarina pela oportunidade que me concedeu.

Ao Departamento de Biologia da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (UNESP) - "Campus" de Rio Claro pelas condições fornecidas para a realização deste trabalho.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) através do Programa Integrado de Genética- (PIG) pelo auxílio financeiro.

Aos Professores Janira Martins Costa e Dr. Newton Santos Dias, do museu Nacional do Rio de Janeiro - RJ., pela identificação das espécies.

Ao Professor Doutor Alejo Mesa pelas sugestões e incentivos constantes.

Ao Professor Doutor Niilo Virkki pelas valiosas sugestões.

À Bióloga Doralice Maria Cella pela valorosa colaboração na parte fotográfica e pela sua constante participação em todos os momentos da realização deste trabalho.

Aos sempre amigos Professora Maria Inez Pagani do Departamento de Ecologia deste Instituto e Professor Osmar Malaspina do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia - MG., por suas constantes palavras de otimismo.

À Professora Vanda Aparecida D'Aquino Rosa do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Catarina pela colaboração.

A todos os meus colegas de curso que tornaram mais agradável o ambiente de trabalho.

À Fátima Aparecida de Camargo Neves pelo trabalho de datilografia.

Ao Nozor Paulo O. Pinto, desenhista do Departamento de Ecologia deste Instituto pela realização dos esquemas.

Aos meus mestres e aos meus alunos

Os meus mais sinceros agradecimentos.

Í N D I C E

I.	INTRODUÇÃO	01
	I.1. Centrômero	09
	I.2. Cromossomos-m	13
II.	MATERIAL	21
III.	MÉTODOS	29
	III.1. Captura	29
	III.2. Preparação do Material	29
	III.3. Preparação Citológicas	30
	III.4. Análise e Fotografia das Preparações	31
IV.	RESULTADOS	32
V.	DISCUSSÃO E CONCLUSÕES	68
	V.1. Centrômero	112
	V.2. Cromossomos-m	115
	V.3. Números Cromossômicos Reduzidos	120
	V.4. Polimorfismo Cromossômico	122
VI.	RESUMO	125
VII.	SUMMARY	129
VIII.	LITERATURA CITADA	132

I - INTRODUÇÃO

A ordem Odonata compreende três subordens: Anisoptera, animais robustos com asas de diferente tamanho; Zygoptera, que são pequenos e delicados, com todas as asas semelhantes e um terceiro grupo, Anisozygoptera, cujos representantes lembram superficialmente os de Anisoptera (Cobert, 1962).

As duas primeiras subordens são as predominantes atualmente, apresentando espécies no mundo todo, enquanto Anisozygoptera apresenta apenas duas espécies vivas, incluídas no gênero *Epiophlebia* e encontradas no Japão (Fraser, 1957).

Estas três subordens estão organizadas em 28 famílias que compreendem aproximadamente 6.000 espécies descritas.

Os primeiros conhecimentos sobre os cromossomos dos odonatas foram adquiridos através de informações de Carnoy (1885) quem explicou os cariótipos e a espermatogênese das espécies européias *Calopteryx virgo* (L.) e *Libellula depressa* (L.), trabalho que hoje tem apenas valor histórico.

Kiauta (1975) fez uma revisão sobre os estudos realizados até a época nos cromossomos de odonatas e, segundo ele, os primeiros trabalhos da citologia do grupo foram realizados por autores japoneses, entre eles, Oguma (1915,1951), Oguma & Asana (1932), Asana & Makino (1935), Makino (1935), Kichijo (1939,1942), Toyoshima & Hirai (1953), Hirai (1956), os quais se preocuparam essencialmente em descrever o número de cromossomos das espécies estudadas. Oguma (1915) foi o primeiro pesquisador a sugerir que os dados citológicos poderiam ser usados como critério na classificação taxonômica da ordem. Posteriormente, vários trabalhos foram realizados neste sentido por Makalowskaja (1940), Oksala (1943,1945), Ray Chaudhuri & Dasgupta (1949), Omura (1955,1957) entre outros, nas várias regiões faunísticas.

Além dos trabalhos de citotaxonomia, muitos autores têm realizado estudos citológicos nesta ordem de insetos, tentando explicar a evolução do cariótipo desses animais. Entre estes, são particularmente interessantes os trabalhos de Oguma (1930), Oksala (1943), Dasgupta (1957), Seshachar & Bagga (1962), Cumming (1964), Cruden (1968), Kiauta (1967-1980), Ferreira e cols. (1979) entre outros.

A primeira teoria tentativa de explicar a evolução cariotípica dos odonatas foi criada por Oguma (1930) e, posteriormente, desenvolvida por Dasgupta (1957). Segundo esta teoria, conhecida como teoria do cromossomo-m, a evolução cariotípica dentro do grupo resultaria da diminuição gradual e posterior desaparecimento de um autossomo após o outro. Num estágio

intermediário, o processo seria indicado pela presença de um par de microcromossomos - cromossomos-m - assim chamados, devido ao seu pequeno tamanho em relação aos outros autossomos.

Uma outra teoria, defendida por Oksala (1943), Seshachar & Bagga (1962) e Cumming (1964), propõe que a evolução cariotípica dos odonatas teria ocorrido através de fusões dos cromossomos.

Oksala (1943), in Cumming (1964), considerou os odonatas portadores de cromossomos metacêntricos e de meiose pós-reducional e estudou também a origem e o comportamento dos cromossomos sexuais nos cariótipos neo-XY de várias espécies do mesmo gênero. Oksala (1943), in Kiauta (1975), duvidou da utilização dos resultados citológicos para estabelecer implicações filogenéticas dentro da ordem, devido à pouca variação observada nos cariótipos dos odonatas.

Battaglia & Boyes (1955) estudaram exaustivamente a proposição de Oksala (1943) para cromossomos monocêntricos com meiose pós-reducional, e chegaram à conclusão de que o tratamento deste tipo de problema requeria mais estudos sobre a natureza do centrômero e das fibras do fuso.

Seshachar & Bagga (1962) consideraram os cromossomos dos odonatas como monocêntricos e acreditam que a evolução deva ter ocorrido na direção de altos números cromossômicos para baixos números cromossômicos. De acordo com estes autores, a diminuição do número cromossômico pode ser devida tanto à diminuição gradual de um dos autossomos, como sugerido por Oguma (1930), como a fusões cêntricas, envolvendo um ou mais pares de

cromossomos, e consideraram a segunda hipótese como sendo a mais provável.

Cumming (1964) foi quem até hoje descreveu citologicamente o maior número de espécies de uma só vez - 106 espécies. Este autor afirma que uma das principais objeções à teoria do cromossomo-m de Oguma (1930) é que medidas citofotométricas revelaram que espécies com números cromossômicos extremamente baixos, denominadas por ele de espécies "baixo-n", apresentam quantidade de DNA semelhante às que têm número cromossômico normal. Baseado em suas observações, Cumming (1964) afirmou que os odonatas apresentam cinetócoro difuso, e que a redução do número cromossômico se daria por fusões causadas por translocações terminais recíprocas entre cromossomos não homólogos, e não por fusões cêntricas como proposto por Seshachar & Bagga (1962).

Segundo Cumming (1964), o processo para levar uma espécie a uma redução de $n=13$ para $n=3$ teria exigido um grande número de rearranjos excessivamente complicados para ter ocorrido tão rápida e repetidamente.

Ainda segundo Cumming (1964), a translocação terminal recíproca poderia deixar um cromossomo comprido contendo a maioria do material genético e um fragmento contendo 2 telômeros e pouco mais. Se nos telômeros dos cromossomos holocinéticos estão faltando propriedades cinéticas, tais fragmentos de veriam ser tão rapidamente perdidos quanto o fragmento contendo o cinetócoro produzido por uma fusão cêntrica. O cromossomo fundido resultante deveria tornar-se homozigoto por seleção an

tes da primeira fusão ter sucesso, como no caso da fusão cêntrica. Contudo, nenhum rearranjo deveria ser necessário para preparar o cromossomo para a primeira fusão. Além disto, Cumming (1964), baseado em observações sobre a direção da terminalização dos quiasmas, afirmou que os odonatas apresentam meiose pós-reducional.

Por outro lado, Kiauta (1967 b) e Cruden (1968) , baseados em dados citológicos e filogenéticos, propuseram teorias semelhantes para explicar a evolução cariotípica dentro da ordem.

Kiauta (1967 b) levantou quatro objeções contra to das estas hipóteses anteriormente mencionadas:

1) elas não consideram ou interpretam mal a posição filogenética e avanzo estrutural (especialização) dos grupos taxonômicos envolvidos;

2) elas tomam como ponto de partida para especulações evolutivas o número típico da família, dando-lhes o significado do número ancestral:

3) elas falham ao justificar a origem dos números cromossômicos maiores que o número típico da família;

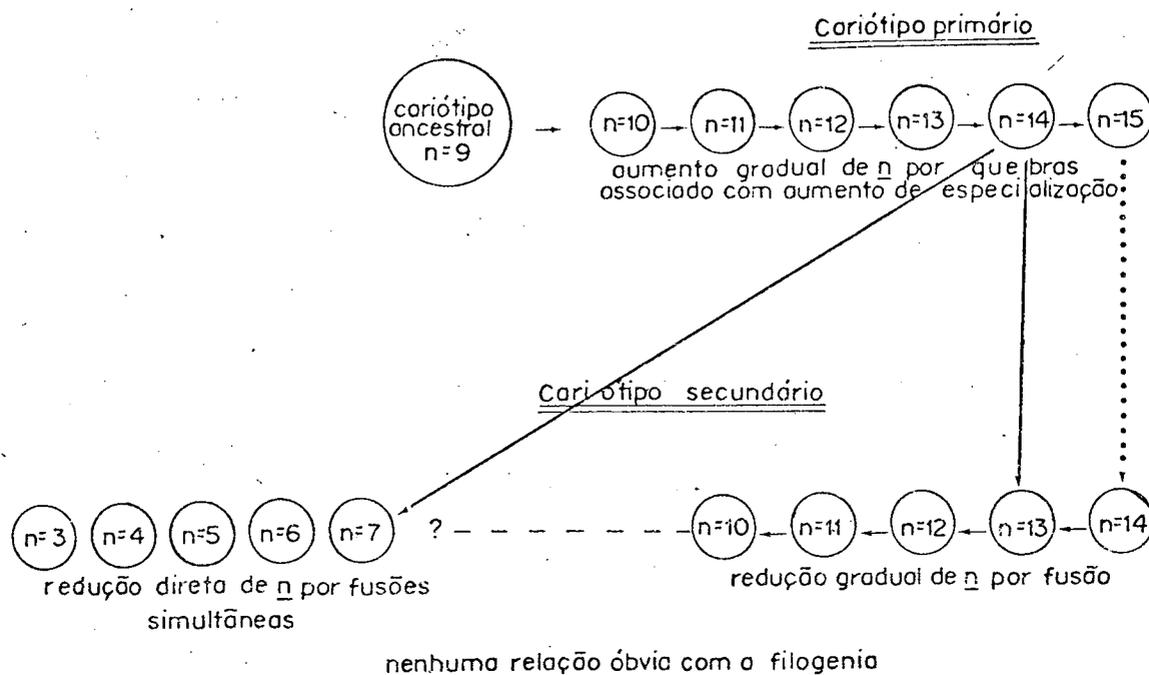
4) a teoria do cromossomo-m foi construída assumindo a diminuição gradual e eventual desaparecimento de um autossomo depois do outro, o que está em contradição com a observação de que o comprimento cromossômico total em espécies $n = 14$ é aproximadamente o mesmo de espécies $n=3$.

Segundo Kiauta (1967 b) a determinação do número cro

mossômico ancestral é o problema central da citotaxonomia dos odonatas. Este autor dividiu os cariótipos dos odonatas em 2 grupos: 1) os cariótipos "normais" alto-n ($n=9$ a $n=15$), 2) os cariótipos baixo-n ($n=3$ a $n=7$). Nunca foi observado número cromossômico haplóide igual a 8 para odonatas. O tamanho dos cromossomos nas espécies alto-n é aproximadamente metade daquele de espécies baixo-n. De acordo com Kiauta (op.cit.), existe uma relação entre aumento do número cromossômico e aumento da especialização, enquanto que as espécies "baixo-n" podem ser encontradas em vários grupos sistemáticos, de qualquer nível filogenético e são de origem secundária, portanto não oferecem qualquer base para a determinação do número cromossômico ancestral.

Dentre as espécies com alto-n ($n=9$ a $n=15$), o número mais baixo foi encontrado numa das famílias mais primitivas - Petaluridae - e Kiauta (1967 b) considerou este número como o número ancestral da ordem.

Portanto, segundo Kiauta (1967 b), parece mais provável que a presente variação numérica nos cariótipos dos odonatas tem se desenvolvido pela ocorrência de quebras (conduzindo a números haplóides 10 a 15) e por fusões (conduzindo a números haplóides 3 a 7) em formas ancestrais que tinham o número cromossômico $n=9$, o que é ilustrado no esquema a seguir:



Kiauta (1967 b) considera os cromossomos dos odonatas como holocêntricos e diz que nada pode ser dito quanto à natureza das quebras e fusões, somente que os fragmentos originados de quebras são capazes de sobreviver devido à natureza do centrômero. No seu trabalho de 1968 b, este mesmo autor diz que os cromossomos-m representam uma fragmentação normal de um autossomo, sendo que a quebra pode surgir a qualquer momento, em qualquer lugar do cromossomo e em qualquer população geográfica de uma espécie e, considera, que do ponto de vista taxonômico, a variação de tamanho do cromossomo-m poderia ser usada como característica evolutiva.

Quanto à natureza da meiose, Kiauta (1975) diz que só se pode afirmar com certeza que o único elemento em que ocorre pós-redução é o cromossomo sexual, sendo que sobre os de-

mais, esta afirmação é temerária.

Cruden (1968) sugeriu que a evolução nos odonatas - seria promovida por aumento do número cromossômico e não por redução. Esse autor baseia-se no fato de que seguindo-se a classificação de Fraser (1957), as famílias mais primitivas geralmente têm números cromossômicos mais baixos do que as famílias mais avançadas. Cruden (op. cit.) diz ainda que seria necessário o estudo de um maior número de famílias, inclusive algumas primitivas, ainda desconhecidas citologicamente, para poder confirmar sua hipótese de que as famílias mais primitivas têm números cromossômicos mais baixos do que as mais avançadas. Segundo ele, não há nada que diga que os números cromossômicos - baixos encontrados nas famílias avançadas não sejam derivados de números altos. Ao contrário, nestas famílias, os números cromossômicos baixos são secundariamente derivados e não primitivamente baixos.

Cruden (1968) não comenta nada a respeito da natureza dos mecanismos cromossômicos envolvidos nas alterações numéricas observadas e nem tampouco sobre a natureza do centrômero dos cromossomos dos odonatas.

Considerando-se ainda os rearranjos cromossômicos, White (1969) menciona que em cromossomos holocêntricos, uma das principais restrições ao estabelecimento dos rearranjos cromossômicos, especialmente a centromérica, não está presente.

Certos autores, ignorando a restrição telomérica, consideram que em grupos com cromossomos holocêntricos, as quebras e fusões dos cromossomos deveriam ser capazes de sobrevi-

ver. Se fosse assim, cariótipos bastante instáveis deveriam ser encontrados em tais grupos, tanto dentro como entre espécies. Isto não é concordante com as observações, pois não parece haver qualquer diferença óbvia na variabilidade do cariótipo em grupos com cromossomos holocêntricos e monocêntricos e, de fato, certos grupos, como por exemplo os Pentatomídeos, são exemplos bastante conhecidos da uniformidade do número cromossômico. Esta situação é uma evidência indireta do ponto de vista de que simples fusões não podem ocorrer em tais grupos (não mais do que podem em grupos com cromossomos monocêntricos) e que simples fragmentações, ainda que indubitavelmente possam ocorrer, não dão margem a cromossomos permanentemente viáveis, ou porque os fragmentos se convertem em isocromossomos (por união de cadeias irmãs de finais quebrados), ou porque algum tipo de restrição meiótica opera contra eles (White, 1969).

Kiauta (1975) diz que os únicos rearranjos que podem ser estudados nos cariótipos dos odonatas, são aqueles que levam a um aumento ou diminuição do número de cromossomos, os quais por sua vez, levam a alterações na seqüência gênica e mais provavelmente a subseqüentes efeitos de posição, o que provavelmente é uma das razões fundamentais para o estabelecimento da ocorrência de fragmentações e fusões na evolução e filogenia da ordem.

I.1.Centrômero

Do que foi dito até aqui, fica claro que existe na

literatura grande controvérsia a respeito da natureza do centrômero dos cromossomos dos odonatas, sendo que todas as informações obtidas até o momento são fundamentadas em estudos realizados ao nível de microscopia óptica, sem nenhum tratamento especial dos cromossomos, utilizando-se corantes convencionais (orceína e fucsina básica).

Em vista do grande interesse e da importância deste assunto, salientamos neste ítem as principais opiniões expressas até o momento.

Antes, porém, de se iniciar o assunto é conveniente que se estabeleça claramente os conceitos de centrômero e cinetôcoro, os quais não eram bem esclarecidos na época da publicação de outros trabalhos sobre os cromossomos dos odonatas.

A palavra cinetôcoro foi usada inicialmente como sinônimo de centrômero para descrever a região do cromossomo compreendida pela constrição primária. Atualmente estas duas estruturas têm significado e funções particularmente definidas, que não mais permitem qualquer confusão. O cinetôcoro, que é entendido como a expressão morfológica do centrômero, possui uma morfologia que varia de acordo com a espécie (Braselton & Bowen, 1971), mas apresenta ao microscópio eletrônico uma organização trilaminar característica (Stubblefield, 1973; Comings & Okada, 1971; Clapham & Ostergreen, 1978) sob a forma de um disco plano ou abaulado (Rieder, 1979) sobre o qual se prendem as fibras do fuso. Por sua vez, o termo centrômero tem sido utilizado para denominar toda a região da constrição central, como sugerido por Du Praw in Clapham & Ostergreen,

1978).

Sendo assim, devemos considerar o termo cinetôcoro empregado por Cumming e outros autores que estudaram o centrômero dos odonatas até agora, como sinônimo de centrômero e não como ele é atualmente entendido.

Oksala (1943 , 1952) é a favor da hipótese do cinetôcoro localizado, tendo se baseado nas seguintes evidências - para expressar a sua opinião: 1 - na metáfase espermatogonial, os cromossomos parecem dobrados ao meio com uma constricção neste local; 2 - em vista lateral, as metáfases I mostram em algumas preparações duas fibras do fuso ligando o centrômero a cada um dos polos (Cumming, 1964).

Battaglia & Boyes (1955) não concordam com as evidências de Oksala (op. cit.). Hughes Schrader (1948), Lima de Faria (1949) e Castro (1950) in Battaglia & Boyes(1955), também não concordam com a opinião do centrômero localizado, porém eles próprios não apresentaram dados para suportar suas conclusões.

Cumming (1964), por outro lado, manifesta-se a favor da condição holocinética dos cromossomos dos odonatas, tendo para isso, apresentado as seguintes evidências: 1 - os cromossomos, mesmo nas espécies "baixo-n" migram paralelamente para os polos; 2 - fibras do fuso aparecem distribuídas ao longo de todo o cromossomo; 3 - é difícil explicar a ocorrência de - cariótipos "baixo-n" num organismo com cromossomos monocêntricos; 4 - os cromossomos grandes das espécies "baixo-n" não têm dificuldade de se locomoverem aos polos, como foi postulado -

por White (1954) para grandes cromossomos monocêntricos; 5 as fibras do fuso, observadas por Oksala (1943), correspondem às bordas de regiões de atividade cinética, de um cromossomo particular, ou pedaços ópticamente observáveis de fibras do fuso que se prendem ao longo do cromossomo inteiro.

White (1969) diz que os resultados da irradiação obtidos em indivíduos com cromossomos considerados holocêntricos, claramente indicam que quando os cromossomos são fragmentados, a maioria ou todos os fragmentos são capazes de passar através de um número de divisões celulares sem sérias anormalidades na mitose, como por exemplo em *Ascaris* e na planta *Luzula*. Mas, a variabilidade cariotípica limitada em grupos com cromossomos holocêntricos, referida anteriormente, é um ponto contra isto - ser uma propriedade geral de tais cromossomos.

Ainda segundo White (1973), a natureza holocêntrica dos cromossomos dos odonatas, postulada por alguns autores, parece não estar de acordo com as evidências. Para ele as constrições cêntricas são claramente visíveis em muitos estágios - da mitose e da meiose, sendo que a este respeito White (op.cit.) concorda com a opinião de Oksala (1943- 1952) de que os cromossomos dos odonatas são monocêntricos. Contudo, Kiauta (1967 - 1980) continua a considerá-los como holocêntricos.

De modo semelhante ao que fez Cumming (1964), Kiauta (1975) comparou as opiniões de vários autores a respeito da natureza do centrômero dos odonatas. Para ele, não resta dúvidas a respeito da natureza difusa do cinetócoro e apresenta as seguintes evidências citotaxonômicas e experimentais a seu favor:

1 - A aparência geral (tamanho e forma) dos cromossomos e orientação dos elementos em vista polar de placas metafásicas (distribuição ao acaso, contrária à situação em organismos com centrômero localizado) são bastante idênticas àquelas encontradas em outros animais e grupos de plantas com cromossomos holocinéticos; 2 - a fusão dos cromossomos é evidentemente o mecanismo responsável pela redução do número de cromossomos (Kiauta, 1967) e não afeta a quantidade de DNA nos cariótipos secundários. A quantidade de DNA dos cariótipos originados por fusão a partir do cariótipo primário, iguala-se àquela do cariótipo original (Cruden, 1968; Kiauta, 1969 a,b). O fenômeno é idêntico à situação encontrada em Trichoptera, Lepidoptera, Homoptera e Heteroptera; 3 - o aumento do número cromossômico é acompanhado pela maior especialização e/ou posição filogenética das formas envolvidas. A mesma situação é encontrada em alguns outros insetos que possuem cromossomos holocinéticos, tais como Trichoptera, Homoptera e Heteroptera; 4 - fragmentos cromossômicos surgidos de fragmentações espontâneas de um ou mais elementos, em algumas ou em todas as células, que aparecem ao menos em alguma população natural de algumas espécies, sobrevivem na mitose. Estes deveriam ter sido perdidos no ciclo mitótico se os cromossomos fossem monocêntricos (cf. Kiauta, 1968b, 1969b); 5 - as partes quebradas dos cromossomos mitóticos irradiados exibem comportamento cinético normal.

I.2. Cromossomos-m

Além das várias opiniões a respeito da natureza do centrômero dos cromossomos dos odonatas, um outro assunto, também bastante interessante, e que também tem sido objeto de discussão na citogenética da ordem Odonata, diz respeito à presença dos microcromossomos ou cromossomos-m.

O termo cromossomo-m foi introduzido pela primeira vez por Wilson (1905b) in Ueshima (1979), para descrever um par de elementos minúsculos que se comportavam diferentemente dos autossomos e dos cromossomos sexuais durante a meiose de coreídeos. Tais cromossomos-m são agora conhecidos numa variedade de heterópteros, sendo usualmente pequenos, como nos coreídeos. Os cromossomos-m foram portanto definidos levando-se em consideração o seu comportamento e não o seu tamanho. Na verdade, de acordo com Wilson (1911) in Ueshima (1979), em alguns casos eles têm o mesmo tamanho que autossomos convencionais. Uma outra característica peculiar dos cromossomos-m, assim definidos, é que sendo aquiasmáticos, eles apresentam separação reducional na 1ª. divisão e equacional na 2ª. divisão meiótica (Ueshima, 1979).

Do mesmo modo, White (1973) aceita a definição de Wilson (1905) para cromossomos-m, porém White (op.cit.) faz uma distinção entre cromossomos-m e microcromossomos.

De acordo com White (1973), microcromossomos são autossomos pequenos, com comportamento meiótico normal e que, portanto, seriam definidos levando-se em consideração apenas o seu tamanho. Os microcromossomos são freqüentemente observados em Lepidoptera, pássaros e répteis.

Por outro lado, Oguma (1930), Dasgupta (1957) e Cumming (1964) consideraram os cromossomos-m dos odonatas como autossomos em estágios progressivos de diminuição de tamanho que progrediriam até o seu total desaparecimento (teoria do cromossomo-m da evolução cariotípica).

Kiauta (1968b) considera os cromossomos-m dos odonatas como fragmentos autossômicos normais, e no seu trabalho de 1975, este mesmo autor, cita que os cromossomos-m podem ser encontrados em qualquer espécie ou família e que, em alguns grupos, eles parecem mais escassos do que em outros. Kiauta (1975) diz que este bivalente está faltando no gênero *Argia* e *Ophiogomphus* e nos cariótipos primários de *Enallagma* e *Megapodagrion* e na maioria dos representantes das subfamílias Coenagrioninae, Ischnurinae e Gomphoidinae e, em muitos gêneros, eles são encontrados em todas as espécies estudadas. Diz ainda que a sua distribuição, ao contrário do número cromossômico, não reflete qualquer afinidade taxonômica, porém pode representar uma característica peculiar ao nível de população, sendo que seu tamanho pode ser diferente em diferentes populações ou em diferentes formas infra-específicas da mesma espécie.

Quanto ao mecanismo cromossômico de determinação sexual, todos os autores são unânimes em afirmar que a maioria das espécies de Odonata apresenta um mecanismo XO/XX, sendo o macho o sexo heterogamético, com o univalente-X apresentando segregação pós-reducional.

Segundo John & Lewis (1965), os sistemas de determinação sexual XO podem ser mantidos somente em sistemas meiôti-

cos que são pré-adaptados para "manejar" univalentes. Univalentes espontâneos têm algumas vezes comportamentos irregulares e apresentam segregação preferencial, quando comparados com aqueles de univalentes hereditários, como o X não pareado no sexo heterogamético das espécies XX/XO. Na maioria dos sistemas XO, a pré-redução é a norma, mas a pós-redução não é rara e a divisão do X tanto na primeira como na segunda divisão tem sido citada para o mesmo indivíduo em alguns casos.

É ainda interessante citar que Smith & Maxwell (1953), estudando os cromossomos de alguns Lampyridae (Coleoptera), verificaram que o cromossomo sexual apresenta pós-redução, apesar dos cromossomos serem monocêntricos.

De acordo com Kiauta (1972a) XO é o modo original de determinação sexual dos odonatas e ele é observado em todos os cariótipos primários, apesar do número cromossômico, nível filogenético e especialização adquirido pelos taxa. O modo de determinação cromossômica sexual neo-XY, observado pela primeira vez por Fuchsowa & Sawczynska (1928) e posteriormente por Makalowskaja (1940), ocorre em cariótipos secundários onde o X original está envolvido numa fusão com um autossomo. Sua ocorrência não está relacionada com qualquer grupo taxonômico, ainda que em algumas famílias, por exemplo Aeshnidae, ele é mais freqüente do que em outras.

Via de regra, o neo-X é um elemento de tamanho médio, senão o maior do cariótipo. O homólogo não fundido do par autossômico do elemento neo-sexual é usualmente pequeno, tem a função de um neo-Y e é característico da linhagem masculina.

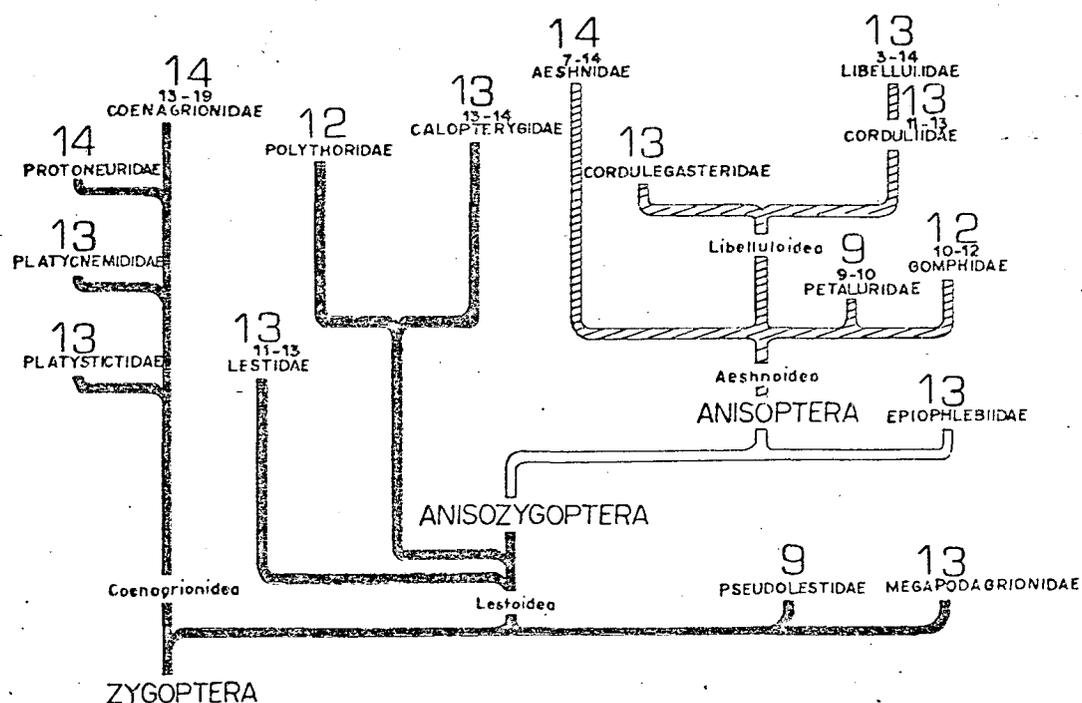
Kiauta (1972 b) após uma revisão completa dos estudos citológicos na ordem Odonata, constatou que existiam até então 371 espécies estudadas citologicamente, número este que correspondia a aproximadamente 6% das espécies de Odonata descritas até então.

Até o momento mais 110 espécies, aproximadamente, foram descritas por vários autores, para várias regiões faunísticas, conforme será discutido posteriormente, elevando o número de espécies estudadas citologicamente para quase 500, sendo que muitas espécies foram descritas em mais de uma população, em diferentes regiões faunísticas, em vista do fato de terem sido observadas espécies com variação cromossômica em diferentes populações como por exemplo, em *Orthemis ferruginea* (Kiauta & Boyes, 1972) e também em diferentes células do mesmo espécimen, como por exemplo, em *Dythemis williamsoni* (Kiauta, 1979 b).

O número haplóide dos odonatas varia de 3 a 19 (Kiauta, 1972 b; Kiauta & Kiauta, 1979). Apesar desta grande variação há, em geral, pouca variação numérica nos cariótipos dos odonatas. Os números haplóides 12, 13 e 14 representam aproximadamente 90% dos odonatas examinados e, $n=13$ pode ser considerado como o número típico da ordem. Este número é encontrado em 55% das espécies estudadas citologicamente, e não mudou de modo significativo depois do trabalho de Kiauta (1972 b), apesar de mais 110 espécies, aproximadamente, terem sido descritas em tempo posterior.

De acordo com Kiauta (1967 b), se a distribuição do número cromossômico for relacionada comparativamente com a ida

de geológica das famílias importantes, pode-se observar que em famílias geologicamente antigas, há uma tendência em direção a números cromossômicos baixos, ao passo que nos grupos mais jovens, os cariótipos numericamente altos, prevalecem, o que é esquematizado abaixo, baseado na árvore genealógica de Fraser (1957).



Resumindo a informação anterior, poderia ser concluído que, com algumas restrições, o número cromossômico reflete as afinidades taxonômicas e caracteres filogenéticos de taxa superespecíficos nos odonatas (Kiauta, 1975).

A teoria de Kiauta (1967;1972;1975) que sugere a evolução cariotípica dos odonatas fundamentada em dados citológicos e filogenéticos, tem sido a mais aceita desde a sua publicação.

Apesar dos interessantes problemas de citologia básica encontrados na ordem Odonata, como por exemplo: presença dos cromossomos-m, controvérsias em torno da existência ou não de um centrômero localizado, pós-redução meiótica, diferentes pontos de vista sobre os mecanismos envolvidos nos rearranjos cromossômicos, entre outros, estes animais receberam até o momento pouca atenção por parte dos citogeneticistas brasileiros.

Do total de espécies descritas citologicamente, de muitas delas só se tem notícia do número cromossômico, observado durante as metáfases I e de muitas delas não temos uma documentação citológica nem em forma de desenho, nem em fotografia. Deste total, apenas 60, aproximadamente, foram estudadas de populações brasileiras, das quais 32 foram recentemente descritas por Ferreira e cols. (1979). Esta amostra não é de modo algum significativa, em vista da rica fauna de libélulas observada em nossa região.

Em vista disto, fazemos neste trabalho um estudo de 50 espécies da fauna brasileira, 21 não descritas citologicamente antes, em nenhuma população e as demais descritas anterior-

mente para populações brasileiras ou não, numa tentativa de ampliar os dados citológicos existentes, analisá-los e compará-los, tentando explicar os mecanismos cromossômicos envolvidos na evolução destes insetos, que, segundo Cobert (1962), têm - competentemente sobrevivido desde o Permiano.

II - MATERIAL

O material utilizado neste trabalho, assim como os seus respectivos locais e data de coleta, estão listados abaixo, de acordo com a classificação de Fraser (1957).

Do total de espécimens coletados, das duas sub-ordens de Odonata - Zygoptera e Anisoptera, somente estão aqui relacionadas as espécies e os espécimens (número correspondente à coleção entre parênteses) de machos que apresentaram divisão meiótica e que são aqui estudados.

Todo o material coletado foi enviado para identificação aos Professores Dr. Newton dos Santos Dias e Janira Martins Costa, do Museu Nacional do Rio de Janeiro, e atualmente fazem parte da coleção de insetos do Instituto de Biociências - Departamento de Biologia - UNESP "Campus" de Rio Claro.

A localização geográfica dos pontos de coleta está representada na figura II. 1.

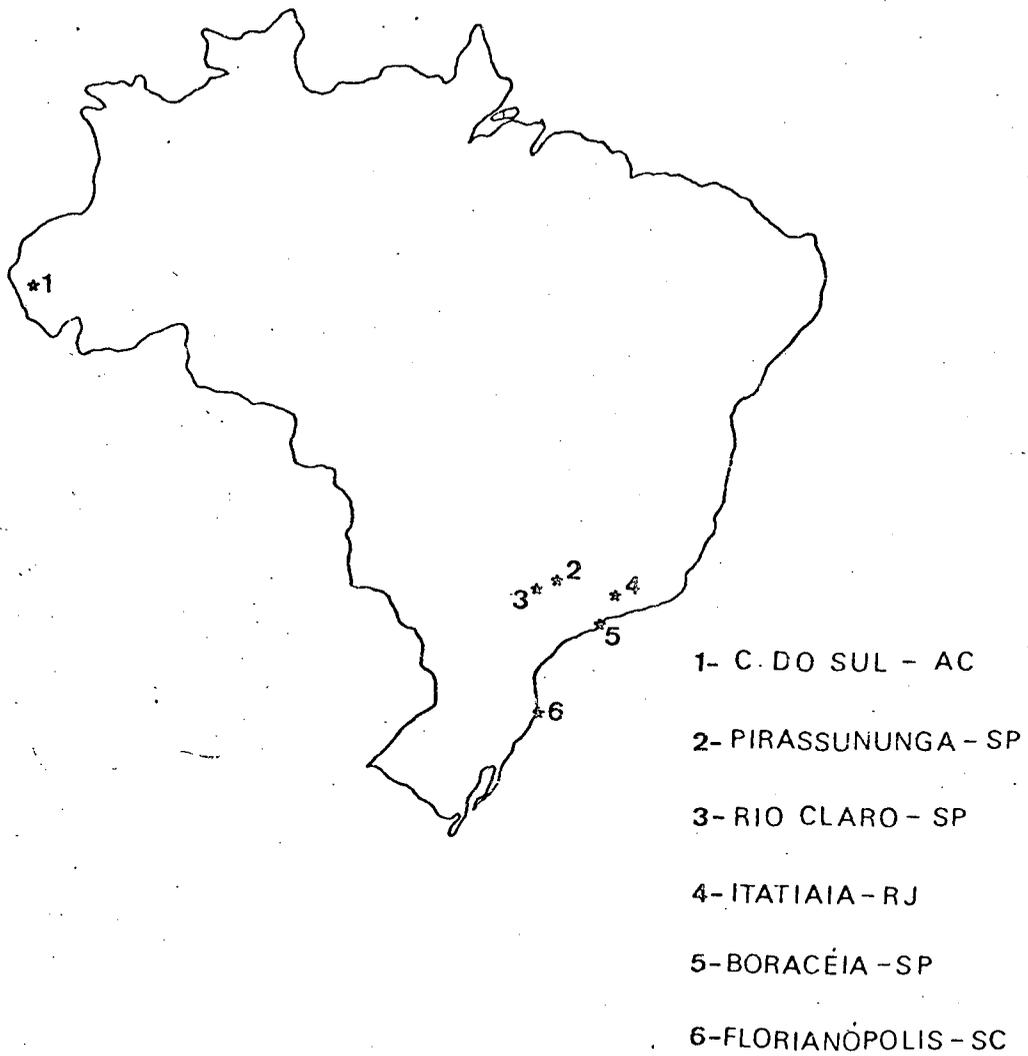


Figura II.1: Localização geográfica dos principais pontos de coleta.

Subordem Zygoptera

Superfamília Coenagriidea

Família Coenagrionidae

Subfamília Amphicneminae

Metaleptobasis selysi Santos, 1956 (96) - Rio Claro - S.P. -
Brasil - Angela M.S. Bueno - Outubro de 1979.

Subfamília Pseudagriinae

Leptagrion perlongum Calvert, 1909 (113, 114) - Boracéia (li-
toral) S.P. - Brasil - Angela M.S. Bueno - Novembro de 1979.

Subfamília Ischnurinae

Ischnura fluviatilis Selys, 1876 (203, 204) - Florianópolis-
S.C. - Brasil - Vivian - Dezembro de 1979.

Enallagma chelifерum (Selys, 1876) Santos, 1956 (88) Itirapi-
na - S.P. - Brasil - Angela M.S. Bueno - Outubro de 1979.

Acanthagrium minorum Selys, 1876 (109) - Pirassununga - S.P.
-Brasil - Angela M.S. Bueno - Novembro de 1979.

Oxyagrion simile Costa, 1978 (151, 154) Boracéia - S.P. - Bra-
sil - Angela M.S. Bueno - Janeiro de 1980; (183) Itatiaia -
R.J. - Brasil - Angela M.S. Bueno - Janeiro de 1980.

Oxyagrion evanescens Calvert, 1909 (31, 32) Boracéia - S.P. -
Brasil - Angela M.S. Bueno - Abril de 1979.

Oxyagrion hempeli Calvert, 1909 (130) Boracéia - S.P. - Bra-
sil - Angela M.S. Bueno - Janeiro de 1980.

Subfamília Argiinae

Argia croceipennis Selys, 1865 (144, 148) Boracéia - S.P. -
Brasil - Angela M.S. Bueno - Janeiro de 1980.

Superfamília Lestinoidea

Família Lestidae

Subfamília Lestinae

Lestes paulistus Calvert, 1909 (111) Pirassununga - S.P. -
Brasil - Angela M.S. Bueno - Novembro de 1979.

Família Megapodagrionidae

Subfamília Megapodagrioninae

Megapodagrion contortum Selys, 1862 (138) - Boracéia - S.P. -
Brasil - Angela M.S. Bueno - Janeiro de 1980.

Subfamília Argiolestinae

Heteragrion a (182) - Itatiaia - R.J. - Brasil - Angela M. S.
Bueno - Janeiro de 1980.

Heteragrion b (171, 172) - Itatiaia - R.J. Brasil - Angela -
M.S. Bueno - Janeiro de 1980.

Superfamília Agrioidea

Família Agrionidea

Subfamília Hetaerininae

Hetaerina carnifex Selys, 1853 (134) - Boracéia - S.P. - Bra
sil - Angela M.S. Bueno - Janeiro de 1980.

Hetaerina brightwelli (kirby, 1823) Selys, 1853 (180, 181) -
Itatiaia - R.J. - Brasil - Angela M.S. Bueno - Janeiro de 1980.

Subordem Anisoptera

Família Gomphidae

Subfamília Gomphoidinae

Progomphus intricatus (Hagen, 1857) - (89, 94, 95) - Itirapina - S.P. - Brasil - Angela M.S. Bueno - Outubro de 1979.

Phyllocycla sp (95) - Rio Claro - S.P. - Brasil - Angela M. S. Bueno - Outubro de 1979.

Família Aeshnidae

Subfamília Gynacanthaginae

Staurophlebia reticulata reticulata (Burm, 1839) Kirby, 1890 (53) - Rio Claro - S.P. - Brasil - Doralice M. Cella - Março de 1979.

Família Libellulidae

Subfamília Libellulinae

Orthemis ferruginea (Fabricius, 1798) Uhler, 1867 - (198) - Florianópolis - S.C. - Brasil - Vanice - Dezembro de 1979 - (163, 164) - Boracéia - S.P. - Brasil - Angela M.S. Bueno - Janeiro de 1980.

Dasythemis venosa (Burm, 1839) Calvert, 1898 - (2) - Rio Claro - S.P. - Brasil - Amilton Ferreira - Fevereiro de 1975.

Dasythemis minki Karsch, 1890 - (161, 162) - Boracéia - S.P. Brasil - Angela M.S. Bueno - Janeiro de 1980.

Subfamília Diastatopidinae

Perithemis lais (Perty, 1834) Hagen, 1861 - (262) - Cruzeiro do Sul - Acre - Brasil - Angela M.S. Bueno - Abril de 1980.

Perithemis mooma Kirby, 1889 - (246, 281) - Cruzeiro do Sul Acre - Brasil - Angela M.S. Bueno - Abril de 1980.

Subfamília Brachydiplactinae

Uracis fastigiata (Burm, 1839) Erichson, 1848 - (241) - Cruzeiro do Sul - Acre - Brasil - Angela M.S. Bueno - Abril de 1980.

Oligoclada laetitia Ris, 1911 - (I) - Rio Claro- S.P. - Brasil - Angela M.S. Bueno - Março de 1980.

Oligoclada pachystigma Karsch, 1890 (256) - Cruzeiro do Sul- Acre - Brasil - Angela M.S. Bueno - Abril de 1980.

Micrathyria hypodydima (Calvert, 1906) - (54) - Rio Claro - S.P. - Brasil - Angela M.S. Bueno - Março de 1979.

Micrathyria starwiski Santos, 1953 - (159) - Boracéia - S.P. Brasil - Angela M.S. Bueno - Janeiro de 1980.

Micrathyria artemis (Selys, M.S.) Ris, 1911- (279) - Cruzeiro do Sul - Acre - Brasil- Angela M.S. Bueno- Abril de 1980.

Micrathyria hesperis Ris, 1911 (15) - Rio Claro - S.P. - Brasil - Amilton Ferreira - Fevereiro de 1975.

Micrathyria catenata Calvert, 1909 - (287, 290) - Cruzeiro do Sul - Acre- Brasil - Angela M.S. Bueno - Abril de 1980.

Micrathyria ocellata dentiens Ris, 1911 (286) - Cruzeiro do Sul- Acre - Brasil - Angela M.S. Bueno - Abril de 1980.

Subfamília Sympetrinae

Erythrodyplax anomala (Brauer, 1865) Brauer, 1868 (208)- Florianópolis- S.C. - Brasil - Vivian - Dezembro de 1979.

Erythrodyplax castanea (Burmeister, 1839) Ris, 1911 (152) Boracéia - S.P. - Brasil - Angela M.S. Bueno - Janeiro de 1980; (268) - Cruzeiro do Sul - Acre - Brasil - Angela M.S. Bueno- Abril de 1980.

Erythrodyplax paraguayensis (Foerster, 1904) - Rio Claro-S.P.
Brasil - Amilton Ferreira - Fevereiro de 1975.

Erythrodyplax media Borrer, 1942 (80) Pirassununga - S.P. -
Brasil - Angela M.S. Bueno - Novembro de 1979.

Erythrodyplax famula lativittata Borrer, 1842 (269, 283)-Cru
zeiro do Sul - Acre - Brasil - Angela M.S. Bueno - Abril de
1980.

Erythrodyplax pallida (Needhan, M.S.) Ris, 1911 - (27) - Rio -
Claro - S.P. - Brasil - Angela M.S. Bueno - março de 1979.

Erythrodyplax connata fusca (Rambur, 1842) Brauer, 1868 (136,
158) Boracéia - S.P. - Brasil - Angela M.S. Bueno - Janeiro
de 1980; (195, 200, 230) - Florianópolis - S.C. - Brasil - Va
nice - Dezembro de 1979.

Erythrodyplax juliana Ris, 1911 - (28) - Rio Claro - S.P. -
Brasil - Amilton Ferreira - Março de 1975.

Rhodopygia cardinalis (Erichson, 1848) Kirby, 1889 (241)-Cru
zeiro do Sul - Acre - Brasil - Angela M.S. Bueno - Abril de
1980.

Subfamília Leucorrinae

Brachymesia furcata (Hagen, 1861) Kirby, 1889 (III) Rio Cla
ro - S.P. - Brasil - Angela M.S. Bueno - Março de 1980; (192)
Florianópolis - S.C. - Brasil - Vivian - Dezembro de 1979.

Subfamília Pantaliinae

Pantala flavescens (Fabricius, 1798) Hagen, 1861 (14a)- Rio
Claro - S.P. - Brasil - Angela M.S. Bueno - Março de 1979.

Trapezostigma abdominalis Rambur, 1842 (II) Rio Claro- S.P.-
Brasil - Angela M.S. Bueno - Março de 1980; (118)- Boracéia

(litoral) - S.P. - Brasil - Angela M.S. Bueno - Novembro de 1979.

Trapezostigma binotata (Rambur, 1842) Hagen, 1861 - (120) - Boracéia (litoral) - S.P. - Brasil - Angela M.S. Bueno - Novembro de 1979; (223) - Florianópolis - S.C. - Brasil - Vani ce - Dezembro de 1979.

Trapezostigma cophysa Selys, 1857 - (115, 117) - Boracéia(litoral) - S.P. - Brasil - Angela M.S. Bueno - Novembro de 1979.

Subfamília Dytheminae

Dythemis multipunctata Kirby, 1897 (4, 6, 10) - Rio Claro-S. P. - Brasil - Amilton Ferreira - Fevereiro de 1975.

Macrothemis musiva (Hagen, 1861) Calvert, 1898 (273) - Cruzeiro do Sul - Acre - Brasil - Angela M.S. Bueno - Abril de 1980.

Macrothemis hemichlora (Burm, 1839) Kirby, 1889 (56) - Rio Claro - S.P. - Brasil - Angela M.S. Bueno - Abril de 1979.

Macrothemis imitans Karsch, 1890 - (1) - Rio Claro- S.P. - Brasil - Angela M.S. Bueno - Outubro de 1979.

III - MÉTODOS

III.1. Captura

Os animais foram coletados de preferência perto de lagos, rios, igarapês, represas, cachoeiras, fontes de água e mar. Também coletaram-se algumas espécies na mata, em frestas de luz e no campo.

Após capturados, com o auxílio de um puçã, os espécimens foram colocados isoladamente em vidros fechados com uma tampa perfurada, contendo uma tira de papel que servia de suporte para os animais. Os frascos foram colocados dentro de uma geladeira de isopor com um pouco de gelo, o que garantiu um maior tempo de sobrevivência dos animais capturados e não interferiu no ciclo meiótico dos mesmos.

III.2. Preparação do material

No laboratório, os animais (machos) foram anestesiaa

dos num recipiente contendo algodão embebido em éter sulfúrico, vivissecados, seus testículos extraídos, hipotonizados em água destilada por 4 minutos, e a seguir, fixados em Carnoy (3 partes de álcool metílico e 1 parte de ácido acético glacial) por um período de no mínimo 1 hora. Quando necessário, os testículos foram mantidos a 4°C, em tubos de vidro contendo Carnoy e uma etiqueta correspondente ao número do espécimen.

Estes tubos, por sua vez, foram colocados em vidros maiores contendo Carnoy, para evitar a evaporação do fixador do seu interior. Nestas condições, o material pode permanecer um tempo indeterminado, sem sofrer nenhum prejuízo para o estudo citológico.

Os animais dissecados foram secos ao ar, guardados em saquinhos de plástico, devidamente etiquetados para serem enviados para a identificação.

III.3.Preparações citológicas

As preparações para o estudo citológico foram feitas da seguinte maneira: sobre uma lâmina de vidro foram colocadas 2 gotas de ácido acético 45% junto com uma parte do testículo. Com o auxílio de um estilete, macerou-se o material ao mesmo tempo em que era espalhado sobre a lâmina. A seguir, a preparação foi secada com o auxílio de uma lamparina e corada com uma solução de orceína lacto-acética 0,5%, durante 5 minutos. Após corada, a preparação foi passada em 2 banhos de álcool 100 e secada com o uso de um secador de cabelos ou deixan

do-a exposta ao ar livre. Finalmente a preparação foi montada com resina sintética, marcada e guardada no escuro para melhor preservação.

III.4. Análise e fotografia das preparações

As preparações foram analisadas com o auxílio de um fotomicroscópio Zeis e fotografadas com a ocular de aumento 10 x e com a objetiva de imersão de aumento 100 x, fator de optovar 1,25 e filtro verde. O número de núcleos fotografados variou de acordo com a quantidade e a qualidade do material. Sempre que foi possível, foram estudadas preparações de mais de um indivíduo da mesma população, conforme citado para cada espécie descrita no capítulo de material.

De acordo com a necessidade, utilizou-se o filme High-Contrast da Kodak, revelado com Dektol (D-19) concentrado, durante 5 1/2 minutos a 20°C ou o filme Panatomic-X da Kodak, revelado com microdol-X em solução 3:1 por 13 minutos a 21°C.

As fotos foram copiadas em papel Kodabromide F₂, F₃ ou F₄, dependendo da qualidade do negativo, e reveladas em Dektol diluído em água destilada na proporção de 2:1.

As fotos originais foram montadas em pranchas, as quais foram refotografadas e recopiadas.

IV - RESULTADOS

Leptagrion perlongum Calvert, 1909 - Figura 1(f) - n=14. Não pudemos observar núcleos favoráveis nas nossas preparações. Apenas em alguns deles foi possível individualizar e contar os cromossomos que apresentam variação gradual decrescente de tamanho. O menor deles, heteropicnótico negativo, corresponde ao univalente-X; nenhum bivalente-m é reconhecido.

Ischnura fluviatilis Selys, 1876 - Figura 1(c,d) - n=14. Os cromossomos apresentam variação decrescente de tamanho. A seta indica um provável bivalente-m. O univalente-X é facilmente identificado, sendo o menor do cariótipo.

Enallagma chelifерum (Selys, 1876) Santos, 1956- Figura 1(a,b) - n=14. Também aqui não obtivemos núcleos muito bons para o estudo citológico. A seta (fig. 1a) aponta para um provável bivalente-m.

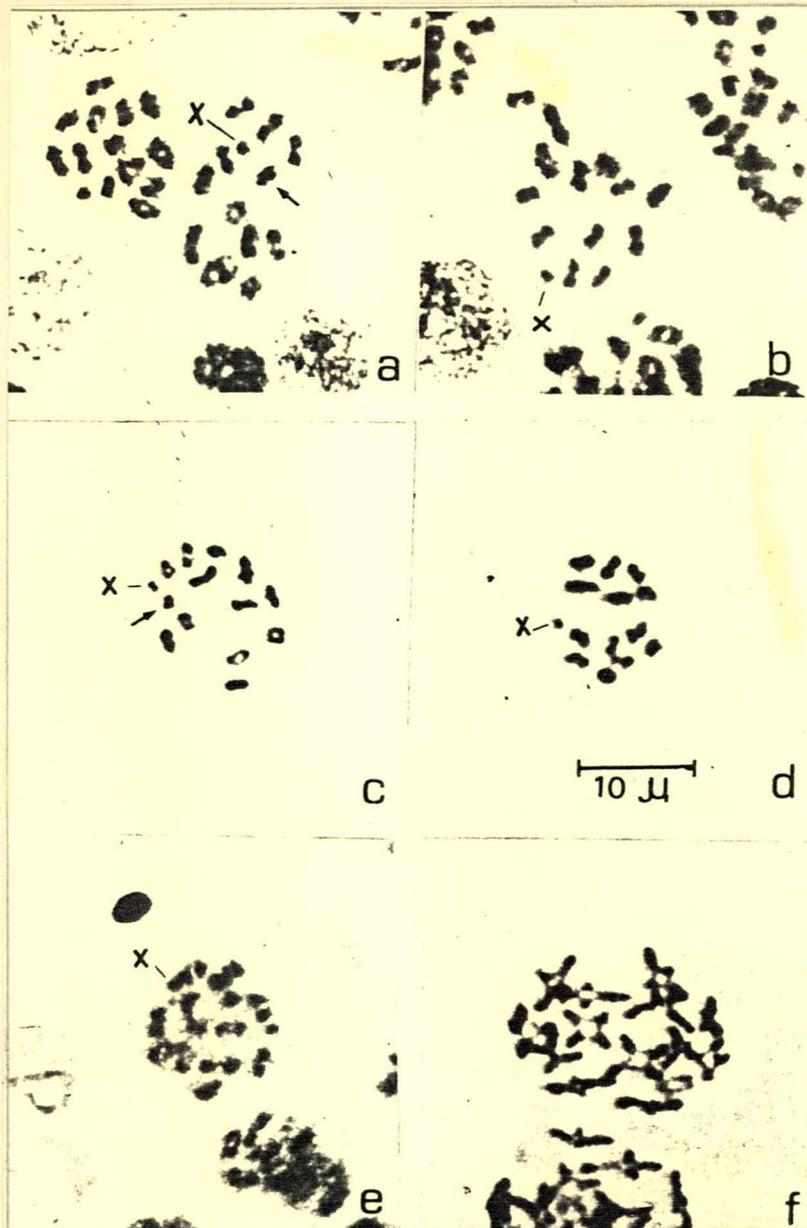


Figura 1 - (a,b) - *Acanthagrium minorum* Selys, 1876 a,b - $n=14$ - metáfase I (a seta indica o provável bivalente-m); (c,d) - *Ischnura fluviatilis* Selys, 1876 c- $n=14$ - metáfase I inicial (a seta indica o provável bivalente-m), d - $n=14$ - metáfase I; e- *Enallagma cheliferum* (Selys, 1876) Santos, 1956 - $n=14$ - anafase I; f- *Leptagrion perlongum* Calvert, 1909- $n=14$ - diacinese.

Acathagrion minorum Selys, 1876 - Figura 1(e) - n=14

Os elementos do cariótipo apresentam variação decrescente de tamanho, sendo o univalente-X o menor deles. Não foi possível no nosso material, identificar o bivalente-m.

Oxyagrion simile Costa, 1978 - Figura 2(a-f) -n=14.

Nos espécimens estudados, de ambas as populações, observamos o mesmo número cromossômico. A espécie não apresenta bivalente-m e o mecanismo de determinação sexual é do tipo XO, sendo o cromossomo sexual o menor elemento do cariótipo.

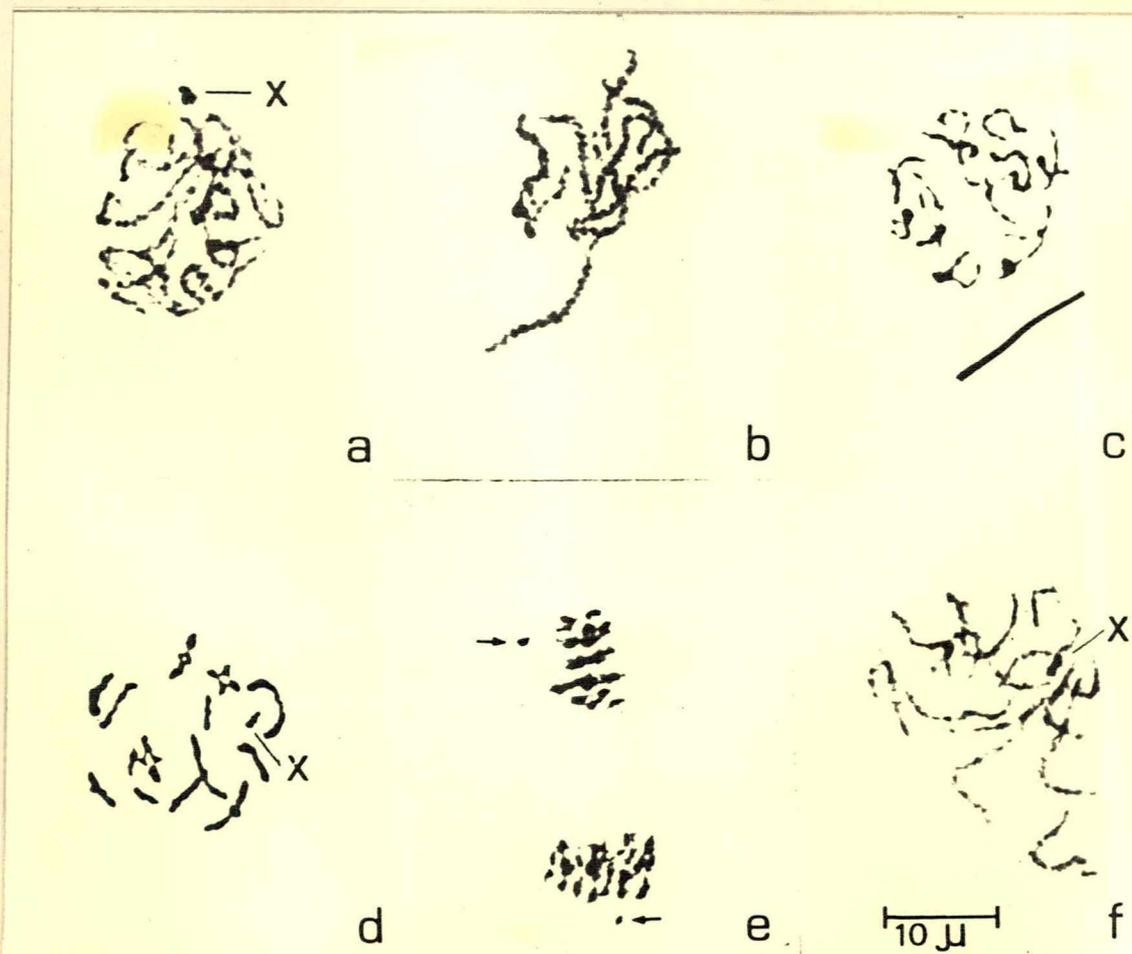


Figura 2 - *Oxyagrion simile* Costa, 1978 a-e - Boracéia-SP. - a,b - paquíteno, c diplôteno, d-n=14 - metáfase I, e-anáfase II - observe-se o univalente-X segregando-se de maneira pós-reducional - f- Itatiaia - RJ. - paquíteno - apesar do estágio ser bem inicial pode-se contar os cromossomos (vide esquema).

Oxyagrion evanescens Calvert, 1909 - Figura 3(g, h, i) - n=14. Em algumas figuras de metáfase I, um dos bivalentes segrega-se precocemente (figs. 3h, i) e dois bivalentes tendem a permanecer unidos na região distal (figs. 3g, i). Das nossas figuras é difícil determinar qual é o cromossomo sexual; pode-se inclusive, pensar que o cromossomo com segregação precoce corresponde ao cromossomo sexual, uma vez que ele se divide equacionalmente na primeira divisão meiótica. Não observamos metáfases espermatogoniais.

Oxyagrion hempeli Calvert, 1909 - Figura 3(a-f) - n=14, 15. Nos dois tipos de espermatócitos I observados, identificam-se em todos os núcleos, um bivalente-m e o univalente-X. Em alguns núcleos (figs. 3c, d, e, f), é difícil determinar o número cromossômico, pois existe a tendência de alguns bivalentes permanecerem unidos (figs. 3d, e, f-setas); nestas mesmas figuras os asteriscos indicam prováveis pares heteromórficos.

Argia croceipennis Selys, 1865 - Figura 4(a-i) - n=13. Fica bem claro em algumas de nossas figuras, que os cromossomos estão arranjados de uma maneira regular em relação à placa equatorial (figs. 4b, c). Nas anáfases I (figs. 4d, e), os cromossomos homólogos são "puxados" para polos opostos. Nas metáfases II (figs. 4f), os cromossomos apresentam uma constrição na região mediana, característica relativamente comum dos cromossomos de Odonata nesta fase. Na anáfase II e telófase II (figs. 4g, h e i respectivamente), os cromossomos também apresen

tam-se orientados em relação à placa equatorial. Na telófase II (fig. 4i), observa-se que quase todos os núcleos formados apresentam o cromossomo sexual.

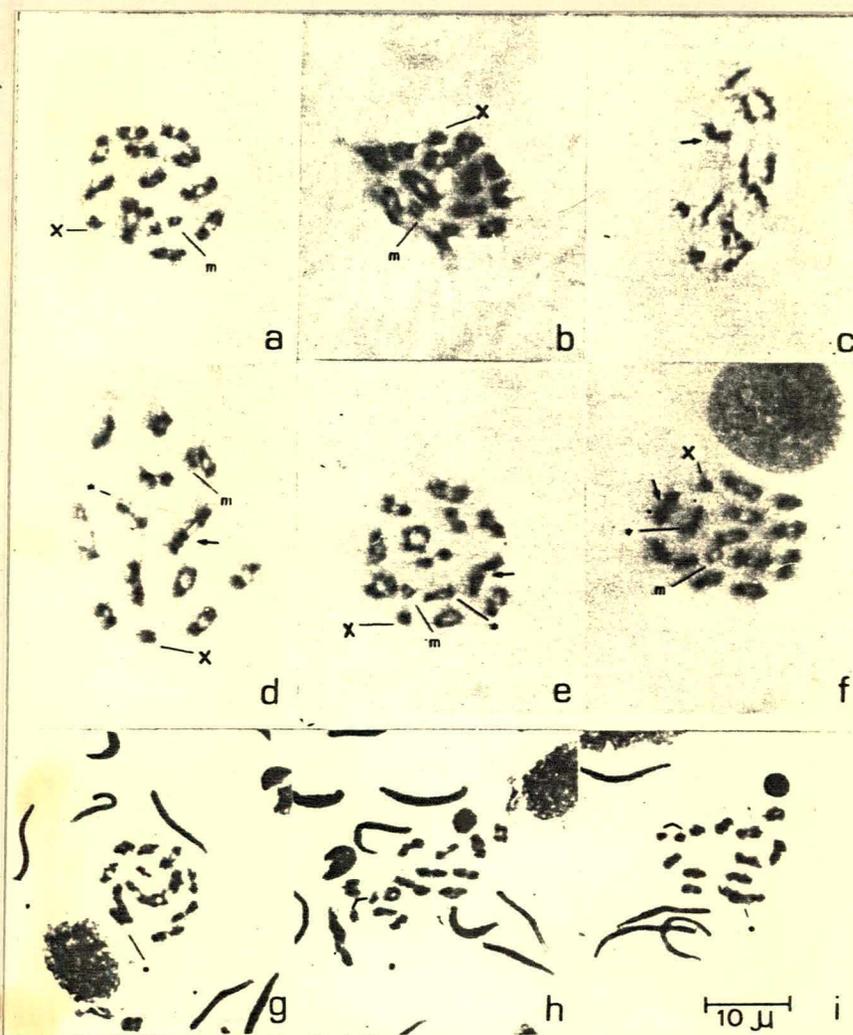


Figura 3 - *Oxyagrion hempeli* Calvert, 1909 a, b - diacinese - $n=14?$, c - metáfase I - no caso do cromossomo apontado pela seta corresponder a um par de bivalentes este núcleo apresenta $n=13$, d - diacinese - $n=14$ - a seta aponta para um possível par de bivalentes, caso contrário o núcleo tem 15 elementos, e - diacinese - $n=14$ as setas - indicam fusão em outros bivalentes, f - $n=14$ - diacinese - aqui também parece ocorrer fusão num outro par de bivalentes. Nas três últimas figuras os asterísticos apontam para possíveis pares heteromórficos; (g, h, i) - *Oxyagrion evanescens* Calvert, 1909 g, h, i - $n=14$ - metáfase I tardia; em h e i um bivalente apresenta segregação precoce. Em g e i os asterísticos indicam cromossomos em fusão.

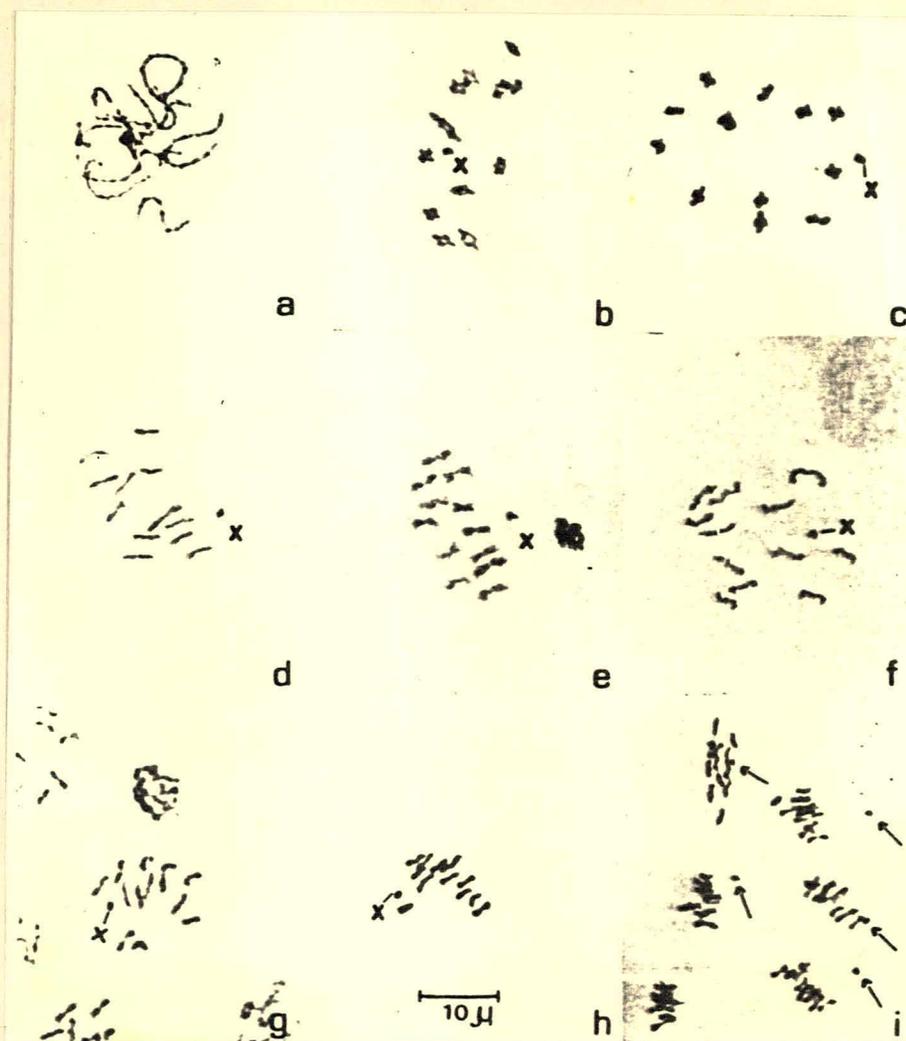


Figura 4 - *Argia croceipennis* - a-paquítieno-o X apresenta-se heteropicnótico negativo, b e c- metafases I iniciais $n=13(m)$, d e e- anáfase I- o univalente X passa sem se dividir para um dos polos , f- metáfase II, g,h - anáfase II inicial- nos 2 núcleos identifica-se o univalente-X, i- telófase II- aparentemente todos os núcleos apresentam o univalente-X.

OBS.: nas figuras b e c - aparentemente todos são bivalentes; é curioso notar o comportamento do provável univalente-X nas anáfases I e II (d,e ; g,h) e a presença deste em todos os núcleos, aparentemente, no final da divisão.

Metaleptobasis selysi Santos, 1956 - Figura 5(b) - $n=14$. Nos poucos núcleos disponíveis em nosso material, observamos que os cromossomos apresentam variação gradual decrescente de tamanho, podendo-se identificar no cariótipo dois elementos ligeiramente maiores que os demais (fig. 5b- setas), o univalente-X e o bivalente-m.

Lestes paulistus Calvert, 1909 - Figura 5(a) - $n=13$ (m). Nas metáfases I, a maioria dos cromossomos apresenta variação decrescente gradual de tamanho, identificando-se no cariótipo o bivalente-m e o univalente-X (os dois menores elementos) e um bivalente extra-grande (fig. 5a-seta).

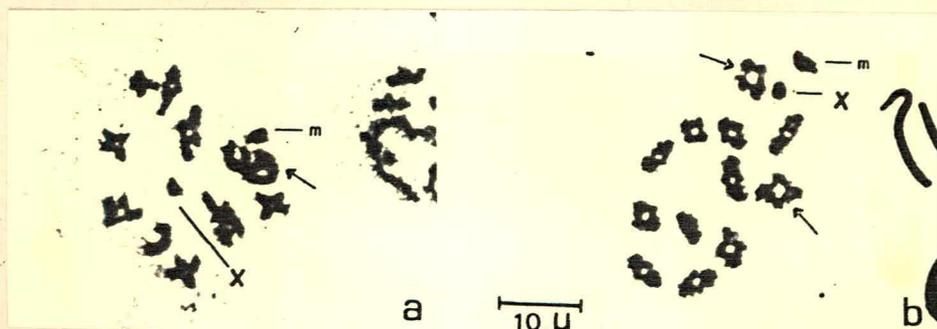


Figura 5 - a-*Lestes paulistus* Calvert, 1909 - $n=13$ (m) - metáfase I inicial - a seta aponta o bivalente extra-grande; b- *Metaleptobasis selysi* Santos, 1956 - $n=14$ (m) - metáfase I inicial as setas apontam os dois bivalentes ligeiramente maiores que os demais.

Megapodagrion contortum (Selys, 1862) - Figura 6

(a-f) - $n=13(m)$. Com exceção do bivalente- m e do univalente- X , todos os outros elementos do cariótipo apresentam variação decrescente gradual de tamanho.



Figura 6 - *Megapodagrion contortum* (Selys, 1862) - a- $n=13(m)$ - diacinese, b - $n=13(m)$ - metafase I - vista polar, c,d - $n=13(m)$ - metafase I - vista lateral, e- anafase I inicial, f- anafase II.

Heteragrion a - Figura 7(a-d) - $2n=26(m)$, $n=12$, 13-
 Nas metáfases espermatogoniais, observa-se a presença de dois elementos minúsculos que se diferenciam dos demais, os quais provavelmente correspondam aos cromossomos-m. Nos núcelos haplóides em anáfase II, observamos $n=12$ (figs. 7b, c,d) e também $n=13$ (fig. 7c). Nos núcleos $n=12$ existem sempre bivalentes unidos distalmente (setas), e não é observado o univalente-X. Nos núcleos $n=13$, nota-se a presença de um cromossomo, que provavelmente se trata do univalente-X (asterisco). Na fig.7d - $n=12$ - observam-se 3 cromossomos unidos num ponto. Apesar de que nem todos os núcleos apresentam cromossomos com tendência à fusão, estes são bastante freqüentes no nosso material e, provavelmente, este acontecimento não se trata de simples coincidência. Também nestes núcleos haplóides, é difícil identificar um bivalente-m e pode ser que os dois elementos minúsculos, observados nas metáfases espermatogoniais, tratam-se de fragmentos cromossômicos presentes em apenas alguns núcleos, ou então, que não são observados nos núcleos haplóides, porque se perderam durante a divisão.

Heteragrion b - Figura 8(a-e) = $2n=26$, $n=13$ - Nos

NOTA: Coletamos 6 espécimens deste gênero na região de Itatiaia R.J. O prof. Dr. Newton Santos Dias ficou em dúvida quanto ao reconhecimento de 2 espécies e nos solicitou que verificássemos esta possibilidade citologicamente. Sabe-se que uma delas é *Heteragrion dorsale*, mas não se tem certeza qual delas.

diplôtenos (fig. 8b), não observamos o elemento heteropicnótico positivo, como de costume. Nos núcleos em diacinese, também não se observa a presença do univalente-X e, apesar dos cromosomas apresentarem variação decrescente gradual de tamanho, identificam-se 2 elementos bem menores e aproximadamente do mesmo tamanho entre si (figs. 8c, e). Em alguns núcleos, identifica-se também um par heteromórfico, que provavelmente corresponda ao novo par sexual.

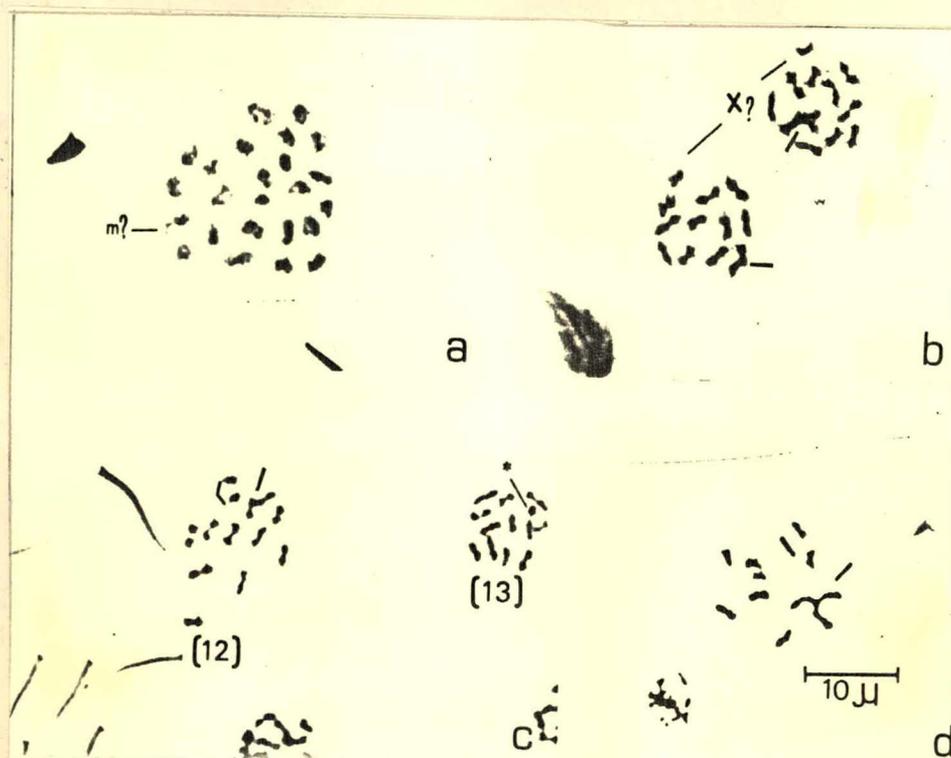


Figura 7 - *Heteragrion* a - $2n=26$ - metáfase espermatogonial, b- $n=12$ - anafase II, c- $n=12$ e $n=13$ - anafase II, d- $n=12$ - anafase II.

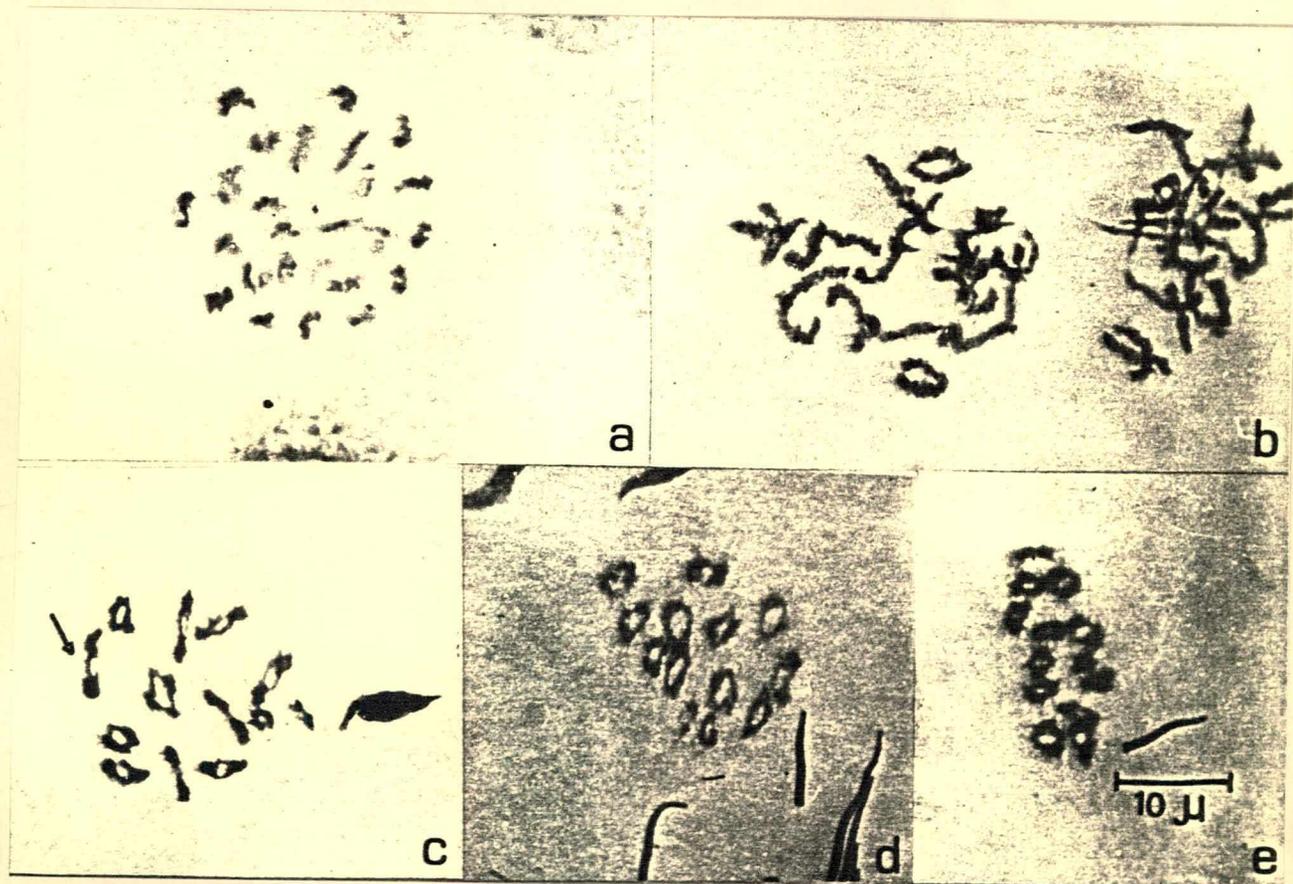


Figura 8 - *Heteragrion b* a- $2n=26$ - metáfase espermatogonial, b- diplôte no, c,d,e- $n=13$ - diacinese; note-se na figura c a presença de um bivalente possivelmente heteromórfico.

Hetaerina brightwelli (Kirby, 1823) Selys, 1853- Fi
gura 9(a-d) - $n=13(m)$ - Os bivalentes decrescem gradualmente ,
com o univalente-X e o bivalente-m destacando-se nos núcleos em
diacinese (fig. 9b) e em metáfase I (figs. 9c, d); nestes últi
mos, às vezes, um bivalente aparece segregando-se precocemente
(fig. 9c-seta).

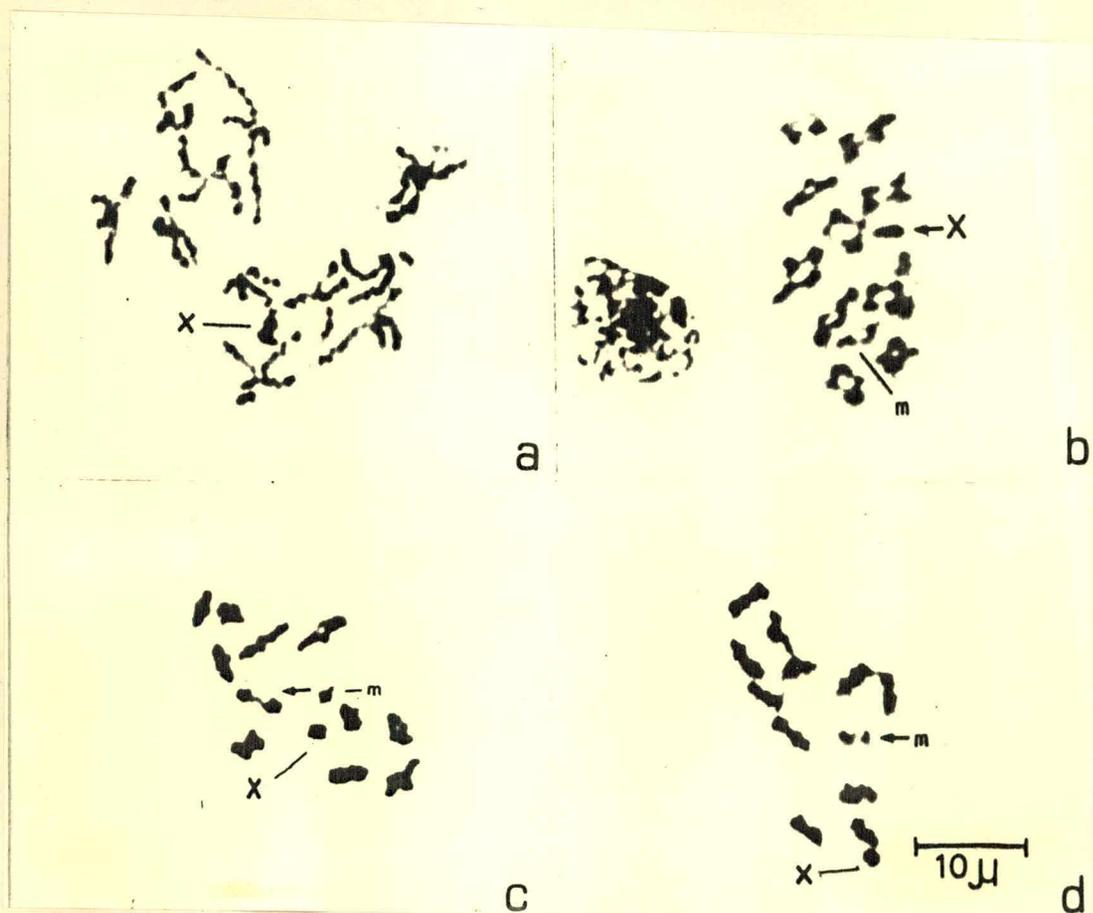


Figura 9 - *Hetaerina brightwelli* (Kirby, 1823) Selys, 1853 . a- paquíteno ,
b- $n=13(m)$ - diacinese, c- $n=13(m)$ - metáfase I - a seta mostra
a segregação precoce de um dos bivalentes, d- metáfase I tardia
- aqui o bivalente-m segrega-se antes dos demais.

Hetaerina carnifex Selys, 1853 - Figura 10 (a-d) - $n=13(m)$, $n=14$ - Nesta espécie, observamos a presença de 3 tipos de espermatócitos quanto ao número cromossômico. Nos núcleos $n=13(m)$, os cromossomos apresentam variação decrescente gradual de tamanho, com exceção do bivalente- m e do univalente-X. Nos núcleos $n=14$, aparecem outros elementos cromossômicos, bem menores, às vezes três (fig. 10c-asteriscos), às vezes dois (fig. 10d-asterisco) e um elemento heteropicnótico negativo. Na realidade, é difícil reconhecer entre estes elementos, o univalente-X e o bivalente- m .

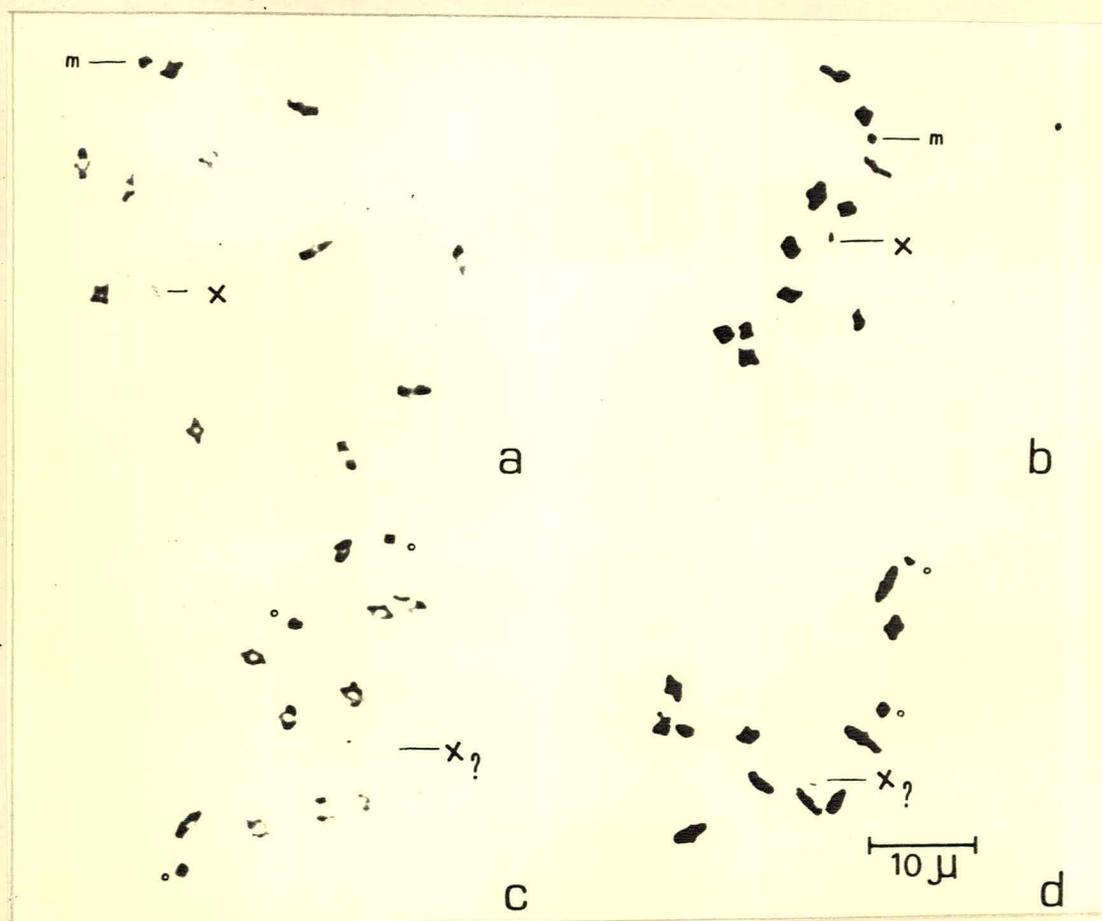


Figura 10 - *Hetaerina carnifex* Selys, 1853 a- $n=13(m)$ - diacinese; b- $n=13(m)$ metafase I, c- $n=14$ - diacinese- note-se a presença de três elementos menores além do univalente-X; d- $n=14$ - metafase I- os asterísticos indicam os outros 2 elementos pequenos.

Progomphus intricatus Selys, 1857 - Figura 11(a-d) - $2n=24$, $n=12$ - Nas metáfases I, os elementos apresentam pouca variação de tamanho e não é possível identificar um bivalente-m ou o univalente-X (fig. 11b). Provavelmente, esta espécie apresenta determinação sexual diferente de XO; no entanto, é impossível distinguir qual o elemento do cariótipo envolvido no mecanismo de determinação sexual, tanto nas metáfases I (fig. 11b) como nas metáfases espermatogoniais (fig. 11d). Também nas anáfases II (fig. 11c), nenhum elemento é observado segregando-se de maneira pós-reducional, como é frequentemente observado nesta fase para as espécies de Odonata.

Phyllocycla sp - Figura 11(e, f) - $n=11$ - Os elementos do cariótipo apresentam variação decrescente de tamanho ; nas nossas figuras, nenhum bivalente-m ou univalente-X foi observado, e provavelmente a espécie apresenta um mecanismo de determinação sexual diferente de XO.

Staurophlebia reticulata reticulata (Burm., 1835) - Kirby, 1890 - Figura 12 (a, b) - $2n=27$, $n=14(m)$ - Os elementos decrescem gradualmente em tamanho, sendo o univalente-X o menor do cariótipo.

Orthemis ferruginea (Fabricius, 1775) Uhler, 1867 - Figura 12(c-f) - $2n=23$, $n=12(m)$ - Nas duas populações estudadas, os bivalentes decrescem gradualmente em tamanho, com exceção do bivalente-m e do univalente-X, que é o menor do cariótipo.

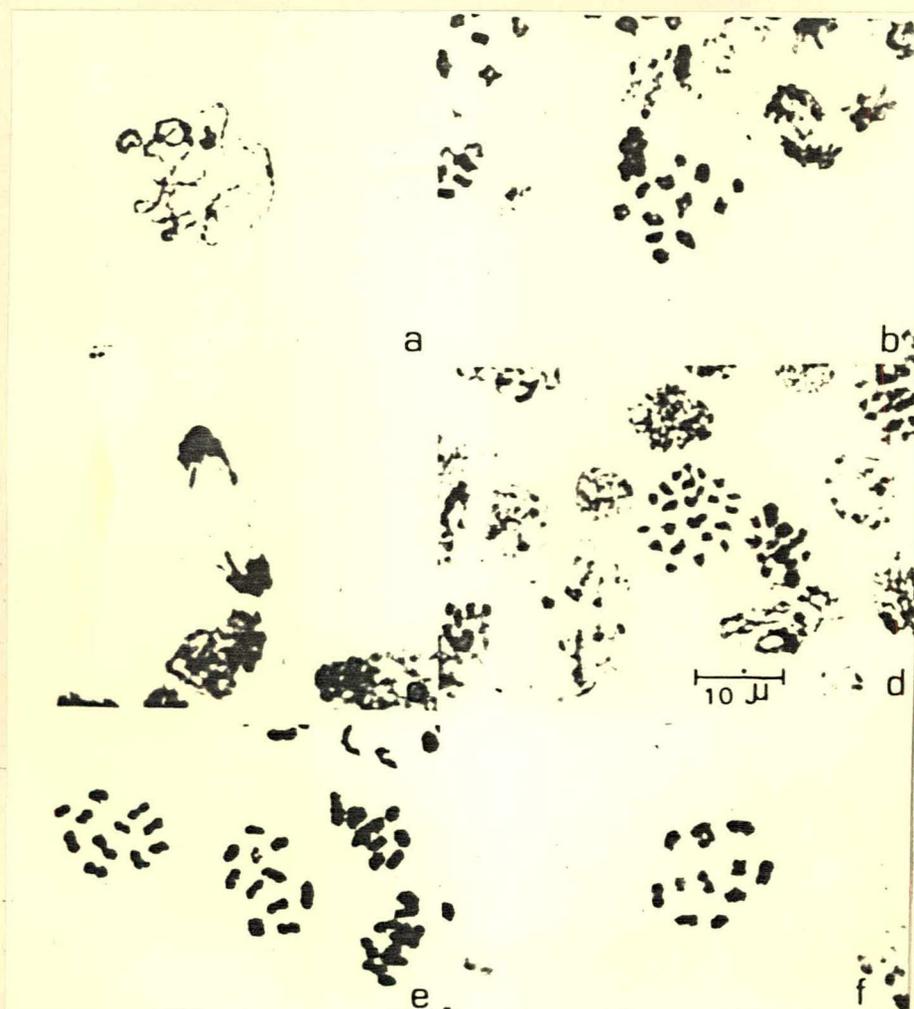


Figura 11 - (a,b,c,d) - *Progomphus intricatus* Selys, 1857 - a- paquíteno - (note-se os elementos heteropicnóticos), b- metáfase I - $n=12$ (aparentemente todos bivalentes), c- anáfase II, d- metáfase espermatogonial - $2n=24$; (e,f) - *Phyllocycla* sp - e,f - metáfase I - $n=11$.

Dasythemis venosa (Burm., 1839) Calvert, 1898 - Fi
gura 13(d) - $n=14(m)$ - Os elementos apresentam variação decrescente gradual de tamanho, com o bivalente-m sendo o menor do cariótipo. A determinação sexual é do tipo XO.

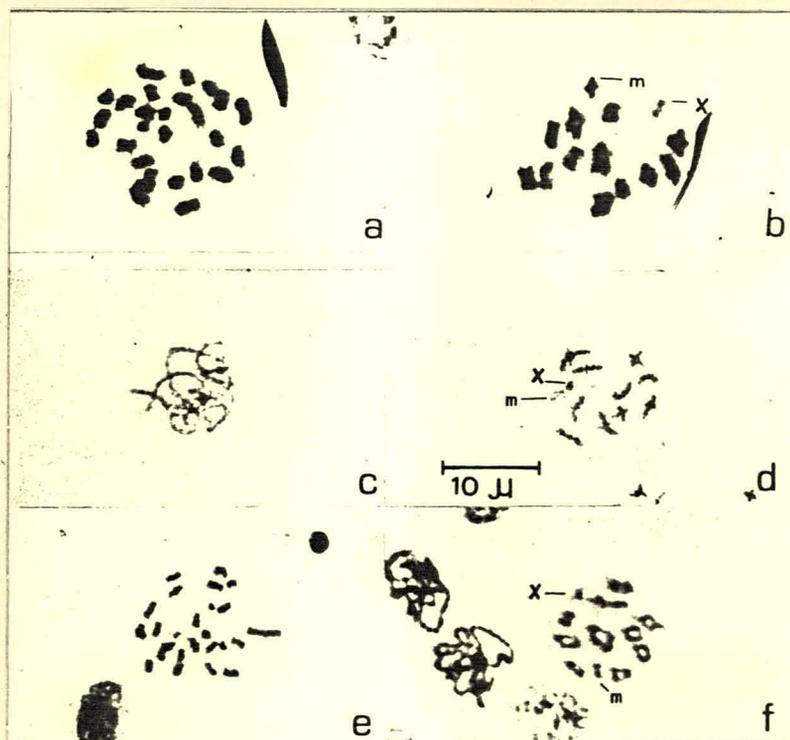


Figura 12 - (a,b) - *Staurophlebia reticulata reticulata* (Burm,1839) Kirby, 1850 a- $2n=27$ - metáfase espermatogonial, b- $n=14(m)$ - metáfase I; (c-f) - *Orthemis ferruginea* (Fabricius,1798) Uhler,1867 (c-d) - Boracéia - SP. - c- paquíteno, d- $n=12(m)$; (e-f) - Florinópolis - S.C. - e- $2n=23$ - metáfase espermatogonial, f - $n=12(m)$ - diacinese.

Dasythemis minky Karsch, 1890-Figura 13(a-c)- $n=13(m)$
Os elementos do cariótipo apresentam variação decrescente gradual de tamanho, com exceção do bivalente-m e do univalente-X.

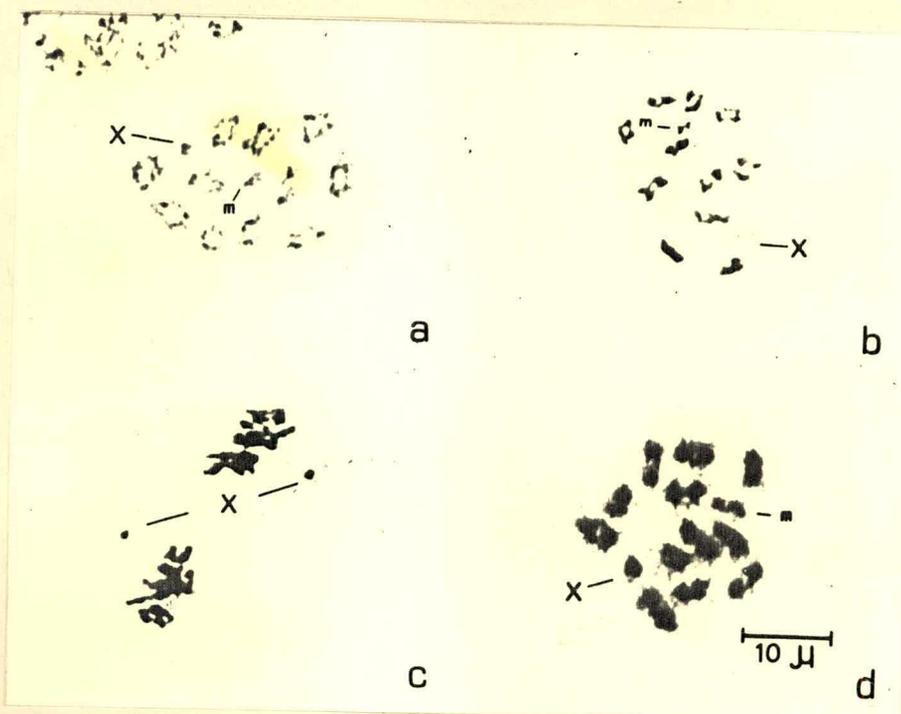


Figura 13 - (a,b,c) - *Dasythemis mincky* Karsch, 1890 - a- diacinese- $n=13(m)$ c- anáfase II - observe-se o X passando para um dos polos sem se dividir; (d)- *Dasythemis venosa* (Burm, 1839) Calvert, 1898 - final da metáfase I - $n=14(m)$.

Perithemis lais (Perty, 1834), Hagen, 1861 - Figura 14(a, b) - $n=9$ - Nas metáfases I, identificam-se 4 bivalentes extra-grandes, 3 de tamanho médio, o bivalente-m bastante pequeno e o univalente-X; os dois últimos são bem menores que os demais e aproximadamente do mesmo tamanho entre si.

Perithemis mooma Kirby, 1889 - Figura 14(c, d)- $n=13(m)$ - Os bivalentes decrescem gradualmente de tamanho, destacando-se o bivalente-m, que é o menor do cariótipo. O mecanismo de determinação sexual é do tipo XO.

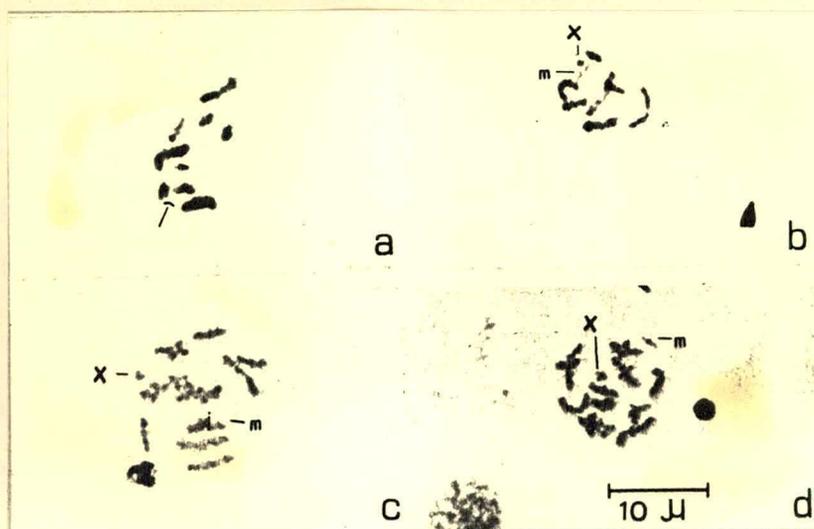


Figura 14 - (a,b) - *Perithemis lais* (Perty, 1834) Hagen, 1861 a- $n=9$ - metáfase I - a seta aponta um bivalente provavelmente heteromórfico, b- $n=9$ - metáfase I - aqui identifica-se facilmente o univalente-X, o bivalente-m, os 4 bivalentes extra-grandes e os outros 3 de tamanho médio; (c-d) - *Perithemis mooma* (Kirby, 1889) ced - $n=13(m)$ - metáfases I.

Uracis fastigiata (Burm., 1839) Erichson, 1848 - Figura 15(g, h) - $2n=25$, $n=13(m)$ - Nas metáfases I (fig. 15h), nota-se a presença de 3 pares autossômicos visivelmente maiores que os outros, 8 bivalentes de tamanho médio, além do bivalente-m e do univalente-X, os dois menores elementos do cariótipo. Nas metáfases espermatogoniais (fig. 15g), não foi possível reconhecer os cromossomos-m nem o elemento sexual.

Oligoclada laetitia Ris, 1911 - Figura 15 (d-f) - $n=11, 12$ - A maioria das metáfases I apresenta $n=11$ com dois cromossomos bem menores, sendo um deles o univalente-X (heteropícnico positivo) e o outro bivalente-m (figs. 15d, e, f). Nos



Figura 15 - (a,b,c) - *Oligoclada pachystigma* Karsch, 1890 a- $2n=23$ metáfase espermatogonial, b- $n=12$ - diacinese, c- $n=13$ - diacinese ; (d,e,f) - *Oligoclada laetitia* Ris, 1911 d- $n=11(m)$ metáfase I, e- $n=12(m)$ - metáfase I- note-se o bivalente extra-grande, f - $n=11$ - metáfase I - o asterístico aponta os prováveis bivalentes -m; note-se também o bivalente extra-grande; (g,h)- *Uracis fastigiata* (Burm., 1839) Erichson, 1848 g- $2n=25$ - metáfase espermatogonial, h- $n=13(m)$ metáfase I- note-se os três bivalentes visivelmente maiores que os demais.

núcleos $n=12$, existem 2 bivalentes pequenos-bivalentes-m, e o outro elemento menor trata-se sem dúvida do univalente-X. Nos dois tipos de espermatócitos I, identifica-se um bivalente bem maior que os outros, os quais decrescem gradualmente em tamanho.

Oligoclada pachystigma Karsch, 1890 - Figura 15(a-c)
 $2n=23$, $n=12$, 13 - Nos núcleos $n=12$ (fig. 15c), há uma irregularidade no tamanho dos cromossomos; além do X, existem pelo menos 4 bivalentes bem pequenos e que poderiam ser considerados como bivalentes-m, se comparados com alguns outros bivalentes do mesmo núcleo. Em todas as metáfases espermatogoniais, observou-se $2n=23$ (fig. 15a).

Micrathyria hipodydima Calvert, 1906 - Figura 16(i)
 $2n=23$, $n=12(m)$ - Apenas núcleos em metáfase I (fig. 16i) foram observados nesta espécie. Um bivalente destaca-se dos demais pelas suas dimensões (seta), enquanto os restantes mostram-se mais ou menos uniformes em tamanho. O bivalente-m mostrou-se heteropicnótico negativo e o cromossomo-X é o segundo menor elemento do cariótipo.

Micrathyria starwisky Santos, 1953 - Figura 16 (g, h) - $2n=23$ - Poucos núcleos em divisão foram observados no espécimen estudado. Seus cromossomos exibiam pequena variação em tamanho (fig. 16 g,h) e não permitiram a identificação do cromossomo-X e do bivalente-m.

Micrathyria artemis (Selys, M.S.) Ris, 1911 - Figura

16(d-f) - $2n=25$, $n=13(m)$ - Nas metáfases espermatogoniais (fig. 16d), um par cromossômico grande e o bivalente-m podem ser diferenciados dos demais. Nas metáfases I (fig. 16 e-f), o cromossomo sexual é o segundo menor cromossomo do conjunto.

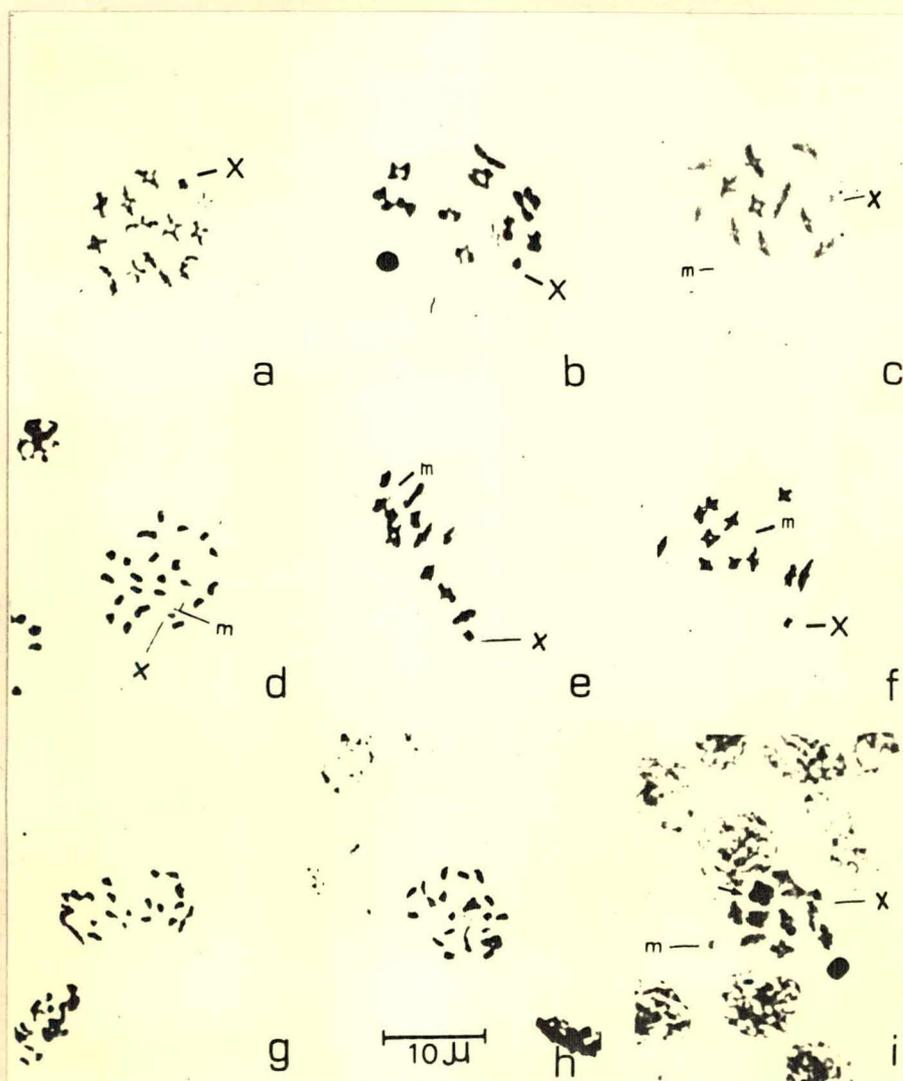


Figura 16 - (a,b) - *Micrathyria ocellata dentiens* Calvert, 1909 a- $n=13$ - diplôteno, b-final da metáfase I; (c)-*Micrathyria hesperis* Ris, 1911- $n=13(m)$ -metáfase I; (d,e,f)- *Micrathyria artemis* (Selys, M.S.) Ris, 1911- d- metáfase espermatogonial $2n=25$ -note-se os 2 pontinhos que sugerem ser os elementos do par cromossômico-m, e,f- metáfase I $n=13(m)$ - note-se o cromossomo-m com heteropicosse negativa; (g,h)- *Micrathyria starwiski* Santos, 1953, g,h - metáfase espermatogonial $2n=23$; (i)-*Micrathyria hipodydima* Calvert, 1906-metáfase I- $n=12$ -note-se o bivalente bem maior que os demais.

Micrathyria hesperis Ris, 1911 - Figura 16 (c) - $n=13(m)$ - Nas metáfases I (fig. 16c), observa-se a variação gradualmente decrescente dos cromossomos, identificando-se no lote o bivalente-m e o univalente-X, os dois menores do cariótipo.

Micrathyria ocellata dentiens Ris, 1911 - Figura 16 (a,b) - $2n=25$, $n=13$ - Nos diplótenos e metáfases I (fig. a e b respectivamente), um bivalente destaca-se dos demais pelo seu tamanho maior, os demais decrescem gradualmente, e torna-se impossível diagnosticar o bivalente-m. O cromossomo X é o menor elemento do cariótipo.

Micrathyria catenata Calvert, 1909 - Figura 17(a-h) $2n=25$, $n=13(m)$ - Os cromossomos metafásicos espermatogoniais são aproximadamente uniformes em tamanho, exceção feita aos cromossomos-m que são bem menores. O cromossomo sexual não é identificável neste estágio (fig. 17a). As figuras 17b-h mostram alguns estágios da meiose em Odonata. Nas figuras b,c e d notamos vários estágios do paquíteno, sendo que na fig. 17d, os bivalentes encontram-se individualizados. Nas figs. 17c e d, as extremidades dos bivalentes mostram-se heteropicnóticas. Nas metáfases I (fig. 17e), os bivalentes mostram-se portadores de um único quiasma e decrescem gradualmente em tamanho. O bivalente-m pode ser facilmente reconhecido por apresentar uma heteropicnose negativa e uma visível desespiralização. O cromossomo-X é facilmente identificável; é o único monovalente e o segundo menor cromossomo do cariótipo. A fig. 17f mostra uma

anáfase I, onde o cromossomo-X já está dividido, evidenciando sua característica equacional. Nas metáfases II tardias (fig. 17g), nota-se o cromossomo-m ainda heteropicnótico negativo, espiralizado e agora sim, apresenta-se como o menor elemento do conjunto. A fig. 17 h mostra uma telófase II (final) com quatro núcleos, dois dos quais com o cromossomo sexual.

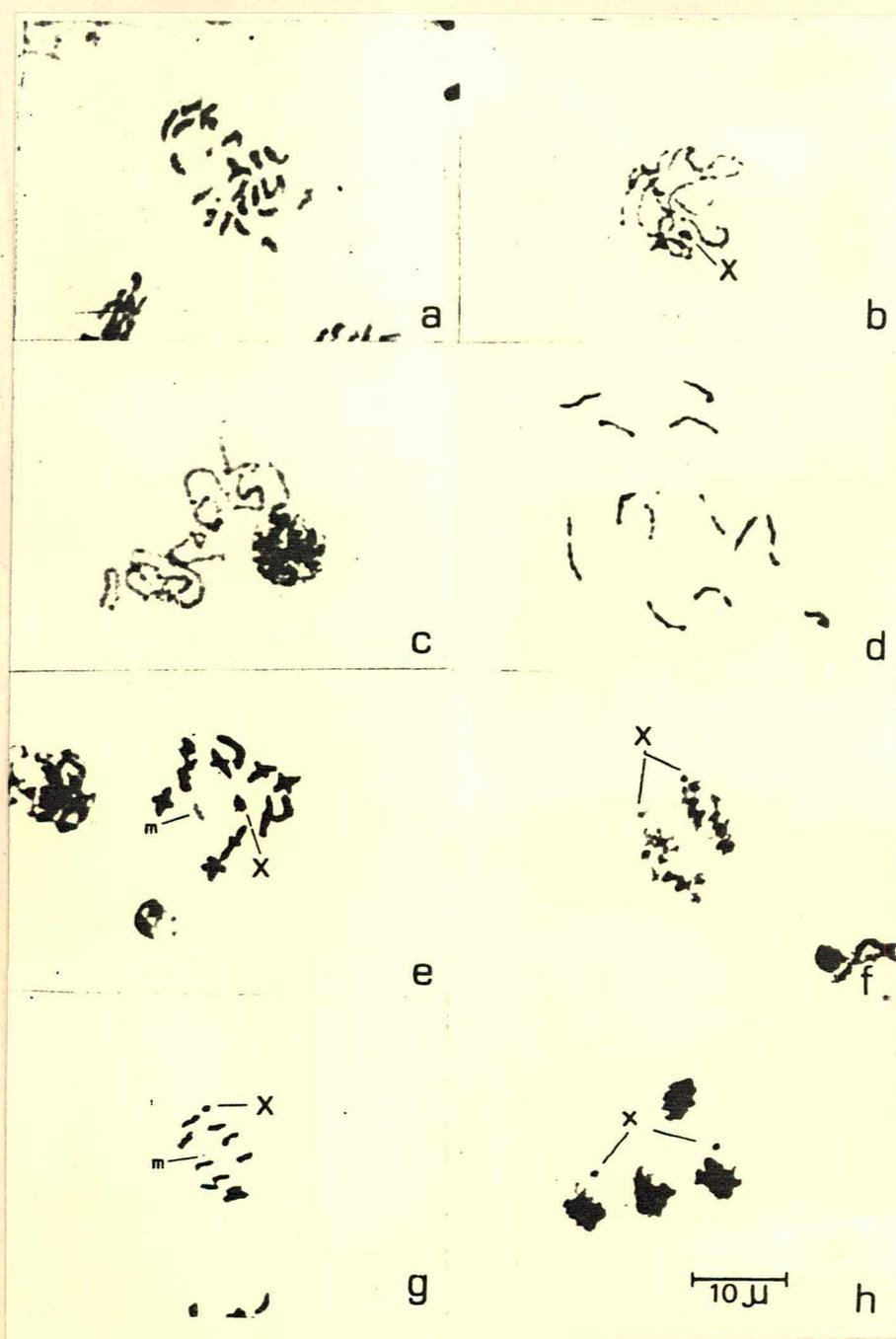


Figura 17 - *Micrathyria catenata* Calvert, 1909 - a- $2n=25$ pré-metáfase espermatogonial, b-d- paquíteno, e- metáfase I- $n=13(m)$ - note-se o cromossomo-m heteropicnótico negativo, f- anáfase I (onde ocorre separação das cromátides do X), g- meta-anáfase II - $n=13(m)$, h- telófase II (note-se que são formados os quatro núcleos, 2 com o cromossomo sexual e 2 sem este cromossomo).

Erythrodyplax castanea (Burmeister, 1839) Ris, 1911-

Figura 18(a-f) - $2n=25$, $n=13(m)$; $n=12$ - Nos espécimens de Boracéia (figs. 18 a,b), as metáfases I apresentam $n=13(m)$ com os bivalentes decrescendo gradualmente em tamanho com exceção do bivalente-m e do univalente-X, que são ambos bastante pequenos. Nas metáfases espermatogoniais, os únicos elementos identificáveis são os cromossomos-m. No espécimen de Cruzeiro do Sul, observa-se $n=12$; porém, neste indivíduo é difícil identificar um bivalente-m, e o univalente-X segrega-se precocemente em alguns núcleos (fig. 18e). Também comparando-se o tamanho dos elementos nos dois cariótipos, pode-se nitidamente ver que na população de Boracéia, os elementos são bem menores.

Erythrodyplax famula lativittata Borrer, 1842- Fig

ura 19(a,b) - $n=13(m)$ - Os cromossomos decrescem gradualmente em tamanho; o bivalente-m e o univalente-X são os menores do lote e aproximadamente do mesmo tamanho.

Erythrodyplax pallida (Needham, M.S.) Ris, 1911 - Fig

ura 19(c,d) - $n=13(m)$ - Os bivalentes apresentam variação de crescente de tamanho, com exceção do bivalente-m e do univalente-X, o qual é o menor cromossomo do cariótipo. Na metáfase es

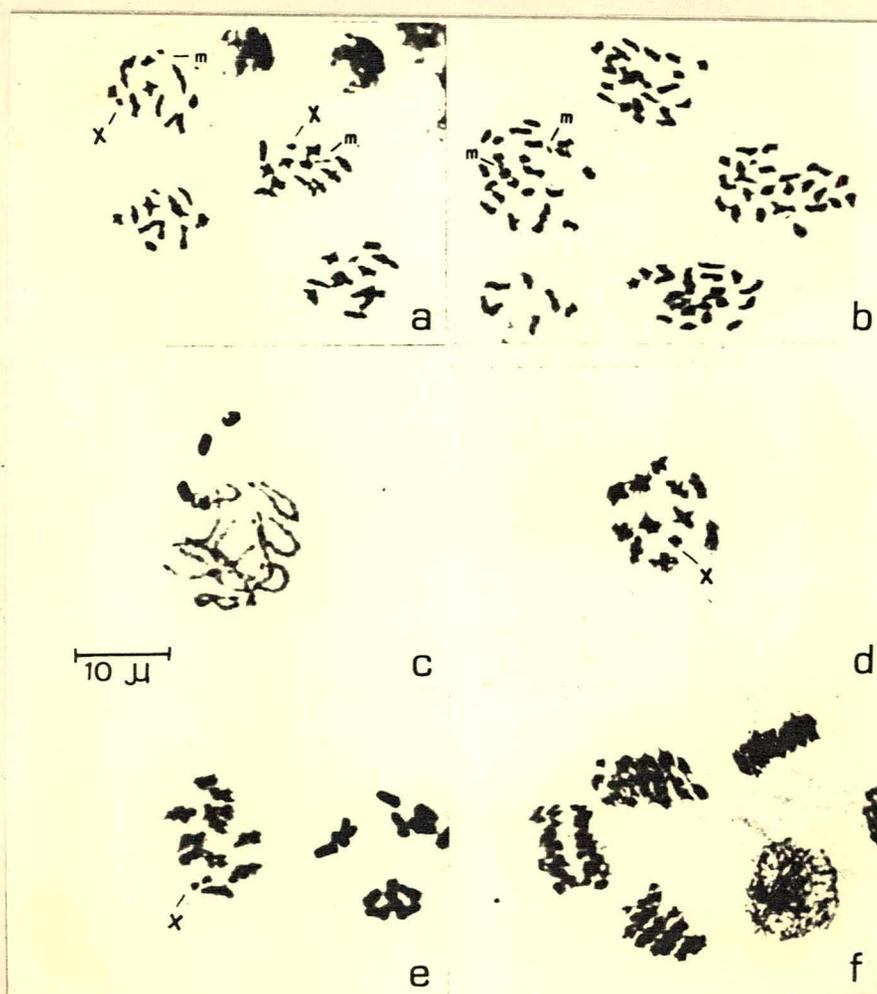


Figura 18 - *Erythrodyplax castanea* (Burmeister, 1839) Ris, 1911 a, b- Boracéia - SP. - a- $n=13(m)$ - metáfase I, b- $2n=25$ - metáfase espermatozoal; c-f- Cruzeiro do Sul-Acre- c-paquítano, d- $n=12$ - metáfase I, e- $n=12$ - metáfase I, f- anáfase I.

permatogonial da fig. 19c, apesar de não ser possível contar o número cromossômico, é interessante observar a morfologia dos cromossomos, os quais apresentam as cromátides bem separadas e aparentemente sempre unidas numa extremidade do cromossomo.



Figura 19 - (a,b) - *Erythrodyplax famula lativittata* Borrer, 1942 a- $n=13(m)$ - diacinese,, b- $n=13(m)$ - metáfase I; (c,d) *Erythrodyplax pallida* (Needhan, 1904) Ris, 1911 c- metáfase espermatogonial (as setas apontam a região onde as cromátides permanecem unidas), d - $n=13(m)$ - metáfase I; (e,f) *Erythrodyplax anomala* (Brauer, 1865) Brauer, 1868 e- $n=13(m)$ - diacinese, f- $n=13(m)$ - metáfase II (perfil) - o cromossomo-m apresenta-se heteropicnótico negativo.

Erythrodyplax anomala (Brauer, 1865) Brauer, 1868 - Figura 19(e,f) - Os bivalentes decrescem gradualmente em tamanho, podendo-se identificar claramente o univalente-X e o bivalente-m, o qual se apresenta heteropicnótico negativo na metáfase II.

Erythrodyplax connata fusca (Rambur, 1842) Brauer, 1868 - Figura 20(e,f) - $n=13(m)$ - Nas duas populações estudadas (Boracéia-SP e Florianópolis-SC), os cromossomos apresentam variação decrescente gradual de tamanho, com exceção do bivalente-m e do menor elemento do cariótipo, o univalente-X.

Erythrodyplax paraguayensis (Foerster, 1904) - Figura 20(a,d) - $2n=25$, $n=12,13$ - Nos dois tipos de espermátócitos I, os cromossomos variam gradualmente em tamanho, sendo provavelmente o univalente-X o menor deles. É difícil pelas nossas metáfases I identificar um bivalente-m, mesmo nos núcleos $n=13$ (fig. 20d).

Erythrodyplax media Borrer, 1942 - Figura 20(g,h) - $n=11(m)$ - Nas metáfases I (fig. 20 g,h), podem-se identificar um bivalente extra grande e o univalente-X, o menor do lote, e os demais elementos variam suas proporções de acordo com o núcleo, sendo que às vezes, é difícil identificar o bivalente-m (fig. 20g), o qual outras vezes segrega-se precocemente (fig. 20h).

Erythrodyplax juliana Ris, 1911 - Figura 20(i) - $n = 13$ - Além de um bivalente visivelmente maior que os demais, o único elemento identificável nas metáfases I é o univalente-X. Os demais apresentam variação gradual decrescente de tamanho .

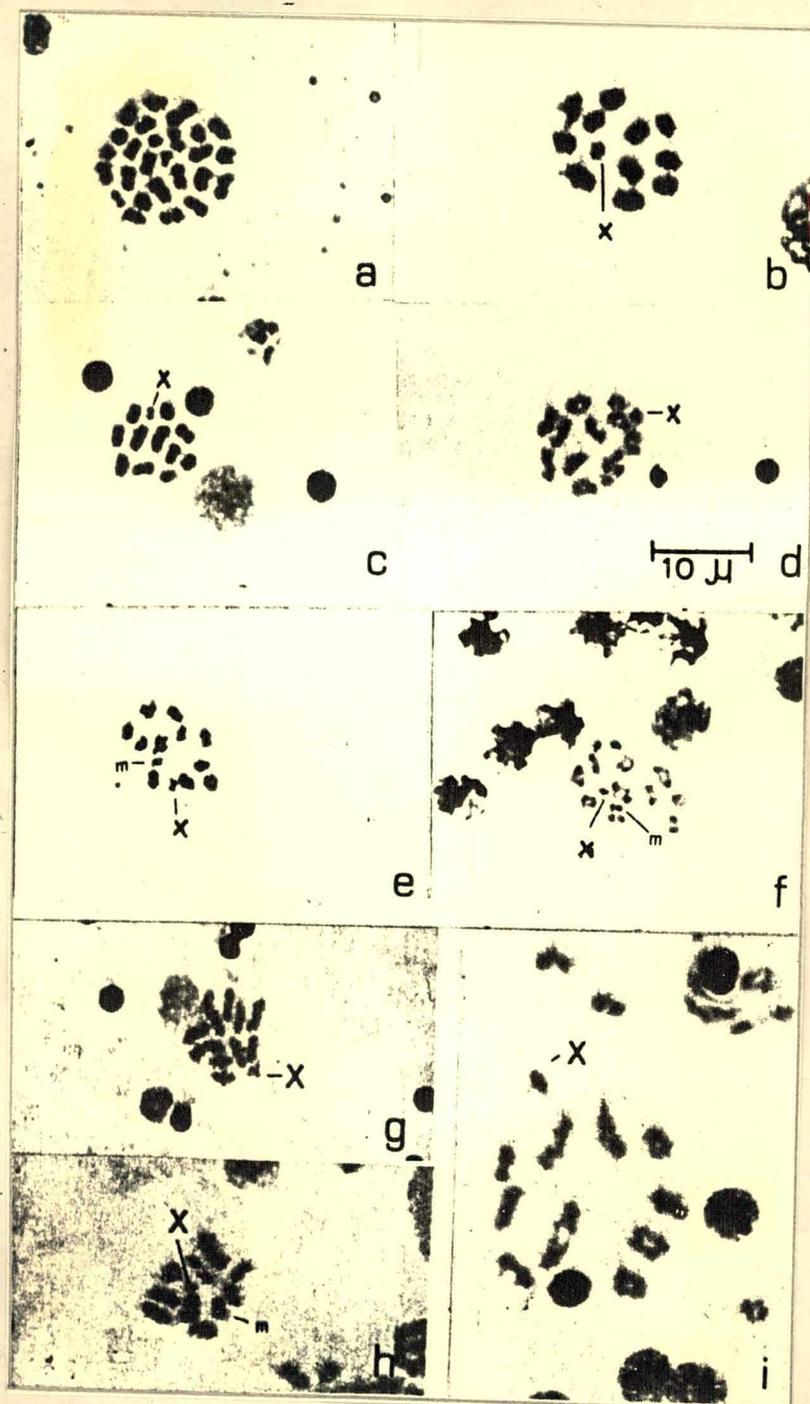


Figura 20 - (a-d) - *Erythrodyplax paraguayensis* (Foerster, 1904) a- $2n=25$ - metafase espermatogonial tardia, b, c - $n=12$ - metafase I, d - $n=13$ - metafase I; (e, f) *Erythrodyplax connata fusca* (Rambur, 1842) Brauer, 1868 e- Boracéia-SP.- $n=13(m)$ - metafase I, f-Florianópolis -S.C. - $n=13(m)$ - metafase I; (g-h) *Erythrodyplax media* Borrer, 1942 g- $n=11$ - metafase I, h- $n=11(m)$; (i) *Erythrodyplax juliana* Ris, 1911- i, $n=13$ - metafase I inicial.

Rhodopygia cardinalis (Erichson, 1848) Kirby, 1889

Figura 21 (a,f) - $2n=25$, $n=13(m)$ - Em algumas figuras da metáfase espermatogonial, identifica-se a presença de dois cromossomos ligeiramente maiores que os demais e dos cromossomos-m (figs. 21a, b). No diplôteno, os cromossomos geralmente apresentam as extremidades heteropicnóticas positivas (fig. 21c). Nas figuras em diacinese (figs. 21d, e) e metáfase I (fig. 21f), identifica-se um par maior que os demais, o bivalente-m e o univalente -X, que às vezes segrega-se precocemente (fig. 21d).

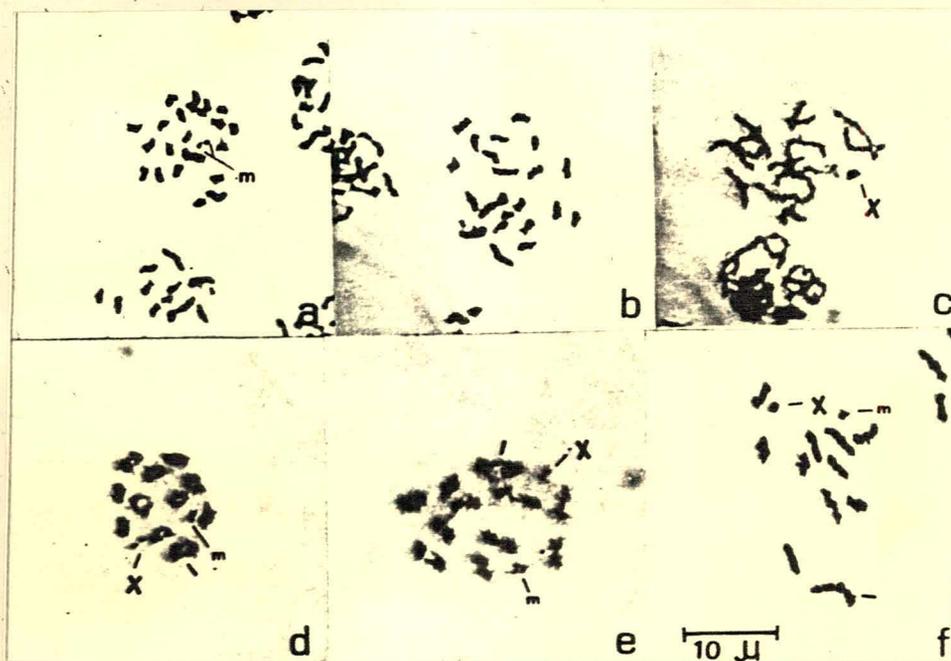


Figura 21 - *Rhodopygia cardinalis* (Erich., 1848) Kirby, 1889- a, b - metáfase espermatogonial - $2n=25$, c- diplôteno, d, e - diacinese $n=13$, f- metáfase I $n=13(m)$.

Brachymesia furcata (Hagen,1861) Kirby,1889 - Figura 22(a,d) - $n=13$ - No espécimen da população de Rio Claro(fig. 22 a,b), não se identifica o bivalente-m, e o menor cromossomo observado nas metáfases I corresponde ao univalente-X. No espécimen da população de Florianópolis (fig. 22c,d), observamos as mesmas características citológicas de espécimen de Rio Claro.

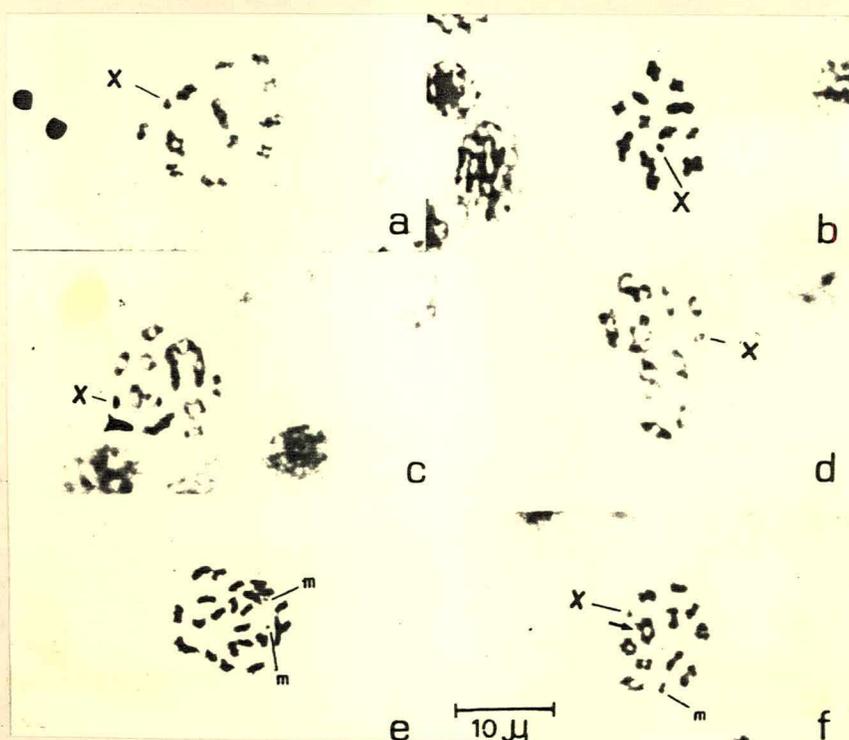


Figura 22 (a,b,c,d) - *Brachymesia furcata* (Hagen,1861) Kirby,1889 (a,b) - Rio Claro- S.P.- a,b- $n=13$ - metáfase I; (c,d) - Florianópolis- S.C.- c, $n=14$ - diacinese,, d- $n=13$ - diacinese; (e,f) - *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) Hagen,1861 e- $2n=25$ - metáfase espermatogonial, f- $n=13(m)$ - diacinese (a seta aponta um bivalente ligeiramente maior que os demais).

Pantala flavescens (Fabricius, 1798) Hagen, 1861 - Figura 22 (e,f) - $2n=25$, $n=13(m)$ - Nas metáfases espermatogoniais, os únicos elementos identificáveis são os cromossomos-m (fig. 22e); nas metáfases I (fig. 22f), os bivalentes apresentam variação decrescente gradual de tamanho com exceção do bivalente -m, do univalente-X - o menor elemento do cariótipo - e de um bivalente ligeiramente maior que os demais.

Trapezostigma cophysa (Selys, 1857) Hagen, 1861 - Figura 23 (a,b) - $2n=25$, $n=13(m)$ - Nas metáfases espermatogoniais, os únicos elementos reconhecíveis são os cromossomos-m (fig. 23a); nas metáfases I identificam-se o bivalente-m e o univa - lente-X; os demais bivalentes decrescem gradualmente em tama - nho (fig. 23b).

Trapezostigma binotata (Rambur, 1812) Hagen, 1861 - Figura 23 (c-f) - $2n=25$, $n=13(m)$ - Nos espécimens de ambas as populações, observamos os mesmos cariótipos; os cromossomos em metáfase I decrescem gradualmente em tamanho; o univalente-X e o bivalente-m destacam-se dos demais pelo seu tamanho pequeno.

Trapezostigma abdominalis (Rambur, 1842) Hagen, 1861 - Figura 23 (g-j) - $n=13(m)$ - Também aqui os únicos elementos - identificados nas metáfases I, nos espécimens de ambas as populações, são o bivalente-m e o univalente-X.

Dythemis multipunctata Kirby, 1897 - Figura 24 (g,h) - $2n=25$, $n=13(m)$ - Nas diacineses (fig. 24g) e nas metáfases I (fig. 24h), observamos a presença de um bivalente ligeiramente



Figura 23 - (a,b) - *Trapezostigma cophysa* (Selys, 1857) Hagen, 1861- a-metáfase espermatogonial $2n=25$, b-metáfase I $n=13(m)$; (c,d,e,f,) - *Trapezostigma binotata* (Rambur, 1842) Hagen, 1861- c,d- Boracéia c- início da anáfase I $n=13(m)$, d- dois núcleos em metáfase I $n=13(m)$; e,f - Florianópolis- e-metáfase espermatogonial $2n=25$, f- metáfase I $n=13(m)$; (g,h,i,j) - *Trapezostigma abdominalis* (Rambur, 1842) Hagen, 1861 - g,h - Boracéia- g-zigôteno, h - diacinese $n=13(m)$; i,j- Rio Claro- i- metáfase I $n=13(m)$, j - início da metáfase I.

maior que os demais, o univalente-X e o bivalente-m; os demais bivalentes apresentam variação decrescente de tamanho.

Macrothemis musiva (Hagen, 1861) Calvert, 1898 - Figura 24(a-f) - $2n=26(?)$, $n=13(m)(?)$ - Na metáfase espermatogonial (fig. 24f), é difícil determinar o número cromossômico devido à tendência de fusão de alguns elementos. Esta tendência fica mais evidente nas diacineses (figs. 24a,b,c,d,e), onde em todos os núcleos analisados, observam-se alguns cromossomos unidos formando figuras que, às vezes, representam ser um trivalente, como nas figs. 24a,b,d (setas) e outras vezes, um tetravalente, como nas figs. 24c,e (setas).

Fez-se uma tentativa de identificar o bivalente-m e o univalente-X, porém não estamos seguros quanto à sua determinação.

Macrothemis hemichlora (Burm., 1839) Kirby, 1889 - Figura 25(a-f) - $2n=6$, $n=3$ - Nesta espécie, observamos um cariótipo bem diferente das demais espécies de Odonata, tornando

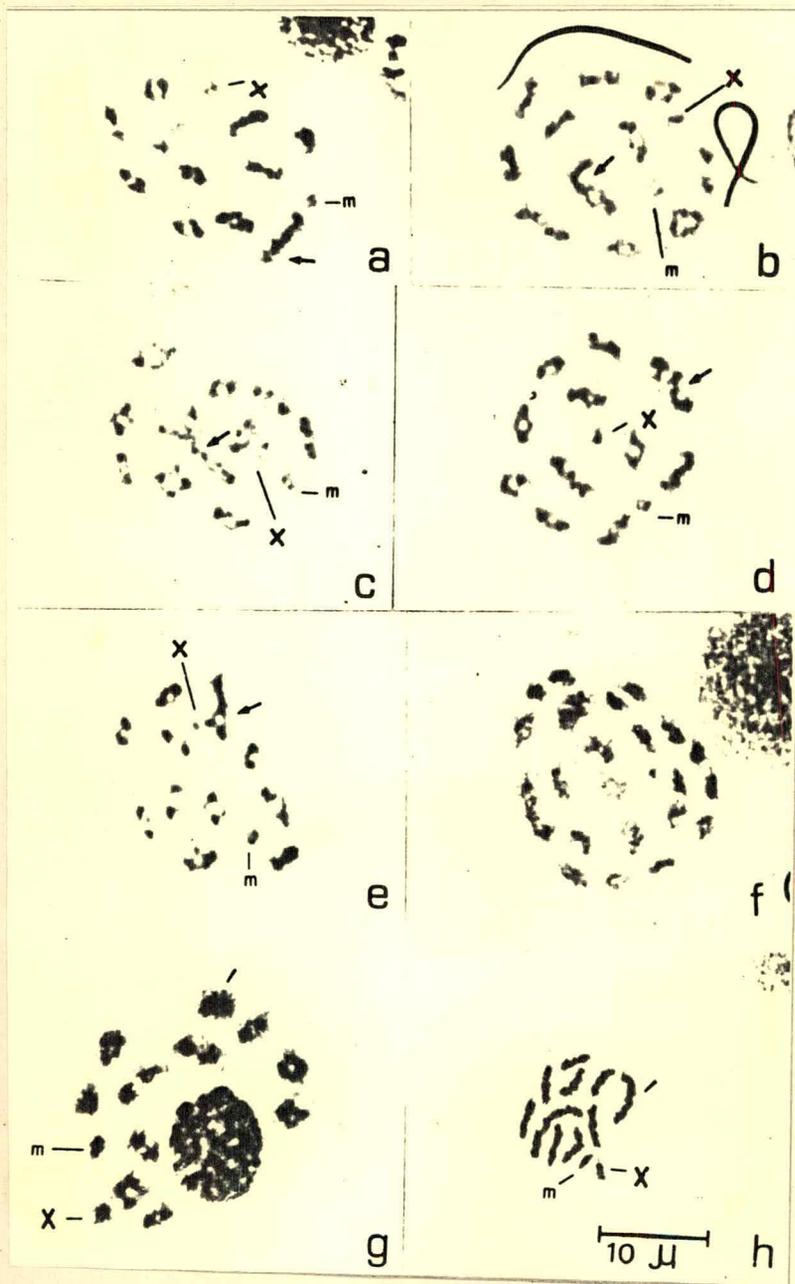


Figura 24 - (a-f) - *Macrothemis musiva* (Hagen, 1861) Calvert, 1898 a-e- diacinese $n=13(m)$ - as setas apontam para os autossomos envolvidos numa fusão, f- metáfase espermatogonial - $2n=27(?)$; (g,h)- *Dythemis multipunctata* Kirby, 1897 - g- diacinese $n=13(m)$ h- metáfase I $n=13(m)$ - note-se o bivalente visivelmente maior - que os demais.

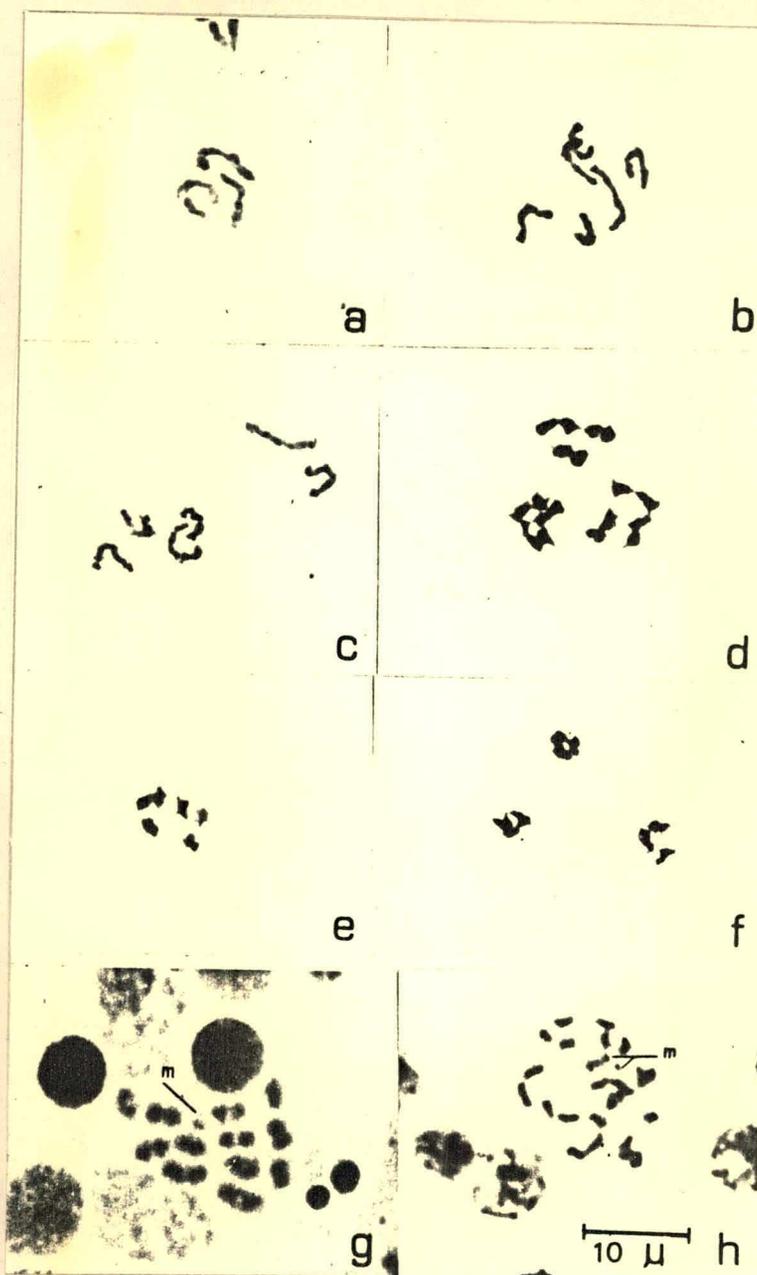


Figura 25 - (a-f) - *Macrothemis hemichlora* (Burm., 1839) Kirby, 1889 a- pré-metáfase I $n=3$, b, c - metáfase espermatogonial (?) $2n=6$, d, e - anáfase II, f- telófase II (três núcleos com $n=3$); (g, h) - *Macrothemis imitans* Karsch, 1890 - g-metáfase I $n=13$, h- metáfase espermatogonial $2n=25$.

se inclusive difícil o reconhecimento das diferentes fases do ciclo de divisão. Nas figuras em metáfase I (fig. 25a), os cromossomos apresentam-se grandes e não é possível localizar nenhum quiasma; não observamos figuras em diacinese. Em alguns núcleos observamos a presença de seis cromossomos de aspecto semelhante aos da metáfase I, somente um pouco mais delgados, e consideramos estes como em pré-metáfase espermatogonial (fig. 25b, c). Nos núcleos em anáfase II (figs. 25d, e), os cromossomos apresentam-se bem mais contraídos. Na telófase II, os núcleos formados apresentam três cromossomos (fig. 25f).

Macrothemis imitans Karsch, 1890 - Figura 25(g, h) - $2n=25$, $n=13(m)$ - Nas figuras em metáfase I, observamos a presença de um bivalente-m bastante pequeno, e o univalente-X é dificilmente identificado no cariótipo.

V - DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Neste capítulo discutiremos os dados obtidos, com parando-os com os encontrados na literatura dentro de cada categoria taxonômica (gênero, subfamília e família).

Subfamília Amphicneminiae

Metaleptobasis selysi - n=14(m) - não foi descrita citologicamente antes. A outra espécie da subfamília estudada citologicamente é *Diceratobasis macrogaster*, descrita por Cumming (1964), com material da Jamaica apresentando n=14(m).

Subfamília Pseudagrioninae

Leptagrion perlongum - n=14 - Esta espécie não foi descrita anteriormente. Kiauta (1972a) descreveu citologicamente *Leptagrion macrurum* (Burm., 1839), coletada em Boracéia - S.P. - Brasil. Este autor descreveu espécies com 2n=30(XY) e explicou o aumento do número de cromossomos através de fragmen

tações de dois pares de autossomos e subsequente fusão do X original com um fragmento autossômico. Na mesma oportunidade - diz que, de um modo geral, o aumento do número cromossômico - originado por fragmentações deveria levar ao aparecimento dos bivalentes-m, e que isto não ocorreu em *L. macrurum*. Portanto, parece que uma nova tentativa para explicar o alto número cromossômico de *L. macrurum* deveria ser feita, inclusive, se possível, baseada num estudo de um maior número de espécimens, o que também é válido para a espécie descrita neste trabalho, antes que se possa chegar a uma conclusão definitiva a respeito de tal variação cromossômica numérica. Todas as outras espécies descritas dentro desta subfamília apresentam $n=14(m)$ (Kiauta, 1972 b).

Subfamília Ischnurinae

Ischnura fluviatilis - $n=14(m?)$ - Esta espécie foi descrita por Cumming (1964), com material da Bolívia apresentando $n=14$; não difere do nosso material a não ser pela aparência menor de um dos bivalentes, o que poderia ser considerado como bivalente-m.

Das 13 espécies deste gênero descritas até agora, 12 apresentam $n=14$, sendo que, segundo Kiauta & Kiauta (1980), em *Ischnura senegalensis*, foi observado $n=14(m)$ para as populações do Japão (Kichijo, 1942), Índia (Dasgupta, 1957; Tyagi, 1978b) e Etiópia (Kiauta, 1969) e $n=14$ para a população das Filipinas (Kiauta & Kiauta, 1980). Também foi observado $n=14(m)$

para *Ischnura ramburi* na população da Flórida-USA (Kiauta & Van Brink, 1978), embora no seu trabalho de 1980, Kiauta não tenha comentado nada a respeito da ocorrência do bivalente-m nesta espécie.

A espécie divergente de $n=14$, *Ischnura pumilio*, apresentou no material da Holanda $2n=29$, $n=15(m)$ (Kiauta, 1979 a), com um bivalente-m de tamanho médio, apesar de este ser o menor dos bivalentes. Realmente, comparando-se as figuras de *Ischnura* publicadas na mesma escala, *I. pumilio* apresenta os maiores cromossomos de todas elas. Kiauta (1979 a) considera o cariótipo de *I. pumilio* como de origem primária e diz que o alto número cromossômico observado, provocando um aumento do índice de recombinação, está em concordância com a pronúncia da flexibilidade ecológica da espécie.

Enallagma cheliferum - $n=14$ - Esta espécie foi descrita anteriormente por Ferreira e cols. (1979), com material de Rio Claro - SP.- Brasil, apresentando $n=14(m)$. Como o nosso material apresentou poucos núcleos em condições satisfatórias ao estudo citológico, hesitamos em determinar um bivalente-m como fizeram os outros autores. Outras espécies deste gênero foram descritas por Cruden (1968), apresentando todas elas $n=14$, com exceção de *E. cyathigerum*, a qual apresentou cariótipos com $n=14$, $n=15(m)$ em diferentes populações e também variação intra-individual, conforme observado por vários autores (Kiauta, 1972 b).

Acanthagrion minorum - n=14 - Esta espécie foi descrita anteriormente por Ferreira e cols. (1979), na população de Rio Claro, apresentando o mesmo cariótipo por nós observado. Outras duas espécies deste gênero foram descritas por Cumming (1964), com n=14(m).

Oxyagrion simile - n=14; *Oxyagrion evanescens*-n=14; *Oxyagrion hempelii* - n=14(m), n=15(m) - Nenhuma destas espécies tinham sido descritas citologicamente antes; a única outra espécie do gênero estudada citologicamente é *O. terminale* descrita por Ferreira e cols. (1979), com material de Rio Claro-SP.-Brasil, apresentando n=14. Em duas das espécies aqui descritas - *O. hempelii* e *O. evanescens* - existe uma tendência de fusão dos elementos do cariótipo.

A maioria das espécies dos Ischnurinae descritas - apresentam n=14 (Kiauta, 1972 b; Kiauta & Van Brink, 1978 ; Ferreira e cols., 1979). No entanto, cariótipos com bivalente-m foram observados em três das treze espécies de *Ischnura* descritas (Kiauta, 1972 b; Tyagi, 1978 b in Kiauta & Kiauta, 1980; Kiauta & Van Brink, 1978 e Kiauta, 1979 a), em duas das oito espécies de *Enallagma* (Kiauta, 1972 b; Ferreira e cols., 1979), em duas das três espécies de *Acanthagrion* (Kiauta, 1972 b) e em uma das quatro espécies de *Oxyagrion*, além das espécies com números cromossômicos excepcionalmente altos observados em *Leptagrion macrurum* (Kiauta, 1972 a) e em *Ischnura pumilio* - (Kiauta, 1979 a).

Portanto, parece que o bivalente-m está presente in

dependentemente em diferentes espécies e populações, além de apresentar também uma variação de tamanho entre as diferentes espécies e populações dentro da subfamília, além do que os números cromossômicos excepcionalmente altos parecem ser encontrados em espécies as quais apresentam características ecológicas peculiares, como *Leptagrion* e *I. pumilio* (Kiauta, 1979 a).

Obs: Kiauta (1972 b) coloca *Leptagrion* dentro da subfamília - Ischnurinae; de acordo com a Profa. Janira Martins Costa no entanto, este gênero pertence à subfamília Pseudagrioninae.

Subfamília Argiinae

Argia croceipennis - $n=13(m)$ - Esta espécie não foi descrita citologicamente antes e é a 15a. conhecida do gênero. A variação do número de cromossomos dentro do gênero é bastante ampla, sendo que foram observadas espécies com $2n=25$, $n=13$ (Kiauta, 1978; Kiauta & Kiauta, 1979), $n=13(m)$ (Kiauta & Kiauta, 1979), $2n=27$, $n=14$ (Cruden, 1968; Kiauta & Van Brink, 1978; Kiauta & Kiauta, 1979), $n=14,15(m)$ (Kiauta & Kiauta, 1979), $2n=\sigma^{\wedge}=28$ (Kiauta, 1972 b), $2n=27$, $n=19$ (Kiauta & Kiauta, 1979), sendo este último o número cromossômico mais alto já observado nos odonatas. A origem deste alto número cromossômico é desconhecido, pois os elementos do cariótipo $n=19$ têm o tamanho usual de *Argia* (Kiauta & Kiauta, 1979).

Kiauta & Kiauta (1979), discutem a citotaxonomia do gênero e concordam com os pontos de vista de Kennedy (1919),

alcançados pelo método de anatomia e morfologia comparada, de que o gênero *Argia* por apresentar características citológicas peculiares, como número de cromossomos excepcionalmente altos, variação do potencial de recombinação, além de ampla diversidade ecológica, deveria ser considerado um dos grupos mais recentes e avançados dos Zygoptera, o qual está num intenso processo evolutivo, longe de ter alcançado seu nível adaptativo final. No entanto, estes autores consideram que a amostra observada citologicamente é ainda pequena para confirmar as tentativas de afinidades entre os subgêneros e grupos de espécies, como fez Kennedy (1919) (Kiauta & Kiauta, 1979).

Na subordem, Zygoptera, Coenagrionidae é a família mais estudada, apresentando variação cromossômica numérica de $n=13$ a $n=19$, sendo que a grande maioria das espécies nela estudadas apresentam $n=14$, o qual é considerado ser o seu número típico; os grandes desvios deste número foram observados na subfamília Argiinae, onde algumas espécies do gênero *Argia* apresentam números cromossômicos excepcionalmente altos dentro da ordem Odonata.

Família Lestidae

Subfamília Lestinae

Lestes paulistus - $n=13(m)$ - Esta espécie não foi descrita citologicamente antes. Com exceção de *Lestes forcipa-*

tus, a qual apresenta $n=11$ na população de Vilas Co., Wis, USA (Cruden, 1968) e de *Lestes vigilax*, que apresentou $n=10$ na população de Hatchet Creek, USA (Kiauta & Van Brink, 1978), as outras doze espécies do gênero descritas apresentam $n=13$ sendo que destas, apenas duas não apresentam o bivalente-m. Em *Lestes dryas* este bivalente está presente em algumas populações (Cruden, 1968). Outra característica peculiar do cariótipo do gênero é a presença de pelo menos um bivalente extra-grande na maioria das espécies $n=13(m)$ estudadas.

Fora do gênero *Lestes*, foram estudadas até o momento dentro da família outras quatro espécies pertencentes a outros quatro gêneros, sendo três deles pertencentes à subfamília Sympecmatinae, e em todas elas observou-se $n=13(m)$, sendo que apenas em *Chalcolestes virides* (Lestinae), não foi observada a presença do bivalente extra-grande (Kiauta, 1969 a).

Como afirmado anteriormente por Kiauta & Kiauta & Brink (1975), apesar de algumas exceções já citadas, a ocorrência dos cariótipos primários, apresentando um bivalente extra-grande, é regular dentro de Lestidae e representa uma característica única da citologia da família como um todo. Estes autores, baseados nos dados citológicos e também levando em consideração outros caracteres da família, consideram que a classificação de Fraser (1957) em duas subfamílias - Sympecmatinae e Lestinae - é indevida.

Por outro lado, Jensen (1979) cita que os cariótipos das três espécies de Sympecmatinae são semelhantes aos da maioria das espécies de Lestinae estudadas e que é, portanto,

improvável que comparações entre cariótipos auxiliem estudos filogenéticos dentro desta família.

Na verdade, se um caráter não varia significativamente dentro de um nível taxonômico qualquer, não é um bom caráter para estabelecer semelhanças e diferenças taxonômicas. Assim, se em Lestidae o cariótipo, apesar de ser peculiar dentro da ordem, não varia dentro da categoria de família, realmente ele não permite apoiar ou contrariar a opinião de Fraser (1957)

Família Megapodagrionidae

Subfamília Megapodagrioninae

Megapodagrion contortum - $n=13(m)$ - Esta espécie foi descrita anteriormente por Kiauta (1972 c), com material da mesma população aqui estudada. Achamos interessante citar que no nosso espécimen, não foi observada nenhuma fragmentação, como no espécimen estudado por Kiauta (op. cit.).

Na subfamília Megapodagrioninae, existem três espécies descritas, todas elas do gênero *Megapodagrion*, sendo que duas delas apresentam $n=13$ (Cumming, 1964), e *M. contortum* é a única que apresenta $n=13(m)$ e fragmentação de um bivalente em alguns núcleos (Kiauta, 1972 c).

Subfamília Argiolestinae

Heteragrion a - $2n=26$, $n=12, 13$; *Heteragrion b* - $2n=26$, $n=13$ - Cumming (1964) descreveu os cariótipos de duas espécies deste gênero, ambas apresentando $n=13$, uma delas com um bivalente-m. Dos nossos espécimens, como já foi citado anteriormente, o Prof. Newton Santos Dias diferenciou duas espécies não reconhecidas. Nas metáfases espermatogoniais das duas espécies, observamos números cromossômicos que sugerem um mecanismo de determinação sexual diferente do XO, e na espécie b observamos claramente que o cariótipo somente apresenta bivalentes, porém qual deles representa o par sexual é difícil afirmar. Na espécie a, nos dois tipos de cariótipos observados, é também difícil reconhecer o par sexual. Na espécie b, o bivalente-m é facilmente reconhecido nos espermatozóitos I.

Das três espécies de Argiolestinae descritas anteriormente, apenas *H. flavidorsum* não apresentou o bivalente - (Cumming, 1964).

Apesar do baixo número de espécies estudadas, foram observadas situações cariotípicas diferenciais, tanto intra como interespecíficas nas duas subfamílias, o que evidencia que tal instabilidade cariotípica possa ter implicação evolutiva - significativa para a família.

Superfamília Agrioidea

Família Agriidae

Subfamília Hetaerininae

Hetaerina carnifex - n=13(m), n=14; *Hetaerina brightwelli* - n=13(m) - As duas espécies não foram estudadas citologicamente antes. Além destas, outras sete espécies do gênero foram descritas citologicamente, cinco delas com n=13(m), uma com n=13 e *H. rosea*, que apresentou n=13 e n=14(m) em diferentes populações (Cumming, 1964; Kiauta, 1969b; Ferreira e cols. 1979). O cariótipo de *H. brightwelli* aqui descrito parece ser o "normal" dentro do gênero, porém em *H. carnifex*, a variação cariotípica observada é provavelmente devida à fragmentação dos elementos do cariótipo, pois o mesmo, nas células com n = 14, apresenta fragmentos cromossômicos. A origem e a natureza destes fragmentos é desconhecida. Se a fragmentação está ocorrendo ou não somente nos indivíduos desta população e se ela se origina sempre dentro dos mesmos cromossomos, são aspectos importantes que devem ser considerados e que não nos foi possível determiná-los no material por nós estudado.

Subordem Anisoptera

Família Gomphidae

Subfamília Gomphoidinae

Progomphus intricatus - n =12 - Esta espécie foi descrita anteriormente por Cumming (1964), com material da Bolívia, apresentando o mesmo número cromossômico aqui descrito,

sendo que o autor nada comentou a respeito do tipo cromossômico de determinação sexual. No nosso material, apesar de não se observar a presença do univalente-X, também não foi possível distinguir-se um elemento que pudesse ser considerado como o elemento neo-sexual.

Das quatro espécies do gênero descritas citologicamente, todas apresentam $n=12$ (Cumming, 1964; Cruden, 1968). Kiauta (1972b) citou que *P. obscurus* apresentou $n=12(m)$ no material descrito por Cruden (1968), porém não verificamos isto no referido trabalho, o qual inclusive não mostrou nenhuma figura da espécie em questão, o mesmo ocorrendo para as espécies descritas por Cumming, 1964.

Phyllocyela sp - $n=12$ - Cumming (1964) descreveu uma espécie deste gênero também não identificada. No seu material da Bolívia, ele observou $n=12$ e nada comentou a respeito do tipo de determinação sexual.

Da subfamília Gomphoidinae, existem onze espécies descritas citologicamente, seis delas estudadas por Cumming (1964), duas por Cruden (1968), uma por Kiauta & Brink (1978), uma por Kiauta (1979) e a outra por Ferreira e cols. (1979). Todas elas apresentaram $n=12$; os dois primeiros autores nada comentaram a respeito do mecanismo de determinação sexual, e nas espécies estudadas pelos três últimos autores, o mecanismo de determinação sexual é do tipo XO.

Dentro da família Gomphidae, até o momento, existem 49 espécies descritas pertencentes a 20 gêneros e 5 subfamílias -

lias; destas, 25 apresentam $n=12$ (Kiauta, 1972b; Kiauta, 1973c; Kiauta & Van Brink, 1978; Kiauta, 1979b; Ferreira e cols. , 1979), 19 apresentam $n=12(m)$ (Kiauta, 1972b; Kiauta, 1979b), 2 apresentam $n=12+13$, 2 apresentam $n=11$ (uma delas com $n=11(m)$) e apenas 1 apresenta $n=10$ (Kiauta, 1972b).

Segundo Kiauta (1969a), o número típico da família é $n=12$ e de origem secundária, uma vez que o número cromossômico mais alto observado entre os Gomphidae foi $n=13$ e nos cariótipos $n=12$ normalmente observa-se a presença de um grande cromossomo sexual, o qual foi demonstrado ser o resultado da fusão do cromossomo sexual original com um autossomo. Cariótipos $n=12$ podem apresentar determinação sexual do tipo X0 ou neo-XY. A condição X0 neste cariótipo pode ser original, caso o cromossomo sexual não tenha sido envolvido na fusão, ou é de origem secundária tendo evoluído de um estágio intermediário neo-X neo-Y, por translocação da parte autossômica do neo-X para um autossomo, caso que não foi demonstrado citologicamente (Kiauta , 1969 a).

Considerando-se o esquema de redução cromossômica - numérica proposto por Kiauta (1969a) para os Gomphidae, poderíamos pensar que em *Progomphus intricatus*, com $n=12$, a determinação sexual é do tipo neo-XY (11AA + neo-Y + neo-X) e em *Phyllocycla* sp, com $n=11$, a determinação sexual seria também - do tipo neo-XY (10AA + neo-Y + neo-X), apesar de que, como já foi dito anteriormente, em nenhuma das duas espécies foi possível identificar os novos elementos sexuais.

Família Aeshnidae

Subfamília Gynacanthaginae

Staurophlebia reticulata reticulata - $2n=27$, $n=14(m)$

- Esta é a terceira espécie da subfamília estudada citologicamente; as outras duas espécies pertencem ao gênero *Gynacantha* e são *G. japonica* descrita por Omura (1957), com material do Japão, apresentando $n=14(m)$ (Kiauta, 1972 b) e *G. interioris* - descrita por Ferreira e cols. (1979) com material de Cruzeiro do Sul - Acre - Brasil, apresentando $2n(\delta)=26$ e $n=13(m)$, com determinação sexual neo-XY.

O número típico da família Aeshnidae é $n=14$, sendo que reduções secundárias podem ocorrer. A redução é devida à fusão de um ou mais elementos do cariótipo primário podendo estar fixada na espécie, ou estar limitada a algumas de suas populações. A fusão pode ser permanente ou reversível. No último caso, cariótipos primários e secundários podem ocorrer no mesmo indivíduo (Kiauta, 1978).

Existem um total de 44 espécies de Aeshnidae descritas até o presente, pertencentes a 12 gêneros e 5 subfamílias (Kiauta, 1972a; Kiauta, 1972b; Kiauta, 1978; Kiauta, 1979b; Ferreira e cols., 1979). O gênero *Aeshna* (Aeshninae) é o mais estudado, com 21 espécies descritas, apresentando uma variação cromossômica numérica de $n=10(m)$ a $n=14(m)$ (Kiauta, 1972a ; Kiauta, 1973a).

A redução numérica é uma característica geral da fa

mília e já foi observada em 4 das 5 subfamílias estudadas (Kiauta, 1972b), sendo que o número mais baixo observado até então na família, pertence a *Hemianax ephippiger* (Anactinae) que foi descrita por Seshachar & Bagga (1962), com material da Índia, apresentando $2n=14$, $n=7(m)$, com determinação sexual neo-XY.

H. ephippiger é a única libélula com um cariótipo - fortemente reduzido no qual o mecanismo de determinação sexual neo-XY-XX pode ser demonstrado citologicamente (Kiauta, 1969a). As outras 6 espécies de Anactinae descritas apresentam $n=14(m)$ (Kiauta, 1972; Kiauta, 1973a).

Como será discutido no decorrer deste trabalho, Cumming (1964) e Cruden (1968) descreveram fortes reduções numéricas para outras 5 espécies de odonatas, denominadas espécies "baixo-n" por Cumming; porém, em nenhuma delas foi possível reconhecer o mecanismo de determinação sexual (Kiauta, 1969a).

Staurophlebia reticulata reticulata é a primeira espécie do gênero estudada e apresenta as características citológicas típicas da família Aeshnidae.

Família Libellulidae

Subfamília Libellulinae

Orthemis ferruginae - $2n=23$, $n=12(m)$ - A tabela ,

reproduzida de Kiauta & Boyes (1972) e acrescida das populações estudadas depois daquela publicação, representa os principais dados citológicos obtidos para *O. ferruginea* até o momento:

Origem	Nº cromossômico		bivalente-m	Deter. sexo	Autor
	2n	n			
	♂ ♀ ♂	♂			
Oklahoma; USA		12	1	XO	Cruden, 1968
Texas, USA	23	12	nenhum	XO	Cumming, 1964
Rep. Dominicana		12	1	XO	Cruden, 1968
Guatemala		12	1	XO	Cruden, 1968
Peru		24 12	1	XO	Kiauta, 1972
Bolívia	10	5	nenhum	neo-XY	Cumming, 1964
Paramaribo Suriname	23, 25	12, 11, 10	2 (algumas cêls.)	XO e neo-XY	Kiauta, 1979
R. Claro-SP. Brasil	23	12	1	XO	Ferreira e cols., 1979
Boracéia-SP. Brasil		12	1	XO	este trabalho
Fpôlis-S.C. Brasil	23	12	1	XO	este trabalho

Como pode ser observado nesta tabela, a não ser pela população boliviana estudada por Cumming (1964) e pela população de Paramaribo, estudada por Kiauta (1979b), as demais po

pulações apresentam $2n=23$, $n=12$, com mecanismo de determinação sexual XO.

Segundo Kiauta (1979b), esta é a primeira espécie - onde se observa a ocorrência de dois pares de elementos-m na metáfase espermatogonial ($2n=25$) de Odonata. Como o cariótipo $n=13$ correspondente ao lote $2n=25$ não foi observado, Kiauta - (op.cit.) sugere que o bivalente-m extra seja provavelmente de natureza instável.

Até agora, foram estudadas quatro outras espécies - do gênero *Orthemis* além de *O. ferruginea* que apresentam as seguintes características citológicas:

Espécie	População	nº cromossômico	Autor
1) <i>O. biolleyi</i>	Bolívia	$n=12/XO$	Cumming, 1964
2) <i>O. cultriformis</i>	Bolívia	$n=12(m)/XO$	Cumming, 1964
	Acre-Brasil	$2n=23$, $n=12(m)/XO$	Ferreira e cols., 1979
3) <i>O. levis</i>	Bolívia	$n=3$, $n=4/neo-XY$	Cumming, 1964 Kiauta, 1979
4) <i>O. aequilibris</i>	Paramaribo	$2n=12$, $n=6/XY(?)$	Kiauta, 1979

O gênero *Orthemis* apresenta cerca de 12 espécies - (Cumming, 1964), e das 5 espécies analisadas até o momento, o número cromossômico haplóide variou de $n=3$ a $n=12$ (3,4,5,6,12), sendo o último considerado o número típico do gênero, uma vez que ele foi observado em várias populações geográficas e tam

bem pelas suas características morfológicas (Kiauta & Boyes , 1972; Kiauta, 1979 b).

Kiauta & Boyes (1972) afirmam que uma outra evidência da natureza primária do cariótipo $n=12$ em *Orthemis*, é que nos cariótipos secundários existe uma tendência de aumento do número de quiasmas para manter o índice de recombinação, o que não foi observado em *Orthemis*.

Kiauta & Boyes (1972) afirmam também que a tendência em direção a baixos índices de recombinação, indica um desenvolvimento das espécies em direção à estabilidade biológica, e que isto está em perfeito acordo com a uniformidade morfológica observada na distribuição geográfica de *O. ferruginea*.

Por outro lado, Ferreira e cols. (1979), citam a ocorrência de mais de um quiasma por bivalente para *O. cultriformis* e *O. ferruginea* e foram os únicos casos observados, conforme também observado por Kiauta, (1979).

Os cariótipos "baixo-n" observados apresentam determinação sexual neo-XY e originaram-se de fusão dos elementos do cariótipo primário $n=12$ (Cumming, 1964; Kiauta & Boyes , 1972; Kiauta, 1979 b).

Pela análise das características citológicas apresentadas dentro do gênero *Orthemis*, como por exemplo variação cromossômica numérica inter e intra-específica e mesmo intra-individual bastante acentuada , e por consequência, variação do índice de recombinação dentro da espécie, variação do mecanismo de determinação sexual, também inter e intra-específica e intra-individual e também pela alta capacidade de dispersão

de algumas de suas espécies, como por exemplo, de *O. ferruginea*, a situação neste gênero lembra aquela observada para o gênero *Argia* de Zygoptera, o qual também está num intenso processo evolutivo, longe de ter alcançado seu nível adaptativo final.

Dasythemis venosa - n=14(m) - Esta espécie foi descrita anteriormente por Kiauta & Boyes (1972), com material do Brasil (Caraguatatuba - SP), apresentando n=13(m). Nas figuras publicadas por estes autores, observa-se a presença de um bivalente autossômico bem maior que os demais, e além disto, em algumas delas, pelo menos em um dos bivalentes, observa-se a presença de 2 quiasmas. No nosso material apesar da existência de poucos núcleos em divisão, em todos eles observamos n=14(m) e não observamos nenhuma metáfase espermatogonial. Kiauta & Boyes (1972), apesar de terem citado a ocorrência de 2n=25 em *D. venosa*, não publicaram nenhuma foto da divisão espermatogonial.

As características apresentadas pelo cariótipo do espécimen estudado por Kiauta & Boyes (1972), sugerem que ele seja de natureza secundária, porém seria interessante estudar-se um maior número de espécimens de ambas as populações para que esta possibilidade realmente possa vir a ser confirmada.

Dasythemis minki - n=13(m) - Esta é a terceira espécie do gênero a ser descrita citologicamente. A outra espécie estudada é *D. esmeralda* descrita por Cumming (1964), com mate

rial da Bolívia, apresentando também $n=13(m)$.

Das 54 espécies de Libellulinae estudadas pertencentes a 9 gêneros, o número cromossômico variou de $n=3$ a $n=14$ (3,4,5,6,11,12,13,14), sendo que a grande maioria delas (41) apresentaram $n=13(m)$ (Kiauta, 1972 b; Kiauta & Boyes, 1972 ; Kiauta, 1973 a; Kiauta & Kiauta, 1976; Kiauta & Van Brink , 1978; Ferreira e cols., 1979; Kiauta, 1979 b; Kiauta & Von Ochsée, 1979; Boyes e cols., 1980). As espécies "baixo- n " ($n=3,4,5,6$) foram encontradas no gênero *Orthemis*, o qual é considerado portador do número típico $n=12$, conforme discutido anteriormente.

No gênero *Orthetrum*, 21 espécies estão descritas, 19 delas apresentam $n=13(m)$; *O. coerulescens* estudada por Kiauta (1969 b, 1971 b) com material da Austria e Itália, apresentou $n=13(m)$; $n=12 + 13(m)$; $n=13(m) + 14(m)$ respectivamente. Kiauta (1971 b) cita que a aparente instabilidade da forma, corresponde à sua ampla variação estrutural e tendência da espécie à infraespeciação.

O. brachiale estudada na população do Kenya por Kiauta (1969 b), apresentou $n=11$ e *O. brachiale brachiale*, estudada na população de Guenako River - África, por Kiauta & Von Ochsée (1979), apresentou $n=13(m)$. Estes últimos autores sugerem que mais formas de *brachiale* deveriam ser estudadas e também consideram a possibilidade do cariótipo secundário, observado na população do Kenya ser apenas incidental.

Subfamília Diastatopidinae

Perithemis lais - n=9 - Esta espécie foi descrita anteriormente por Cumming (1964), com material da Bolívia, apresentando n=9 com 5 bivalentes extra-grandes e determinação sexual XO e por Ferreira e cols. (1979) com material de Pirassununga - SP.-Brasil. Estes últimos autores distinguiram a presença de duas classes de cromossomos, 4 bivalentes extra-grandes e 4 de tamanho médio, além do univalente-X, e sugerem que mais material deveria ser observado para verificar se o polimorfismo observado é peculiar a diferentes populações geográficas.

O cariótipo aqui descrito difere dos estudados pelos dois outros dois autores, sendo que observamos 4 bivalentes extra-grandes, 3 de tamanho médio, o bivalente-m bastante pequeno, além do univalente-X. Nas outras duas populações estudadas, não foi observada a presença do bivalente-m.

Parece, com base nestas novas observações que os nossos dados reforçam a hipótese de polimorfismo cromossômico em diferentes populações geográficas, sugerido anteriormente por Ferreira e cols. (1979). Todavia, como poucos espécimens foram estudados de cada população, mais material deveria ser estudado para que esta hipótese pudesse ser considerada verdadeira.

Perithemis mooma - n=13(m) - Esta espécie foi descrita anteriormente por Cumming (1964), com material da Bolívia

e por Ferreira e cols. (1979), com material de Rio Claro-SP - Brasil, apresentando em ambas as populações $n=13(m)$, o bivalente-m menor que o univalente-X, o que coincide com a descrição do nosso material.

O gênero *Perithemis* apresenta 8 espécies descritas citologicamente até o momento, 7 delas descritas por Cumming (1964) (seis espécies bolivianas e uma espécie americana) e uma descrita por Kiauta & Brink (1978), com material de Lake Alice - Gainesville - USA, sendo que destas apenas *P. lais* - apresenta $n=9$; as outras 7 apresentam $n=13$, com 4 delas apresentando $n=13(m)$ (Kiauta, 1972 b; Kiauta & Brink, 1978; Ferreira e cols., 1979).

Além destas 8 espécies de *Perithemis*, existem nesta subfamília, outras 7 espécies pertencentes a 2 gêneros, estudadas citologicamente, das quais 5 apresentam $n=13(m)$, 2 apresentam $n=13$ e apenas *Diastatops pullata* apresenta $n=12$, sendo que a origem do seu número cromossômico reduzido não foi reconhecida por Kiauta (1979 b); Kiauta, (1972 b); Ferreira e cols. (1979); Kiauta (1979 b).

Subfamília Brachydiplactinae

Uracis fastigiata - $2n=25$, $n=13(m)$ - Esta é a terceira espécie do gênero descrita citologicamente; as outras duas espécies descritas são: 1) *U. imbuta* - Ferreira e cols. -

(1979), com material do Acre-Brasil apresentando $2n=25$, $n=13(m)$ incluindo um bivalente maior que os demais e por Kiauta (1979) com material de Paramaribo - Suriname - apresentando $n=13(m)$, sem o bivalente extra-grande. 2) *U. ovipositrix* Ferreira e cols. (1979), com material do Acre-Brasil apresentando $2n=25$, $n=13(m)$, com todos os seus elementos menores que na espécie anterior, sem nenhum bivalente extra-grande. Portanto, o nosso material apresenta o mesmo número cromossômico observado para as demais espécies, apresentando no entanto, uma variação do tamanho dos seus elementos, semelhante à observada por Ferreira e cols. (1979), para *U. imbuta*.

Oligoclada laetitia - $n=11, 12$; *Oligoclada pachystigma* $2n=23$, $n=12, 13$ - Nenhuma destas espécies tinha sido descrita citologicamente antes. É interessante citar que apesar das espécies pertencerem a populações bem distantes (Rio Claro - SP. e C.Sul - Acre, respectivamente), ambas apresentam variação cromossômica numérica e morfológica em suas células.

Em *O. laetitia*, pode-se supor que o bivalente-m extra tenha se originado da fragmentação de um dos bivalentes, porém, não podemos saber de qual deles; também pode-se pensar em não disjunção espermatogonial, porém, ambas as alternativas de explicação da presença deste cariótipo não podem ser confirmadas pelo nosso material. Além disto, a presença do bivalente extra-grande nos dois tipos de espermatócitos, sugere a natureza secundária deste cariótipo.

Em *O. pachystigma*, comparando-se os dois tipos de

espermatócitos, é ainda mais difícil explicar a presença dos 4 bivalentes pequenos no cariótipo $n=13$, uma vez que o tamanho dos outros bivalentes não parece ter sofrido alteração em relação ao tamanho dos elementos do cariótipo $n=12$. Parece evidente, contudo, que a alteração do tamanho ocorreu em pelo menos 4 elementos do cariótipo, sem ter envolvido o mecanismo de determinação sexual. É possível que um dos bivalentes do lote $n=12$ tenha sofrido uma fragmentação, originando o lote $n=13$, mas se além destes, outros 3 elementos aparecem com o tamanho alterado, isto sugere perda de material genético, o que é difícil explicar, considerando-se os cromossomos como holocêntricos. Apesar da existência de poucos núcleos em metáfase espermatogonial, não observamos nenhum diferente de $2n=23$.

Além destas, existem duas outras espécies do gênero descritas citologicamente: *O. monosticha* - Ferreira e cols. - (1979), com material de Cruzeiro do Sul-Acre, apresentando $2n=23$, $n=12$, com um grande bivalente em um bivalente-m bastante pequeno e *O. amphinome* descrita por Kiauta (1979 b), com material de Paramaribo, apresentando $n=12$ e com um bivalente-m também bastante pequeno.

Em *O. pachystigma* ($n=12, 13$), não ocorre a presença do bivalente extra-grande, como em *O. monosticha* ($n=12$), e em *O. laetitia* ($n=11, 12$); também *O. amphinome* ($n=13$) não apresenta o bivalente extra-grande.

Como, das 4 espécies estudadas até agora, todas elas apresentam características cariotípicas individuais e específi-

cas distintas, é difícil com o material disponível até o momento, saber se o cariótipo primário do gênero é $n=12$, com um bivalente extra-grande, tendendo a sofrer ora diminuição do número cromossômico como em *O. laetitia*, ora aumento como em *O. pachystigma* e *O. amphinome* ou se o cariótipo primário é $n=13(m)$, tendendo a sofrer diminuição do número cromossômico como em: *O. monosticha*, com redução de um bivalente e presença de um outro extra-grande em todas as células; em *O. pachystigma*, onde ocorre a presença de $n=12$ em algumas células, porém sem nenhum bivalente extra-grande, sendo todos de tamanho médio; em *O. laetitia* com redução de 2 elementos na maioria das suas células e tendência à readquirir o número cromossômico original, a julgar pela presença do bivalente-m extra em algumas de suas células.

Em todos os cariótipos até agora estudados, não foi observado mais do que um quiasma por bivalente, o que também - deveria ser esperado nas espécies com o número cromossômico reduzido.

De qualquer maneira, nada poderá ser confirmado antes de se ter estudado mais material do gênero e mesmo das espécies já estudadas; no entanto, podemos por enquanto, afirmar que *Oligoclada* trata-se de um gênero muito interessante do ponto de vista citológico que, provavelmente, esteja sofrendo bastante pressão seletiva atualmente, daí a sua instabilidade cariotípica.

Micrathyria hipodydima - $2n=23$, $n=12(m)$ - não foi descrita citologicamente antes.

Micrathyria starwiski - $2n=23$ - não foi descrita citologicamente antes.

Micrathyria artemis - $2n=25$, $n=13(m)$ - foi descrita anteriormente por Ferreira e cols. (1979), com material de Cruzeiro do Sul-Acre-Brasil, apresentando $2n=25$, $n=13(m)$.

Micrathyria hesperis - $2n=25$, $n=13(m)$ - foi descrita anteriormente por Ferreira e cols. (1979) com material de Rio Claro-SP. - Brasil, apresentando o mesmo cariótipo aqui descrito.

Micrathyria catenata - $2n=25$, $n=13(m)$ - não foi descrita anteriormente.

Micrathyria ocellata dentiens - $2n=25$, $n=13$ - foi descrita anteriormente por Cumming (1964), com material da Bolívia, apresentando $n=13(m)$.

Incluídas as três espécies aqui descritas pela primeira vez, o gênero tem um total de 15 espécies estudadas, com 10 apresentando $n=13(m)$ (Cumming, 1964; Kiauta & Boyes, 1972), 1 com $n=12$ (Cumming, 1964), 2 com $n=12(m)$ (Cumming, 1964), 1 com $n=11$ e *M. starwiski*, onde só observamos $2n=23$ (e que possivelmente tenha $n=12$).

O bivalente extra-grande foi observado tanto em *M. eximia* e *M. artemis*, ambas com $n=13(m)$ (Kiauta, 1979 b e Ferreira, cols. 1979), como em *M. hipodydima* com $n=12(m)$.

Das 15 espécies descritas, nove delas foram estudadas por Cumming (1964), que não publicou ilustrações nem descrições dos cariótipos. Portanto, apesar do grande número de espécies com o número cromossômico conhecido, pouco pode ser discu

tido a respeito da variação cromossômica numérica e morfológica dentro do gênero, como também foi observado por Ferreira e cols. (1979).

Ao nível de subfamília, existem 25 espécies descritas citologicamente pertencentes a 4 gêneros. Além dos 3 gêneros aqui estudados, o outro gênero é *Brachydiplax*, do qual foram descritas 3 espécies todas com $n=13$ (m) e em *B. farinosa*, Dasgupta (1957) observou em algumas células mecanismo de determinação sexual neo-XY (Kiauta, 1972 b). Nas demais espécies, o número cromossômico variou de $n=11$ a $n=13$ (m).

Subfamília Sympetrinae

Erythrodiplax castanea - $n=13$ (m); $n=12$. - Esta espécie foi anteriormente descrita citologicamente por Cumming (1964), com material da Bolívia, sendo que o seu número cromossômico aparece como $n=12$ e $n=13$ em diferentes páginas do trabalho, como também foi notado anteriormente por Kiauta (1972 b).

No nosso material, observamos cariótipos diferentes nas duas populações estudadas (fig. 18a-f pág. 56). Na população de Boracéia, observou-se $n=13$ (m) e na população de Cruzeiro do Sul - Acre - Brasil, $n=12$, ambas com mecanismo de determinação sexual XO. Comparando-se as figuras obtidas para as duas populações, pode-se visivelmente notar que na população de Boracéia os cromossomos são bem menores que na população de Cruzeiro do Sul, inclusive o bivalente-m, que em alguns núcleos

é diminuto (fig. 18 a,b).

Na população de Cruzeiro do Sul, o menor elemento é o univalente-X, o qual se divide precocemente em alguns núcleos, característica que nunca foi ressaltada antes para este cromossomo em Odonata. Se o cariótipo da população de C. do Sul é ou não resultado de fusão de elementos autossômicos do cariótipo, não pode ser determinado pelo nosso material, uma vez que não observamos nenhum elemento maior que os demais; talvez devido ao fato da fusão ter ocorrido entre um par de autossomos e o bivalente-m, não foi possível identificar o elemento fundido, já que o primeiro é muito pequeno.

Erythrodyplax pallida - n=13(m) - Está sendo descrita pela primeira vez neste trabalho. Nas (fig.19 c, pág. 57) metáfases espermatogoniais, apesar de não ser possível contar o número de cromossomos, é interessante notar as cromátides, bastante visíveis, e que aparentemente permanecem unidas numa região. Achamos conveniente também citar que esta configuração é observada em algumas figuras publicadas por Kiauta (1969 b - fig. 26; 1972 d - fig. 1; 1977 - figs. 1,2) Kiauta & Brink (1978 - fig. 2) entre outros; porém estes autores não fazem nenhuma referência a respeito.

Erythrodyplax connata fusca - n=13(m) - A tabela mostra os dados citológicos obtidos para esta espécie até o presente trabalho:

População	Nº cromossomos	Autor
Bolívia	n=13	Cumming, 1964
Guatemala	n=13	Cruden, 1968
R. Claro-SP.	n=13(m)	Ferreira e cols., 1979
Paramaribo	n=13(m)	Kiauta, 1979
Boracéia-SP.	n=13(m)	este trabalho
Florianópolis-SC.	n=13(m)	este trabalho

Kiauta & Boyes (1972), analisando os caracteres estruturais, padrões de distribuição e evidências citológicas, propõem que *E. fusca* seja a forma mais velha da seção *connata* do Grupo X de Borrer (1942). Esta seção inclui as espécies *atroterminata* Ris, *connata* (com as subespécies *connata*, *fusca*, *minuscula* Borrer), *justiniana*, *media* e *paraguayensis*. Com exceção de *atroterminata*, todas as outras foram estudadas citologicamente.

Estes autores propõem, que a partir de *E. connata - fusca*, que ocupa a porção central de distribuição dentre as outras espécies da seção, surgiram as outras espécies na direção da América do Sul, América Central e México, incluindo as Antilhas.

Ferreira e cols. (1979), considerando que as populações mais centrais de *fusca* não apresentam bivalente-m, ao contrário das populações periféricas, e que nas subespécies periféricas *connata* e *minuscula*, o bivalente-m também está presente, concordam com a hipótese de Kiauta & Boyes (1972), de in-

fra-especiação e radiação do estoque de *fusca*.

Nosso material foi coletado de regiões que podem ser consideradas também periféricas e é mais uma prova a favor desta hipótese, pois em ambas as populações observamos $n=13(m)$.

Erythrodyplax paraguayensis - $2n=25$, $n=12,13$ - Esta espécie foi anteriormente descrita por Cumming (1964), com material da Bolívia, apresentando $n=12(m)$, e por Kiauta (1979 b), com material de Paramaribo, apresentando $n=13(m)$. No nosso material, observamos uma frequência maior de núcleos com $n=12$ do que com $n=13$, ambos no mesmo indivíduo. Não é possível identificar os elementos envolvidos numa provável fusão. Em ambos os tipos de núcleos, é difícil identificar um bivalente-m. O univalente-X, como em *E. castanea*, divide-se precocemente em alguns núcleos (fig. 20c), e é o menor elemento do cariótipo. Quanto ao tamanho dos cromossomos é interessante notar que parece não haver correlação desta característica com a do número de cromossomos do núcleo, uma vez que seu tamanho variou em diferentes núcleos $n=12$ e $n=13$, havendo núcleos $n=12$ (fig. 20c) que se apresentam menores que alguns núcleos $n=13$ (fig. 20d).

E. paraguayensis apresenta uma distribuição dentro da área de *E. connata fusca*. Kiauta & Boyes (1972), sugerem que ela é derivada do estoque original de *fusca*, graças ao desenvolvimento de distintos caracteres estruturais. Uma vez que estes novos caracteres tenham sido selecionados, a estabiliza-

ção do novo genótipo pode ter sido promovida pela redução da variabilidade através de um decréscimo do índice de recombinação. Estes autores ainda citam que *E. paraguayensis* pode estar aumentando o seu número cromossômico ao nível das outras espécies de Libellulidae, uma vez que, em geral, o índice de recombinação é aproximadamente uniforme na família.

Kiauta (1979 b), sugeriu que a origem do bivalente na população estudada por ele pudesse ser de origem secundária, o que estaria de acordo com a hipótese de Kiauta & Boyes (1972). Nossos dados também podem ser considerados como uma prova a favor desta hipótese, pois observamos no mesmo indivíduo, $n=12$ e $n=13$..

Erythrodyplax media - $n=11(m)$ - Esta espécie foi descrita anteriormente por Cumming (1964), com material da Bolívia, por Kiauta & Boyes (1972), com material de Boracéia - SP.- Brasil e por Ferreira e cols. (1979), com material de Rio Claro-SP.-Brasil, apresentando $n=11(m)$ nas três populações, sendo que Kiauta & Boyes (op. cit.) verificaram a presença de dois bivalentes extra-grandes, e Ferreira e cols. (op. cit.) a presença de apenas um. No nosso material também só é possível identificar um bivalente extra-grande.

Kiauta & Boyes (1972) consideram esta espécie a mais nova originada e *E. connata fusca*, num segundo estágio de desenvolvimento filogenético, por ela apresentar o número cromossômico mais baixo no gênero, o que garantiu o seu isolamento reprodutivo das espécies bastante próximas a ela, uma vez

que ela se localiza dentro da área original de *fusca*. Estes autores explicam o seu número cromossômico, considerando que ocorreram duas fusões entre pares de autossomos do cariótipo original.

É interessante notar que estas fusões não envolveram o cromossomo sexual nem o bivalente-m, pelo menos na maioria dos casos. No nosso material, não se identifica o bivalente-m, e da diferença de tamanho observada entre os elementos de diferentes células, parece que, pelo menos na população estudada neste trabalho, a fusão ocorre dentre elementos diferentes do cariótipo, em diferentes células.

Erythrodyplax juliana - n=13 - Esta espécie é a única do grupo Juliana de Borrer (1942) e é descrita pela primeira vez. Apresenta características peculiares dentro do gênero, pois não apresenta bivalente-m e, além disto, apresenta um bivalente visivelmente maior que os demais num cariótipo n=13.

O gênero *Erythrodyplax* apresenta aproximadamente 50 espécies e subespécies descritas (Borrer, 1942). Destas, 19 estão estudadas citologicamente. A tabela abaixo é um quadro geral da situação citológica do gênero:

Grupo/espécie	População	Nº cromossômico	Autor
I-Castanea			
<i>E. castanea</i>	Bolívia Boracéia-SP. C.Sul-Acre	n=12,13(?) n=13(m) n=12	Cumming, 1964 este trabalho este trabalho

Grupo/espécie	População	Nº cromossômico	Autor
II-Atenuata			
<i>E. attenuata</i>	C.Sul-Acre	2n=25, n=13	Ferreira e cols., 1979
VI-Unimaculata			
<i>E. fervida</i>	Jamaica	n=13(m)	Cumming, 1964
<i>E. unimaculata</i>	Bolívia Paramaribo	n=13(m) 2n=25	Cumming, 1964 Kiauta, 1979
<i>E. berenice</i>	U.S.A. U.S.A.	n=13 n=13+14(m)	Cruden, 1968 Hung, 1971(Kiauta 1972)
V-Famula			
<i>E. famula lativittata</i>	C.Sul-Acre	n=13(m)	este trabalho
VI-Umbrata			
<i>E. umbrata</i>	Bolívia Rep.Dominicana C.Sul-Acre Paramaribo	n=13(m) n=13(m) 2n=25, n=13(m) 2n=25, n=13(m)	Cumming, 1964 Cruden, 1968 Ferreira e cols. 1979 Kiauta, 1979
VIII-Basalis			
<i>E. pallida</i>	R.Claro-SP.	n=13(m)	este trabalho
<i>E. basalis basalis</i>	Bolívia C.Sul-Acre Paramaribo	n=13 2n=25, n=13 n=13	Cumming, 1964 Ferreira e cols., 1979 Kiauta, 1979
<i>E. anomala</i>	Fpólis-SC.	n=13(m)	este trabalho
X-Connata			
<i>E. paraguayensis</i>	Bolívia Paramaribo R.Claro-SP.	n=12(m) n=13(m) n=12,13	Cumming, 1964 Kiauta, 1979 este trabalho

Grupo/espécie	População	Nº cromossômico	Autor
<i>E. justiniana</i>	Jamaica	n=13(m)	Cumming, 1964
<i>E. connata fusca</i>	Bolívia	n=13	Cumming, 1964
	Guatemala	n=13	Cruden, 1968
	R. Claro-SP.	2n=25, n=13	Ferreira e cols., 1979
	Paramaribo	n=12(m)	Kiauta, 1979
	Boracéia-SP.	n=13(m)	este trabalho
	Fópolis-SC.	n=13(m)	este trabalho
<i>E. connata minuscula</i>	Flórida	n=13(m)	Kiauta & Brink, 1978
<i>E. connata connata</i>	Chile	n=13(m)	Kiauta & Boyes, 1972
<i>E. media</i>	Bolívia	n=11(m)	Cumming, 1964
	Boracéia-SP.	n=11(m)	Kiauta & Boyes, 1972
	R. Claro-SP.	n=11(m)	Ferreira e cols., 1979
	Pirassununga	n=11(m)	este trabalho
<i>E. cleopatra</i>	Peru	2n=26(♀) n=13(m)	Kiauta & Boyes, 1972
<i>E. melanorubra</i>	Venezuela	2n=25, n=13	Kiauta & Boyes, 1972
XI-Juliana			
<i>E. juliana</i>	R. Claro-SP.	n=13	este trabalho

De um modo geral, o gênero apresenta-se bastante - uniforme citologicamente, apresentando algumas variações interessantes, especialmente no grupo X, fixadas provavelmente em consequência da subespeciação que sofreu (Kiauta & Boyes, 1972).

Rhodopygia cardinalis - $2n=25$, $n=13(m)$ - Esta espécie foi descrita por Cumming (1964), com material da Bolívia, apresentando $n=13(m)$; porém, este autor não comentou nada a respeito da morfologia do cariótipo. No nosso material é possível diferenciar três elementos dos demais que decrescem gradualmente - o univalente-X, que às vezes se divide precocemente (fig. 20d, pág. 59); o bivalente-m, bastante pequeno e um bivalente distintamente maior que os demais. A outra espécie descrita citologicamente por Kiauta (1979 b), com material de Paramaribo, é *R. geijskesi*, que apresentou $n=13(m)$ com os elementos variando ligeiramente seu tamanho.

Nada pode ser discutido ainda sobre a citologia no gênero, em consequência do número de espécies estudadas.

Na subfamília Sympetrinae, existem um total de 65 espécies estudadas citologicamente (Kiauta, 1972 b; Kiauta, 1973 a; Kiauta & Brink, 1978; Ferreira e cols., 1979; Kiauta, 1979 b; Kiauta & Kiauta, 1980; Boyes e cols., 1980), sendo que aproximadamente 60 delas apresentam $n=13(m)$, com apenas algumas espécies apresentando variação cromossômica geográfica, o que a torna bastante uniforme do ponto de vista citológico.

Subfamília Leucarrihinae

Brachymesia furcata - $n=13$ - Esta espécie foi descrita anteriormente por Ferreira e cols (1979), com material de Cruzeiro do Sul - Acre, sendo a única espécie do gênero des

crita até agora. Seu cariótipo não variou nas três populações até agora estudadas.

Outras 16 espécies pertencentes a 4 gêneros foram - descritas até agora na subfamília, das quais 13 apresentam $n=13(m)$, 1 apresenta $n=13(4)$ e a outra apresenta $n=11 + 12(m)$, sendo que em algumas delas, o bivalente-m está presente apenas em algumas populações (Kiauta, 1972 b; Kiauta & Van Brink, 1978).

Subfamília Pantaliinae

Pantala flavescens - $2n=25$, $n=13(m)$ - Esta espécie já foi descrita anteriormente por vários autores, em várias populações, e suas características cariotípicas não variaram significativamente; nosso material apresentou as mesmas características citológicas observadas anteriormente. Boyes & cols. (1980), dizem que o gradiente de tamanho do bivalente-m observado em diferentes populações geográficas, sugerido anteriormente por Kiauta (1975) não é tão expressivo. Estes autores citam ainda que em todos os cariótipos estudados, para todas as populações, ocorre a presença de um bivalente evidentemente maior que os demais, sendo que isto deve ser portanto, uma característica primária do cariótipo da espécie.

A outra espécie do gênero descrita citologicamente é *P. hymenata*, estudada na população da Bolívia por Cumming (1964), e na população dos U.S.A., por Cruden (1968), apresen-

tando em ambas as populações $n=13(m)$. Os autores nada comentaram a respeito de seu cariótipo.

Trapezostigma cophysa - $2n=25$, $n=13(m)$ - foi descrita anteriormente por Cumming (1964), com material da Bolívia, apresentando $n=13(m)$.

Trapezostigma binotata - $2n=25$, $n=13(m)$ - foi descrita anteriormente por Ferreira e cols. (1979), com material de Cruzeiro do Sul - Acre, apresentando $2n=25$ e $n=13(m)$ e por Kiauta (1979), com material de Paramaribo, apresentando $n=13(m)$. O nosso material apresentou o mesmo cariótipo nas duas populações estudadas (Boracéia-SP. e Florianópolis-SC.).

Trapezostigma abdominalis - $n=13(m)$ - foi descrita anteriormente por Cumming (1964), com material da Bolívia, apresentando $n=13$. Nas duas populações aqui estudadas, observamos $n=13(m)$.

Além destas, existem outras cinco espécies do gênero descritas citologicamente, com três delas apresentando $n=13(m)$ e duas apresentando $n=13$.

Pelas características citológicas observadas até o momento, parece que o gênero não está passando por processos seletivos atuais, uma vez que seu cariótipo é bastante uniforme nas diferentes espécies e populações estudadas.

O mesmo pode ser dito quando se compara os cariótipos das 15 espécies da subfamília, descritas para diferentes

regiões geográficas, dos quais 12 delas apresentam $n=13(m)$ e 3 apresentam $n=13$ (Kiauta, 1972). *Trapezostigma abdominalis* foi a única espécie que mostrou, nas duas populações por nós estudadas, $n=13(m)$ e na da Bolívia descrita por Cumming (1964), $n=13$.

Subfamília Dytheminae

Dythemis multipunctata - $2n=25$, $n=13(m)$ - Esta espécie foi estudada anteriormente por Ferreira e cols. (1979), com material de Cruzeiro do Sul-Acre-Brasil e apresentou $2n=25$, $n=13(m)$, apresentando também um bivalente ligeiramente maior que os demais. Não observamos no nosso material nenhum núcleo com o elemento diferencial observado por Ferreira e cols. (1979).

A seguinte tabela mostra os dados citológicos obtidos para as 6 espécies do gênero descritas até o momento.

Espécie	População	Nº cromos.	Determinação		Autor
			sexual	bivalente grande	
1) <i>D. camacroides</i>	Bolívia Pirassununga	12(m) $2n=21, n=11$	XO/-		Cumming, 1964 Ferreira e cols., 1979

Espécie	População	Nº cromos.	Determinação		Autor
			sexual	bivalente grande	
2) <i>D. fugax</i>	USA	13(m)	XO/-		Cruden, 1968
3) <i>D. rufinervis</i>	Jamaica	13(m)	XO/-		Cumming, 1964
4) <i>D. velox</i>	Bolívia	13(m)	XO/-		Cumming, 1964 Kiauta & Boyes, 1972
	Peru	13(m)	XO/-		
5) <i>D. multipunctata</i>	C. Sul-Acre	13(m)	XO/+		Ferreira, 1979 este trabalho
	Rio Claro-SP.	13(m)	XO/+		
6) <i>D. williamsoni</i>	Paramaribo	2n=22 n=11, 12, 13	neo-XY/-		Kiauta, 1979

Segundo Kiauta (1979 b), citologicamente, o gênero *Dythemis* é bastante peculiar, apresentando espécies com $n=13(m)$, $n=12(m)$ e $n=11$. *D. williamsoni* apresenta a situação mais peculiar encontrada nas espécies até agora estudadas. Possui células com $n=11$ e cromossomos sexuais neo-XY, células com $n=13(m)$ com o cromossomo sexual X e células com $n=12$, onde Kiauta (1979) nada comenta a respeito do cromossomo sexual. Kiauta (1979) explica esta variação cariotípica, sugerindo que três fusões devam ter ocorrido no cariótipo original: uma envolvendo a fusão dos cromossomos-m com dois autossomos, e o X com um ou outro destes autossomos, sendo que o único elemento reconhecido depois da fusão é o neo-X.

Além da situação peculiar de *D. williamsoni*, é con-

veniente ressaltar a presença de um bivalente extra-grande nas células de *D. multipunctata* ($n=13(m)$) - observado por Ferreira e cols. (1979) e a variação cromossômica numérica observada em *D. cannaeoides*, estudada por Cumming (1964) e Ferreira e cols. (1979).

Como as características citológicas observadas até aqui variaram significativamente dentro do gênero, seria importante estudar um maior número de espécies e populações para se poder avaliar a importância destas alterações e relacioná-las com as características taxonômicas e ecológicas do mesmo.

Macrothemis musiva - $2n=26(\delta)$, $n=13(m)$ - Foi descrita anteriormente por Cumming (1964) com material da Bolívia, apresentando $n=13(m)$ e determinação cromossômica sexual do tipo XO. Admitindo-se que o número cromossômico original da espécie fosse $2n=25$, pode-se supor, com base em novas observações, que a espécie sofreu dois tipos de rearranjos cromossômicos que seriam: uma quebra de um bivalente elevando o número cromossômico para $2n=27$ e uma fusão entre um bivalente e o univalente-X, mudando o mecanismo de determinação para neo-XY. Estas duas alterações explicam a presença de um bivalente-m extra (dificilmente identificado na metáfase espermatogonial) e a presença do elemento visivelmente fusionado. Como não observamos nenhuma anáfase no nosso material, nada podemos dizer quanto ao comportamento do elemento neo-sexual. Uma segunda característica interessante é que apesar de ter sofrido tais rearranjos, o número cromossômico haplóide da espécie permane-

ceu como era provavelmente no cariótipo original, ou seja ,
n=13(m).

Macrothemis hemichlora - $2n=6$, $n=3$ - Foi descrita -
anteriormente por Cumming (1964) com material da Bolívia ,
apresentando $n=3$. O cariótipo desta espécie é bastante pecu-
liar quando comparado às demais da ordem. Os cromossomos são
bastante grandes, possivelmente devido a fusões dos elementos
do cariótipo original; apesar do seu tamanho grande, os três
bivalentes decrescem gradualmente em tamanho. Não observamos
no nosso material nenhum núcleo com quiasmas. Uma outra carac-
terística bem marcante na divisão de *M. hemichlora* é a incrí-
vel condensação cromossômica que reduz cerca de quatro vezes
o tamanho do cromossomo do início até o final da divisão. No
nosso material, assim como naquele estudado por Cumming (1964),
não é possível identificar os elementos sexuais. Admitindo a
natureza holocêntrica dos cromossomos, Cumming (1964) diz que
foram necessários dez rearranjos para que o número cromossômi-
co se tornasse assim reduzido, que é o mais provável ter ocor-
rido pois, se por outro lado, os cromossomos são considerados
monocêntricos, trinta rearranjos teriam sido necessários (dez
fusões cêntricas e vinte inversões pericêntricas).

Cumming (1964), cita ainda que a quantidade de DNA
não variou significativamente entre as espécies de *Macrothemis*
estudadas; no entanto, seria muito conveniente realizar novas
medidas e, além disto, desenvolver nesta espécie novas técni-
cas de estudo cromossômico como por exemplo, bandamento, o que

não foi feito neste trabalho por fugir aos nossos objetivos iniciais e também pela escassez do material que conseguimos obter.

Macrothemis imitans - $2n=25$, $n=13(m)$ - Kiauta (1972) descreveu *M. imitans imitans* coletada em Caraguatatuba-SP. Brasil, com $n=13(m)$, e ressaltou a presença de um bivalente- m minúsculo. No nosso material, também verificamos esta característica e foi difícil identificar o univalente- X , uma vez que seu tamanho é equivalente ao de um bivalente autossômico. Em algumas metáfases espermatogoniais, foi possível identificar os cromossomos- m .

As outras duas espécies do gênero estudadas são *M. mortoni* (Cumming, 1964) com $n=13(m)$ e *M. declivata* (Kiauta & Boyes, 1972) com $2n=23$, $n=12(m)$. Os autores explicam a redução numérica nesta última espécie como tendo sido resultado da fusão de dois pares de autossomos. Em algumas diacineses, observaram a presença de dois quiasmas no maior dos bivalentes, e o bivalente- m , segregado precocemente, o que reflete uma pronunciada instabilidade genética da espécie, segundo eles.

As características citológicas apresentadas pelos gênero *Macrothemis* evidenciam que pelo menos algumas espécies não estão completamente estabilizadas em determinadas populações, como por exemplo, *M. musiva*.

Além disto, a drástica redução cromossômica numérica observada em *M. hemiohloria* mostra um mecanismo de isolamento reprodutivo difícil de ser entendido, pois envolve uma redu

ção bastante grande do índice de recombinação, à semelhança do considerado por Cumming (1964). A explicação para o aparecimento de espécies com "baixo-n" parece-nos ainda bastante contraditória especialmente quando se verifica que elas pertencem a diferentes gêneros, o que indica uma origem diversa.

Além das seis espécies de *Dythemis* e das cinco de *Macrothemis* estudadas até agora, existem na subfamília outras quatro espécies, pertencentes a dois gêneros, três delas (*Brechmorrhoga mendax*, *B. nubelula* e *Scapanea frontalis*) apresentam $n=13(m)$ e uma (*Brechmorrhoga pertinax*) apresenta $n=13$. Em nenhuma delas verificou-se variações cariotípicas que mereçam ser mencionadas.

A família *Libellulidae* é a melhor estudada citologicamente dentre as pertencentes à subordem Anisoptera, e o seu número cromossômico típico é $n=13(m)$. A grande variabilidade cromossômica numérica nela observada ($n=3$ a 14) concentra-se especialmente nas espécies pertencentes à sub-família *Libellulinae*. As demais apresentam uma pequena variabilidade numérica, quando comparada ao cariótipo básico do grupo, apesar de serem bastante divergentes nas espécies em que ocorrem.

A tabela, a seguir, mostra o número total de espécies conhecidas para cada gênero aqui estudado, em comparação com o número de espécies estudadas citologicamente dentro destes gêneros. A variação entre as somas parciais e a soma total, observada em algumas espécies, é devida ao estudo de uma espécie em mais de uma população.

Os dados sobre números de espécies conhecidas nos

foram fornecidos pela Profa. Janira M. Costa e aqueles sobre números de espécies descritas citologicamente foram obtidos - nos trabalhos mencionados no decorrer deste trabalho.

Subordem/ Gênero	Nº de espécies conhecidas	Nº de espécies estudadas citologicamente		
		neste trabalho	outros	total
<u>Zygoptera</u>				
<i>Metaleptobasis</i>		1	-	1
<i>Leptagrion</i>	22	1	1	2
<i>Ischnura</i>	75	1	10	10
<i>Enallagma</i>	80	1	8	8
<i>Acanthagrion</i>	30	1	3	3
<i>Oxyagrion</i>	18	3	1	4
<i>Argia</i>	150	1	14	15
<i>Lestes</i>	100	1	14	15
<i>Megapodagrion</i>	11	1	3	3
<i>Heteragrion</i>	31	2	2	4
<i>Hetaerina</i>	54	2	7	9
<u>Anisoptera</u>				
<i>Progomphus</i>	59	1	4	4
<i>Phyllocycla</i>	25	1	1	2
<i>Staurophlebia</i>	10	1	-	1
<i>Orthemis</i>	17	1	5	5
<i>Dasythemis</i>	5	2	2	3
<i>Perithemis</i>	12	2	8	8
<i>Uracis</i>		1	2	3
<i>Oligoclada</i>	17	2	2	4
<i>Micrathyria</i>	45	6	11	15
<i>Erythrodyplax</i>	46	8	16	19
<i>Rhodopygia</i>	7	1	2	2
<i>Brachymesia</i>	3	1	1	1
<i>Pantala</i>	2	1	1	2
<i>Trapezostigma</i>	22	3	7	8
<i>Dythemis</i>	11	1	6	6
<i>Macrothemis</i>	33	3	5	5

Em vista das variações cariotípicas (numéricas e morfológicas) observadas tanto entre espécies como ao nível de população e mesmo de indivíduos, achamos interessante discutir a seguir os principais pontos de dúvidas que surgem do estudo citogenético, com o emprego de técnicas tradicionais dos cromossomos de Odonata, quais sejam: a natureza do centrômero, a ocorrência dos cromossomos-m, a eventual redução cromossômica numérica e a ocorrência de polimorfismo.

A análise do quadro demonstra claramente que é muito pequeno o número de espécies estudadas para cada gênero, o que inviabiliza uma tentativa generalizante de se delinear os caminhos evolutivos dentro do grupo. Todavia, ficou bem claro que apesar do pequeno número de espécies estudadas, algumas observações citológicas revelam características citotaxonômicas bastante interessantes, como as encontradas nos gêneros - *Leptagrion*, *Argia*, *Hetaerina*, *Orthemis*, *Perithemis*, *Erythrodiplax* e outros. O único gênero que possui todas as espécies conhecidas estudadas citologicamente, é o *Pantala*, onde nenhuma variação foi observada nos cariótipos de suas duas espécies.

V.1- Centrômero

Observações de metáfases espermatogoniais, em várias espécies, nos permitem dizer, assim como fizeram Oksala - (1943-1952) e White (1973), que algumas vezes os cromossomos, nesta fase, exibem uma forma de U, como por exemplo, em *Rhodopygia cardinalis* (fig. 21b).

Todavia, o que julgamos mais interessante das observações nesta fase é que algumas vezes, as cromátides mostram-se separadas mas presas num ponto, às vezes terminal, sugerindo cromossomos acrocêntricos, outras vezes mediano, sugerindo cromossomos metacêntricos, como por exemplo, *Erythrodyplax pallida* (fig. 19c). Como já salientamos antes, este tipo de configuração também é observado em algumas figuras publicadas por Kiauta (1969b - figs. 26,27 - *Sympetrum eroticum eroticum* e *S. cerruptum*; 1972d - fig. 1 - *Lestes barbarus*; 1977 - figs. 1, 2 - *Macromia moorei*; 1979b - fig. 44 - *Orthemis ferriginea*), por Kiauta & Brink (1975 - figs. 2 e 2a - *Sympecma annulata braueri*), por Boyes & cols. (1980 - fig. 1 - *Ceriagrion glabum* - fig. 9 - *Phaon iridipennis*) entre outros; que no entanto, nunca fizeram comentários a respeito.

Esta configuração (cromátides separadas na metáfase espermatogonial) não é observada com freqüência, o que poderia ser explicada pelo tamanho reduzido dos cromossomos, e pela contração que exibem nesta fase em consequência da técnica citológica utilizada, além da sua contração natural.

Um outro aspecto importante é aquele observado nas

divisões espermatogoniais de *Macrothemis hemichlora* (fig. 25b, c), onde ao contrário da observação de Cumming (1964), quem pela primeira vez estudou esta espécie, os cromossomos não migram paralelamente para os pólos, mas apresentam forma de U - bem característica durante o movimento anafásico.

Nas divisões meióticas, não pudemos determinar nas diacineses nem nas metáfases I, como os bivalentes estão organizados na placa equatorial. Na realidade, uma vez pareados, não é possível reconhecer, depois do diplôteno, os cromossomos que compõem o bivalente, nem tampouco a sua orientação.

Cumming (1964) sugeriu que os cromossomos dos bivalentes seriam as estruturas para os finais das quais os quiasmas terminalizam e, baseado na orientação da terminalização dos quiasmas, propôs que a auto-orientação (orientação na qual a terminalização dos quiasmas dos bivalentes está numa direção perpendicular ao eixo do fuso, separando as cromátides irmãs) ocorre na metáfase I, e que portanto, os odonatas têm meiose pós-reducional.

Kiauta (1975), por outro lado, diz que nos odonatas a estrutura dos bivalentes na diacinese ou metáfase I não fornece qualquer informação sobre o tipo de meiose (pré ou pós-reducional). Segundo este autor (op.cit.), o único argumento em favor da pós-redução é a observação de que o elemento se xual se divide mitoticamente na anáfase primária e segue sem se dividir para um ou outro pólo na segunda divisão. Nada pode ser dito, contudo, como ocorre a redução dos bivalentes autosômicos.

Nossos dados reforçam a opinião de Kiauta (1975), no sentido - que o único elemento no qual se pode identificar o tipo de divisão meiótica é o univalente-X, sendo que, nas nossas obser-
vações nada pode ser dito quanto ao tipo de divisão dos demais elementos do cariótipo.

O único caso que nos pôs em dúvida a respeito do tipo de divisão do univalente-X é o de *Argia croceipennis* (fig. 4i), onde no final da divisão, todos os núcleos parecem apre-
sentar o cromossomo sexual.

Apesar de ser evidente que os cromossomos sexuais - dos odonatas têm divisão pós-reducional, isto não serve como uma evidência para o modo de divisão dos demais cromossomos.

Além disto, apesar de não ser possível determinar - se o tipo de orientação dos bivalentes autossômicos na placa equatorial, não achamos conveniente afirmar que os cromossomos têm distribuição ao acaso, como fez Kiauta (1975). Na realidade, muitas vezes a configuração das placas metafásicas e dos núcleos em anáfase sugerem que deve haver uma orientação dos cromossomos em relação aos pólos, como pode ser observado por exemplo em *Oxyagrion simile* (fig. 2e), em *Argia croceipennis* - (fig. 4b-i), em *Progomphus intricatus* (fig. 11c), em *Micrathyria catenata* (figs. 17f,g,h), entre outras.

A não ser pelas evidências obtidas de cromossomos - irradiados (Kiauta, 1975), todas as outras informações observa-
das podem nos levar a considerar os cromossomos dos odonatas - como sendo, ora monocêntricos (se considerarmos algumas evidên-
cias morfológicas e também de orientação dos cromossomos), ora

holocêntricos (se considerarmos a possibilidade de que fusões e quebras possam estar ocorrendo e sendo mantidas pelo cariótipo, sem aparente variação da quantidade de DNA).

Segundo White (1969), quebras e fusões, não podem ser mantidas em grupos taxonômicos com cromossomos holocêntricos (assim como também não podem em cromossomos monocêntricos), pelas razões descritas anteriormente (pag. 8). Se a hipótese de Kiauta (1967 b) está correta, a variação cromossômica numérica observada nos odonatas é devida a quebras e fusões, e apesar de que nada pode ser dito sobre sua natureza, os fragmentos resultantes poderiam ser mantidos no cariótipo devido à natureza difusa do centrômero.

É evidente, portanto, que apesar das informações disponíveis até agora, a natureza do centrômero dos cromossomos dos odonatas, é contraditória. Acreditamos que somente o emprego de técnicas apropriadas tais como, bandamento e microscopia eletrônica, possam nos levar a evidências mais esclarecedoras sobre este aspecto citológico tão fundamental.

V.2- Cromossomos-m

Medidas de quantidade de DNA (Cumming, 1964) entre outros argumentos, deixaram de lado a teoria do cromossomo-m, proposta por Oguma (1930). Entretanto, considerando-se a possibilidade dos cromossomos-m terem surgido ou estarem surgindo por quebras de cromossomos, conforme a opinião de Kiauta (1968a)

surtem as seguintes perguntas: 1- existiriam regiões preferenciais onde ocorreriam as quebras, como parece ser o caso em cromossomos monocêntricos, ou elas poderiam ocorrer aleatoriamente, como foi sugerido por White (1969) para os cromossomos holocêntricos? 2- essas quebras ocorreriam em qualquer fase do ciclo de divisão ou elas teriam maior e menor incidência em determinadas fases? 3- qual seria o significado da presença desses bivalentes-m no cariótipo da espécie?

Se a hipótese de White (1969) é correta, teríamos como consequência fragmentos de vários tamanhos originados de diferentes cromossomos.

Os resultados obtidos em *Hetaerina carnifex*, onde foram encontrados cariótipos com $n=13$ e $n=14$ no mesmo indivíduo, apresentando inclusive variação da quantidade de elementos menores, em *Oligoclada pachystigma*, onde cariótipos com $n=12$ e $n=13$ ocorrem no mesmo indivíduo, com uma frequência inesperada de elementos menores nos núcleos $n=13$, e em *Perithemis lais*, que apesar de apresentar $n=9$ nas três populações estudadas, somente apresenta o cromossomo-m na população estudada neste trabalho, além de apresentar variação de tamanho dos cromossomos em diferentes populações, sugerem que, estas quebras podem ocorrer independentemente, em qualquer lugar do cromossomo, em qualquer cromossomo do cariótipo, em diferentes populações.

É interessante citar que, uma vez comprovada esta hipótese, não há razão para comparar os tamanhos dos cromossomos-m com os cromossomos sexuais, como fez Oguma (1930), e que foi também criticado por Kiauta (1968 b), e nem para esperar -

que cromossomos-m maiores ou menores tenham algum significado adaptativo, como sugerido posteriormente por Kiauta (1980).

Para responder à segunda questão, não dispomos de muitas provas citológicas. A maioria dos núcleos em que os cromossomos-m foram observados, estavam em metáfase I. Nos indivíduos onde mais de um número cromossômico foi observado, não foi possível obter uma evidência citológica de quebra durante a divisão espermatogonial, como em *Enallagma cyathigerum*, estudada por Kiauta (1969 b).

Se a origem dos cromossomos-m sempre ocorre nesta fase de divisão (metáfase espermatogonial), é bastante razoável supor que exista um local preferencial para a ocorrência das quebras, em cromossomos homólogos, uma vez que os fragmentos resultantes são homólogos e pareiam-se normalmente na divisão meiótica, o que não estaria de acordo com a resposta anterior.

Por outro lado, podemos pensar que as quebras têm uma maior probabilidade de ocorrência quando os cromossomos estão pareados, e portanto, os pedaços resultantes certamente são homólogos. Todavia, nunca observamos a ocorrência deste fenômeno, mas apenas seus resultados, talvez por não ser possível identificar os cromossomos no início da divisão.

Levando-se em consideração que os rearranjos cromossômicos são eventos que ocorrem em um indivíduo de uma população, ou mesmo ao nível de uma célula de um indivíduo, para depois serem transmitidos, ao contrário do que ocorre com as mutações gênicas que podem ocorrer em vários indivíduos de várias

populações de maneira semelhante (White, 1969), parece-nos lógico admitir que, nos odonatas, as quebras cromossômicas, que levaram ao aparecimento dos cromossomos-m, ocorreram em indivilduos ancestrais de determinadas categorias taxonômicas e passaram através de gerações por terem sido favoravelmente selelcionadas.

Esta hipótese contraria a opinião de Kiauta (1969 b) de que as quebras estão ocorrendo independentemente em diverlsos indivíduos e em várias populações, elevando o número crolmossômico; porém, também explica a ocorrência geral de bivalenltes-m na maioria das espécies de Odonata estudadas, e não elilmina a possibilidade de que quebras possam eventualmente ocorrer em indivíduos atuais, e que sejam ou não mantidas na popullação por ação da seleção natural.

De acordo com Cumming (1964), o único modo de valriar o índice de recombinação, onde este se encontra bastante estabilizado, é variar o número cromossômico.

Admitindo-se que os cromossomos-m estejam sendo originados por quebras (Kiauta, 1967 b), poder-se-ia pensar l que estas seriam uma alternativa para a espécie variar o seu índice de recombinação, pensando-se que o aumento do número cromossômico levaria ao aumento do índice de recombinação, o que daria maior plasticidade à espécie.

Segundo White (1969), a razão da maioria dos grupos com cromossomos holocêntricos mostrarem somente um quiasma por bivalente, seria de operar como uma restrição contra aumentos do número cromossômico por dissociação, uma vez que, tais dislso

ciações, presumivelmente, deixariam um, ou ambos dos seus produtos, com uma frequência quiasmática menor que 1,0.

Além disto, pareceriam contraditórias neste ponto - as situações cariotípicas observadas em *Leptagrion*, *Ischnura pumilio* e *Argia*, onde ocorrem números cromossômicos excepcionalmente altos, sem no entanto observar-se a presença de bivalentes-m.

Leptagrion e *Ischnura* apresentam características ecológicas bastante peculiares, ocupando nichos ecológicos bastante especializados, e Kiauta (1979 a) relacionou os seus números cromossômicos com estas características. Entretanto, no gênero *Argia*, onde as características ecológicas são bem diferentes, uma vez que as espécies apresentam ampla diversidade ecológica, também ocorrem números cromossômicos bastante altos, inclusive o mais alto já observado em Odonata - $2n=37$, $n=19$.

Sendo assim, preferimos admitir que estes cromossomos-m tenham sido originados em indivíduos ancestrais, em resposta a alguma variação intrínseca e (ou) extrínseca ao indivíduo, e que tenha sido mantido por ação da seleção natural, e deste modo, a explicação para a sua presença no cariótipo, seria a mesma para explicar a presença de qualquer outro cromossomo.

Casos como o de *Erythrodyplax connata fusca*, onde a ocorrência dos bivalentes-m e também da variação cromossômica numérica parecem estar bastante relacionados com os processos de dispersão geográfica e infraespeciação (Kiauta & Boyes, 1972) e de *Perithemis lais*, que apresentou bivalente-m somen

te em uma das populações estudadas, além de apresentar variação de tamanho dos cromossomos em diferentes populações, poderiam ser interpretados, de um modo geral como espécies que estão, no momento, sofrendo algum tipo de pressão de seleção.

V 3- Números Cromossômicos Reduzidos

Se por um lado o aumento do número cromossômico é provocado por quebras dos cromossomos (Kiauta, 1967 b), a redução do número cromossômico é causada por fusões dos elementos do cariótipo (Cumming, 1964; Kiauta, 1967 b).

Kiauta (1969 b), considera dois tipos de fusões:-as AA e as XA. As AA, quando ocorrem, são encontradas em todas as células, em todos os indivíduos de uma ou mais populações, o que não acontece com as XA.

Baseados em nossas observações, podemos reconhecer os seguintes tipos de reduções numéricas: 1- quando o bivalente-m está envolvido, como por exemplo, em *Erythrodyplax castanea*, onde na população de Cruzeiro do Sul, com $n=12$, não se observa o bivalente-m; 2- quando o bivalente-m não está envolvido, como por exemplo, em *Perithemis lais* ($n=9$), onde o bivalente-m está presente apenas em algumas populações; 3- quando o X está envolvido, mudando o mecanismo de determinação sexual para neo-XY, como por exemplo, em *Gynacantha interioris*, com $n=13$ (Ferreira e cols., 1979); 4- quando tanto o X como o bivalente-m estão envolvidos, como é o caso de algumas populações

de *Orthemis ferruginea*, de *O. levis*, de *Macrothemis hemichlora*; e 4- quando a fusão é do tipo AA, como por exemplo, em *Micrathyria hipodydima* com $2n=23$, $n=12(m)$ e *E. media* com $n=11(m)$.

Em algumas famílias existe um mecanismo preferencial de redução cromossômica, como por exemplo, em Aeshnidae, onde existe um grande número de espécies neo-XY.

Assim como foi dito para as dissociações, as espécies poderiam recorrer às fusões, para obter uma variação dos seus índices de recombinação.

O índice de recombinação de uma espécie só é mudado por uma boa razão, que poderia ser: possuir uma vantagem seletiva ou suavizar uma desvantagem seletiva, cuja evolução imediata é mais importante do que manter um ótimo índice de recombinação (Cumming, 1964).

O fato das espécies estarem alterando o seu índice de recombinação para um nível aparentemente menos satisfatório, poderia ser explicado como uma tentativa de alcançar um isolamento reprodutivo, como parece bem evidente, por exemplo, nos casos de *E. paraguayensis* e *E. media*, e até mesmo nos casos onde o mecanismo de determinação sexual é alterado. Porém, em casos onde a redução numérica é bastante acentuada, como em algumas espécies e populações de *Orthemis* e em *M. hemichlora*, considerar que tal redução teve como consequência somente o isolamento reprodutivo, não parece satisfatório, como também considerou Cumming (1964).

Kiauta (1975) diz que os padrões evolutivos são bastante diferentes em espécies com baixo índice de recombina-

ção, onde ocorre uma tendência à fixação, e em espécies com alto índice de recombinação, onde uma maior flexibilidade é esperada. Kiauta (op. cit.) considera que havendo um balanço entre variabilidade genética, eficiência biológica e estabilidade, os organismos tendem a se estabelecer num índice de recombinação que corresponde aos seus requisitos evolutivos ótimos.

No entanto, para alguns indivíduos com alto índice de recombinação, como *Leptagrion* e *Argia*, existem tendências evolutivas opostas (em *Leptagrion* observamos uma tendência à especialização e em *Argia* à diversificação), e de modo semelhante, também os baixos índices observados em *Orthemis*, *Macrothemis*, *E. paraguayensis* e *E. media*, parecem levar as espécies a tendências evolutivas diferentes do esperado (em *Orthemis* observamos uma tendência à diversificação, e em *E. paraguayensis* e em *E. meida*, os indivíduos ocupam uma área mais restrita).

V.4- Polimorfismo Cromossômico

Nas espécies aqui estudadas, além dos rearranjos cromossômicos que levam a alterações numéricas, observamos em alguns casos a presença de possível polimorfismo cromossômico. Tais variações foram observadas em: 1- *Oxyagrion hempeli* - onde além de existirem cromossomos, que em algumas células apresentam tendências à fusão, também observamos a presença de possíveis pares heteromórficos (fig. 3a-f); 2- *Heteragrion b* - onde também em algumas figuras observamos possíveis pares hetero

mórficos (fig. 8a-e); 3- *Perithemis lais* - onde os cariótipos variam a morfologia nas diferentes populações estudadas (fig. 14a,b); 4- *Oligoclada pachystigma* - onde além de existir alteração do número cromossômico, há também variação da morfologia dos cromossomos em algumas células (fig. 15 a-c); 5- *Oligoclada laetitia* - onde também há variação cromossômica numérica e da morfologia dos cromossomos em algumas células (fig. 15d-f); 6- *Erythrodyplax media* - onde ocorre variação do tamanho de alguns cromossomos entre as populações (fig. 20 g,h); 7- *Macrothemis musiva* - onde pode-se identificar os bivalentes fundidos (fig. 24 a-f).

Em todos estes casos, onde a variação cariotípica é observada, não é possível determinar qual a causa do provável polimorfismo.

Segundo White (1977), a ocorrência do polimorfismo cromossômico de uma espécie é consequência da heterose, que é a superioridade adaptativa dos heterozigotos em relação a am bos os genótipos homozigotos, para todos os nichos ecológicos disponíveis para a população, ou pelo menos para alguns deles. Muitos rearranjos cromossômicos estão provavelmente sujeitos, em populações naturais, à seleção dependente da frequência, isto é, eles são favorecidos pela seleção quando raros, mas não quando são comuns. Em tais casos, eles permanecem oscilando, isto é, em estado de equilíbrio genético na população, mesmo na ausência de heterose.

White (1977) diz ainda que não se pode esperar que os rearranjos cromossômicos se estabeleçam na população, quan-

do reduzem a fertilidade dos indivíduos heterozigotos em extensão significativa.

Nossos dados não permitem dizer qual a frequência dos rearranjos observados nas respectivas populações, e também aqui, como foi dito por Cumming (1964) para os rearranjos numéricos, a possibilidade de que os heterozigotos possam ser mantidos por heterose, e que o polimorfismo possa estar relacionado a valores adaptativos, devem esperar por mais estudos.

Portanto, a única coisa que é possível afirmar dos nossos dados, é que tais rearranjos, se não são característicos apenas dos indivíduos aqui estudados, não causaram letalidade, e além disto indicam que realmente a idéia de estabilidade cariotípica sugerida por alguns autores, para os odonata, possa ser alterada com o estudo de um maior número de espécies e de espécimens, e que também a aplicação de técnicas de bandamento, entre outras, possam revelar melhor os mecanismos cromossômicos envolvidos dentro da ordem Odonata.

VI - RESUMO

Foram descritos e ilustrados neste trabalho os cariótipos das seguintes 50 espécies brasileiras da ordem Odonata, pertencentes às 2 subordens atuais - Zygoptera e Anisoptera - incluindo um total de 7 famílias, 16 subfamílias e 27 gêneros, coletadas nos estados do Acre, Rio de Janeiro, São Paulo e Santa Catarina, 21 das quais não tinham sido descritas anteriormente (em asterisco) e as demais foram descritas anteriormente em populações diferentes ou não: Coenagrionidae: *Metaleptobasis selysi* Santos, 1956* (n=14,m), *Leptagrion perlongum* Calvert, 1909* (n=14), *Ischnura fluviatilis* Selys, 1876 (n=14,m), *Enallagma chelifерum* Santos, 1956 (n=14), *Acanthagrion minarum* Selys, 1876 (n=14), *Oxyagrion simile* Costa, 1978* - (de Boracéia e Itatiaia n=14), *Oxyagrion evanescens* Calvert, 1909* (n=14), *Oxyagrion hempeli* Calvert, 1909* (n=14,m; 15,m), *Argia croceipennis* Selys, 1865* (n=13,m) - Lestidae: *Lestes paulistus* Calvert, 1909* (n=13,m) - Megapodagrionidae: *Megapodagrion contortum* Selys, 1862 (n=13,m), *Heteragrion a* (2n=26 ,

n=12, 13), *Heteragrion* b (2n=26, n=13) - Agriidae: *Hetaerina carnifex* Selys, 1853* (n=13,m; n=14), *Hetaerina brightwelli* - Selys, 1853* (n=13,m) - Gomphidae: *Progomphus intricatus* (Hagen, 1857) (n=12), *Phyllocycla* sp (n=12) - Aeshinidae: *Staurophlebia reticulata reticulata* Kirby, 1890* (2n=27, n=14,m) - Libellulidae: *Orthemis ferruginea* Uhler, 1867 (de Boracéia n=12; de Florianópolis 2n=23, n=12), *Dasythemis venosa* Calvert, 1898 (n=14,m), *Dasythemis minki* Karsch, 1890* (n=13,m), *Perithemis lais* Hagen, 1861 (n=9), *Perithemis mooma* Kirby, 1889 (n=13,m), *Uracis fastigiata* Erichson, 1848* (2n=25, n=13,m), *Oligoclada laetitia* Ris, 1911* (n=11, 12), *Oligoclada pachystigma* Karsch, 1890* (2n=23, n=12, 13), *Micrathyria hypodydima* - (Calvert, 1906)* (2n=23, m=12,m), *Micrathyria starwiski* Santos, 1953* (2n=23), *Micrathyria artemis* Ris, 1911 (2n=25, n=13,m), *Micrathyria hesperis* Ris, 1911 (2n=25, n=13,m), *Micrathyria catenata* Calvert, 1909* (2n=25, n=13,m), *Micrathyria ocellata dentiens* Ris, 1911 (2n=25, n=13), *Erythrodyplax anomala* Brauer, 1868* (n=13,m), *Erythrodyplax castanea* Ris, 1911 (de Boracéia n=13,m; de Cruzeiro do Sul n=12), *Erythrodyplax paraguayensis* - Foerster, 1904 (2n=25, n=12, 13), *Erythrodyplax media* Borrer, 1842 (n=11,m), *Erythrodyplax famula lativittata* Borrer, 1842* (n=13,m), *Erythrodyplax pallida* Ris, 1911* (n=13,m), *Erythrodyplax connata fusca* Brauer, 1868 (de Boracéia e de Florianópolis n=13,m), *Erythrodyplax juliana* Ris, 1911* (n=13), *Rhodopygia cardinalis* Kirby, 1889 (2n=25, n=13,m), *Brachymesia furcata* Kirby, 1889 (de Rio Claro e de Florianópolis n=13), *Pantala flavescens* Hagen, 1861 (2n=25, n=13,m), *Trapezostigma cophysa* -

Selys, 1857 (2n=25, n=13,m), *Trapezostigma binotata* Hagen ,
1861 (de Boracéia e de Florianópolis 2n=25, n=13,m), *Trapezostig
na abdominalis* Rambur, 1842 (de Rio Claro e de Boracéia n=13 ,
m), *Dythemis multipunctata* Kirby, 1897 (2n=25, n=13,m), *Macrothe
mis musiva* Calvert, 1898 (2n=26, n=13,m), *Macrothemis hemichlo
ra* Kirby, 1889 (2n=6, n=3), *Macrothemis imitans* Karsch, 1890 -
(2n=25, n=13,m).

A origem dos cromossomos-m é discutida, e estes são considerados originários de um ancestral comum, tendo sido man tidos nas populações atuais por seleção natural.

Variações cariotípicas (numéricas e morfológicas) fo ram observadas tanto entre espécies como ao nível de população e intraindividuais. As causas do polimorfismo cromossômico ob servado não puderam ser determinadas e a sua explicação parece estar intimamente relacionada com a natureza do centrômero dos cromossomos dos odonatas, a qual apesar de todas as evidências obtidas até o momento, ainda é uma questão contraditória, que - provavelmente só poderá ser esclarecida com o auxílio da micros copia eletrônica ou mesmo de técnicas que evidenciam a região centromérica.

Foram reconhecidos 5 tipos de cariótipos resultantes de reduções numéricas: 1) envolvendo o bivalente-m, 2) envolven do o bivalente-m apenas em algumas populações, 3) envolvendo o univalente-X, 4) envolvendo tanto o bivalente-m como o univalen te-X e 5) envolvendo autossomos diferentes do bivalente-m.

A determinação sexual observada na maioria das es pécies é do tipo XO, sendo que determinação sexual neo-XY tam

bem foi observada em alguns casos.

VII - SUMMARY

The male germ cell of 50 species listed below of Odonata in the suborder Zygoptera and Anisoptera collected in the Brazilian States of Acre, Rio de Janeiro, São Paulo and Santa Catarina were described and illustrated.

The species were representatives of 7 families, 16 subfamilies and 27 genera. Twenty-one karyotypes were described for the first time and the others had been described previously for other populations: Coenagrionidae: *Metaleptobasis selysi* Santos, 1956* (n=14,m), *Leptagrion perlongum* Calvert, 1909* - (n=14), *Ischnura fluviatilis* Selys, 1876 (n=14,m), *Enallagma cheliferum* Santos, 1956 (n=14), *Acanthagrium minarum* Selys, 1876 (n=14), *Oxyagrion simile* Costa, 1978* (from Boracéia and Itatiaia n=14), *Oxyagrion evanescens* Calvert, 1909* (n=14), *Oxyagrion hempeli* Calvert, 1909* (n=14,m; 15,m), *Argia croceipennis* Selys, 1865* (n=13,m) - Lestidae: *Lestes paulistus* Calvert, 1909* (n=13,m) - Megapodagrionidae: *Megapodagrion contortum* Selys, 1862 (n=13,m), *Heteragrion a* (2n=26 ,

n=12, 13), *Heteragrion* b (2n=26, n=13) - Agriidae: *Hetaerina carnifex* Selys, 1853* (n=13,m; n=14), *Hetaerina brightwelli* - Selys, 1853* (n=13,m) - Gomphidae: *Progomphus intricatus* (Hagen, 1857) (n=12), *Phyllocyela* sp (n=12) - Aeshinidae: *Staurophlebia reticulata reticulata* Kirby, 1890* (2n=27, n=14,m) - Libellulidae: *Orthemis ferruginea* Uhler, 1867 (from Boracéia n=12; from Florianópolis 2n=23, n=12), *Dasythemis venosa* Calvert, 1898 (n=14,m), *Dasythemis minki* Karsch, 1890* (n=13,m), *Perithemis lais* Hagen, 1861 (n=9), *Perithemis mooma* Kirby, 1889 (n=13,m), *Uracis fastigiata* Erichson, 1848* (2n=25, n=13,m), *Oligoclada laetitia* Ris, 1911* (n=11, 12), *Oligoclada pachystigma* Karsch, 1890* (2n=23, n=12, 13), *Micrathyria hypodydima* (Calvert, 1906)* (2n=23, m=12,m), *Micrathyria starwiski* Santos, 1953* (2n=23), *Micrathyria artemis* Ris, 1911 (2n=25, n=13,m), *Micrathyria hesperis* Ris, 1911 (2n=25, n=13,m), *Micrathyria catenata* Calvert, 1909* (2n=25, n=13,m), *Micrathyria ocellata dentiens* Ris, 1911 (2n=25, n=13), *Erythrodyplax anomala* Brauer, 1868* (n=13,m), *Erythrodyplax castanea* Ris, 1911 (from Boracéia n=13,m; from Cruzeiro do Sul n=12), *Erythrodyplax paraguayensis* Foerster, 1904 (2n=25, n=12, 13), *Erythrodyplax media* Borrer, 1842 (n=11,m), *Erythrodyplax famula lativittata* Borrer, 1842* (n=13,m), *Erythrodyplax pallida* Ris, 1911* (n=13,m), *Erythrodyplax connata fusca* Brauer, 1868 (from Boracéia and Florianópolis n=13,m), *Erythrodyplax juliana* Ris, 1911* (n=13), *Rhodopygia cardinalis* Kirby, 1889 (2n=25, n=13,m), *Brachymesia furcata* Kirby, 1889 (from Rio Claro and Florianópolis n=13), *Pantala flavescens* Hagen, 1861 (2n=25, n=13,m), *Trapezostigma cophysa* -

Selys, 1857 ($2n=25$, $n=13,m$), *Trapezostigma binotata* Hagen , 1861(from Boracéia and from Florianópolis $2n=25$, $n=13,m$), *Trapezostigma abdominalis* Rambur, 1842 (from Rio Claro and from Boracéia $n=13,m$), *Dythemis multipunctata* Kirby, 1897 ($2n=25$, $n=13,m$), *Macrothemis musiva* Calvert, 1898 ($2n=26$, $n=13,m$) , *Macrothemis hemichlora* Kirby, 1889 ($2n=6$, $n=3$), *Macrothemis imitans* Karsch, 1890 ($2n=25$, $n=13,m$).

The origin of the m-chromosomes were considered as having been derived from a common ancestral form from which they spread to the present populations. Chromosome rearrangements (numerical and morphological) were found at the species , population and individual levels. The reasons for the appearance of chromosomal polymorphism could not be determined but it appears to be closely related to the nature of the odonate centromere. Chromosomal evidence was found in some species that favour the hypothesis of localized centromeres . However much more work using electron microscopy and banding techniques should be done to clarify this point. Five kinds of chromosomal complements were identified that appeared through the mechanism of numerical reduction which includes: (1) the m-bivalents, (2) the m-bivalents of some populations, (3) the X univalent, (4) the X and m-bivalent and (5) other autosomes. The sex chromosome mechanism in most species was the $XO(\delta)$, $XX(\phi)$ type with the exception of two that showed a neo-XY sex mechanism.

LITERATURA CITADA

- ASANA, J.J. & MAKINO, S. 1935 A comparative study of the chromosomes in the Indian dragonflies. *J.Fac. Sci.Hokkaido Imp. Univ.* (6) 4:67-86.
- BATTAGLIA, E. & BOYES, J.W. 1955 Post-reductional meiosis: its mechanism and causes. *Caryologia* 8(1): 87-133.
- BORROR, D.J. 1942 *A revision of the Libelluline genus Erythrodyplax (Odonata)* XV + 286pp., The Ohio State University, Columbus, USA.
- BOYES, J.W., J.M. VAN BRINK & B. KIAUTA 1980 Sixteen dragonfly karyotypes from the Republic of South Africa and Swaziland, with evidence on the possible hybrid nature of *Orthetrum julia falsum* (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 9(2): 131-145.
- BRASELTON, J.P. & BOWEN, C.C. 1971 The ultrastructure of the kinetochores of *Lilium longiflorum* during the first

meiotic division. *Caryologia*, 24: 49-58.

CORBERT, P.S. 1963 *A biology of dragonflies*, XVI + 247 pp. ,
Quadrangle Book Inc., Chicago.

CLAPHAM, L. & OSTERGREEN, G. 1978 A fixation method for the
observation of kinetochores. *Hereditas* 89: 89-106.

COMINGS, D.E. & OKADA, T.A. 1972 Holocentric chromosomes in
Oncopeltus: Kinetochore plates are present in mitosis but
absent in meiosis. *Chromosoma* 37: 177-192.

CUMMING, R.B. 1964 Cytogenetic studies in the order Odonata.
Thesis. Univ. of Texas.

CRUDEN, R.W. 1968 Chromosome numbers of some north american
dragonflies (Odonata). *Can. J. Genet. Cytol.* 10: 200-214.

DASGUPTA, J. 1957 Cytological studies on the Indian dragon -
flies. II. A study of the chromosomes during meiosis in
thirty species of Indian Odonata (Insecta). *Proc. Zool. Soc.*
Calcutta 10(1): 1-65.

FERREIRA, A., B. KIAUTA & A. ZAHA 1979 Male germ cell chromo-
somes of thirthy-two brazilian dragonflies. *Odonatologica* -
8(1): 5-22.

FRASER, F.C. 1957 *A reclassification of the order Odonata* ,
133 pp., Rey. Zool. Soc., New South Wales.

JENSEN, A.L. 1980 The karyotypes of five species of Odonata

endemic to New Zealand. *Odonatologica* 9(1): 29-33.

JOHN, B. & LEWIS, K. R. 1965 *The meiotic system*. 335 pp. ,
Protoplasmatologia VI/F/1. Vienna and New York: Springer -
Verlag.

KIAUTA, B. 1967a Meiotic chromosome behaviour in the male -
damselfly *Calopteryx virgo* (Linnaeus), with a discussion on
the value of chromosome number and Karyotype morphology in
odonate systematics. *Dt. Ent. Z.* 14(3-4): 339-348.

KIAUTA, B. 1967b A new hypothesis on the karyotype evolution
in Odonata. *Tombo* 10(1-4): 29-33.

KIAUTA, B. 1968a Considerations on the evolution of chromoso
me complement in Odonata. *Genetica* 38(4): 430-446.

KIAUTA, B. 1968b Variation in size of the dragonfly m-chromo
some, with considerations on its significance for the choro
geography and taxonomy of the order Odonata, and notes on
the validity of the rule of Reinig. *Genetica* 39(1): 64-74.

KIAUTA, B. 1968c The chromosome numbers of eight Old World
dragonflies (Odonata). *Chrom. Inf. Serv. Tokyo* 9: 3-4.

KIAUTA, B. 1969a Sex chromosomes and sex determining mecha -
nisms in Odonata, with a review of the cytological conditions
in the family Gomphidae and references to the karyotypic
evolution of the order. *Genetica* 40(2): 127-157.

- KIAUTA, B. 1969b Autosomal fragmentation and fusions in Odonata and their evolutionary implications. *Genetica* 40(2) : 158-180.
- KIAUTA, B. 1969c The chromosomes of eight dragonfly species from Continental Africa and Madagascar (Odonata). *Arnoldia Rhodesia* 4(15): 1-8.
- KIAUTA, B. 1969d The chromosomes of the Hawaiian endemic dragonflies, *Megalagrion oahvense* (Blackburn) (Coenagrionidae: Pseudagrioninae) and *Nesogonia blacburni* (Mac Lachlan) (Libellulidae: Symptetrinae), with a note on the cytotaxonomic affinities between the genera *Nesogonia* Kirby and *Sympetrum newman* (order Odonata). *Proc. Hawaii Ent. Soc.* 20(2):429-433.
- KIAUTA, B. 1970a The karyotype of the damselfly *Epallage fatime* (Charpenter, 1840) (Odonata, Zygoptera: Epallagidae), with a note on the cytotaxonomic affinities in the superfamily Calopterygoidea. *Genetica* 41: 390-397.
- KIAUTA, B. 1970b The chromosome numbers of four neotropical dragonflies from Mexico (Odonata). *Chrom. Inf. Serv. Tokyo* 11: 8-9.
- KIAUTA, B. 1971a An unusual case of precocious segregation and chromosome fragmentation in the primary spermatocytes of the damselfly *Calopteryx virgo meridionalis* Selys, 1873, as evidence for a possible hybrid character of some populations of the *Calopteryx-virgo*-complex (Odonata, Zygoptera: Calop-

terygidae). *Genen Phaenen* 14(2): 32-40.

KIAUTA, B. 1971b Studies on the germ cell chromosome cytology of some cytotaxonomically interesting or hitherto not studied Odonata from the autonomous region Friuli-Venezia - Giulia (Northern Italy). *Atti Mus. Civ. Stor. Nat. Trieste* 27 (2): 65-127.

KIAUTA, B. 1972a The karyotype of the damselfly *Leptagrion macrurum* (Burmeister, 1839), and its possible origin, with a note on the cytotaxonomic affinities of the genus (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 1(1): 31-35.

KIAUTA, B. 1972b Synopsis of the main cytotaxonomic data in the order Odonata. *Odonatologica* 1(2): 73-102.

KIAUTA, B. 1972c Notes on new or little known dragonfly karyotypes. I. The germ cell chromosomes of three Latin American species, *Argia funebris* (Hagen), *Megapodagrion contortum* (Selys) (Zygoptera: Coenagrionidae, Megapodagrionidae) and *Castoraeschna castor* (Brauer) (Anisoptera: Aeshnidae). *Genen. Phaenen* 15(1): 23-36.

KIAUTA, B. 1972d Notes on new or little known dragonfly karyotypes. II. Male germ cell chromosomes of four East Mediterranean species, *Lestes barbarus* (Fabricius), *Calopteryx splendens amasina* Bartenev (Zygoptera: Lestidae, Calopterygidae), *Caliaeschna microstigma* (Schneider) (Anisoptera: Aeshnidae, Libellulidae). *Genen. Phaenen* 15(2-3): 95-98.

- KIAUTA, B. 1973a Notes on new or little known dragonfly ka ryotypes. III. Spermatocyte chromosomes of four nearctic anisopterans, *Aeshna californica* Calvert (Aeshnidae), *Cordulia shurtleffi* Scuder (Corduliidae), *Sympetrum internum* Montgomery, and *S. madidum* (Hagen) (Libellulidae). *Genen Phaenen* 16(1): 7-12.
- KIAUTA, B. 1973b Male germ cell chromosomes of two Calopteri goidea from the Darjeeling Himalaya (Zygoptera: Chlorocyphidae, Ephaeidae). *Odonatologica* 2(2): 105-108.
- KIAUTA, B. 1973c Notes on new or little known dragonfly ka ryotypes. IV. Spermatocyte chromosomes of *Calopteryx splendens splendens* (Harris) (Zygoptera: Calopterygidae), *Gomphus pulchellus* Selys, and *Libellula depressa* Linnaeus (Anisoptera: Gomphidae, Libellulidae) from northern France. *Genen Phaenen* 16(2): 55-60.
- KIAUTA, B. 1975 *Citotaxonomy of dragonflies with special reference to the Nepalese fauna*, X + 78pp., Nepal Research Center Kathmandu.
- KIAUTA, B. 1977 Notes on new or little known dragonfly ka ryotypes. V. The male germ cell chromosomes of *Macromia moorei* Selys from Nepal (Anisoptera: Corduliidae, Epophthalmiinae). *Genen Phaenen* 19(2-3): 49-51.
- KIAUTA, B. 1978 Two cytotaxonomically interesting cases of irreversible autosome fusion in dragonflies: *Argia moesta* (Hagen) (Zygoptera: Coenagrionidae) and *Anaciaeschna isosce*

les (Muller) (Anisoptera: Aeshnidae). *Notul. Odonatol.* 1(1): 7-9.

KIAUTA, B. 1979a The karyotype of *Ischnura pumilio* (Charp.) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Notul. Odonatol.* 1(3):47-48.

KIAUTA, B. 1979b The karyotypes of some Anisoptera from Surinam. *Odonatologica* 8(4): 267-283.

KIAUTA, B. & BOYES, J.W. 1972 Cytology of ten South American Libellulidae, with cytophylogenetic considerations on the genera *Orthemis* Hagen and *Erythrodyplax* Brauer (Odonata , Anisoptera). *Genetica* 43: 407-421.

KIAUTA, B. & KIAUTA, M.A.J.E. 1976 The chromosomes of some - dragonflies from the Langtang Valley, Central Nepal. *Odonatologica* 5(4): 347-354.

KIAUTA, B. & KIAUTA, M.A.J.E. 1979 Introduction to the cytology of the odonate genus *Argia* Rambur (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 9(1): 35-56.

KIAUTA, B. & KIAUTA, M.A.J.E. 1980 On a small collection of dragonfly karyotypes from the Philippines. *Odonatologica* 9(3): 237-245.

KIAUTA, B. & KIAUTA-BRINK, M.A.J.E. 1975 The chromosomes of the dragonfly, *Sympecma annulata braueri* (Yakobson & Bianki, 1905) from the Netherlands, with a note on the classification of the family Lestidae (Odonata, Zygoptera). *Genen*

Phaenen 18(2-3): 39-48.

KIAUTA, B. & BRINK, M.A.J.E. 1975 Cytotaxonomic notes on the *Sympetrum pedemontanum* complex (Anisoptera: Libellulidae) *Odonatologica* 4(4): 241-254.

KIAUTA, B. & VAN BRINK, J.M. 1978 Male chromosome complements of some Florida dragonflies, United States. *Odonatologica* 7(1): 15-25.

KIAUTA, B. & VON OCHSSEE, G.A.B. 1979 Some dragonfly karyotypes from Voltaic Republic (Haute Volta), West Africa. *Odonatologica* 8(1): 47-54.

OGUMA, K. & ASANA, J.J. 1932 Additional data to our knowledge on the dragonfly chromosome with a note on the occurrence of XY chromosome in the ant-lion (Neuroptera). *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* 1(4): 133-142.

RIEDER, C.L. 1979 Localization of ribonucleoprotein in the trilaminar Rinetochore of DfK1. *J. Ultrastruct. Res.* 66: 109-119.

SESHACHAR, B.R. & BAGGA, S. 1962 Chromosome number and sex-determining mechanism in the dragonfly *Hemianax ephippiger* (Burmeister). *Cytologia* 27(4): 443-449.

SCHRADER, F. 1947 The role of the kinetochore in the chromosomal evolution of the Heteroptera and Homoptera. *Evolution* 1(3): 134-142.

- SMITH, S.G. & MAXWELL, D.E. 1953 Postreduction of the X-chromosome and complete chisma interference in the Lampyridae - (Coleoptera). *Can. Journ. of Zool.* 31:179-192.
- STUBBLEFIELD, E. 1973 The structure of mammalian chromosomes. *Int. Rev. Cytol.* 35:1-60.
- UESHIMA, N. 1979 *Animal Cytogenetics - Hemiptera II: Heteroptera*. Vol 3. V + 177pp., Gebriider Borntraeger, Berlin. - Stuttgart.
- VAN BRINK, J.M. & KIAUTA, B. 1964 Notes on chromosome behavior in the spermatogenesis of the damselfly *Enallagma cyathigerum* (Charp) (Odonata: Coenagrionidae). *Genetica* 35: 171-174.
- WHITE, M.J.D. 1969 Chromosome rearrangements and speciation in animals. *Annual Review of Genetics* 3:75-98.
- WHITE, M.J.D. 1973 *Animal cytology and evolution VIII* + 959 pp., Cambridge University Press, London.
- WHITE, M.J.D. 1977 *Os cromossomos X* + 196 pp., Trad. Angela Maria Vianna - Morgante Ed. Nacional, Ed. da Universidade - de São Paulo, São Paulo.