

Universidade Federal de Uberlândia

Anna Flávia de Carvalho Alves

Revisão sistemática de autotomia em larvas de Odonata: um método de defesa com alto  
custo na sobrevivência

Uberlândia

2020

Anna Flávia de Carvalho Alves

Revisão sistemática de autotomia em larvas de Odonata: um método de defesa com alto custo na sobrevivência

Trabalho de conclusão de curso apresentado ao curso de Ciências Biológicas, área de entomologia, da Universidade Federal de Uberlândia, como requisito parcial para a obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Área: Entomologia – Laboratório de Ecologia Comportamental e Interações (LECI)

Orientador: Prof. Dr. Kleber Del-Claro

Co-orientador: Prof. MSc. Fernando Ancco Valdivia

Uberlândia

2020

Anna Flávia de Carvalho Alves

**Revisão sistemática de autotomia em larvas de Odonata: um método de defesa com alto custo na sobrevivência.**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à Universidade Federal de Uberlândia, como requisito parcial para a obtenção do título de graduado em Ciências Biológicas.

**BANCA EXAMINADORA**

---

Prof. Dr. Kleber Del Claro

---

MSc. Isamara Mendes da Silva

---

MSc. Danilo Ferreira Borges dos Santos

Uberlândia, 28 de maio.

Dedico este trabalho a meus familiares, amigos, professores, ao meu orientador e coorientador, pois através deles obtive todo apoio, para meu sucesso acadêmico.

## **AGRADECIMENTOS**

Gostaria de agradecer, em primeiro lugar, a minha família. Em especial a minha mãe, que sempre me incentivou a estudar e me deu todo o apoio necessário para concretizar todos os meus objetivos.

Gostaria de agradecer imensamente ao apoio do meu coorientador Fernando Ancco Valdivia, que me ajudou em todos os obstáculos que encontrei na elaboração desse trabalho, assim como ao meu orientador Kleber Del Claro que confiou no meu potencial.

Agradeço aos meus amigos que sempre estiveram comigo, me ajudando e apoiando na minha caminhada acadêmica.

Agradeço aos meus professores por toda dedicação e ensino que me propuseram, demonstrando uma competência e carinho pelos alunos.

Por fim, mas não menos importante, gostaria de deixar meus agradecimentos ao meu namorado, que sempre me apoiou, me incentivou, me mostrou o caminho, me ajudou em todos os obstáculos e sempre esteve comigo nos piores e melhores momentos. Sem o apoio de todos vocês não chegaria aonde cheguei, por isso, meus sinceros agradecimentos.

1 **Revisão sistemática de autotomia em larvas de Odonata: um método de defesa com**  
2 **alto custo na sobrevivência.**

3

4

**RESUMO**

5 Autotomia é um fenômeno de ruptura biológica pré-determinado, onde um  
6 animal desprende uma parte do corpo, com a função de se defender. Assim sendo, a  
7 autotomia ocorre em resposta à uma ameaça percebida agindo como uma estratégia de  
8 defesa proximal do indivíduo. Dessa maneira, a autotomia tem evoluído em diversos  
9 taxa, como na ordem Odonata. Todavia, existem consequências ocasionadas por tal  
10 processo, como perda de mobilidade e gasto energético adicional. Com isso, neste  
11 estudo foi realizada uma revisão sistemática dos estudos relacionados à autotomia de  
12 lamelas caudais em ninfas da ordem Odonata, a fim de discutir qual o conhecimento que  
13 se têm deste processo, dentro do grupo taxonômico (Odonata) e entender quais são os  
14 possíveis custos desse processo defensivo. Esta revisão mostrou que a autotomia dos  
15 apêndices caudais é benéfica para o indivíduo, pois permite a sobrevivência, mesmo  
16 com os altos custos que representa.

17

18 **Palavras-chave:** Autotomia, lamelas, custo de larvas de autotomia, Odonata, risco de  
19 predação.

20

21

22

23

24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45

## ABSTRACT

Autotomy is a phenomenon of pre-determined biological rupture, where an animal detaches a part of the body, with the function of defending itself. Thus, the autotomy occurs in response to a perceived threat, acting as a proximal defense strategy for the individual. Thus, the autotomy has evolved at different rates, as in the order Odonata. However, there are consequences caused by such a process, such as loss of mobility and additional energy expenditure. With that, this study carried out a systematic review of studies related to autotomy of caudal lamellae in nymphs of the order Odonata, in order to discuss what knowledge they have of this process, within the taxonomic group (Odonata) and understand what are the possible costs of this defensive process. This review will show that the autotomy of the caudal appendages is beneficial for the individual, as it allows survival, even with the high costs it represents.

**Keywords:** Autotomy, lamellae, larvae autotomy cost, Odonata, predation risk.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65  
66

<b>FIGURA 1A</b> - Vista dorsal das características externas da morfologia das larvas de Odonata (esquerda Zygoptera e direita Anisoptera) .....	<b>15</b>
<b>FIGURA 1B</b> – Lamelas anais de Zygoptera em vista lateral .....	<b>15</b>
<b>FIGURA 1C</b> - Pirâmide anal de Anisoptera em vista dorsal .....	<b>15</b>
<b>FIGURA 2A</b> - Gráfico que detalha o crescimento dos estudos em autotomia nos invertebrados e vertebrados, dos anos de 1980 até 2021 .....	<b>20</b>
<b>FIGURA 2B</b> - Gráfico que detalha o crescimento dos estudos em autotomia na ordem Odonata, dos anos de 1980 até 2021 .....	<b>20</b>
<b>FIGURA 3</b> - Organograma que informa a estratégia de defesa das subordens Zygoptera e Anisoptera .....	<b>22</b>

67

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

68 ACA Anna Flávia de Carvalho Alves

69 FA Assimetria flutuante

70

71

72

73

74

75

76

77

78

79

80

81

82

83

84

85

86

## SUMÁRIO

87

88	<b>I. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>11</b>
89	<b>II. OBJETIVOS .....</b>	<b>16</b>
90	<b>III. MATERIAIS E MÉTODOS .....</b>	<b>17</b>
91	<b>IV. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....</b>	<b>18</b>
92	<b>V. CONCLUSÃO E PERSPECTIVA .....</b>	<b>29</b>
93	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>30</b>

94

95

96

97

98

99

100

101

102

103

104

105

106

## 107 I. INTRODUÇÃO

108 Autotomia é a capacidade de um animal de soltar uma parte do corpo sem  
109 qualquer força externa (EMBERTS et al., 2020). É uma adaptação extrema contra a  
110 predação, sendo mediada pelo sistema nervoso ao longo de um plano de ruptura pré-  
111 determinado (EMBERTS et al., 2020; EMBERTS; ESCALANTE; BATEMAN, 2019;  
112 ROBINSON et al., 1991). Além disso, a autotomia é um processo de defesa proximal,  
113 no qual um organismo estrategicamente sofre o desprendimento de uma parte do seu  
114 corpo em resposta à uma ameaça percebida, para evitar predação (CLARK et al., 2019;  
115 COOPER; FREDERICK, 2009; WILKIE, 2001).

116 A autotomia pode ocorrer de diferentes maneiras, como por exemplo: (i) escape  
117 de um predador, onde o apêndice é agarrado como numa confrontação entre  
118 intraespecíficos ou acidentes. (ii) distração do predador, mediante ao movimento ser  
119 atrativo suficiente como fonte de alimento, ou ser nocivo para a boca ou pode imobilizar  
120 o predador por entrelaçamento. (iii) expulsão de partes do corpo infectadas/envenenadas  
121 e limitação da ferida (FLEMING; MULLER; BATEMAN, 2007). No entanto, quando  
122 um apêndice é perdido, todos os órgãos e/ou recursos associados a esse apêndice são  
123 perdidos (MAGINNIS, 2006). Consequentemente os custos imediatos resultantes da  
124 autotomia de um apêndice vão desde a perda do órgão e das funções que este  
125 desempenhava, até mudanças fisiológicas podendo levar até a morte (AMORIM, 2013).  
126 Portanto, o processo de autotomia pode ter importantes consequências como: redução  
127 no crescimento, locomoção, forrageio, sobrevivência e/ou reprodução (MAGINNIS,  
128 2006). Dessa forma, a regeneração da estrutura perdida, pode ter importantes  
129 consequências energéticas para vários aspectos do fitness (JUANES; SMITH, 1995;  
130 MAGINNIS, 2006), alterando o comportamento do indivíduo em resposta a um estado  
131 fisiológico ou a fim de reduzir novos riscos (AMORIM, 2013). Dado que, durante a

132 regeneração de estruturas danificadas ou perdidas, a energia e os materiais necessários  
133 não podem ser utilizados para outros processos, tais como desenvolvimento e/ou  
134 reprodução (MARÍA T. COUTO-MENDOZA; SERVIA; COBO, 2014). Então, há  
135 necessidade de um equilíbrio custo-benefício para que esse processo seja eficiente.

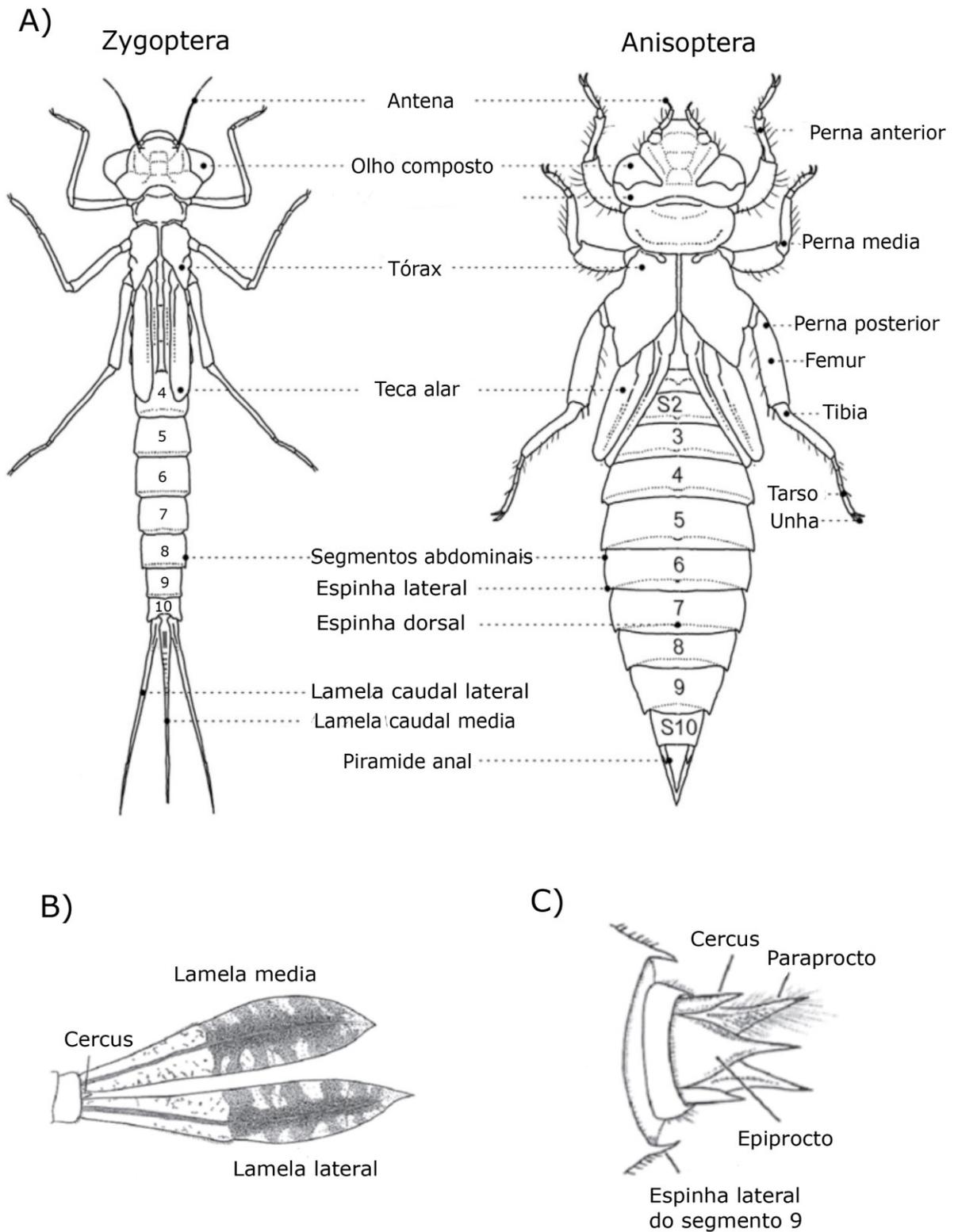
136 A autotomia tem evoluído de forma independente em diversos taxa (CLAUDE;  
137 CAPALDI, 2006). Assim, Zani (1996) mostrou que a evolução da autotomia ocorre de  
138 maneira intimamente ligada à evolução de outros parâmetros morfológicos, tais como: o  
139 comprimento caudal, velocidade de corrida, ponto inicial de autotomia, e desenvoltura  
140 muscular. Portanto, tem sido observado em ao menos nove filos (CLARK et al., 2019),  
141 entre vertebrados tem-se: mamíferos (MCKEE; ADLER, 2010; SHARGAL et al.,  
142 1999), répteis e anfíbios (BERNARDO; AGOSTA, 2005; CLAUDE; CAPALDI, 2006;  
143 MARVIN, 2013). Adicionalmente, uma grande variedade de invertebrados também  
144 apresenta a capacidade de autotomizar apêndices (por exemplo, pernas, braços, caudas,  
145 lamelas caudais, etc.) (FLEMING; MULLER; BATEMAN, 2007) esses grupos  
146 incluem: cnidários (DUNN; PUGH; HADDOCK, 2005), anelídeos (VIDAL; HORNE,  
147 2003), moluscos (CALDWELL, 2005; MARÍN; ROS, 2004), artrópodes (BLACK et  
148 al., 2019; BRUESEKE et al., 2001; MAGINNIS, 2008; PICKUP; THOMPSON, 1990;  
149 SEIDEL; SCHAEFER; DONALDSON, 2007; WASSON; LYON; KNOPE, 2002) e  
150 equinodermos (WILKIE, 2001), ou seja, a maioria de organismos habitando ambientes  
151 aquáticos.

152 Em habitats aquáticos, a autotomia em um plano de ruptura pré-determinado  
153 pode ser mais custosa do que para os indivíduos de ambientes terrestres, pois a  
154 autotomia reduz a velocidade de locomoção do animal e conseqüentemente ocorre uma  
155 diminuição da velocidade de escapar de um possível predador (MARVIN, 2010).  
156 Todavia, a autotomia não só facilita o escape de um predador, mas também o plano de

157 clivagem predeterminado podendo acelerar a cicatrização da ferida, reduzir a infecção  
158 bacteriana e minimizar os sinais potenciais transmitidos pela água que poderiam  
159 sinalizar a presença de uma ferida (MAGINNIS, 2006). Além disso, a autotomia na  
160 predação pode simultaneamente permitir a sobrevivência e facilitar a predação por seus  
161 inimigo naturais, pois essas larvas autotomizadas diminuem a velocidade natatória,  
162 dessa forma, os indivíduos viram alvos mais fáceis (MAGINNIS, 2006).

163         Dentre os artrópodes aquáticos que possuem capacidade de realizar a autotomia  
164 encontra-se a ordem Odonata, que está entre os grupos de insetos mais antigos e são  
165 sugeridos como um ótimo táxon para ser utilizado como bioindicador de impacto  
166 humano no ambiente (DUMONT; VIERSTRAETE; VANFLETEREN, 2010; FOOTE;  
167 RICE HORNUNG, 2005; KALKMAN et al., 2008; NAGY et al., 2019; VALENTE-  
168 NETO et al., 2016). Eles possuem uma ampla distribuição geográfica (PELLI;  
169 PIMENTA, 2019). São conhecidos comumente como libélulas (NEISS et al., 2018).  
170 Após a autotomia na ordem Odonata, os animais podem por exemplo, mudar o seu  
171 comportamento, alterar o micro-habitat, diminuir sua velocidade de natação e reduzir  
172 seus níveis de forrageamento (STOKS, 1999), assim sendo, as larvas que realizaram  
173 autotomia tem uma capacidade de natação reduzida e, portanto, um escape reduzido  
174 desempenho, e resultado, são mais vulneráveis à predação (STOKS, 1999). A ordem  
175 Odonata é dividida em 2 subordens: Anisoptera e Zygoptera. Em geral as larvas da  
176 subordem Anisoptera (Fig. 1A) apresentam o corpo robusto e, representantes de  
177 Zygoptera (Fig. 1B), indicam o corpo mais delicado e alongado; podem ainda,  
178 apresentar um aspecto ovalado e/ou achatado dorsoventralmente (NEISS et al., 2018).  
179 Outro caráter importante é que representantes de Zygoptera possuem lamelas, que são  
180 projeções caudais externas desenvolvidas através de uma modificação dos apêndices  
181 anais epiprocto e paraproctos (Fig. 2A) (NEISS et al., 2018). Essas lamelas são muito

182 importantes para a respiração das larvas e, portanto, a perda desses apêndices irá  
183 acarretar em algumas consequências respiratórias, como por exemplo: uma menor  
184 captação de oxigênio em larvas que foram autotomizadas. Os apêndices caudais variam  
185 grandemente na morfologia entre os grupos, podendo ser lamelares, sacóides, aristadas,  
186 rígidas ou flexíveis, com ou sem espinhos e/ou cerdas (NEISS et al., 2018). Por outra  
187 parte, os representantes de Anisoptera apresentam lamelas caudais retais em forma de  
188 cesto, desenvolvidas na parede interna do reto e, apêndices anais formando a chamada  
189 “pirâmide anal”, composta pelos apêndices epiprocto, paraproctos e cercos (Fig. 2b).  
190 (NEISS et al., 2018). A autotomia nos adultos na ordem Odonata tem sido pouco  
191 estudada até a atualidade, no entanto, há estudos que indicam que não existe autotomia  
192 na fase adulta, sendo somente na fase de ninfa (SAXTON; POWELL; BYBEE, 2020;  
193 SVIDERSKII et al., 2014). Dessa maneira, fatores como o sexo e a espécie não foram  
194 considerados como possíveis causas para que ocorra a autotomia, pois a causa da  
195 autotomia em ninfas está possivelmente ligada a fatores ambientais, como por exemplo:  
196 a predação (SAXTON; POWELL; BYBEE, 2020). Com isso, como visto no estudo de  
197 Sviderskii (2014) e Saxton (2020), onde é estudado tanto larvas quanto adultos, é  
198 confirmado que a regeneração dos membros não ocorre na fase adulta, sendo presente  
199 somente na fase de ninfa.



200

201 **Figura 1.** - A) Vista dorsal das características externas da morfologia das larvas de  
 202 Odonata (esquerda Zygoptera e direita Anisoptera). Adaptado de Thorp & Covich's  
 203 (2015), B) Lamelas anais de Zygoptera em vista lateral e C) Pirâmide anal de  
 204 Anisoptera em vista dorsal, Adaptado de Tennessen (2009) in Encyclopedia of Insects.

205 O ciclo de vida das libélulas é complexo, pois esses indivíduos apresentam dois  
206 estágios ao longo da sua vida, eles apresentam um estágio aquático (ninfa ou imaturo) e  
207 quando se desenvolvem, apresentam um estágio terrestre (adulto alado) (MARVIN,  
208 2010). A ordem Odonata precisa de locais preservados para conseguirem se reproduzir e  
209 se desenvolver, pois existem fatores que afetam o desenvolvimento e a reprodução, tais  
210 como: temperatura, faixa favorável de umidade, fotoperíodo, alimento, predação e  
211 parasitismo (ESLAMI BARZOKI; EBRAHIMI; SADEGHI, 2020; RODRIGUES et al.,  
212 2004), dessa forma, esses diferentes fatores vão influenciar diretamente no processo de  
213 desenvolvimento das larvas autotomizadas. Portanto, é fundamental estabelecer a  
214 importância relativa da autotomia na história de vida das larvas de Odonata  
215 (BURNSIDE; ROBINSON, 1995), entender quais são as consequências ecológicas e  
216 fisiológicas que afetam seu desenvolvimento relacionadas ao processo de autotomia.  
217 Assim, levando em consideração que a autotomia influencia na ontogenia das larvas, é  
218 fundamental entender quais são as consequências do mesmo, dado que há espécies de  
219 libélulas que podem ser consideradas bons indicadores de ambiente preservado, pois  
220 esses insetos são sensíveis a mudanças ambientais (Boti (007; Gonçalves, 2012; Vieira  
221 et al. 2014).

222

## 223 **II. OBJETIVOS**

224 Portanto, este trabalho de conclusão de curso tem como objetivo fazer uma  
225 revisão sistemática dos estudos relacionados à autotomia de lamelas caudais em larvas  
226 da Odonata. Assim, compilar esta informação afim de discutir qual o conhecimento que  
227 se tem deste processo (autotomia) neste grupo taxonômico (Odonata), e entender como  
228 se dá o processo de autotomia e quais são as consequências desse processo para esses

229 indivíduos. Dessa maneira, essa revisão foi realizada através de uma análise  
230 cienciométrica, proporcionando uma ampla visão geral das informações disponíveis.

### 231 **III. MATERIAL E MÉTODOS**

232 As informações abrangidas nesta revisão sistemática foram pesquisadas em  
233 bancos de dados científicos tais como: “Web of Science”, “Scielo”, “Research gate”,  
234 “Google scholar” e “Scopus”. Para esta revisão sistemática, foram selecionados artigos  
235 científicos publicados em inglês, espanhol e português desde 1980 a 2021, para isso a  
236 metodologia usada nesse trabalho foi similar às de Brasil (2020) e Westgate (2019).  
237 Para iniciar uma busca básica foram utilizadas palavras-chave como: “autotomy”,  
238 “lamella” e “Odonata”. Para melhorar a extração de textos que foram utilizados, foi  
239 aplicado um método rápido, objetivo e reproduzível para gerar estratégias de pesquisa  
240 (GRAMES et al., 2019). O qual utiliza a mineração de texto e as redes de co-ocorrência  
241 de palavras-chave para identificar os termos mais importantes para uma revisão, isto foi  
242 feito com o pacote “litsearchr” (GRAMES et al., 2019). Este método pode melhorar a  
243 captação de artigos da pesquisa, identificando termos sinônimos que poderiam ser  
244 ignorados. Posteriormente com estes termos realizou-se uma nova busca com os  
245 conectivos “OR”, “AND” entre os termos, como por exemplo: “Odonata AND/OR  
246 Zygoptera”, “Zygoptera AND/OR lamellae”, e base de dados geradas foram exportados  
247 no formato “Bibtex”. Para a seleção dos artigos científicos, primeiramente foram  
248 excluídos estudos repetidos, posteriormente observamos os títulos e resumos, e também  
249 foram excluídos estudos que não se ajustem a nosso estudo, isso foi feito seguindo o  
250 protocolo descrito por Westgate (2019), para isto foi utilizado o pacote “revtools”.  
251 Assim, a base de dados inicial foi conformada por um total de cento e quarenta e cinco  
252 (145) artigos e após a triagem da literatura foram considerados trinta e quatro (34).  
253 Apenas os artigos que tinham uma hipótese relacionada a autotomia, como método de

254 defesa e/ou o seu alto custo na sobrevivência foram incluídos. Os artigos que continham  
255 descrição de espécie e/ou modelo de distribuição de uma espécie foram excluídos.  
256 Posteriormente, foi realizada uma segunda pesquisa no “Google scholar” e “Research  
257 Gate”, onde foi utilizado palavras chaves como: “dragonfly behavior”, “dragonfly  
258 odonates”, “dragonfly odonatas”, “dragonfly physiology”, sendo assim, nessa busca  
259 também foi utilizado palavras que realizam conexões entre os termos, como por  
260 exemplo: “dragonfly AND/OR behavior”. Dessa maneira, foram excluídos os estudos  
261 que já foram adicionados nessa revisão e acrescentado aqueles estudos omitidos na  
262 busca pela mineração de texto ou trabalhos em revistas não indexadas, totalizando  
263 cinquenta e nova (59) artigos os quais foram incluídos nesta revisão sistemática. Por  
264 cada artigo científico a ser utilizado, foi retirado uma série de informações do mesmo,  
265 como por exemplo: ano de publicação, nome do periódico, autores, país (es) e/ou estado  
266 (s) em que os dados foram coletados e os grupos taxonômicos analisados. Os  
267 procedimentos foram produzidos utilizando o software estatístico R versão 4.0.5. (R  
268 CORE DEVELOPMENT TEAM 2021).

269         Para a construção das figuras 2A e 2B, foi realizado uma pesquisa no “Google  
270 scholar”, utilizando palavras chaves como: “invertebrate autotomy”, “vertebrate  
271 autotomy”, “autotomy dragonflies”, “autotomy zygoptera” e “autotomy odonatas”.  
272 Também foi utilizado palavras que realizam conexões entre os termos, como por  
273 exemplo: “autotomy AND/OR Zygoptera”. Após realizar a busca no site, os estudos  
274 foram filtrados conforme um período específico, como por exemplo: 1980 até 1989, até  
275 chegar no ano de 2021. Também foram divididos os resultados do crescimento dos  
276 estudos em autotomia nos invertebrados e vertebrados, e posteriormente, na ordem  
277 Odonata. Posteriormente, todos os dados foram colocados em uma planilha da  
278 plataforma do Excel e, somente assim, foi construído um gráfico de colunas.

#### 279 **IV. RESULTADOS E DISCUSSÃO**

280 O levantamento permitiu captar os estudos mais detalhados publicados na área, o  
281 que dessa maneira, possibilitou a identificação de padrões gerais relacionados às  
282 questões que nos propusemos a revisar.

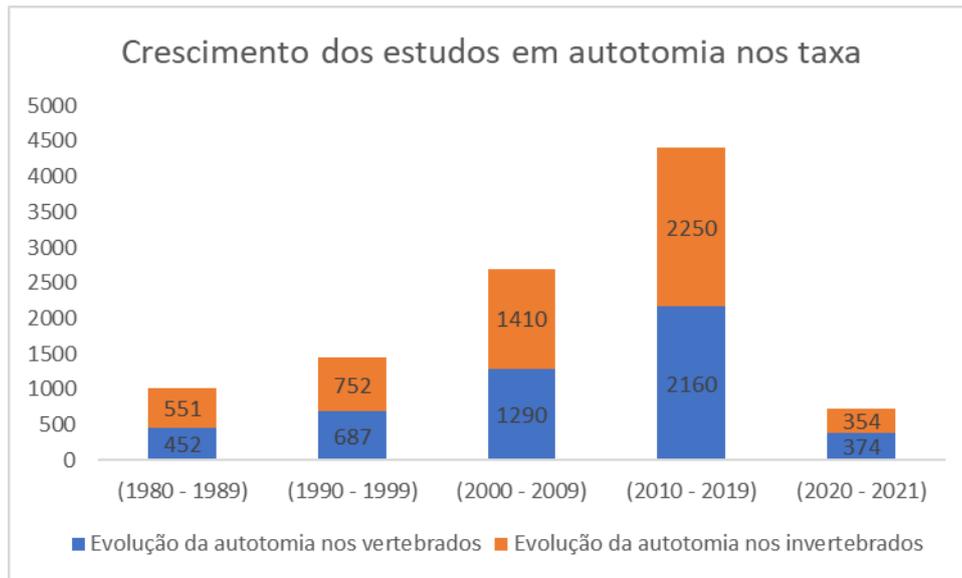
283

##### 284 **1. Crescimento do interesse em estudos de autotomia ao longo dos anos**

285 A autotomia permite que os animais escapem de seus predadores, portanto tem  
286 chamado a atenção de cientistas e pesquisadores ao longo dos últimos anos analisados  
287 (NAIDENOV; ALLEN, 2021). Dessa forma, essa característica evoluiu  
288 independentemente dentro do reino Animalia (BATEMAN; FLEMING, 2009;  
289 EMBERTS et al., 2020; EMBERTS; ESCALANTE; BATEMAN, 2019;  
290 MICHELANGELI et al., 2020). Assim tem se observado um crescimento dos estudos  
291 em autotomia em diferentes taxa ao longo desses 40 anos (Fig. 2A). O primeiro estudo  
292 de autotomia em Odonata utilizado nesse trabalho foi desenvolvido no ano de 1987.  
293 Atualmente, tem-se evidências de que estudos com a ordem Odonata ainda possuem um  
294 número muito baixo se comparados com os vertebrados e invertebrados em geral (Fig.  
295 2a), sendo necessário mais pesquisas dentro da autotomia na ordem Odonata. Além  
296 disso, como a autotomia evoluiu independentemente dentro de cada grupo, isso deve ser  
297 investigado (EMBERTS et al., 2020), e os futuros estudos devem procurar respostas  
298 para descobrir as origens evolutivas da autotomia em libélulas.

299

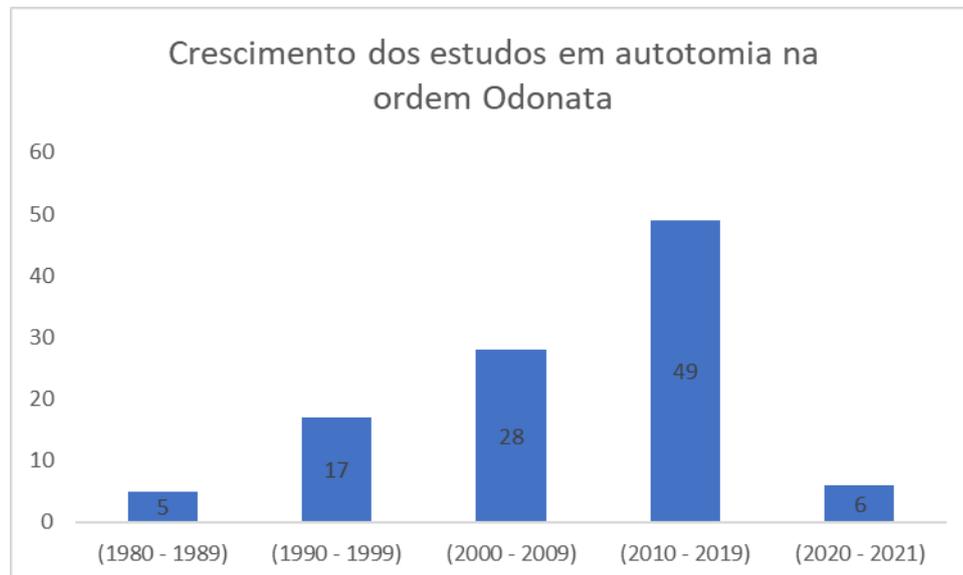
A)



300

301

B)



302

303 **Figura 2.** – A) Detalhamento do crescimento dos estudos em autotomia nos  
304 invertebrados e vertebrados, dos anos de 1980 até 2021; a cor laranja representada os  
305 estudos em invertebrados, enquanto que a cor azul estudos em vertebrados. B)  
306 Detalhamento do crescimento dos estudos em autotomia na ordem Odonata, dos anos de  
307 1980 até 2021. Elaboração: ACA.

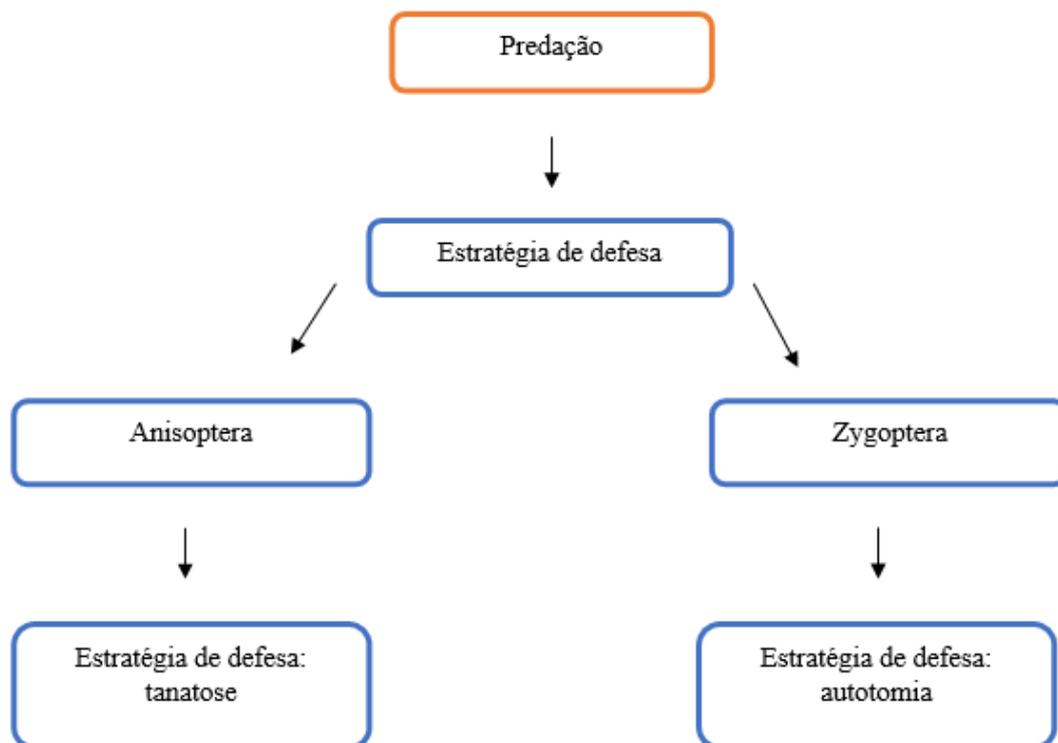
308

## 309 2. Estratégia de defesa em larvas de Odonata

310

As larvas de Odonata, normalmente, se movem de maneira muito lenta entre a

311 vegetação aquática, assim como no substrato no fundo dos leitos aquáticos, se tornando  
312 uma presa fácil para os predadores (PRITCHARD, 1994). Dessa forma, surge então a  
313 estratégia de defesa para que esses indivíduos possam sobreviver (MCPEEK;  
314 CROWLEY, 1987; PRITCHARD, 1994; STEINER et al., 2000). Além disso, a baixa  
315 velocidade natatória faz com que as larvas sejam facilmente predadas, (STOKS, 1999).  
316 Neste sentido, as larvas de libélulas desenvolveram, ao longo do tempo evolutivo,  
317 estratégias de defesas contra a predação, tais como a autotomia. (BOSE; ROBINSON,  
318 2013; ROBINSON; HAYWORTH; HARVEY, 1991a; STOKS, 1998). Portanto, em  
319 espécies dentro da subordem Zygoptera surgem a estratégia de autotomia das lamelas  
320 caudais sendo projeções que se encontram na parte posterior e ao serem agarradas por  
321 um predador elas se soltam do corpo, permitindo o escape do indivíduo, então, a  
322 autotomia é um ótimo mecanismo de escape imediato, pois é mais vantajoso do ponto  
323 de vista do fitness perder apenas um apêndice do que ser predado, zerando a taxa de  
324 fitness da larva (BLACK et al., 2019; COUTO-MENDOZA; SERVIA; COBO, 2014;  
325 GLEASON; FUDGE; ROBINSON, 2014; JANSSENS; VERBERK; STOKS, 2018)  
326 (Fig. 3). Já no caso da subordem Anisoptera, as larvas das espécies não possuem  
327 lamelas caudais, assim a estratégia de defesa é a presença de tanatose (GYSSSELS;  
328 STOKS, 2005; ZENNI, 2019), que seria o fingimento de uma morte na presença de um  
329 possível predador, onde normalmente o animal fica estático por alguns  
330 segundos/minutos até perceber que o predador afastou ou até conseguir entender que  
331 aquele ambiente não oferece risco para a sua vida (GYSSSELS; STOKS, 2005; ZENNI,  
332 2019).  
333  
334  
335



336

337 **Figura 3.** – Organograma sequencial proposto para estratégia de defesa de Odonata, das  
 338 subordens Zygoptera e Anisoptera. Elaboração: ACA.

339

340 A autotomia serve como um método de defesa contra predadores dentro da  
 341 subordem Zygoptera, porém esta estratégia tem também suas desvantagens, uma vez  
 342 que existe um custo energético associado com diferentes aspectos fisiológicos e de  
 343 reprodução, detalhado a seguir.

344

### 345 **3. Autotomia e sua influência em seleção sexual nos adultos e no tamanho do** 346 **indivíduo**

347 Os traços da história de vida em Odonata são traços intimamente ligados à  
 348 aptidão física (ROFF, 2002), e conseqüentemente estes traços influenciam na seleção  
 349 sexual em adultos. As larvas de Odonata que tem passado por um processo de autotomia  
 350 estão submetidos a um estresse alimentar, pois diminuem a taxa de alimentação e

351 aumenta a taxa de canibalismo e de predação, assim, o estresse alimentar ocasionado  
352 pela autotomia reduz o crescimento e o desenvolvimento da larva, pois o mecanismo de  
353 regenerar a lamela perdida irá causar custos as larvas (STOKS, 2001). Sendo assim,  
354 após as larvas regenerarem parcialmente suas lamelas, sua massa corporal será reduzida,  
355 com isso, quando adultos esses indivíduos têm uma maior probabilidade de apresentar  
356 assimetria em suas asas (JOHANSSON et al., 2001). Um estudo desenvolvido em larvas  
357 de *Lestes sponsa* (HANSEMANN, 1823) mostrou que a autotomia é uns dos fatores que  
358 incrementa assimetria flutuante (FA) nas asas de Odonata (STOCKS et al., 2001).  
359 Adicionalmente, um estudo em adultos de *Coenagrion puella* (LINNAEUS, 1758)  
360 (Odonata: Coenagrionidae) desenvolvido por Bonn et al., (1996) mostraram que a  
361 assimetria flutuante (FA) no comprimento das asas pode aumentar o parasitismo  
362 causado por ácaros.

363 Também, é conhecido que a assimetria flutuante tem uma forte influência sobre  
364 o sucesso reprodutivo (LIGGETT; HARVEY; MANNING, 1992), fazendo com que  
365 indivíduos sejam menos atrativos às fêmeas ou causando uma redução no tempo de vida  
366 útil (BONN et al., 1996; STOKS, 2001). A literatura tem registrado que o tamanho do  
367 indivíduo está relacionado ao maior sucesso reprodutivo (SOKOLOVSKA; ROWE;  
368 JOHANSSON, 2000). Dado que, estudos tem mostrado que tamanho corporal em  
369 libélulas é um fator determinante no comportamento reprodutivo (DREYER et al.,  
370 2018), estando envolvido na defesa territorial (ANCCO VALDIVIA; ALVES-SILVA;  
371 DEL-CLARO, 2020; SERRANO MENESES et al., 2007; STOCKS et al., 2001), assim  
372 como no deslocamento e agilidade no voo (VILELA et al., 2017). Assim, o indivíduo  
373 maior terá um alto sucesso reprodutivo, enquanto o de menor tamanho terá um baixo  
374 sucesso reprodutivo (SOKOLOVSKA; ROWE; JOHANSSON, 2000), com isso, em  
375 espécies territoriais, os machos maiores vivem mais (SOKOLOVSKA; ROWE;

376 JOHANSSON, 2000), possuem maiores taxas de acasalamento e, em consequência,  
377 garantem um maior número de acasalamento ao decorrer da vida (MOLLER;  
378 MOUSSEAU, 2011; ROBINSON et al., 1991; STOKS, 1998; STOKS et al., 1999).  
379 Stoks (1999), mostrou que indivíduos de *Lestes sponsa* que foram autotomizados  
380 sofreram redução no crescimento sob as condições de campo e essa consequência no  
381 crescimento pode persistir após a emergência em ambos os sexos, ocasionando uma  
382 massa inferior nos adultos e esse baixo peso nos indivíduos acaba reduzindo a  
383 sobrevivência durante o período de maturação em ambos os sexos. Adicionalmente o no  
384 estudo de Stocks (2001) foi observado que larvas que sofreram autotomia foram 3.6%  
385 menores que aquelas sem autotomia, mostrando a relação da autotomia com o tamanho  
386 corporal.

387 Por outra parte, a aptidão das fêmeas também foi uma função crescente de  
388 tamanho (SOKOLOVSKA; ROWE; JOHANSSON, 2000), mas na literatura, há um  
389 baixo conjunto de dados para formar uma conclusão sobre qualquer hipótese mais  
390 específica (SOKOLOVSKA; ROWE; JOHANSSON, 2000). Sendo assim, esse baixo  
391 nível de informações a respeito do sucesso reprodutivo das fêmeas na ordem Odonata  
392 deve ser proveniente do fato de que a reprodução das fêmeas requer materiais  
393 específicos do ambiente, como locais de oviposição ou postura de ovos, alimento e  
394 refúgio de predadores (KELLY, 2008).

395

#### 396 **4. Autotomia e sua influência na velocidade de natação**

397 Tendo em vista que as larvas de Odonata fornecem uma ampla área de superfície  
398 corporal, que é orientado perpendicularmente ao movimento lateral de natação do  
399 abdômen as lamelas servem para auxiliar na capacidade de natação (STOKS, 1999b).  
400 Quando um indivíduo perde as lamelas por autotomia, diminui o desempenho de

401 natação, principalmente quando todas as lamelas caudais estão ausentes, o que gera  
402 custos altos (ROBINSON et al., 1991). Dado que, esses organismos contam com a  
403 natação como estratégia de fuga contra predadores (ROBINSON et al., 1991; STOKS,  
404 1999b). Portanto, a autotomia em Zygoptera será especialmente cara em termos de  
405 sobrevivência (ROBINSON et al., 1991; STOKS, 1999b), no entanto, na literatura não é  
406 encontrado nenhum estudo informando se há alguma diferença no desempenho de  
407 natação entre os sexos. Larvas maiores tendem a nadar mais rápido do que as larvas  
408 menores (ROBINSON et al., 1991), sendo assim o tamanho da lamela tem relação  
409 funcional direta com a velocidade natatória, pois as lamelas agem semelhante a uma  
410 nadadeira caudal de um peixe para gerar o impulso necessário para a natação  
411 (MCPEEK; SCHROT; BROWN, 1996; STOKS, 1999b). Com isso, nos testes de  
412 Marvin (2010) foi examinado a velocidade de larvas de Odonata antes e depois da  
413 autotomia caudal, assim, pode-se afirmar que a velocidade natatória de um indivíduo foi  
414 significativamente reduzida após a realização da autotomia.

415

## 416 **5. Autotomia e sua influência na predação e no forrageamento em Libélulas**

417 As larvas de Odonata se alimentam de animais, como por exemplo: animais da  
418 família Chiromidae, da classe Ostracada e também do gênero *Chaoborus* (LAWTON,  
419 2014). Os animais que sofreram autotomia podem mudar o comportamento para  
420 compensar a perda do seu apêndice, sendo assim, os custos da autotomia no  
421 comportamento podem ser identificados como uma maior vulnerabilidade ao  
422 canibalismo e a predação, portanto, larvas sem lamelas serão mais suscetíveis ao  
423 canibalismo e a predação do que as larvas com lamelas (ROBINSON; HAYWORTH;  
424 HARVEY, 1991b; STOKS, 1998; STOKS et al., 1999). Além disso, outro custo seria a  
425 menor taxa de forrageamento, pois diminuirá o desempenho de natação dessas larvas, o

426 que afetará o sucesso na caça e, conseqüentemente, aumentará o risco de predação por  
427 peixes e outros invertebrados aquáticos das larvas de Odonata (NAYA et al., 2007;  
428 ROBINSON et al., 1991; SLOS; DE BLOCK; STOKS, 2009; STOKS, 1998; STOKS et  
429 al., 1999). Conseqüentemente, quando as lamelas caudais estão ausentes há um maior  
430 risco de mortalidade, pois apresentam um alto risco de serem canibalizados.  
431 (ROBINSON et al., 1991; SESTERHENN, 2011). Stoks (1999), mostrou que a menor  
432 sobrevivência das larvas de libélulas em situação de campo pode ser atribuída  
433 diretamente à perda das lamelas caudais, pois leva á predação ou canibalismo.

434 Assim sendo, no estudo de Suutari (2001) as larvas que sofreram autotomia em  
435 habitats com peixes e outros predadores restringem a sua atividade como forma de um  
436 comportamento anti-predatório. Estudos como o de Stoks (1999a) e Strobbe (2011) os  
437 indivíduos de *L. sponsa* e *E. geminatum*; *E. hageni*, respectivamente, que foram  
438 autotomizados em campo, necessariamente, reduzem a sua taxa de forrageamento.  
439 Outros estudos como o de Sesterhenn (2011), mostram que as larvas de libélulas  
440 *Ischnura elegans*, em condições laboratoriais, quando autotomizadas reduzem  
441 significativamente sua atividade de forrageamento na presença de predadores.

442

443

## 444 **6. Autotomia e sua influência no consumo de oxigênio através das lamelas** 445 **caudais dos indivíduos**

446 Em várias espécies de Odonata, a autotomia das lamelas caudais reduz a  
447 sobrevivência por acarretar uma menor captação de oxigênio através dos apêndices  
448 caudais (APODACA; CHAPMAN, 2004; ROBINSON; HAYWORTH; HARVEY,  
449 1991). No entanto, indivíduos sem as lamelas caudais movem-se para superfície mais  
450 frequentemente do que os indivíduos com lamelas, provavelmente por terem uma maior

451 necessidade de buscar oxigênio (APODACA; CHAPMAN, 2004). Consequentemente,  
452 isso faz com que os organismos sem lamelas restrinjam o seu nicho de habitat para um  
453 espaço mais restrito do que o de outrora (ROBINSON et al., 1991). Nesse contexto,  
454 quando os níveis de oxigênio diminuem, os indivíduos começam a se mover com uma  
455 maior frequência, sendo que esses movimentos são interpretados como movimentos  
456 ventilatórios (ROBINSON; HAYWORTH; HARVEY, 1991a). Dessa maneira, esses  
457 organismos se movem para a superfície da água e expõe diferentes partes do corpo para  
458 fora, indicando que as larvas ao sentir concentrações reduzidas de oxigênio tem um  
459 comportamento de resposta para tentar evitar concentrações críticas de oxigênio  
460 (ROBINSON; HAYWORTH; HARVEY, 1991a). Existem estudos como o de Apodaca  
461 & Chapman (2004), com larvas de *Proischnura subfurcatum* que comprovam que os  
462 indivíduos sem lamelas caudais dependem dessa estratégia de migração vertical para  
463 lidar com essa falta de oxigênio. Nesse estudo desenvolvido por Apodaca and Chapman  
464 (2004) as larvas de *Proischnura subfurcatum* (Selys, 1876) mostrou que indivíduos sem  
465 as lamelas caudais consomem menos oxigênio que as larvas que possuem as lamelas,  
466 sendo que, essa menor taxa de oxigênio pode ser atribuída a perda dos principais  
467 apêndices respiratórios, por isso, esses organismos ficam limitados de oxigênio  
468 realizando o uso de migração vertical para tentar captá-lo.

469

## 470 **7. Custos associados a regeneração das lamelas caudais**

471 O fenômeno da regeneração estrutural, o ato de recrescimento de partes  
472 danificadas do corpo tem sido fascinante para os cientistas há décadas (ALVARADO;  
473 TSONIS, 2006). Em muitas espécies de Odonata, a autotomia das lamelas caudais reduz  
474 a sobrevivência por afetar a taxa de forrageamento, sendo assim, isso resultaria em um  
475 menor sucesso na caça e, consequentemente, uma menor taxa de alimentação desses

476 indivíduos no período de regeneração desses apêndices (BLACK et al., 2019; STOKS,  
477 1998; STOKS et al., 1999). Posteriormente, a autotomia pode gerar um novo custo, que  
478 será a redução do investimento na função imunológica, visto que a regeneração dos  
479 apêndices exige custos energéticos, portanto, um potencial bastante reduzido para  
480 defesas futuras contra os patógenos (BOSE; ROBINSON, 2013; FLEMING; MULLER;  
481 BATEMAN, 2007; SLOS; DE BLOCK; STOKS, 2009). Assim, estudos como o de  
482 Couto-Mendoza (2014), Juanes & Smith (1995) e Maginnis (2006), é informado de que  
483 a regeneração dessa estrutura perdida pode gerar muitas consequências energéticas, pois  
484 durante o processo de regeneração da estrutura, a energia necessária não pode ser  
485 utilizada em outro processo, como por exemplo: a reprodução e o desenvolvimento.  
486 Assim, os custos de regeneração de lamelas caudais na ordem Odonata, evidentemente  
487 existem, porém não possuem estudos informando quais são esses custos para esses  
488 indivíduos, mas alguns estudos, como o de Stoks (1999) evidenciam que estes custos  
489 estão presentes nas larvas de *Lestes sponsa*, através dessas lesões, que podem ser letais  
490 as larvas ou não letais, portanto, os futuros estudos devem procurar respostas para  
491 entender quais são esses custos,

492       Em suma, os resultados do estudo indicam que a autotomia das lamelas caudais  
493 das larvas de Odonata é benéfica, pois permite que o indivíduo sobreviva, embora  
494 apresente custos significativos. Assim sendo, esses custos serão: no crescimento e no  
495 desenvolvimento das larvas (Stoks, 2001), na diminuição do sucesso reprodutivo dos  
496 adultos (Sokolovska; Rowe; Johansson, 2000), na diminuição da velocidade natatória  
497 das larvas (Marvin, 2010), gerando uma maior suscetibilidade ao canibalismo e a  
498 predação (Robinson; Hayworth; Harvey, 1991b; Stoks, 1998; Stoks et al., 1999),  
499 produzindo um alto custo energético para a regeneração dos apêndices caudais (Wrinn,  
500 2008), ocasionando uma diminuição na captação de oxigênio (Apodaca & Chapman,

501 2004).

502 Contudo, se quantificarmos esses estudos em autotomia dos apêndices caudais  
503 em larvas de Odonata, como vemos na figura 2B, concluiremos que os estudos ainda  
504 são poucos e que existem lacunas em alguns custos, como por exemplo: quais os custos  
505 específicos de uma regeneração dos apêndices caudais?

506

## 507 **V. CONCLUSÃO E PERSPECTIVA**

508 Desta revisão sistemática podemos concluir que a autotomia é um mecanismo de  
509 defesa contra predadores, mas com muitos custos para os organismos, tais como: uma  
510 maior taxa de mortalidade para larvas sem as lamelas caudais; a autotomia quase  
511 sempre resulta em uma perda no desempenho de captar oxigênio, fazendo com que os  
512 indivíduos se desloquem para as áreas com maior concentração de oxigênio e se  
513 expondo a um maior risco de predação. Assim, também reduz a capacidade de forrageio  
514 dos indivíduos com autotomia, influenciando na ontogenia e por tanto nas  
515 características do adulto e conseqüentemente no sucesso reprodutivo.

516 Além disso, tem se observado que os estudos em autotomia na ordem Odonata  
517 ainda são poucos, embora haja um crescimento constante nas pesquisas com o passar do  
518 tempo, como foi observado. É fundamental que exista mais pesquisas, com enfoque em  
519 questões que não são tão estudadas, como por exemplo: os custos da regeneração das  
520 lamelas caudais, o sucesso reprodutivo das fêmeas que sofrem autotomia, que nos  
521 permita entender melhor como este processo influencia na distribuição das espécies, no  
522 seu comportamento e na ontogenia da larva.

523

524

525   **REFERÊNCIAS**

- 526   ALVARADO, A. S.; TSONIS, P. A. Bridging the regeneration gap: genetic insights from  
527   diverse animal models. **Nature Reviews Genetics**, v. 1, p. 2-16, 2006. DOI:  
528   <https://doi.org/10.1038/nrg1923>
- 529   ANCCO VALDIVIA, F. G.; ALVES-SILVA, E.; DEL-CLARO, K. Differences in size and  
530   energy content affect the territorial status and mating success of a neotropical dragonfly.  
531   **Austral Ecology**, v. 45, n. 6, p. 748–758, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/aec.12891>
- 532   AMORIM, J. DE D. C. G. DE. No limiar da auto-mutilação : fatores ecológicos e morfológicos  
533   envolvidos na autotomia caudal em *Tropidurus itambere* (Rodrigues, 1987) (Sauria:  
534   Tropiduridae). **Comportamento e biologia animal**, p. 1–61, 2013. DOI:  
535   <https://doi.org/10.47749/t/unicamp.2008.432279>
- 536   APODACA, C. K.; CHAPMAN, L. J. Larval damselflies in extreme environments: Behavioral  
537   and physiological response to hypoxic stress. **Journal of Insect Physiology**, v. 50, n. 9, p. 767–  
538   775, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2004.05.007>
- 539   BATEMAN, P. W.; FLEMING, P. A. To cut a long tail short: A review of lizard caudal  
540   autotomy studies carried out over the last 20 years. **Journal of Zoology**, v. 277, n. 1, p. 1–14,  
541   2009. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00484.x>
- 542   BERNARDO, J.; AGOSTA, S. J. Evolutionary implications of hierarchical impacts of nonlethal  
543   injury on reproduction, including maternal effects. **Biological Journal of the Linnean Society**,  
544   v. 86, n. 3, p. 309–331, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00532.x>
- 545   BLACK, K. L. et al. Functional plasticity in lamellar autotomy by larval damselflies in response  
546   to predatory larval dragonfly cues. **Evolutionary Ecology**, v. 33, n. 2, p. 257–272, 2019a. DOI:  
547   <https://doi.org/10.1007/s10682-019-09979-y>
- 548   BONN, A. et al. Increased fluctuating asymmetry in the damselfly *Coenagrion puella* is  
549   correlated with ectoparasitic water mites: Implications for fluctuating asymmetry theory.

550 **Oecologia**, v. 108, n. 4, p. 596–598, 1996. DOI: <https://doi.org/10.1007/bf00329031>

551 BOSE, A. P. H.; ROBINSON, B. W. Invertebrate predation predicts variation in an autotomy-  
552 related trait in larval damselfly. **Evolutionary Ecology**, v. 27, n. 1, p. 27–38, 2013. DOI:  
553 <https://doi.org/10.1007/s10682-012-9581-3>

554 BOTI, J. B. et al. Libélulas (Odonata: insecta) como indicadores de poluição do córrego São  
555 Silvano, Colatina (ES). **Sociedade de ecologia do Brasil**, v. 1, p. 1–2, 2007. DOI:  
556 <https://doi.org/10.11606/d.18.2017.tde-22032017-163442>

557 BRASIL, L. S. et al. Aquatic insects and their environmental predictors: a scientometric study  
558 focused on environmental monitoring in lotic environmental. **Environmental Monitoring and**  
559 **Assessment**, v. 1, n. 3, p. 192–194, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10661-020-8147-z>

560 BRUESEKE, M. A. et al. Leg autotomy in the wolf spider *Pardosa milvina*: A common  
561 phenomenon with few apparent costs. **The American Midland Naturalist**, v. 146, n. 1, p. 153–  
562 160, 2001. DOI: [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2001\)146\[0153:laitws\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2001)146[0153:laitws]2.0.co;2)

563 BURNSIDE, C. A.; ROBINSON, J. V. The functional morphology of caudal lamellae in  
564 coenagrionidae (Odonata:Zygoptera) damselfly larvae. **Zoological Journal of the Linnean**  
565 **Society**, v. 114, n. 2, p. 155–171, 1995. DOI: [https://doi.org/10.1111/j.1096-](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1995.tb00117a.x)  
566 [3642.1995.tb00117a.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1995.tb00117a.x)

567 CALDWELL, R. L. An observation of inking behavior protecting adult *Octopus bocki* from  
568 predation by green turtle (*Chelonia mydas*) hatchlings. **Pacific Science**, v. 59, n. 1, p. 69–72,  
569 2005. DOI: <https://doi.org/10.1353/psc.2005.0004>

570 CLARK, E. G. et al. A farewell to arms: using X-ray synchrotron imaging to investigate  
571 autotomy in brittle stars. **Zoomorphology**, v. 138, n. 3, p. 419–424, 2019. DOI:  
572 <https://doi.org/10.1007/s00435-019-00451-7>

573 CLAUSE, A. R.; CAPALDI, E. A. Caudal Autotomy and Regeneration in Lizards. **Journal of**  
574 **Experimental Zoology**, v. 1, n. 305, p. 965–973, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1002/jez.a.346>

575 COOPER, W. E.; FREDERICK, W. G. Predator lethality, optimal escape behavior, and  
576 autotomy. **Behavioral Ecology**, v. 21, n. 1, p. 91–96, 2009. DOI:  
577 <https://doi.org/10.1093/beheco/arp151>

578 COUTO-MENDOZA, MARÍA T.; SERVIA, M. J.; COBO, F. Regeneration interferes with  
579 fluctuating asymmetry analysis in odonate larvae. **Asociación Ibérica de Limnología**, v. 33, n.  
580 1, p. 107–120, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1023/b:hydr.0000033101.78277.8b>

581 DREYER, H. et al. Epidemiology and risk factors of peri-implantitis: A systematic review.  
582 **Journal of Periodontal Research**, v. 53, n. 5, p. 657–681, 2018. DOI:  
583 <https://doi.org/10.1111/jre.12562>

584 DUMONT, H. J.; VIERSTRAETE, A.; VANFLETEREN, J. R. A molecular phylogeny of the  
585 Odonata (Insecta). **Systematic Entomology**, v. 35, n. 1, p. 6–18, 2010. DOI:  
586 <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2009.00489.x>

587 DUNN, C. W.; PUGH, P. R.; HADDOCK, S. H. D. *Marrus claudanielis*, a new species of deep-  
588 sea physonect siphonophore (Siphonophora, Physonectae). **Bulletin of Marine Science**, v. 76,  
589 n. 3, p. 699–714, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1017/s0025315409990543>

590 EMBERTS, Z. et al. The evolution of autotomy in leaf-footed bugs. **Society for the study of**  
591 **evolution**, n. Maginnis 2008, p. 897–910, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/evo.13948>

592 EMBERTS, Z.; ESCALANTE, I.; BATEMAN, P. W. The ecology and evolution of autotomy.  
593 **Biological Reviews**, v. 1, p. 1-16, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/brv.12539>

594 ESLAMI BARZOKI, Z.; EBRAHIMI, M.; SADEGHI, S. Odonata diversity and species  
595 assemblages in the Northwest Central Plateau of Iran. **Journal of Insect Conservation**, v. 24,  
596 n. 3, p. 459–471, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00211-4>

597 FLEMING, P. A.; MULLER, D.; BATEMAN, P. W. Leave it all behind: a taxonomic  
598 perspective of autotomy in invertebrates. **Biological Reviews**, v. 82, n. 3, p. 481–510, 2007.  
599 DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2007.00020.x>

600 FOOTE, A. L.; RICE HORNUNG, C. L. Odonates as biological indicators of grazing effects on  
601 Canadian prairie wetlands. **Ecological Entomology**, v. 30, n. 3, p. 273–283, 2005. DOI:  
602 <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00701.x>

603 FORMANOWICZ JR, D. R.; BRODIE JR, E. D.; BRADLEY, P. J. Behavioural Compensation  
604 for Tail Loss in the Ground Skink, *Scincella lateralis*. **Animal Behaviour**, v. 40, n. 4, p. 782–  
605 784, 1988. DOI: [https://doi.org/10.1016/s0003-3472\(05\)80710-9](https://doi.org/10.1016/s0003-3472(05)80710-9)

606 GLEASON, J. E.; FUDGE, D. S.; ROBINSON, B. W. Eco-mechanics of lamellar autotomy in  
607 larval damselflies. **The journal of Experimental Biology**, v. 217, n. 2, p. 185–191, 2014. DOI:  
608 <https://doi.org/10.1242/jeb.091827>

609 GONÇALVES, R. C. Larvas de Odonata como bioindicadores de qualidade ambiental de cursos  
610 d'água no Cerrado. **Instituto de biologia**, v. 1, p. 1–72, 2012. DOI:  
611 <https://doi.org/10.14393/ufu.di.2019.2202>

612 GRAMES, E. M. et al. An automated approach to identifying search terms for systematic  
613 reviews using keyword co-occurrence networks. **Methods in Ecology and Evolution**, n. 10, p.  
614 1–10, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/2041-210x.13268>

615 GYSSELS, F. G. M.; STOKS, R. Threat-sensitive responses to predator attacks in a damselfly.  
616 **Ethology**, v. 111, n. 4, p. 411–423, 2005. DOI:  
617 <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2005.01076.x>

618 HANSEMANN, J. W. A. Anfang einer Auseinandersebung der deutschen Arten der Gattung  
619 Agrion. **Zoologisches Magazin**, v. 2, p. 148–161, 1823. DOI:  
620 <https://doi.org/10.1002/mmz.19370220217>

621 JANSSENS, L.; VERBERK, W.; STOKS, R. A widespread morphological antipredator  
622 mechanism reduces the sensitivity to pesticides and increases the susceptibility to warming.  
623 **Science of the Total Environment**, v. 626, p. 1230–1235, 2018. DOI:  
624 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.179>

625 JOHANSSON, F. et al. Life history plasticity in a damselfly: effects of combined time and

626 biotic constraints. **Ecological Society of America**, v. 82, n. 7, p. 1857–1869, 2001. DOI:  
627 [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1857:lhpiad\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1857:lhpiad]2.0.co;2)

628 JUANES, F.; SMITH, L. D. The ecological consequences of limb damage and loss in decapod  
629 crustaceans: a review and prospectus. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**,  
630 v. 193, n. 1–2, p. 197–223, 1995. DOI: [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(95\)00118-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(95)00118-2)

631 KALKMAN, V. J. et al. Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater.  
632 **Hydrobiologia**, v. 595, n. 1, p. 351–363, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9029->  
633 x

634 KANE, S. A. AND ZAMANI, M. Falcons head off prey for interception. **Journal of**  
635 **Experimental Biology**, v. 217, n. 2, p. 157-159, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1242/jeb.101238>

636 KELLY, C. D. The interrelationships between resource-holding potential, resource-value and  
637 reproductive success in territorial males: How much variation can we explain? **Behavioral**  
638 **Ecology and Sociobiology**, v. 62, n. 6, p. 855–871, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00265->  
639 007-0518-8

640 LAWTON, J. H. Feeding and Food Energy Assimilation in Larvae of the Damselfly  
641 *Pyrrhosoma nymphula* (Sulz.) (Odonata: Zygoptera). **The Journal of Animal Ecology**, v. 39, n.  
642 3, p. 669-689, 2014. DOI: <https://doi.org/10.2307/2859>

643 LIGGETT, A. C.; HARVEY, I. F.; MANNING, J. T. **Fluctuating asymmetry in *Scatophaga***  
644 **stercoraria L.: successful males are more symmetrical**, p. 1041-1043, 1992. DOI:  
645 <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1126>

646 LINNAEUS, C. *Coenagrion puella* Linnaeus, 1758. **Systema Naturae**, v. 1, p. 1–823, 1758.  
647 DOI: <https://doi.org/10.1201/ebk1420095012-11>

648 MAGINNIS, T. L. The costs of autotomy and regeneration in animals: A review and framework  
649 for future research. **Behavioral Ecology**, v. 17, n. 5, p. 857–872, 2006. DOI:  
650 <https://doi.org/10.1093/beheco/arl010>

651 MAGINNIS, T. L. Autotomy in a Stick Insect (Insecta: Phasmida): predation versus molting.  
652 **Florida Entomologist Society**, v. 91, n. 1, p. 126–127, 2008. DOI:  
653 [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2008\)091\[0126:aiasij\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2008)091[0126:aiasij]2.0.co;2)

654 MARÍN, A.; ROS, J. Chemical defenses in Sacoglossan Opisthobranchs: Taxonomic trends and  
655 evolutive implications. **Scientia Marina**, v. 68, n. 1, p. 227–241, 2004. DOI:  
656 <https://doi.org/10.3989/scimar.2004.68s1227>

657 MARVIN, G. A. Effect of caudal autotomy on aquatic and terrestrial locomotor performance in  
658 two desmognathine salamander species. **Copeia**, v. 3, p. 468–474, 2010. DOI:  
659 <https://doi.org/10.1643/cp-09-188>

660 MARVIN, G. A. Critical tail autotomy for reduction of maximal swimming performance in a  
661 plethodontid salamander (*Desmognathus quadramaculatus*). **Journal of Herpetology**, v. 47, n.  
662 1, p. 174–178, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1670/12-011r>

663 MCKEE, R. C.; ADLER, G. H. Tail Autotomy in the Central American Spiny Rat , *Proechimys*  
664 *semispinosus*. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 37, n. 3, p. 181–185, 2010.  
665 DOI: <https://doi.org/10.1076/snfe.37.3.181.8568>

666 MCPEEK, M. A. Measuring phenotypic selection on an adaptation: Lamellae of damselflies  
667 experiencing dragonfly predation. **Evolution**, v. 51, n. 2, p. 459–466, 1997. DOI:  
668 <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb02433.x>

669 MCPEEK, M. A.; CROWLEY, P. H. The effects of density and relative size on the aggressive  
670 behaviour, movement and feeding of damselfly larvae (Odonata: Coenagrionidae). **Animal**  
671 **Behaviour**, v. 35, n. 4, p. 1051–1061, 1987. DOI: [https://doi.org/10.1016/s0003-](https://doi.org/10.1016/s0003-3472(87)80162-8)  
672 [3472\(87\)80162-8](https://doi.org/10.1016/s0003-3472(87)80162-8)

673 MCPEEK, M. A.; SCHROT, A. K.; BROWN, J. M. Adaptation to predators in a new  
674 community: Swimming performance and predator avoidance in damselflies. **Ecology**, v. 77, n.  
675 2, p. 617–629, 1996. DOI: <https://doi.org/10.2307/2265635>

676 MICHELANGELI, M. et al. Impacts of caudal autotomy on personality. **Animal Behaviour**, v.

677 162, p. 67–78, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.02.001>

678 MOLLER, A. P.; MOUSSEAU, T. A. Efficiency of bio-indicators for low-level radiation under  
679 field conditions. **Ecological Indicators**, v. 11, n. 2, p. 424–430, 2011. DOI:  
680 <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.06.013>

681 NAGY, H. B. et al. Landscape-scale terrestrial factors are also vital in shaping Odonata  
682 assemblages of watercourses. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 1–8, 2019. DOI:  
683 <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54628-7>

684 NAIDENOV, L. A.; ALLEN, W. L. Tail autotomy works as a pre-capture defense by deflecting  
685 attacks. **Ecology and Evolution**, v. 11, n. 7, p. 3058–3064, 2021. DOI:  
686 <https://doi.org/10.1002/ece3.7213>

687 NAYA, D. E. et al. Some vaguely explored (but not trivial) costs of tail autotomy in lizards.  
688 **Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology**, v.  
689 146, n. 2, p. 189–193, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.10.014>

690 NEISS, U. G. et al. **Odonata: Superfamily Libelluloidea**. [s.l.] Elsevier Inc., 2018. DOI:  
691 <https://doi.org/10.1006/cres.1996.0005>

692 PELLI, A.; PIMENTA, P. C. The life of dragonflies: order Odonata. **Ciência e Natura**, v. 41, n.  
693 e43, p. 1–7, 2019. DOI: <https://doi.org/10.5902/2179460x32305>

694 PICKUP, J.; THOMPSON, D. J. The effects of temperature and prey density on the  
695 development rates and growth of damselfly larvae (Odonata: Zygoptera). **Ecological**  
696 **Entomology**, v. 15, n. 2, p. 187–200, 1990. DOI: [https://doi.org/10.1111/j.1365-](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1990.tb00800.x)  
697 [2311.1990.tb00800.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1990.tb00800.x)

698 PRITCHARD, G. The Prey of Dragonfly Larvae (Odonata; Anisoptera) in Ponds in Northern  
699 Alberta. **Canadian Journal of Zoology**, v. 42, n. 5, p. 785–800, 1994. DOI:  
700 <https://doi.org/10.1139/z64-076>

701 R CORE DEVELOPMENT TEAM. A language and environment for statistical computing.

702 2021.

703 RICE, T. M. A review of methods for maintaining odonate larvae in the laboratory, with a  
704 description of a new technique. **Odonatologica**, v. 37, n. 1, p. 41–54, 2008. DOI:  
705 <https://doi.org/10.1007/s10452-007-9110-6>

706 ROBINSON, J. V. et al. The ecological role of caudal lamellae loss in the larval damselfly,  
707 *Ischnura posita* (Hagen) (Odonata: Zygoptera). **Oecologia**, v. 87, n. 1, p. 1–7, 1991. DOI:  
708 <https://doi.org/10.1007/bf00323773>

709 ROBINSON, J. V.; HAYWORTH, D. A.; HARVEY, M. B. The Effect of Caudal Lamellae  
710 Loss on Swimming Speed of the Damselfly *Argia moesta* (Hagen) (Odonata: Coenagrionidae).  
711 **American Midland Naturalist**, v. 125, n. 2, p. 240-244, 1991. DOI:  
712 <https://doi.org/10.2307/2426228>

713 RODRIGUES, L. et al. Calor, luz, câmera, ação: termorregulação de odonata em um igarapé da  
714 amazônia central. **Academia Edu**, v. 1, n. Figura 2, p. 2–4, 2004. DOI:  
715 <https://doi.org/10.17771/pucrio.acad.31753>

716 ROFF, D. A. **Life history evolution**, p. 1-527, 2002. DOI: [https://doi.org/10.1016/b978-0-12-](https://doi.org/10.1016/b978-0-12-384719-5.00087-3)  
717 [384719-5.00087-3](https://doi.org/10.1016/b978-0-12-384719-5.00087-3)

718 SAXTON, N. A.; POWELL, G. S.; BYBEE, S. M. Prevalence of leg regeneration in damselflies  
719 reevaluated: A case study in Coenagrionidae. **Arthropod Structure and Development**, v. 59,  
720 p. 1–6, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.asd.2020.100995>

721 SEIDEL, R. A.; SCHAEFER, R. L.; DONALDSON, T. J. The role of cheliped autotomy in the  
722 territorial behavior of the freshwater prawn *Macrobrachium* lar. **Journal of Crustacean**  
723 **Biology**, v. 27, n. 2, p. 197–201, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1651/s-2747.1>

724 SERRANO MENESES, M. A. et al. Sexual size dimorphism in the American rubyspot: male  
725 body size predicts male competition and mating success. **Animal Behaviour**, v. 73, n. 6, p.  
726 987–997, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.08.012>

727 SESTERHENN, T. M. Effects of Predators and Injury Over Different Time Scales in the  
728 Damselfly *Ischnura posita* (Odonata: Coenagrionidae). **Entomological Society of America**, v.  
729 104, n. 2, p. 358–363, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1603/an10121>

730 SHARGAL, E. et al. Ecological and histological aspects of tail loss in spiny mice (Rodentia:  
731 Muridae, *Acomys*) with a review of its occurrence in rodents. **Journal of Zoology**, v. 249, n. 2,  
732 p. 187–193, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb00757.x>

733 SLOS, S.; DE BLOCK, M.; STOKS, R. Autotomy reduces immune function and antioxidant  
734 defence. **Biology letters**, v. 5, n. 1, p. 90–92, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0501>

735 SOKOLOVSKA, N.; ROWE, L.; JOHANSSON, F. Fitness and body size in mature odonates.  
736 **Ecological Entomology**, v. 43, n. 2, p. 239–248, 2000. DOI: [https://doi.org/10.1046/j.1365-](https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2000.00251.x)  
737 [2311.2000.00251.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2000.00251.x)

738 STEINER, C. et al. Habitat selection in the larvae of two species of Zygoptera (Odonata): biotic  
739 interactions and abiotic limitation. **Hydrobiologia**, n. 427, p. 167–176, 2000. DOI:  
740 <https://doi.org/10.1007/bf00751281>

741 STOCKS, B. J. et al. Climate change and forest disturbances. **American Institute of Biological**  
742 **Sciences**, v. 51, n. 9, p. 723–734, 2001. DOI: [https://doi.org/10.1641/0006-](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0723:ccafd]2.0.co;2)  
743 [3568\(2001\)051\[0723:ccafd\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0723:ccafd]2.0.co;2)

744 STOKS, R. Effect of lamellae autotomy on survival and foraging success of the damselfly  
745 *Lestes sponsa* (Odonata: Lestidae). **Oecologia**, v. 117, n. 3, p. 443–448, 1998. DOI:  
746 <https://doi.org/10.1007/s004420050679>

747 STOKS, R. et al. Lethal and sublethal costs of autotomy and predator presence in damselfly  
748 larvae. **Oecologia**, v. 13, n. 2, p. 115–129, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004420050836>

749 STOKS, R. Autotomy shapes the trade-off between seeking cover and foraging in larval  
750 damselflies. **Behavioral Ecology Sociobiology**, v. 247, n. 2, p. 269–273, 1999a. DOI:  
751 <https://doi.org/10.1007/s002650050651>

752 STOKS, R. The effect of lamellae autotomy and sexual size dimorphism on startle-response  
753 performance in larvae of a lestid damselfly (Odonata). **Journal of Zoology**, v. 247, n. 2, p. 269–  
754 273, fev. 1999b. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb00990.x>

755 STOKS, R. Food stress and predator-induced stress shape developmental performance in a  
756 damselfly. **Oecologia**, v. 127, n. 2, p. 222–229, 2001. DOI:  
757 <https://doi.org/10.1007/s004420000595>

758 STROBBE, F. et al. Fish predation selects for reduced foraging activity. **Behavioral Ecology**  
759 **Sociobiology**, v. 65, n. 2, p. 241–247, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1032-y>

760 SUUTARI, E. et al. Intraguild predation and interference competition on the endangered  
761 dragonfly *Aeshna viridis*. **Oecologia**, v. 140, n. 1, p. 135–139, 2001. DOI:  
762 <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1559-6>

763 SVIDERSKII, V. L. et al. Functional role of dragonfly legs before and after wing formation:  
764 Rearrangement of coordinatory relationships. **Neuroscience and Behavioral Physiology**, v. 44,  
765 n. 7, p. 804–809, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11055-014-9987-1>

766 TENNESSEN, K. J. **Odonata: Dragonflies, damselflies**, p. 721-729, 2009. DOI:  
767 <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-374144-8.00194-6>

768 THORP, J.; COVICH, A. **Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates**, p. 1-1118, 2005.  
769 DOI: <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-385026-3.09001-x>

770 TOLLETT, V. D. et al. Differential toxicity to Cd, Pb, and Cu in dragonfly larvae (Insecta:  
771 Odonata). **Archives of Environmental Contamination and Toxicology**, v. 56, n. 1, p. 77–84,  
772 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00244-008-9170-1>

773 VALENTE-NETO, F. et al. Toward a practical use of Neotropical odonates as bioindicators:  
774 Testing congruence across taxonomic resolution and life stages. **Ecological Indicators**, v. 61, p.  
775 952–959, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.10.052>

776 VIDAL, D. E.; HORNE, A. J. Mercury toxicity in the aquatic oligochaete *Sparganophilus*

777 pearsei: I. Variation in resistance among populations. **Archives of Environmental**  
778 **Contamination and Toxicology**, v. 45, n. 2, p. 184–189, 2003. DOI:  
779 <https://doi.org/10.1007/s00244-003-0119-0>

780 VIEIRA, M. S. G.; FERREIRA, R. L.; OLIVATI, F. N. A utilização de bioindicadores como  
781 instrumento de perícia ambiental. **Caderno Meio Ambiente e Sustentabilidade**, v. 5, n. 3, p.  
782 36–49, 2014. DOI: <https://doi.org/10.22533/at.ed.37219140825>

783 VILELA, D. S. et al. Female color polymorphism of *Ischnura capreolus* Hagen, 1861 (Odonata:  
784 Coenagrionidae) with notes on behavior and ontogenetic color changes. **International Journal**  
785 **of Odonatology**, v. 20, n. 3–4, p. 191–200, 2017. DOI:  
786 <https://doi.org/10.1080/13887890.2017.1373152>

787 WASSON, K.; LYON, B. E.; KNOPE, M. Hair-trigger autotomy in porcelain crabs is a highly  
788 effective escape strategy. **Behavioral Ecology**, v. 13, n. 4, p. 481–486, 2002. DOI:  
789 <https://doi.org/10.1093/beheco/13.4.481>

790 WESTGATE, M. J. Revtools: An R package to support article screening for evidence synthesis.  
791 **Research Synthesis Methods**, v. 10, n. 4, p. 606–614, 2019. DOI:  
792 <https://doi.org/10.1002/jrsm.1374>

793 WICKHAM, H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. **Department of statistics**, v. 3, n.  
794 2, p. 180–185, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2011.01616.x>

795 WILKIE, I. C. Autotomy as a prelude to regeneration in Echinoderms. **Microscopy Research**  
796 **and Technique**, v. 55, p. 369–396, 2001. DOI: <https://doi.org/10.1002/jemt.1185>

797 WITT, J. W.; FORKNER, R. E.; KRAUS, R. T. Habitat heterogeneity and intraguild  
798 interactions modify distribution and injury rates in two coexisting genera of damselflies.  
799 **Freshwater Biology**, v. 58, n. 11, p. 2380–2388, 2013. DOI:  
800 <https://doi.org/10.1111/fwb.12217>

801 WRINN, K. M.; UETZ, G. W. Effects of autotomy and regeneration on detection and capture of  
802 prey in a generalist predator. **Behavioral Ecology**, v. 19, n. 6, p. 1282–1288, 2008. DOI:

803 <https://doi.org/10.1093/beheco/arn077>

804 ZANI, P. A. Patterns of caudal-autotomy evolution in lizards. **Journal of Zoology**, v. 240, n. 2,  
805 p. 201–220, 1996. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05280.x>

806 ZENNI, T. M. HÁ RELAÇÃO ENTRE PERSONALIDADE E COGNIÇÃO EM LARVAS DE  
807 ODONATA? **Ecologia e Recursos Naturais**, v. 1, p. 1–33, 2019. DOI:  
808 <https://doi.org/10.11606/t.59.2011.tde-23102013-142331>

809