



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

BIOLOGÍA EVOLUTIVA

SELECCIÓN SEXUAL Y RIESGO DE EXTINCIÓN EN LIBELULAS

TESIS

POR ARTÍCULO CIENTÍFICO

**Body size, sexual size dimorphism, mating system and extinction risk in
damsel flies**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

CATALINA MARÍA SUÁREZ TOVAR

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Alejandro Córdoba Aguilar
Instituto de Ecología, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: Dr. Alejandro Emmanuel González Voyer
Instituto de Ecología, UNAM
Dr. Daniel Matias González Tokman
Instituto de Ecología A.C**

CD. MX.

DICIEMBRE, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

BIOLOGÍA EVOLUTIVA

SELECCIÓN SEXUAL Y RIESGO DE EXTINCIÓN EN LIBELULAS

TESIS

POR ARTÍCULO CIENTÍFICO

**Body size, sexual size dimorphism, mating system and extinction risk in
damsselflies**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

CATALINA MARÍA SUÁREZ TOVAR

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Alejandro Córdoba Aguilar

Instituto de Ecología, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Alejandro Emmanuel González Voyer

Instituto de Ecología, UNAM

Dr. Daniel Matias González Tokman

Instituto de Ecología A.C

MÉXICO, CD. MX.

DICIEMBRE, 2018



OFICIO CPCB/1139/2018

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

M en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 15 de octubre de 2018, aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Biología Evolutiva** de la alumna **SUÁREZ TOVAR CATALINA MARÍA** con número de cuenta **517491438** por la modalidad de graduación de **tesis por artículo científico**, con la tesis titulada: "**Body size, sexual size dimorphism, mating system and extinction risk in damselflies**", producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título: "**SELECCIÓN SEXUAL Y RIESGO DE EXTINCIÓN EN LIBELULAS**", ambos realizados bajo la dirección del **DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR**, quearco integrado de la siguiente manera:

Presidente:	DR.	JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
Vocal:	M EN C.	ENRIQUE GONZÁLEZ SORIANO
Secretario:	DR.	ALEJANDRO EMMANUEL GONZÁLEZ VOYER
Suplente:	DR.	ATILANO CONTRERAS RAMOS
Suplente	DR.	ALEJANDRO ZALDIVAR RIVERÓN

Sin otro particular, me es grato erviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE

"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"

Cd. Universitaria Cd. Mx., a. 23 de noviembre de 2018

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS

- Al posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM
- Al CONACYT por la beca otorgada para realizar mis estudios de maestría en el período 2017-1 – 2018-2 (CVU 780521/num. Becario 615594).
- A los apoyos PAEP por el soporte económico aprobado para completar diferentes fases del proyecto.
- Al Proyecto DGAPA UNAM IN206618 “Insectos mexicanos en peligro de extinción: patrones, causas y consecuencias”.
- Al proyecto UNAM-PAPIIT IN203115.
- A los miembros del comité tutor: Dr. Alejandro Córdoba Aguilar, Dr. Alejandro González Voyer y Dr. Daniel González Tokman.

- A la Universidad Nacional Autónoma de México, por recibirme con sus brazos abiertos y por darme la oportunidad de hacer parte de ella.
- Al Instituto de Ecología (UNAM) por ser mi segundo (¿o primer?) hogar durante estos dos años.
- A mi tutor Dr. Alex Córdoba Aguilar, por su confianza, su apoyo y su constante orientación tanto en el ámbito académico como en el personal. Por ser más que un tutor, un gran amigo. Por hacerme sentir como en casa desde que llegué a México. Por ser un gran ejemplo e inspiración para seguir haciendo ciencia de la buena y en equipo. ¡Gracias Alex!
- A los miembros de mi comité tutor Dr. Alejandro González Voyer y Dr. Daniel M. González Tokman, por sus valiosos y constantes aportes durante la realización del proyecto.
- A los miembros del jurado Dr. Juan José Morrone Lupi, Dr. Alejandro Zaldivar Riverón, Dr. Alejandro Emmanuel González Voyer, M en C. Enrique González Soriano y Dr. Atilano Contreras Ramos, por sus valiosos comentarios y aportes al manuscrito y por el tiempo dedicado a la revisión de este.
- A Erika Rodríguez, por su disposición para resolver cualquier duda durante el posgrado y por su gran apoyo durante la realización de los trámites para la titulación. Por toda la orientación y por su paciencia.
- A Armando Rodriguez y a Armando Figueroa por su paciencia, su eficiencia y por el apoyo administrativo con todo lo relacionado con la admisión al posgrado y la formalización de la beca CONACYT.
- Al M en C. Raúl Iván Martínez, por su apoyo logístico en todas las cuestiones administrativas del laboratorio.

- A Carlos E. Sarmiento, Fernando Fernández, Emilio Realpe, Rodolfo-Novelo Gutiérrez y Enrique González Soriano, por permitirme el acceso a las colecciones de Colombia y México visitadas durante la realización del proyecto. A Rosser W. Garrison y a Natalia von Ellenrieder por facilitar mi visita a sus colecciones personales y a la colección de artrópodos del Estado de California (CSCA) en Sacramento.
- A Klass-Douwe Dijkstra por proveernos los archivos de la filogenia de Zygoptera, que fue la base para armar nuestro super árbol y a Melissa Sánchez Herrera por sus comentarios sobre la topología del super árbol obtenido.
- A Cornelio Bota, por responder siempre muy oportunamente mis dudas sobre los estados de conservación de nuestras libélulas colombianas.
- A Maya Rocha, por su paciencia y por sus constantes consejos estadísticos, probabilísticos, evolutivos, filogenéticos y de la vida. Gracias mil Maya mayavillosa.
- A Rosser Garrison y Natalia von Ellenrieder por la hospitalidad en Sacramento, por la inspiración libelulesca y por la bicicleta.
- A Sonja Glasser, Bill Glasser y Paloma Glasser por recibirme en su casa y hacerme sentir parte de la familia durante mi estadía en Sacramento.
- A Jessica Gillung y Shaun Winterton, por el café, los almuerzos y la acogida en su laboratorio en el CSCA, gracias por la paciencia para entender mi inglés y por incluirme en sus planes cotidianos. Gracias Jessica por tu español esporádico, por los burritos mexicanos, por enseñarme los maravillosos s'mores y por las mariposas monarcas.
- A María Camila Salazar por sus tips estadísticos siempre salvadores.
- A Miguel Rivas, Catalina Díaz y Guatón por recibirme en su hogar durante los primeros meses de la maestría.

- A mis amigos de la maestría Carlos Muñoz, Yulieth Diaz (Yu) y Daniel Ramos por su compañía intermitente, pero muy valiosa. Por el merengue verdadero, la comida colombiana y por el Pisco.
- A Laura Giraldo y Ernesto Samacá por su compañía, su apoyo y su colombianidad en tierras aztecas.
- A mis compañeros del Laboratorio de Ecología de la Conducta de Artrópodos (LECA) y a nuestro líder: Alex, por haber sido mi familia en México, desde que llegué y de aquí en adelante. A Angela Nava por que sin haber llegado a México ya me estaba ayudando con mis papeleos infinitos y después de llegar siguió siendo siempre un gran apoyo, a Alicia Reyes por los dulces y las cucharas en el congelador para los ojos, a David Schneider por las crepas y el pan relleno de chocolate, a Maya Rocha por ser mayavillosa, a David Xochipiltecatl por nuestras conversaciones en plena crisis de final del posgrado, a Ulises Castillo por su compañía alebrijosa justo en el computador de al lado toodos los días, a Edday Farfán por su gran apoyo, sus consejos y sus clases de folklore y zapateado, a Aldo Téllez por el café y las tardes compartidas en el laboratorio, por las conversaciones camino al metro, por las tortas del metro bus, por las cumbias y por las aún no concluidas clases de mexicanidad. A Anita, Iván, Franco, Angie, Xavier, Monse, Tania, Jaime, Ricardo, Sara, Paola, GianPaolo y los demás, por hacer tan agradable la estadía en el laboratorio.
- A Itzi Rivero, Emiliano Mora, Laura Figueroa y Erick García por adoptarme en su grupo selecto y exclusivo de chambelanes durante los almuerzos, las fiestas y los viajes. A Aldo Téllez por esta herencia de amigos maravillosos. A Matías, por creer más en mí, que en el elevador del instituto.
- A Gonzalo Martínez por mi primer pozole de 16 de septiembre, por los almuerzos esporádicos y por enseñarme la importancia de Tláloc y otras mexi-cosas que ya olvidé, pero que seguro sucedieron cuando Tenochtitlán era un lago. A Viviana Andrade por la compañía durante los primeros meses en México y por heredarme al Gonzalibiris.

- A Javier Pérez L. porque nunca pude llorar con alguien como lloré contigo, pero tampoco reí tan sinceramente y desde el corazón como lo hice contigo durante nuestras conversaciones casi infinitas en medio de la montaña y en la ciudad. Gracias por tanto Petit, a ti y a tu bici.
- A Cristian Pinzón, Laura Villamizar y Juan José Lagos, por seguir aquí a mi ladito aún estando a casi 3200 kilómetros de distancia, gracias por sus consejos y compañía constantes. Los quiero muchísimo.
- A Edwin Ariza, por su complicidad y compañía en el inicio de este proyecto. A María del Mar Gallego, Fredy Vargas, Amaru y Laura Aguirre, por ser un equipo desde el principio y hasta el final, por ser los mejores consejeros en momentos de incertidumbre, y por llevar la alegría siempre con ustedes...siempre.
- Al comité "pro-titulación Cata" por todo su apoyo y su tiempo para recoger las firmas y los votos de mis jurados durante el tiempo que tuve que estar fuera. Sin ustedes esto no hubiera sido posible. Gracias a Javier, Edday, Ulises, Itzi, Alicia, Iván y Alex.
- A madre por ser siempre una GUERRERA, con mayúsculas. Por su fortaleza indescifrable e inigualable.
- A padre por intentarlo todo, por sus ganas de seguir y por luchar hasta al final, siempre con su sonrisa.
- A mi tía Pau, por ser el centro, norte, sur, este y oeste de todo, desde mi infancia. Por cada consejo que me diste desde niña y que sigues dándome cada día de mi vida. ¡Gracias!. A mi abuela Elvia por ser una inspiración constante para vivir, bien vivido.
- A Mario, Angela, Diego y Oscar por ser mis cómplices y guías en todas las aventuras emprendidas. A Diego y Mario por creer siempre en mí. A Angela por alimentarme y acompañarme mientras escribía la tesis, y por aguantarse mis crisis existenciales.
- A David y Silvia por ser mi polo a tierra, porque siento que con ustedes vuelvo a la infancia y sigo creciendo cada día de la vida, por la compañía verdadera: Gracias. A Paola por su compañía y por la filosofía.

- A María Paula, Santiago y Carmela, porque verlos crecer me motiva a seguir queriendo cambiar el mundo, aunque cada día soy más consciente de lo difícil que eso es, vale la pena seguir intentándolo...por ustedes.

A Padre, porque cada masaje de pies fue un impulso para seguir caminando, cerca o lejos de casa. Y por cargar mi maleta siempre que estuvo pesada.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	
SELECCIÓN NATURAL Y SELECCIÓN SEXUAL	3
Dimorfismo sexual	5
¿Porqué las hembras son las que seleccionan?	5
¿Qué seleccionan las hembras?	6
La hipótesis del hijo sexy (Fisher 1930)	6
La hipótesis del “hándicap” o de los buenos genes (Zahavi, 1975)	6
RIESGO DE EXTINCIÓN EN LAS ESPECIES	7
TAMAÑO CORPORAL: Un rasgo moldeado por una gran variedad de mecanismos evolutivos.	9
RASGOS MORFOLÓGICOS Y CONDUCTUALES BAJO SELECCIÓN SEXUAL	10
LIBÉLULAS Y CABALLITOS DEL DIABLO (ODONATA)	10
JUSTIFICACIÓN	12
Sobretiro artículo científico:	
BODY SIZE, SEXUAL SIZE DIMORPHISM, MATING SYSTEM AND EXTINCTION RISK IN DAMSELFLIES	13

ABSTRACT	14
INTRODUCTION	15
MATERIALS AND METHODS	18
Dataset	18
Extinction risk	18
Body size	19
Sexual size dimorphism	19
Mating system	20
Phylogenetic data	20
Phylogenetic signal	20
Ordinal models	21
RESULTS	22
DISCUSSION	23
ACKNOWLEDGEMENT	25
REFERENCES	26
Figures	31
Figure 1	32
Figure 2	33
Figure 3	34
DISCUSIÓN	35
CONCLUSIONES	39
LITERATURA CITADA	40
MATERIAL SUPLEMENTARIO (Artículo)	46

Supplementary material 1.	46
Table 1. Conservation status and mean measurements of each species.	46
Table 2. Sexual size dimorphism indexes calculated with four size indicators	66
Table 3. Reproductive strategies of studied species	70
Supplementary material 2. MARKOV CHAINS	73

RESUMEN

En un mundo impactado drásticamente por las actividades realizadas por el ser humano resulta urgente y fundamental identificar los atributos biológicos y/o ecológicos que hacen a ciertas especies más vulnerables a la extinción. Actualmente enfrentamos una crisis global de la biodiversidad en la que las especies están desapareciendo incluso antes de ser descubiertas y descritas. Adicionalmente, se sabe que los patrones de extinción de las especies no son aleatorios, sino que dependiendo de diferentes caracteres intrínsecos o extrínsecos algunas especies pueden presentar un mayor grado de amenaza que otras. Dentro de los factores intrínsecos, el tamaño corporal y los caracteres que han evolucionado por selección sexual parecen estar relacionados con un mayor riesgo de extinción en especies de vertebrados. Sin embargo, no sabemos si esto es el caso para los insectos. Usando el método comparado y las categorías de riesgo de extinción de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como indicadores de vulnerabilidad de las especies, en el presente estudio se evaluó si el tamaño corporal, el dimorfismo sexual en tamaño y/o el sistema de apareamiento (territorial o no territorial) son rasgos relacionados con el riesgo de extinción en 139 especies de caballitos del diablo (Odonata: Zygoptera). Los resultados indican que las especies amenazadas son en promedio más grandes que las especies no amenazadas, tal y como se encuentra en otros grupos de vertebrados como aves y mamíferos. Sin embargo, no se encontró una relación significativa entre el riesgo de extinción y el grado de dimorfismo sexual en tamaño o el sistema de apareamiento. Dada la asociación registrada previamente por algunos autores entre mecanismos de selección sexual y el grado de dimorfismo sexual o los sistemas de apareamiento, estos resultados sugieren que la selección sexual no está incrementando la probabilidad de extinción de las especies de caballitos del diablo.

ABSTRACT

In a world drastically impacted by human activities, it is increasingly urgent and fundamental to identify the biological and/or ecological attributes that predispose species to extinction. We are currently facing a global biodiversity crisis in which species are disappearing even before they are discovered and described. In addition, extinction patterns are non-random, but different species' intrinsic or extrinsic traits render them more or less vulnerable to extinction than others. Among the intrinsic factors, body size and traits that have evolved by sexual selection are related to an increased risk of extinction in vertebrate species. However, we are unaware of whether this is the case for insects is almost null. Using comparative methods and extinction risk categories of the International Union for the Conservation of Nature (IUCN) as an indicator of the species' vulnerability to extinction, in the present research I assessed whether body size, sexual size dimorphism and mating system (territorial or non-territorial) are related to extinction risk in 139 damselflies species (Odonata: Zygoptera). Results indicated that threatened species are, on average, larger than non-threatened species, which are similar to other vertebrate groups such as birds and mammals. However, no significant relationship was found between extinction risk and sexual size dimorphism or mating system. Given the association, previously recorded by some authors, between sexual selection mechanisms and sexual size dimorphism or mating systems, these results indicate that sexual selection does not increase damselfly species vulnerability to extinction.

INTRODUCCIÓN

SELECCIÓN NATURAL Y SELECCIÓN SEXUAL

La evolución y diversidad de las especies ha sido moldeada por diversos mecanismos macro y microevolutivos dentro de los que podrían destacarse la selección natural y la selección sexual (Futuyma, 2005). La **selección natural** se presenta cuando ciertos rasgos o genes son más exitosos que otros, por lo que cada vez son más comunes en las sucesivas generaciones debido a que los individuos con esos rasgos se reproducen y dejan más descendientes que aquellos con rasgos o genes alternativos (Koenig, 2008). La **selección sexual**, por su parte, es un mecanismo dentro de la selección natural que explica la evolución de rasgos extravagantes (y muy costosos de producir) que están presentes generalmente solo en uno de los sexos de una especie y que aunque no son esenciales para la supervivencia, incrementan el éxito reproductivo de sus portadores (Darwin, 1871). Estos caracteres se denominan **caracteres sexuales secundarios** (Fig 1), ya que no están implicados directamente en el proceso de reproducción. Aunque usualmente los machos son los que compiten y las hembras las que eligen, estudios recientes revelan casos no solo de elección femenina, sino de elección masculina y elección mutua de pareja (Davies et al., 2012; Courtiol et al., 2016). Debido a que su presión se aplica a una población con cada apareamiento, la selección sexual es considerada una poderosa fuerza microevolutiva (Endler, 1986).



Figura 1. Pigmentación alar en caballitos del diablo (Odonata: Zygoptera) como ejemplo de caracteres sexuales secundarios. Fotos: Erland Refling Nielsen.

La selección sexual puede operar a dos niveles: 1) dentro de los miembros del mismo género (intrasexual) 2) entre miembros de diferentes géneros (intersexual). La selección **intrasexual** es aquella en la que dos o más individuos del mismo sexo compiten entre ellos para ahuyentar o incluso matar a sus contrincantes y luego acceder a una pareja para copular, mientras que la **selección intersexual** es aquella en la que los individuos exhiben sus ornamentos o conductas ante parejas potenciales, para que estas seleccionen al mejor (Shuker, 2014). El primer tipo de selección explica la evolución de rasgos como tamaños corporales grandes, cuernos y en general estructuras para el ataque y la defensa asociadas con conductas agresivas, mientras que el segundo tipo de selección ha favorecido la aparición de ornamentos como colores muy vistosos, alas o colas muy largas,

papadas desarrolladas o cantos muy elaborados que hacen a los individuos más atractivos para sus potenciales parejas (Davies et al., 2012). La evolución de estos caracteres predominantemente en uno de los sexos genera variaciones en la morfología externa entre machos y hembras de una misma especie, resultando en el fenómeno conocido como dimorfismo sexual.

El **dimorfismo sexual** puede presentarse en términos de presencia o ausencia de ornamentos o estructuras para el combate, coloraciones más llamativas en uno de los sexos, o diferencias en el tamaño corporal y comportamiento. Los machos generalmente son el sexo más conspicuo; sin embargo, el sesgo del dimorfismo sexual puede variar por factores como la proporción de individuos de cada sexo en edad reproductiva dentro de las poblaciones o por la inversión de los roles de cuidado parental en ciertas especies (Clutton-Brock, 2007).

¿Porqué las hembras son las que seleccionan?

La evolución de la reproducción sexual trajo consigo la aparición de la **anisogamia** (Kodric-Brown & Brown, 1987). En plantas y animales la diferencia fundamental entre machos y hembras es el tamaño de sus gametos: mientras las hembras producen pocos gametos (huevos y óvulos) grandes, inmóviles y ricos en alimento, los machos producen gran cantidad de gametos (espermatozoides) muy pequeños, móviles y sin ningún tipo de recurso diferente al genético. Esta diferencia en tamaños hace que los gametos pequeños y móviles busquen a los grandes para “parasitar” los recursos que estos tienen una vez se lleve a cabo la fecundación (Parker et al., 1972). Una consecuencia de ello es que las hembras presenten tasas reproductivas bajas, mientras que los machos presentan tasas reproductivas muy altas, ya que estos podrán fertilizar huevos mucho más rápido que lo que tarda una hembra en producirlos. El éxito reproductivo en hembras sería aumentado, entonces, mediante la producción de huevos y descendencia, mientras que en los machos aumentará fertilizando muchas hembras diferentes. Adicionalmente, tras la formación del cigoto comienza el proceso de gestación y cuidado de las crías que en la mayoría de los casos va a estar a cargo de las hembras. Es así como en una

dinámica de selección sexual, las hembras serán por regla general el sexo que selecciona y los machos el sexo que compete para ser seleccionado.

¿Qué seleccionan las hembras? Las hembras buscarán los mejores recursos y/o genes para ellas y sus hijos (Davies et al., 2012). Enfocándonos en la selección de genes que indirectamente hacen las hembras al seleccionar ciertos caracteres sexuales secundarios se destacan dos hipótesis:

- 1. La hipótesis del hijo sexy:** En esta hipótesis, (Fisher, 1930) propone que la hembra selecciona machos con ciertos caracteres o despliegues sexuales simplemente porque son más atractivos. Los caracteres atractivos son indicadores de otras ventajas que pueden tener los machos que los portan en términos de selección natural. Por otra parte, si estos caracteres tienen alguna base genética, tanto el carácter como las ventajas asociadas a este pasarán a la siguiente generación de la misma forma que el gen implicado en la tendencia de elección de la hembra pasará a sus hijas. El carácter sexual secundario le dará entonces ventajas no solo reproductivas sino adaptativas al macho y la hembra tendrá descendencia masculina con estas dos ventajas y femenina con la tendencia a elegir los mismos caracteres elegidos por ella. Sin embargo, cuando el carácter hace que la supervivencia del individuo disminuya a pesar del atractivo sexual la selección hacia este carácter se paraliza.
- 2. La hipótesis del “hándicap” o de los buenos genes:** Bajo esta hipótesis propuesta por (Zahavi, 1975), los caracteres sexuales secundarios representan una desventaja para la supervivencia de los individuos en términos adaptativos. No obstante, las hembras prefieren estos caracteres precisamente porque estos son una señal honesta de la calidad genética de los machos, que aún con las desventajas que implica portarlos, pueden sobrevivir. Los machos solo presentarán estos caracteres “desventajosos” cuando sean de muy buena calidad. Así, las hembras seleccionan buenos genes para su descendencia, seleccionando como pareja solo a machos que desplieguen caracteres honestos que indiquen su calidad genética.

RIESGO DE EXTINCIÓN EN LAS ESPECIES

La extinción, considerada una de las amenazas más grandes a la biodiversidad actual, se define como la desaparición gradual de una especie o el final de un linaje reproductivo (Delord, 2007). Convencionalmente las extinciones pueden clasificarse en extinciones de fondo y extinciones masivas. Una **extinción de fondo** es una extinción terminal en la que desaparecen todos los miembros de una especie sin dejar descendencia y dejando sus nichos vacíos, nichos que serán ocupados por otras especies. Este tipo de extinción se relaciona con fuerzas biológicas como la selección natural, que lleva a que cierto número de especies desaparezca cada cierta cantidad de tiempo (millones de años) (Raup, 1994). Por su parte, una **extinción masiva** es un evento excepcional en el cual se pierde una gran cantidad de especies en un tiempo geológico muy corto, generalmente como respuesta a eventos catastróficos en los que se puede perder entre el 75% y el 95% de la biodiversidad (Raup, 1994). Se han registrado cinco extinciones masivas en la historia geológica del planeta causadas por eventos geológicos fuertes. En la actualidad estamos enfrentando una sexta extinción masiva, debido a la influencia de la especie humana sobre las demás especies del planeta (Barnosky et al., 2011). Los principales procesos que conducen a la extinción en la actualidad son: la pérdida de hábitat, la sobreexplotación, las especies introducidas y las cadenas de extinción (Purvis et al., 2000b).

Diferentes estudios han propuesto que, si bien todas las formas de vida se extinguirán en algún momento de su historia evolutiva, los patrones de extinción y amenaza no son aleatorios sino que dependen de rasgos morfológicos y conductuales que hacen que algunas especies sean más vulnerables que otras a extinguirse. Este fenómeno se conoce como selectividad (Jablonski, 2008a), e implica que la relación genealógica responde a una similitud fisiológica, ecológica u otros atributos que determinan la susceptibilidad a la extinción. Es decir, grupos mas cercanos filogenéticamente y por ende más parecidos genética, morfológica y fisiológicamente tendrán una vulnerabilidad similar (Raup, 1994). Existen dos tipos de variables que pueden explicar la variación del riesgo en especies y poblaciones:

factores biológicos intrínsecos y factores abióticos o geográficos extrínsecos (Bennett & Owens, 1997; Cardillo, 2003; Suhonen et al., 2014). Purvis *et al.*, (2000) y Jablonski (2008) encuentran que factores como el rango de distribución geográfica, la densidad poblacional, el nivel trófico, la especialización alimenticia, la habilidad de dispersión, el grado de dimorfismo sexual y el tamaño corporal son factores que se correlacionan con la probabilidad de extinción de las especies dependiendo del grupo taxonómico al cual pertenezcan (Cuadro 1). Ante la crisis de la biodiversidad que enfrentamos en la actualidad, entender los patrones de extinción de las especies y sus principales amenazas, está dentro de las metas más importantes en biología de la conservación (Graham et al., 2011; Suhonen et al., 2014).

Cuadro 1. Resumen de caracteres y rasgos de historia de vida que se relacionan de alguna forma con el riesgo de extinción en diferentes taxones animales. Modificado de (Purvis et al., 2000c)

Carácter / Rasgo	Dirección de la correlación con riesgo de extinción		
	Positiva	Negativa	No hay relación
Rango geográfico		Primates	
		Carnívoros	
		Aves	
Densidad poblacional		Reptiles	
		Primates	
		Carnívoros	
Nivel trófico	Primates		
	Carnívoros		
Dieta especializada	Dipteros		
Habilidad de dispersión		Insectos	
Especialización de hábitat	Reptiles		Insectos
	Aves		Aves
	Primates		
Tiempo generacional	Carnívoros	Aves	Primates
	Aves		Reptiles
Tamaño corporal	Primates	Aves	Reptiles
	Aves	Mamíferos	
	Dipteros		

Los estados de conservación propuestos por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) para construir sus listas rojas proveen un método poderoso para estudiar el riesgo de extinción de las especies (Arregoitia et al., 2013). En el presente estudio se utilizaron los estados de conservación de las especies de zigópteros como indicadores de riesgo de extinción para evaluar qué tipo de relación existe entre estas categorías y factores intrínsecos que han evolucionado por selección sexual en este grupo, el tamaño corporal, los índices de dimorfismo sexual y la estrategia reproductiva.

TAMAÑO CORPORAL: Un rasgo moldeado por una gran variedad de mecanismos evolutivos

El tamaño corporal, una de las características más favorecidas por la selección sexual en diversos grupos taxonómicos, es el resultado de fuerzas de selección que interactúan entre sí y actúan sobre los organismos. Dentro de estas fuerzas de selección se destacan, aparte de la selección sexual, la temperatura, la calidad de recursos, la fecundidad, la densidad poblacional, el tamaño del hábitat, la competencia y la latitud (Daufresne *et al.*, 2009; Amarillo-Suárez *et al.*, 2011; Bennett & Owens, 1997; Fisher & Owens, 2004; Cardillo, 2003). Dados estos antecedentes, se puede generar la predicción de que especies con tamaños corporales más grandes tengan un mayor riesgo de extinción. Por ejemplo, (Daufresne et al., 2009) registraron que en organismos acuáticos y ectotermos, el cambio climático afecta a los más grandes a nivel individual, poblacional y de comunidad. Por su parte, Arregoitia *et al.* (2013) encuentran que el tamaño corporal en mamíferos es un predictor de vulnerabilidad. No obstante, en grupos como las aves menos de la mitad de los estudios comparativos han encontrado una correlación positiva entre un tamaño corporal grande y el riesgo de extinción, y el resto de los estudios en este grupo biológico no han encontrado ningún tipo de relación (Fisher & Owens, 2004).

RASGOS MORFOLÓGICOS Y CONDUCTUALES BAJO SELECCIÓN SEXUAL

Los **índices de dimorfismo sexual** y la **estrategia reproductiva** son rasgos que también se encuentran bajo fuertes presiones de selección sexual y pueden relacionarse en alguna medida con la vulnerabilidad de las especies. Serrano-Meneses *et al.*, (2007) postulan que en odonatos diferentes estrategias reproductivas, es decir si las especies son o no territoriales, pueden promover cambios en el grado y la dirección de los índices de dimorfismo sexual. A este respecto, estudios en diferentes grupos taxonómicos encuentran una fuerte relación entre el nivel de dimorfismo sexual en coloración y tamaño y el riesgo de extinción de las especies utilizando información tanto de especies vivas como de especies ya extintas (Hasegawa & Arai, 2018; Martins et al., 2018). Teniendo en cuenta estos antecedentes, se esperaría encontrar una relación positiva del grado de dimorfismo sexual en tamaño y/o la estrategia reproductiva con el riesgo de extinción en caballitos del diablo; es decir, especies territoriales con un mayor grado de dimorfismo sexual serían más vulnerables a extinguirse si la selección sexual está representando una desventaja para el grupo.

LIBÉLULAS Y CABALLITOS DEL DIABLO (ODONATA)

En libélulas y caballitos del diablo (Odonata), la selección sexual ha jugado un papel importante en la evolución de diferentes tipos de caracteres como el tamaño, la coloración y algunos aspectos conductuales (Córdoba-Aguilar & Cordero-Rivera, 2008; Serrano-Meneses et al., 2008). Con respecto a rasgos específicos, los odonatos han desarrollado una variedad de comportamientos sexuales intrigantes, desde la eliminación y el desplazamiento de esperma por parte de los machos (Waage, 1979) hasta estrategias reproductivas alternativas, con ejemplos clásicos de especies territoriales y no territoriales dentro de este orden de insectos (Suhonen et al., 2008; Koenig, 2008). Estos caracteres intrínsecos pueden predecir la vulnerabilidad a la extinción de las especies. Por ejemplo, en odonatos, a pesar de que un tamaño grande en machos está asociado con una mayor

habilidad competitiva y por ende la obtención de mejores territorios y parejas reproductivas (Koenig, 2008), los costos relacionados con el crecimiento y el desarrollo larval, imponen una mayor presión selectiva para los individuos más grandes (i.e. Johansson et al., 2001; Stoks et al., 2008).

En cuanto al estado de conservación de los odonatos, (Clausnitzer et al., 2009) encuentran que una de cada diez especies de odonatos está en riesgo de extinción. Por su parte, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza ubica a 1500 especies de zigópteros en algún estado de conservación (IUCN, 2017), de las cuales un 3% están en peligro crítico, (CR), 3.2% en peligro (EN), 5.4% son vulnerables a la extinción (VU), 4.4% están casi amenazadas (NT), 56% están en baja preocupación (LC) y un 28% no tienen información suficiente para ser incluidas en alguna de las categorías previamente mencionadas (DD).

JUSTIFICACIÓN

Bajo el escenario de caracteres sexuales secundarios que suponen desventajas adaptativas para sus portadores, diversos trabajos han evaluado la relación existente entre la intensidad de selección sexual y el riesgo de extinción de las especies (Tanaka, 1996; Candolin & Heuschele, 2008; Hasegawa & Arai, 2018). La selección sexual puede promover indirectamente la extinción de poblaciones pequeñas al restringir su plasticidad fenotípica y ecológica, y la respuesta evolutiva de éstas, ante presiones de selección natural e incluso ante eventos catastróficos. Los individuos que están bajo selección sexual más intensa pueden ser más propensos a sufrir la extinción de sus poblaciones y/o especies, mientras que los que tienen una menor intensidad de este tipo de selección, persistirán (McLain et al., 1999; Kokko & Brooks, 2003; Hasegawa & Arai, 2018). Sin embargo, otros modelos sugieren que la selección sexual incrementa tasas de adaptación y permite la eliminación de genes deletéreos, protegiendo a las poblaciones de la extinción e incluso favoreciendo la especiación (Patridge, 1980; Hill, 1991; Arnqvist et al., 2000; Martins et al., 2018).

Se sabe que los detalles específicos de la ecología de un sistema de estudio determinarán si la selección sexual tiene un efecto positivo, negativo o ningún efecto sobre el riesgo de extinción de las especies (Martinez-Ruiz & Knell, 2017). Dados estos antecedentes, en el presente estudio se seleccionaron dos caracteres que han evolucionado en caballitos del diablo (Odonata: Zygoptera) bajo mecanismos de selección sexual: dimorfismo sexual en tamaño y estrategia reproductiva. Como no existe una tendencia que pueda ser generalizada a todos los grupos biológicos, se pretende responder si la selección sexual en este grupo de insectos está relacionada con un mayor o menor riesgo de extinción de las especies de Zygoptera. Se presenta también la puesta a prueba de esta idea, esto a manera de un manuscrito recién sometido para su publicación a una revista indizada de impacto en conservación.

Sobretiro artículo científico sometido.

**BODY SIZE, SEXUAL SIZE DIMORPHISM, MATING SYSTEM AND
EXTINCTION RISK IN DAMSELFLIES**

Running title: Extinction risk in damselflies

Catalina M. Suárez-Tovar¹; Maya Rocha-Ortega²; Alejandro González-Voyer²; Daniel
Gonzalez-Tokman³ & Alex Córdoba-Aguilar^{2,4}

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad
Universitaria 3000, C.P. 04510, Coyoacán, Distrito Federal, México.

²Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-275,
Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, C. P. 04510, Coyoacán, México D. F.

³CONACYT, Red de Ecoetología, Instituto de Ecología A.C., Carretera antigua a Coatepec
351, El Haya, 91070 Xalapa, Veracruz, México;

⁴Corresponding author: acordoba@iecologia.unam.mx

ABSTRACT

1. In a changing world impacted by anthropogenic activities and with extinction patterns that are non-random, it is increasingly urgent to identify the biological attributes that predispose species to extinction.
2. Using phylogenetic comparative methods and IUCN Red List categories as a proxy for vulnerability to extinction, we evaluated whether body size, sexual size dimorphism and/or mating system (territorial or non-territorial) are linked to extinction risk in 139 damselfly (Odonata: Zygoptera) species.
3. Threatened species of damselflies are on average larger than non-threatened species. However, we did not find a relationship between sexual size dimorphism or reproductive strategy and extinction risk.
4. Given the association between sexual size dimorphism and mating system with sexual selection, such selection does not seem to affect vulnerability to extinction in damselflies. Similar to vertebrates, a large size implies a higher viability costs for damselflies.

Key words: Damselflies, extinction risk, body size, mating system, dimorphism, IUCN

INTRODUCTION

Species richness is determined by the difference between speciation and extinction, the loss of species or reproductive lineages (Delord, 2007) in a given area across time (Jablonski 2008). Species' persistence times vary greatly, and extinction is non-randomly distributed along the tree of life (Purvis et al., 2000a), yet is often linked to morphological and behavioral traits that render some species more vulnerable than others (Jablonski, 2008b). An important goal in conservation biology is therefore the identification of particular traits that determine species' vulnerability to extinction (Purvis et al., 2000b; Jablonski, 2008). Documented examples of such traits are body size and life-history traits, as well as brain size in mammals, plumage coloration in birds and body size in freshwater crayfish, which are directly or indirectly related to extinction risk in each of these groups (Purvis et al., 2000b; Gonzalez-Voyer et al., 2016; Bland, 2017; Hasegawa & Arai, 2018).

Intrinsic or extrinsic factors determine species' abundance and vulnerability to extinction (Suhonen et al. 2014). On one hand, intrinsic factors include body size, behavior and in general life history traits (Purvis et al. 2000b; Cheung et al. 2005; Jablonski 2008). On the other hand, extrinsic or environmental factors include climate, landscape, food availability and natural disasters, but also anthropogenic events such as habitat disturbance, habitat loss, resources overexploitation, introduced species and climate warming (Purvis et al. 2000a; Benton 2009; Graham et al. 2011). Organizations such as the International Union for the Conservation of Nature (henceforth, IUCN), track changes over time in extrinsic factors that may affect vulnerability to extinction and provide a yearly assessment of species' vulnerability to extinction and, accordingly, help to set conservation policies (IUCN, 2012). Therefore IUCN categorizations are mainly based on extrinsic factors, namely population loss and decline of geographic range size (Mace et al., 2008; IUCN, 2012), despite the fact that intrinsic factors also play an important role.

Intrinsic factors that may affect vulnerability to extinction respond to a number of evolutionary mechanisms mainly related to natural and sexual selection (Raup 1994; McLain et al. 1999; Morrow & Trevor, 2003). Natural selection favors the evolution of traits that increase species' survival and also remove traits that do not confer any advantage under

certain environmental conditions (Futuyma 2005). Sexual selection, on the other hand, favors traits that increase individuals' reproductive success even if such traits impair survival, as such traits are often costly to produce and maintain (Tanaka 1996; Candolin & Heuschele 2008). The rapid and drastic changes due to climate change and habitat degradation have placed many species at risk as most populations are unable to adapt fast enough. In this scenario, costly sexually-selected traits or mating systems put an additional burden on individuals that are unable to cope with rapid environmental change, and thus strong sexual selection may exacerbate vulnerability to extinction (Fisher, 1930; Zahavi 1977; Kotiaho et al. 1998; Futuyma 2005; Candolin & Heuschele 2008).

Sexual size dimorphism (SSD) frequently results from sexual selection, at least partly (Fairbairn et al., 2007). SSD is the result of positive selection for larger size in one sex due to an associated mating advantage (Weatherhead 1987). However, the benefits gained from the higher reproductive success associated with larger size could be balanced by negative natural selection against large size due to survival disadvantages (Weatherhead 1987; Hasegawa & Arai 2018). In this way, and in general terms, SSD degree would reflect sexual selection intensity within a species, while the average body size of a species would reflect the condition favored by natural selection (bigger or smaller individuals), despite genomic conflict between males and females that affect the average species body size (Blanckenhorn et al., 2007). In general terms, natural selection penalizes large sizes that are related to occupation of higher trophic levels, slower reproductive rates and lower population densities, which are conditions that usually result in lower recovery rates in populations facing strong anthropogenic pressures (Bennett & Owens 1997; Fisher & Owens 2004; Cardillo 2003). Thus, when responding to natural and sexual selection, body size and related traits could be good indicators of species' vulnerability.

Our understanding of extinction patterns of insects has lagged behind compared to that of other groups. This is paradoxical as more than half of all multicellular organisms are insects, with uncertain richness estimates that go from 2 to more than 10 million species (Mayhew 2007). Besides this, insects are the taxa with the highest extinction rate of all organisms (Stork 2010). Unfortunately, conservation strategies applied to insects are based on rates and attributes originally calculated for vertebrates and plants, which are groups that

respond to environmental threats in very different ways (Dunn 2005). Our efforts to understand morphological or ecological factors predisposing insect species to high extinction risk are just commencing (Mattila et al. 2008; Powney et al. 2015; Bland 2017). Thus, identifying these predisposing traits is needed to develop accurate and species-specific conservation strategies (revised in New, 2012).

Odonates (Anisoptera or dragonflies, and Zygoptera or damselflies) are one insect order whose conservation initiatives have gained momentum in the last decade (Clausnitzer et al. 2009 ; Kalkman et al. 2018). Compared to other animals, odonates are relatively well known in ecological and behavioral terms, and have actually served as textbook examples of natural and sexual selection (Bybee et al. 2016). Among odonates, damselflies have a large morphological and behavioral diversity in body size, SSD patterns and mating systems, namely territorial and non-territorial species, whereby males of territorial species defend a riverine area that usually contains oviposition substrates that are exchanged for matings, while males of non-territorial species do not defend such resources but look for females actively in aquatic areas (Suhonen et al. 2008; Córdoba-Aguilar & Cordero-Rivera 2008; Serrano-Meneses et al. 2008). Thus, this diversity allows for analyses of the relationship between sexually selected traits (i.e SSD and mating strategies), naturally-selected traits (i.e average body size) and extinction risk.

Our aim in this paper is to analyze if there is a relationship between extinction risk with body size, SSD and /or mating system among damselfly species. Following the assumption that sexually-selected traits may become disadvantageous under current contexts of rapid environmental changes, we predict that larger species with greater SSD and territorial species are at greater risk of disappearing. Regarding SSD, if both monomorphic and dimorphic species are equally distributed in the different risk categories, we could assume that there is no relationship between sexual dimorphism bias and the extinction risk of the species. If we do not find a relationship of these variables with the risk categories of the species, evolutionary mechanisms different to sexual selection could be leading species extinction process in damselflies. Comparative methods are powerful tools that allow a correlation between species' traits and extinction patterns at a macroevolutionary level (e.g.

Purvis et al., 2000a; Fisher & Owens, 2004; Arregoitia et al., 2013; Gonzalez-Voyer et al., 2016; Hasegawa & Arai, 2018). We used this methodological approach to evaluate how body size, SSD and mating systems are linked to extinction risk in 139 damselfly species using IUCN's Red List categories (IUCN, 2017) as proxies of extinction risk (e.g Bennett & Owens, 1997; Purvis et al., 2000a; Morrow & Pitcher, 2003; Fritz et al., 2009; Arregoitia et al., 2013; Gonzalez-Voyer et al., 2016).

MATERIALS AND METHODS

Dataset

Selection of evaluated taxa was done thinking about covering the largest number of species located in the different IUCN red list categories, nevertheless this selection was limited to species found in the different visited collections. In total, we measured 989 adult individuals of 139 damselfly species. In most cases, males and females of each species were measured. When it was possible we measured five males and five females of each species, but when it was not possible, we measured the number of males and females available in each visited collection. Collections visited were: Colección Nacional de Insectos of the Instituto de Biología UNAM (CNIN), Entomological Collection of the Instituto de Ecología A.C (IEXA), Instituto de Ciencias Naturales of the Universidad Nacional de Colombia (ICN), Museo de Historia Natural of the Universidad de los Andes, Bogotá-Colombia (ANDES), Arthropod Collection of the State of California (CSCA) and personal Collection of Rosser W. Garrison (RWG)

Extinction risk

Several studies have used IUCN's Red List categories (IUCN, 2017) as proxies of extinction risk for different taxonomic groups (e.g Bennett & Owens, 1997; Purvis et al., 2000a; Morrow & Pitcher, 2003; Fritz et al., 2009; Arregoitia et al., 2013; Gonzalez-Voyer et al., 2016). We therefore used these categories to study extinction risk in our examined group. The selected species are distributed in the IUCN risk categories as follows: eight species are Critically Endangered (CR), 16 species are in Endangered (EN), 33 species are Vulnerable (VU), 28 species Near Threatened (NT) and 54 species are Least Concern (LC)

(IUCN 2017) (see Suppl.material 1 Table 1). We did not consider species classified in the DD category. Due to the fairly unequal representation of species across the IUCN risk categories, we combined some of them to construct three categories: threatened species (TH) (i.e., CR, EN, and VU categories) as species facing a perceived threat of extinction, near threatened species (NT) as species with intermediate risk and species at lower risk or not threatened (NO) (i.e., LC category). In this way, we were able to compare the three highest threat categories of the IUCN as one group of threatened species, against those two categories whose species face less prominent threats (NT and LC).

Body size

We used four measurements traditionally regarded as body size estimators in Odonata (Serrano-Meneses et al. 2008): body length (from the top of head to the end of the cerci), head width and length of fore and hind right wings (from the starting point of the costal vein to the meeting point of radius anterior vein -RA- with the wing margin). These morphological traits are determined when the larvae emerge and no longer change throughout adult life (Serrano-Meneses et al. 2007; McCauley 2010). We also calculated body mass to summarize some of these size estimators in a single measurement. We used the formula $\log(1 + ((body\ length * head\ width) / 2))$ (modified from Rocha-Ortega et al., 2017) to estimate the mass. Measures were obtained from digital pictures taken with a Canon EOS REBEL T6 18.0 Megapixels camera and an EPSON Perfection V550Photo Scanner. We measured the four selected morphometric traits from the recorded digital pictures using the Image J software v1. (Schneider et al. 2012). For each species, each trait was measured for five males and five females. Three repetitions of each measurement were taken for each variable per individual and then averaged. We used a species average for each body size estimate. All size measurements were log -transformed for subsequent analyses.

Sexual size dimorphism

Body size and mass, sexual dimorphism indexes were calculated for 90 species, since both males and females were only examined for 90 out of the 139 species surveyed in the collections. We used the following formula for both body size and mass (SSD):

$$SSD = \log_{10} (male\ size) - \log_{10} (female\ size)$$

(Serrano-Meneses et al. 2008)

For the SSD calculation we used measurements of body length, head width, fore wing length, hind wing length and body mass to replace "male size" and "female size" in the formula to obtain a sexual dimorphism index for each measurement (see Suppl. material1 Table 2). For statistical analyses, we used SSD absolute values to consider only the presence of dimorphism in the species instead of the dimorphism bias in the different species.

Mating System

Species were classified into territorial or non-territorial based on the literature (Córdoba-Aguilar & Cordero-Rivera, 2008; Moody, 2009; Romo-Beltrán et al., 2009; Swillen et al., 2009; Sánchez-Herrera & Realpe, 2010; Sherrat et al., 2011; Guillermo-Ferreira & Del-Claro, 2012; Beatty et al., 2015; Nava-Bolaños et al., 2016). Twenty-three species, for which data were not available in the literature, were classified based on our field-based experience (A. Córdoba-Aguilar's unpublished data). Thus, we were able to categorize 48 species as non-territorial (N) and 27 as territorial (T) (see Suppl. Material 1 Table 3).

Phylogenetic data

We used phylogenetic comparative methods to control for shared evolutionary history among species (Felsenstein, 1985). We used the super-tree of Zygoptera species (Dijkstra et al., 2014), which we cropped to include species for which we had data using Phylomatic Version 3 (Webb & Donoghue 2005). For the resulting phylogenetic tree (Fig. 1) families were dated in Phylocom (Webb et al., 2008) using the *bladj* algorithm based on divergence dates proposed by Davis et al., (2011). Analyses with phylogenetic correction were made for body size, SSD and body mass with the *picante*, *ape*, *phytools*, *geiger* and *nlme* R packages implemented in R version 3.4.0 (R Core Team, 2018).

Phylogenetic signal

We estimated the phylogenetic signal of our different estimates of body size based on the maximum likelihood estimate of K (Blomberg et al. 2003) as implemented in the *phytools* R package (Revell 2012). K is measured on the interval $0, \infty$. When K equals 1, the evolution follows a Brownian model, while K values greater than 1 indicate that the species are more similar than would be expected under a Brownian model (high phylogenetic signal)

and when K approaches 0 there is no phylogenetic signal, that is, closely related species are as different as distantly related species. (Blomberg et al., 2003). To determine if the K values obtained were significantly different from zero, we performed a likelihood ratio test that compares between the adjusted model and a model in which $k = 0$ is forced.

Ordinal Models

Phylogenetically corrected models with ordinal response variables, which violate assumptions of normality of residuals, can only be analyzed in a Bayesian framework (Pagel & Meade, 2006; de Villemereuil et al., 2012). We therefore used the *MCMCglmm* package (Hadfield 2010), which adjusts generalized linear mixed models using Monte Carlo Markov chains. This methodology includes phylogenetic information by generating covariance matrices calculated from the branch lengths of our phylogeny.

We examined the evolutionary relation between body size, body mass and sexual dimorphism index (explicative variables) with the three-extinction risk categories (response variable) using Ordinal Phylogenetic Generalized Linear Mixed Models (PGLMM). As our response variable is categorical, we modeled our three categories as an ordinal response (family = “ordinal”). For the priors, we fixed the residual variance to 1 (R-component, $V = 1$, $\text{fix} = 1$) and the random effect variance was set to 1 (G-component: $V = 0.2$, $\text{nu} = 1$, $\text{alpha.mu}=0$) (Hadfield course notes, 2018). Changes in prior values had little effect on the posterior estimates. We ran the chain for 100,000 iterations, thinning of 20, and burn-in of 20,000. Diagnostic plots of the Markov chains (Suppl. material 2) were used to visually verify convergence. Effective sample sizes for all parameters were between 116-4,000. Standard interpretation of an ordinal regression coefficient is that for a unit increase in the predictor (body size), the response variable (extinction risk) is expected to change by its respective regression coefficient in the ordered probit scale (Gonzalez-Voyer et al. 2016). We show p -values (p MCMC) and posterior probabilities of the slope estimates (β) with 95% credible intervals (95% CI) for significant results of ordinal regressions. We made boxplots to observe the distribution of the variables that resulted with significant statistical relationship values when relating them to extinction risk in ordinal regressions analyses. Referring to the distribution of sexual dimorphism bias, we made barplots to observe trends within each risk

category. These graphs were made using *ggplot* package in R version 3.4.0 (R Core Team, 2018).

Mating system and its relationship with the extinction risk categories was also evaluated in 72 species with a Fisher test from a contingency table of three columns and two rows that correspond to the threat categories TH, NT and NO, as well as to Territorial (T) and Non-territorial (N) mating systems. Phylogeny was not included because response and explanatory variables were categorical, and phylogenetic models used for quantitative explanatory variables are not adjusted in this case. All analyzes were performed in R version 3.4.0 (R Core Team 2018).

RESULTS

All size estimators presented K-values greater than one and values were relatively similar across the different measures.: Body length $K= 1.03$, head width $K= 1.45$, forewing length $K= 1.26$, hindwing length $K= 1.28$ and body mass $K=1.26$. All these values indicate the existence a high phylogenetic signal and, in all cases, p values obtained were significant, which indicates that K values for each estimator are significantly different from zero.

We found a significant association between vulnerability to extinction and head width (pMCMC= 0.02 $\beta =4.40$, 95% CI=0.96- 8.13), fore wing length (pMCMC= 0.04 $\beta =2.71$, 95% CI=0.11- 5.18), hind wing length (pMCMC = 0.04 $\beta =2.55$, 95% CI=0.06- 5.07) and body mass (pMCMC =0.03 $\beta =8.96$, 95% CI=0.96- 17.2), but not for body length (pMCMC=0.07) in the phylogenetic ordinal regressions. This means that most size estimators are associated with extinction risk in damselflies. Despite the large variance of data within each risk category, species with larger sizes appear to have higher vulnerability to extinction (Fig. 2). This tendency is supported by p-values of ordinal models mentioned above and can be observed in the assembled super tree where we mapped body mass and we can differentiate large species (yellow to red) in higher threatened categories opposite to smaller species (blue scales) associated with lowest risk categories (Fig. 1).

Absolute values of SSD indexes on the other hand did not have a significant relationship with extinction risk categories using different size estimators: SSD body length

(pMCMC= 0.74), SSD head width (pMCMC= 0.48), SSD forewing length (pMCMC= 0.24), SSD hindwing length (pMCMC = 0.27) and SSD body mass (pMCMC =0.61). A visual inspection of Figure 3 supports this, since species with female or male biased dimorphism are not grouped in the highest extinction risk categories. However, both dimorphic and monomorphic species are equally distributed in the different risk categories (Fig. 3). This suggests that there is no relationship between sexual size dimorphism and extinction risk in evaluated species.

Regarding mating system, no relationship was found between this variable and species extinction risk category (Fisher-test: 1.46 f.d = 2 p = 0.53). Thus, the presence of a territorial or non-territorial behavior does not affect vulnerability to extinction according to this data.

DISCUSSION

Global and local scale analyses of vertebrates suggest that larger species generally are more vulnerable to extinction (Bennett & Owens 1997; Fritz et al. 2009). However, to date it remains unclear whether this is also the case for insects. Here we present evidence of a significant relationship between extinction risk and body size, but not with SSD or mating system. Given the link between sexual selection and the latter two variables in damselflies and other insects (Serrano-Meneses et al., 2008; Suhonen et al., 2008; Córdoba-Aguilar & Cordero-Rivera, 2008), our results suggest that extinction risk in damselflies is not related to sexual selection. However, it seems that larger size leads to a higher vulnerability. This result is congruent with those obtained in mammals (Fritz et al. 2009), birds (Gaston & Blackburn 1995) and fishes (Olden et al. 2007). In these taxa, it has been shown that body size predicts vulnerability to extinction. In addition to mentioned results, which were acquired using ordinal regressions, an additional inspection of size evolution and its relation with the extinction risk in the evaluated taxa allow us to rescue some interesting aspects: for example, body mass, as mapped in our assembled super tree, indicates that the largest species always fall within the threatened category, and although there are also small species in this group, we do not observe the opposite pattern for the non-threatened species, since we do not find any large species within the lowest risk categories (Fig. 1).

Why does a larger body size increase vulnerability to extinction in damselflies? Reaching a large size requires a longer developmental period which increases individuals' vulnerability to different threats when searching for food (i.e. being more exposed to predators; (Anholt, 2008) or waiting for good times to emerge as adults. These processes are known to reduce population sizes even before individuals reach their reproductive stage (i.e. Waller & Svensson 2017). At the individual level, a large body size can be negatively selected, as during of rainy season periods when foraging is not possible because flight capacity and attack accuracy (indispensable to catch the prey) is reduced in adults that live in rainy environments (Anholt, 2008). Interestingly, at a macroevolutionary level, selection for a large size could decrease diversification rates as body length increases (Waller & Svensson 2017).

The fact that neither SSD nor mating system (both potential proxies for the intensity of sexual selection) showed a significant relationship with extinction risk leads us to conclude that vulnerability to extinction is not affected by sexual selection. Although body size has been considered by some authors as a trait affected by sexual selection in damselflies (Serrano-Meneses et al., 2007; Córdoba-Aguilar & Cordero-Rivera 2008), it is important to consider that in insects adult body size depends mostly on environmental factors affecting larval (or immature stages) development (Johansson et al. 2001; Stoks et al. 2008). Therefore, a larger damselfly would grant reproductive advantages to adults, but reaching these larger sizes would be responding to evolutionary mechanisms different to sexual selection, since adult size depends mainly on the conditions larvae face during development (Waller & Svensson, 2017). In this case, it is possible that other variables such as coloration, complex reproductive behaviors or population sex ratio, which also result from sexual selection mechanisms, could show different relationships with extinction risk. These variables need to be investigated in the future.

Our results deserve some discussion in terms of what damselflies species are currently facing. Environmental changes accelerated by human action imply that the costs of growth, development and maintenance of large size escalate. For predatory insects such as

damselflies, anthropogenic impact may reduce prey size and number, driving bigger damselfly species more vulnerable to starvation compared to small species. Although there is no data on prey selectivity in damselflies, it is known that prey availability is a key factor to complete larval development (*e.g.* Johansson et al. 2001). This and other factors related to carrying capacity of altered ecosystems could affect large damselflies species. Little is known of the balance that would result from the evolutionary mechanisms selecting for and against a larger body size in damselflies in a context of anthropic change. Our results suggest that in the face of sudden environmental degradation such as what is prevailing now, large species of damselflies are more likely to become extinct.

It is important to consider that the conservation status proposed by the IUCN includes population density and environmental factors (IUCN, 2012). Given this general role, these ecological and population factors should be studied in detail to elucidate whether they are linked to extinction risk in our study species. We acknowledge that the taxonomic level that we use to find relationships between intrinsic traits and extinction risk in damselflies is too broad and maybe does not allow us to include factors such as the ecology of each species. Therefore, a species-specific focus may be used instead in further studies. One example of this approach is the role of riparian vegetation for species persistence in damselflies (Júnior et al. 2015) as this is a vulnerability factor.

ACKNOWLEDGEMENT

This article is a requirement to obtain the Master degree in Biological Sciences, in the field of Evolutionary Biology, of Posgrado en Ciencias Biológicas at Universidad Nacional Autónoma de México. Authors thank the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, as well as CONACYT for scholarship number 615594 to CMS-T. We thank Carlos Sarmiento, Fernando Fernández, Emilio Realpe, Rodolfo-Novelo Gutiérrez, and Enrique González Soriano, for access and orientation in biological collections of México and Colombia. Rosser W. Garrison and Natalia von Ellenrieder for facilitating the visit to their personal collection and to California State collection of Arthropods (CSCA) in the CDFR (California Department of Food and Agriculture), Sacramento, California. To Klass-Douwe Dijkstra for providing us with the files of the Zygoptera phylogeny that was the basis for assembling our

supertree, and to Melissa Sánchez Herrera for reviewing topology of the obtained supertree. To Javier Pérez López for his help with graphical scripts. This paper was funded by a DGAPA UNAM grant number IN206618.

REFERENCES

- Anholt, B., 2008. Fitness landscapes, mortality schedules, and mating systems, in: *Dragonflies and Damselflies. Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press, Oxford, p. 290.
- Arregoitia, L.D., Blomberg, S., Fisher, D., 2013. Phylogenetic correlates of extinction risk in mammals: species in older lineages are not at greater risk. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 280, 20131092.
- Beatty, C., Andrés, J., Sherratt, T., 2015. Conspicuous Coloration in Males of the Damselfly *Nehalennia irene* (Zygoptera: Coenagrionidae): Do Males Signal Their Unprofitability to Other Males? *PloS one* 10, e0142684.
- Bennett, P., Owens, I.P., 1997. Variation in extinction risk among birds: chance or evolutionary predisposition? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 264, 401–408.
- Benton, M., 2009. The Red Queen and the Court Jester: Species Diversity and the Role of Biotic and Abiotic Factors Through Time. *Science* 323, 728–732.
- Bland, L., 2017. Global correlates of extinction risk in freshwater crayfish. *Animal Conservation* 20, 532–542.
- Blomberg, S., Garland, T., Ives, A., 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57, 717–745.
- Bybee, S., Córdoba-Aguilar, A., Duryea, M., Futahashi, R., Hansson, B., Lorenzo-Carballea, M., Schilder, R., Stoks, R., Suvorov, A., Svensson, E., Swaegers, J., Takahashi, Y., Watts, P., Wellenreuther, M., 2016. Odonata (dragonflies and damselflies) as a bridge between ecology and evolutionary genomics. *Frontiers in zoology* 13, 46.
- Candolin, U., Heuschele, J., 2008. Is sexual selection beneficial during adaptation to environmental change? *Ecology & Evolution* 23, 446–452.

- Cardillo, M., 2003. Biological determinants of extinction risk: why are smaller species less vulnerable? *Animal Conservation* 6, 63–69.
- Cheung, W.W., Pitcher, T., Pauly, D., 2005. A fuzzy logic expert system to estimate intrinsic extinction vulnerabilities of marine fishes to fishing. *Biological Conservation* 124, 97–111.
- Clausnitzer, V., Kalkman, V., Ram, M., Collen, B., Baillie, J.E., Bedjanic, M., Darwall, W.R., Dijkstra, K., Dow, R., Hawking, J., Karube, H., Malikova, E., Paulson, D., Schütte, K., Suhling, F., Villanueva, R., von Ellenrieder, N., Wilson, K., 2009. Odonata enter the biodiversity crisis debate: The first global assessment of an insect group. *Biological Conservation* 142, 1864–1869.
- Córdoba-Aguilar, A., Cordero-Rivera, A., 2008. Cryptic female choice and sexual conflict, in: *Dragonflies and Damselflies Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press, New York, p. 390.
- Davis, R., Nicholson, D., Saunders, E., Mayhew, P., 2011. Fossil gaps inferred from phylogenies alter the apparent nature of diversification in dragonflies and their relatives. *BMC Evolutionary Biology* 11, 252.
- Delord, J., 2007. The nature of extinction. *Studies in History and Philosophy of Science* 38, 656–667.
- Dijkstra, K., Kalkman, V., Dow, R., Stokvis, F., Van Tol, J., 2014. Redefining the damselfly families: a comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata). *Systematic Entomology* 39, 68–96. <https://doi.org/10.1111/syen.12035>
- Dunn, R., 2005. Modern Insect Extinctions, the Neglected Majority. *Conservation Biology* 19, 1030–1036.
- Felsenstein, J., 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125, 1–15.
- Fisher, D., Owens, I.P., 2004. The comparative method in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 19, 391–398.
- Fisher, R., 1958. *The genetical theory of natural selection*, 2nd edition. ed. New York: Dover.

- Fritz, S., Bininda-Emonds, O., Purvis, A., 2009. Geographical variation in predictors of mammalian extinction risk: big is bad, but only in the tropics. *Ecology letters* 12, 538–549.
- Futuyma, D., 2005. Natural Selection and Adaptation, in: *Evolution*. Sinauer associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts U.S.A., p. 603.
- Gaston, K., Blackburn, T., 1995. Birds, body size and the threat of extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 347, 205–212.
- Gonzalez-Voyer, A., González-Suárez, M., Vilá, C., Revilla, E., 2016. Larger brain size indirectly increases vulnerability to extinction in mammals. *Evolution* 70, 1364–1375.
- Graham, N.A., Chabanet, P., Evans, R., Jennings, S., Letourneur, Y., MacNeil, M., McClanahan, T., Öhman, M., Polunin, N.V., Wilson, S., 2011. Extinction vulnerability of coral reef fishes. *Ecology Letters* 14, 341–348.
- Guillermo-Ferreira, F., Del-Claro, K., 2012. Territoriality and male-biased sexual size dimorphism in *Argia reclusa* (Odonata: Zygoptera). *acta ethologica* 15, 101–105.
- Hadfield, J., 2010. MCMC methods for multiresponse generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package. *Journal of Statistical Software* 33, 1–22.
- Hadfield, J., 2018. MCMCglmm Course Notes.
- Hasegawa, M., Arai, E., 2018. Sexually dimorphic swallows have higher extinction risk. *Ecology and Evolution* 8, 992–996. <https://doi.org/10.1002/ece3.3723>
- IUCN, 2017. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-3.
- IUCN, 2012. Red List Categories and Criteria: Version 3.1., Second Edition. ed. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Jablonski, D., 2008. Extinction and the spatial dynamics of biodiversity. *PNAS* 105, 11528–11535.
- Johansson, F., Stoks, R., Rowe, L., De Block, M., 2001. Life history plasticity in a damselfly: effects of combined time and biotic constraints. *Ecology* 82, 1857–1869.
- Júnior, P.D., Batista, J., Cabette, H.S., 2015. Community assembly of adult odonates in tropical streams: an ecophysiological hypothesis. *PloS one* 10, e0123023.

- Kalkman, V., Boudot, J., Bernard, R., De Knijf, G., Suhling, F., Termaat, T., 2018. Diversity and conservation of European dragonflies and damselflies (Odonata). *Hydrobiologia* 811, 269–282.
- Kotiaho, J., Alatalo, R., Mappes, J., Nielsen, M., Parri, S., Rivero, A., 1998. Energetic costs of size and sexual signalling in a wolf spider. *Proceedings of the Royal Society B* 265, 2203–2209.
- Mace, G., Collar, N., Gaston, K., Hilton-Taylor, C.R.A.I., Akçakaya, H., Leader-Williams, N.I.G.E., Stuart, S., 2008. Quantification of extinction risk: IUCN's system for classifying threatened species. *Conservation Biology* 22, 1424–1442.
- Mattila, N., Kotiaho, J., Kaitala, V., Komonen, A., 2008. The use of ecological traits in extinction risk assessments: A case study on geometric moths. *Biological Conservation* 141, 2322–2328.
- Mayhew, P., 2007. Why are there so many insect species? Perspectives from fossils and phylogenies. *Biological Reviews* 82, 425–454.
- McCauley, S., 2010. Body size and social dominance influence breeding dispersal in male *Pachydiplax longipennis* (Odonata). *Ecological Entomology* 35, 377–385.
- McLain, D., Moulton, M., Sanderson, J., 1999. Sexual selection and extinction: The fate of plumagedimorphic and plumage-monomorphic birds introduced onto islands. *Evolutionary Ecology* 1, 549–565.
- Moody, D., 2009. Mating Behavior and Male Territoriality in *Enallagma vesperum* (Odonata: Coenagrionidae) on Ponds in Ohio and Northern Michigan. *The Ohio Journal of Science* 109, 67–70.
- Morrow, E., Pitcher, T., 2003. Sexual selection and the risk of extinction in birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270, 1793–1799.
- Nava-Bolaños, A., Sánchez-Guillén, R., Munguía-Steyer, R., Córdoba-Aguilar, A., 2016. Isolation barriers and genetic divergence in non-territorial *Argia* damselflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 120, 804–817.
- New, T., 2012. *Insect conservation: past, present and prospects*. Springer Science & Business Media.

- Olden, J., Hogan, Z., Vander Zanden, M., 2007. Small fish, big fish, red fish, blue fish: size-biased extinction risk of the world's freshwater and marine fishes. *Global Ecology and Biogeography* 16, 694–701.
- Powney, G., Cham, S.S.A., Smallshire, D., Isaac, N.J., 2015. Trait correlates of distribution trends in the Odonata of Britain and Ireland. *PeerJ* 3:e1410.
- Purvis, A., Agapow, P., Gittleman, J., Mace, G., 2000a. Nonrandom extinction and the loss of evolutionary history. *Science* 288, 328–330.
- Purvis, A., Gittleman, J., Cowlshaw, G., Mace, G., 2000b. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society B* 267, 1947–1952.
- Purvis, A., Jones, K., Mace, G., 2000c. Extinction. *BioEssays* 22, 1123–1133.
- R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria.
- Raup, D., 1994. The role of extinction in evolution. *PNAS* 91, 6758–6763.
- Revell, L., 2012. Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3, 217–223.
- Romo-Beltrán, A., Macías-Ordóñez, R., Córdoba-Aguilar, A., 2009. Male dimorphism, territoriality and mating success in the tropical damselfly, *Paraphlebia zoe* Selys (Odonata: Megapodagrionidae). *Evolutionary Ecology* 23, 669–709.
- Sanchez-Herrera, M., Realpe, E., 2010. Population structure of *Polythore procera* at a Colombian stream (Odonata: Polythoridae). *International Journal of Odonatology* 13, 27–37.
- Schneider, C., Rasband, W., Eliceiri, K., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods* 9, 671.
- Serrano-Meneses, Azpilicueta-Amorín, M., Székely, T., Córdoba-Aguilar, 2007. The development of sexual differences in body size in Odonata in relation to mating systems. *European Journal of Entomology* 104, 453–458.
- Serrano-Meneses, M., Córdoba-Aguilar, A., Székely, T., 2008. Sexual size dimorphism: patterns and processes, in: *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press, p. 290.

- Sherrat, T., Hassal, C., Laird, R., Thompson, D., 2011. A comparative analysis of senescence in adult damselflies and dragonflies (Odonata). *Journal of Evolutionary Biology* 24, 810–822. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02222.x>
- Shipley, B., 2016. Cause and correlation in biology: a user's guide to path analysis, structural equations and causal inference with R. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Soberón, J., Medellín, R., 2007. Categorization Systems of Threatened Species. *Conservación Biology* 21, 1366–1367.
- Stoks, R., Johansson, F., De Block, M., 2008. Life-history plasticity under time stress in damselfly larvae, in: *Dragonflies and Damselflies. Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press, Oxford, pp. 39–51.
- Stork, N., 2010. Re-assessing current extinction rates. *Biodiversity and Conservation* 19, 357–371.
- Suhonen, J., Korkeamäki, E.S., Salmela, J., Kuitunen, M., 2014. Risk of local extinction of odonata freshwater habitat generalists and specialists. *Conservation Biology* 28, 783–789.
- Suhonen, J., Rantala, M., Honkavaara, J., 2008. Territoriality in odonates, in: *Dragonflies and Damselflies. Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press, Oxford, p. 290.
- Swillen, I., De Block, M., Stoks, R., 2009. Morphological and physiological sexual selection targets in a territorial damselfly. *Ecological Entomology* 34, 677–683.
- Tanaka, Y., 1996. Sexual Selection Enhances Population Extinction in a Changing Environment. *Journal of Theoretical Biology* 180, 197–206.
- Waller, J., Svensson, E., I., 2017. Body size evolution in an old insect order: No evidence for Cope's Rule in spite of fitness benefits of large size. *Evolution* 71, 2178–2193.
- Weatherhead, P., 1987. Natural selection and sexual selection on body size in red-winged blackbirds. *Evolution* 41, 1401–1403.
- Webb, C., Ackerly, D., Kembel, S., 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24, 2098–2100.
- Zahavi, A., 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology* 67, 603–605.

Figures

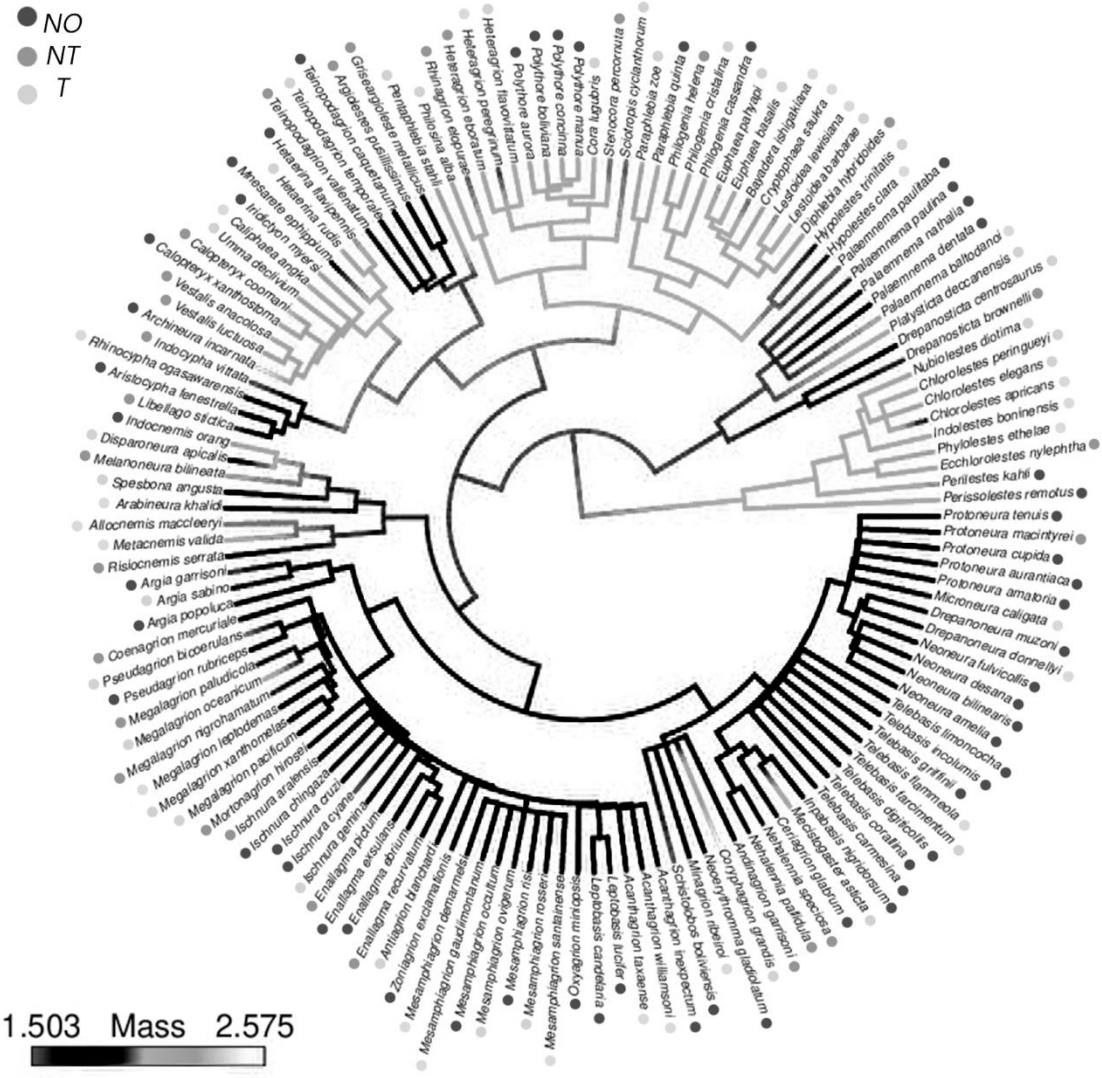


Figure 1. Super tree assembled from the phylogeny hypothesis of Dijkstra et al., (2014). Gray scale shows the calculated mass and the extinction risk of evaluated species. Risk extinction categories are indicated. Black: not Threatened (NO); dark gray: near Threatened (NT); light gray: threatened (TH). Body mass was mapped, including large species (light gray to white) in higher threatened categories and smaller species (dark gray-black) associated with lowest risk categories.

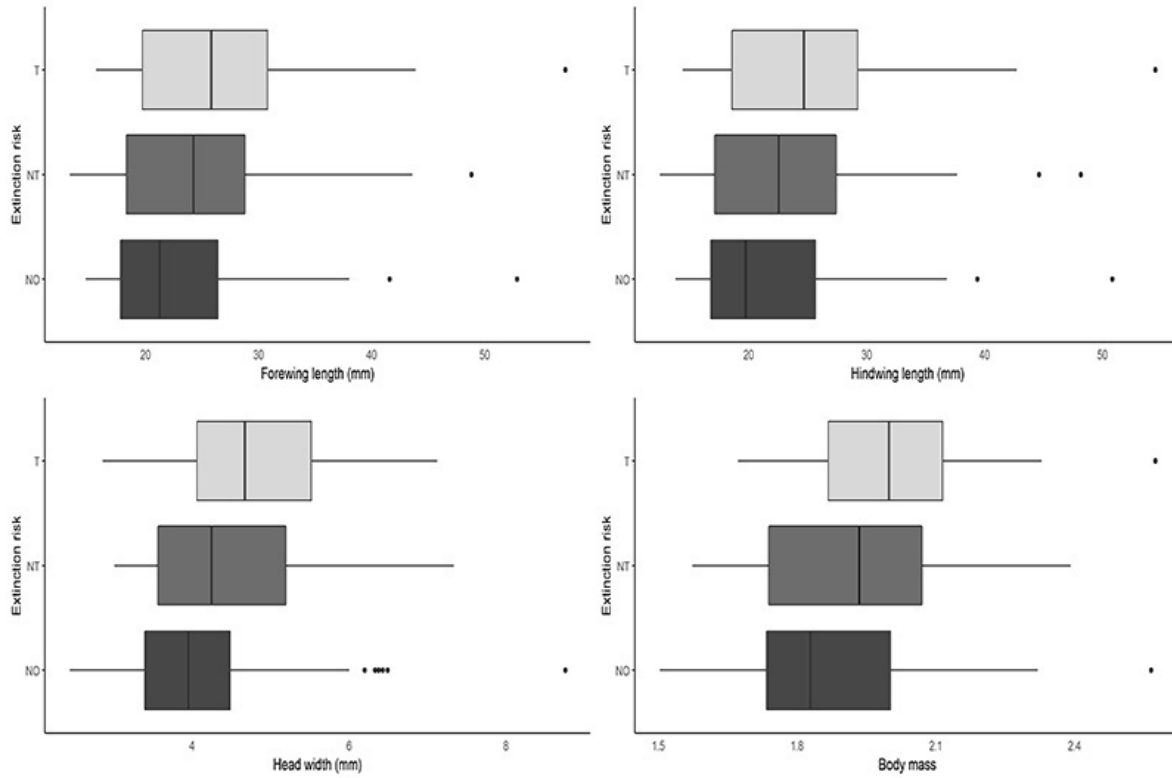


Figure 2. Variables distribution that resulted with significant statistical relationship values when relating them to extinction risk in ordinal regressions analyses. Boxes represent median and quartiles 1 and 3 of data, whiskers represent maximum and minimum values and the circles represent outliers. Not Threatened (NO), Near Threatened (NT) and Threatened (TH).

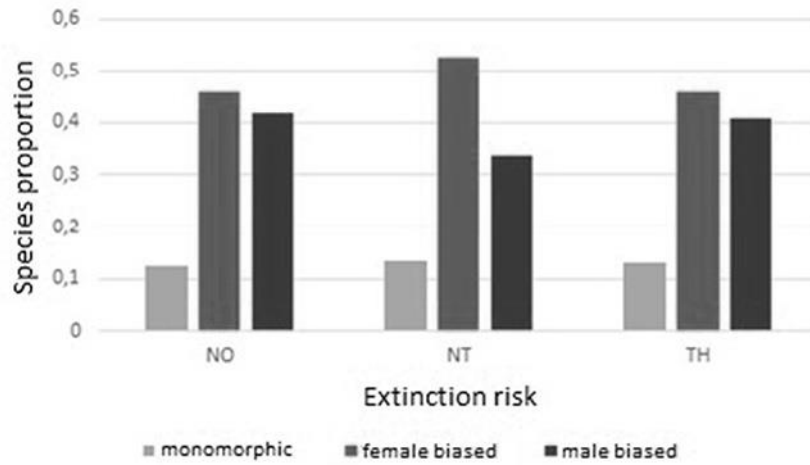


Figure 3. Proportion of species with different types of dimorphism or monomorphism within each of the extinction risk category studied: Not Threatened(NO), Near Threatened (NT) and Threatened (TH)..

DISCUSIÓN

Investigaciones realizadas a escala global y local en vertebrados sugieren que las especies de mayor tamaño generalmente son más vulnerables a la extinción (Bennett & Owens, 1997; Fritz et al., 2009). Sin embargo, hasta la fecha no era claro si esto también podía ocurrir en grupos de invertebrados como los insectos. Los resultados de este trabajo sirven como evidencia de una relación significativa entre el riesgo de extinción y el tamaño corporal de las especies, y al mismo tiempo indican que probablemente no existe una relación entre el riesgo de extinción y el grado de dimorfismo sexual en tamaño o la estrategia reproductiva de las especies evaluadas. Dado el vínculo entre la selección sexual y estas dos últimas variables en libélulas, caballitos del diablo y otros insectos (Serrano-Meneses et al., 2008a; Suhonen et al., 2008; Córdoba-Aguilar & Cordero-Rivera, 2008), nuestros resultados sugieren que en este caso, el riesgo de extinción no está relacionado con mecanismos de selección sexual. Sin embargo, aunque con nuestros datos no se puedan identificar los mecanismos evolutivos responsables de esta asociación, se encontró que tamaños corporales mayores sí aumentan la vulnerabilidad de estas especies.

Nuestros resultados son acordes con estudios previos realizados en mamíferos (Fritz et al., 2009), aves (Gaston & Blackburn, 1995; Bennett & Owens, 1997) y peces (Olden et al., 2007), en los que se ha encontrado que el tamaño corporal es un predictor del riesgo de extinción de las especies. En nuestro estudio, se observó por ejemplo que mayores masas corporales están asociadas con categorías mayores de riesgo, y aunque en estas categorías también se encuentren algunas especies pequeñas no se observa el patrón opuesto para el grupo de especies no amenazadas, es decir, no se encuentran especies con grandes masas corporales dentro de las categorías de riesgo más bajo (Fig. 1 -*sobre el artículo*-).

¿Qué se necesita para obtener un gran tamaño en un caballito del diablo? Definitivamente se requiere un desarrollo más prolongado, lo que hace que los

individuos que alcanzan masas corporales mayores deben buscar una mayor cantidad de alimento durante mayor cantidad de tiempo, estando entonces más expuestos a potenciales depredadores y aumentando de esta forma su vulnerabilidad desde su estado larval (Anholt, 2008). Por otra parte, en el caso particular de los caballitos del diablo esto implica un cambio de hábitat (del agua a la tierra-aire) y de morfología durante su ciclo de vida, pero el tamaño de los adultos depende completamente del alimento obtenido por los estados larvales. De esta forma, las larvas podrían entrar en diapausa esperando que las condiciones ambientales sean favorables para pasar a una etapa adulta, lo cual va a reducir tamaños poblacionales de adultos reproductivamente activos afectando la dinámica poblacional de las especies. Por otra parte, a nivel macroevolutivo Waller y Svensson (2017) proponen que la selección de tamaños corporales grandes en odonatos podría asociarse con una disminución en las tasas de diversificación de las especies a medida que aumenta el tamaño corporal.

El hecho de que ni el dimorfismo sexual en tamaño ni la estrategia reproductiva, ambos como potenciales aproximaciones para medir la intensidad de la selección sexual, mostraran una relación significativa con el riesgo de extinción lleva a la conclusión de que la vulnerabilidad a la extinción no se ve afectada por la selección sexual en las especies estudiadas. Aunque el tamaño del cuerpo podría ser considerado por algunos autores como un rasgo afectado por la selección sexual en odonatos (Serrano-Meneses et al., 2007; Córdoba-Aguilar & Cordero-Rivera, 2008), es importante considerar que en insectos en general, el tamaño corporal del adulto depende principalmente de los factores ambientales que afectan el desarrollo de las larvas o estados inmaduros (Johansson et al., 2001; Stoks et al., 2008). Por lo tanto, ser un macho más grande puede otorgar ciertas ventajas reproductivas a los adultos, pero alcanzar estos tamaños estaría respondiendo a mecanismos evolutivos diferentes a la selección sexual, ya que el tamaño de los adultos depende principalmente de las condiciones que enfrentan las larvas durante su desarrollo (Waller & Svensson, 2017). En este caso, es posible que otras variables como la coloración, los comportamientos reproductivos complejos, o la proporción operativa

de sexos en las poblaciones, que también resultan de mecanismos de selección sexual puedan mostrar diferentes relaciones con el riesgo de extinción. Estas variables deben ser investigadas en el futuro.

Nuestros resultados merecen una discusión en términos de lo que las diferentes formas de vida están enfrentando actualmente. Los cambios ambientales acelerados por la acción humana implican que los costos de crecimiento, desarrollo y mantenimiento de un gran tamaño corporal aumenten. Para insectos depredadores, como los odonatos, el impacto antropogénico puede reducir el tamaño y el número de presas, lo que hace que las especies más grandes sean más vulnerables a la inanición en comparación con las especies pequeñas. Aunque no hay datos sobre la selectividad de presas para este grupo de insectos, se sabe que la disponibilidad de presas es un factor clave para completar el desarrollo larvario (Johansson et al., 2001). Este factor y los factores relacionados con la capacidad de carga de los ecosistemas alterados podrían afectar a las libélulas o caballitos del diablo de mayor tamaño. Poco se sabe del balance que resultaría de los mecanismos evolutivos que seleccionan a favor y en contra de un tamaño corporal mayor en odonatos en un contexto de cambio antrópico. Nuestros resultados sugieren que ante tasas de degradación ambiental como las que presenciamos en la actualidad, las especies más grandes de caballitos del diablo tendrían una mayor probabilidad de extinguirse.

Es importante tener en cuenta que los estados de conservación propuestos por la UICN incluyen aspectos relacionados con la dinámica poblacional y otros factores ambientales, considerados factores extrínsecos a los individuos (IUCN, 2012). Dado que estos factores son seleccionados para poder categorizar de forma general a los diferentes grupos taxonómicos incluidos en las listas rojas, es necesario considerar variables que afecten de forma más particular a nuestro grupo de estudio, para categorizarlos de forma más adecuada en los diferentes estados de conservación.

Adicionalmente, reconocemos que el nivel taxonómico que utilizamos para encontrar relaciones en este estudio puede ser demasiado amplio y es posible que no permita incluir factores como la ecología particular de cada una de las especies. Por lo tanto, un enfoque más específico para evaluar la vulnerabilidad de la extinción, diferente a las categorías propuestas por la UICN puede ser utilizado para futuros estudios. Un ejemplo de este tipo de enfoque puede ser la evaluación de la influencia de la vegetación ribereña para la persistencia de especies de odonatos que dependen de cuerpos de agua como ríos y lagunas para su desarrollo y reproducción (Júnior et al., 2015). Por lo tanto, la vegetación asociada a estos cuerpos de agua podría considerarse un factor de vulnerabilidad particular en este grupo de insectos.

Es importante considerar, además que un estado de conservación propuesto a nivel global (como los de la UICN) puede no reflejar necesariamente estados de conservación a nivel regional. En relación a esto, (Soberón & Medellín, 2007) han propuesto que cada país debería definir sus propias categorías. Países como México, Estados Unidos, Argentina, Perú y Colombia han creado sus propias listas de especies amenazadas o libros rojos como una estrategia para legislar la conservación de su diversidad biológica. Estas categorías más precisas podrían relacionarse de forma más exacta con las características biológicas y ecológicas de las especies durante la búsqueda de predictores intrínsecos de vulnerabilidad a la extinción.

Finalmente, a la luz de la actual crisis de la biodiversidad es necesario identificar y proteger las especies que estén en mayor riesgo y así mismo reconocer características que las hagan más vulnerables. Entender cómo los mecanismos evolutivos y los cambios ambientales afectan las diferentes especies con condiciones biológicas y fisiológicas particulares nos permitirá generar estrategias de conservación más precisas para cada grupo taxonómico en particular. Para insectos, el presente estudio representa una de las primeras aproximaciones que revela qué caracteres intrínsecos pueden aumentar la vulnerabilidad de las especies a la extinción.

CONCLUSIONES

- La selección sexual no parece ser un mecanismo evolutivo relacionado con el riesgo de extinción de las especies de caballitos del diablo (Odonata: Zygoptera).
- El tamaño corporal es un carácter intrínseco a partir del cual se puede predecir la vulnerabilidad de extinción de las especies de caballitos del diablo (Odonata: Zygoptera).
- Especies de caballitos del diablo con tamaños corporales mayores tienen un mayor riesgo de extinción frente a especies más pequeñas.
- Es necesario utilizar estimadores de riesgo de extinción más específicos respecto a los utilizados por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza que permitan generar estrategias de conservación más acertadas para cada grupo taxonómico en particular.

LITERATURA CITADA

- Amarillo-Suárez, A., Stillwell, R., Fox, C., 2011. Natural selection on body size is mediated by multiple interacting factors: a comparison of beetle populations varying naturally and experimentally in body size. *Ecology and Evolution* 1, 1–14.
- Anholt, B., 2008. Fitness landscapes, mortality schedules, and mating systems, in: *Dragonflies and Damselflies. Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press, Oxford, p. 290.
- Arnqvist, G., Edvardsson, M., Friberg, U., Nilsson, T., 2000. Sexual conflict promotes speciation in insects. *Evolution* 97, 10460–10464.
- Arregoitia, L.D., Blomberg, S., Fisher, D., 2013. Phylogenetic correlates of extinction risk in mammals: species in older lineages are not at greater risk. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 280, 20131092.
- Barnosky, A., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O., Swartz, B., Quental, T., Marshall, C., McGuire, J., Lindsey, E., Maguire, K., Mersey, B., Ferrer, E., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51–57.
- Beatty, C., Andrés, J., Sherratt, T., 2015. Conspicuous Coloration in Males of the Damselfly *Nehalennia irene* (Zygoptera: Coenagrionidae): Do Males Signal Their Unprofitability to Other Males? *PloS one* 10, e0142684.
- Bennett, P., Owens, I.P., 1997. Variation in extinction risk among birds: chance or evolutionary predisposition? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 264, 401–408.
- Benton, M., 2009. The Red Queen and the Court Jester: Species Diversity and the Role of Biotic and Abiotic Factors Through Time. *Science* 323, 728–732.
- Blanckenhorn, W., Meier, R., Teder, T., 2007. Rensch's rule in insects: patterns among and within species, in: *Sex, Size and Gender Roles Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. Oxford University Press, pp. 60–70.
- Bland, L., 2017. Global correlates of extinction risk in freshwater crayfish. *Animal Conservation* 20, 532–542.
- Blomberg, S., Garland, T., Ives, A., 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57, 717–745.
- Bybee, S., Córdoba-Aguilar, A., Duryea, M., Futahashi, R., Hansson, B., Lorenzo-Carballa, M., Schilder, R., Stoks, R., Suvorov, A., Svensson, E., Swaegers, J., Takahashi, Y., Watts, P., Wellenreuther, M., 2016. Odonata (dragonflies and damselflies) as a bridge between ecology and evolutionary genomics. *Frontiers in zoology* 13, 46.
- Candolin, U., Heuschele, J., 2008. Is sexual selection beneficial during adaptation to environmental change? *Ecology & Evolution* 23, 446–452.
- Cardillo, M., 2003. Biological determinants of extinction risk: why are smaller species less vulnerable? *Animal Conservation* 6, 63–69.
- Cheung, W.W., Pitcher, T., Pauly, D., 2005. A fuzzy logic expert system to estimate intrinsic extinction vulnerabilities of marine fishes to fishing. *Biological Conservation* 124, 97–111.
- Clausnitzer, V., Kalkman, V., Ram, M., Collen, B., Baillie, J.E., Bedjanic, M., Darwall, W.R., Dijkstra, K., Dow, R., Hawking, J., Karube, H., Malikova, E., Paulson, D., Schütte, K., Suhling, F., Villanueva, R., von Ellenrieder, N., Wilson, K., 2009. Odonata enter the biodiversity crisis debate: The first global assessment of an insect group. *Biological Conservation* 142, 1864–1869.
- Clutton-Brock, T., 2007. Sexual selection in males and females. *Science* 318, 1882–1885.

- Córdoba-Aguilar, A., Cordero-Rivera, A., 2008. Cryptic female choice and sexual conflict, in: *Dragonflies and Damselflies Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press, New York, p. 390.
- Courtiol, A., Loïc, E., Feron, R., Godelle, B., Rousset, F., 2016. The evolution of mutual mate choice under direct benefits. *The American Naturalist* 188, 521–538.
- Darwin, C., 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*, First edition. ed. John Murray, London.
- Daufresne, M., Lengfellner, K., Sommer, U., 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *PNAS* 106, 12788–12793.
- Davies, N., Krebs, J., West, S., 2012. *An introduction to behavioural ecology*. John Wiley & Sons.
- Davis, R., Nicholson, D., Saunders, E., Mayhew, P., 2011. Fossil gaps inferred from phylogenies alter the apparent nature of diversification in dragonflies and their relatives. *BMC Evolutionary Biology* 11, 252.
- de Villemereuil, P., Wells, J., Edwards, R., Blomberg, S., 2012. Bayesian models for comparative analysis integrating phylogenetic uncertainty. *BMC Evolutionary Biology* 12.
- Delord, J., 2007. The nature of extinction. *Studies in History and Philosophy of Science* 38, 656–667.
- Dijkstra, K., Kalkman, V., Dow, R., Stokvis, F., Van Tol, J., 2014. Redefining the damselfly families: a comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata). *Systematic Entomology* 39, 68–96. <https://doi.org/10.1111/syen.12035>
- Dunn, R., 2005. Modern Insect Extinctions, the Neglected Majority. *Conservation Biology* 19, 1030–1036.
- Endler, J., 1986. *Natural selection in the wild*, Princeton University Press. ed.
- Fairbairn, D., Blanckenhorn, W., Székely, T., 2007. *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press.
- Felsenstein, J., 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125, 1–15.
- Fisher, D., Owens, I.P., 2004. The comparative method in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 19, 391–398.
- Fisher, R., 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford Clarendon Press, Oxford.
- Fritz, S., Bininda-Emonds, O., Purvis, A., 2009. Geographical variation in predictors of mammalian extinction risk: big is bad, but only in the tropics. *Ecology Letters* 12, 538–549.
- Futuyma, D., 2005. *Natural Selection and Adaptation*, in: *Evolution*. Sinauer associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts U.S.A., p. 603.
- Gaston, K., Blackburn, T., 1995. Birds, body size and the threat of extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 347, 205–212.
- Gonzalez-Voyer, A., González-Suárez, M., Vilá, C., Revilla, E., 2016. Larger brain size indirectly increases vulnerability to extinction in mammals. *Evolution* 70, 1364–1375.
- Graham, N.A., Chabanet, P., Evans, R., Jennings, S., Letourneur, Y., MacNeil, M., McClanahan, T., Öhman, M., Polunin, N.V., Wilson, S., 2011. Extinction vulnerability of coral reef fishes. *Ecology Letters* 14, 341–348.
- Guillermo-Ferreira, F., Del-Claro, K., 2012. Territoriality and male-biased sexual size dimorphism in *Argia reclusa* (Odonata: Zygoptera). *acta ethologica* 15, 101–105.
- Hadfield, J., 2018. MCMCglmm Course Notes.
- Hadfield, J., 2010. MCMC methods for multiresponse generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package. *Journal of Statistical Software* 33, 1–22.

- Hasegawa, M., Arai, E., 2018. Sexually dimorphic swallows have higher extinction risk. *Ecology and Evolution* 8, 992–996. <https://doi.org/10.1002/ece3.3723>
- Hill, G., 1991. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature* 350, 337–339.
- IUCN, 2017. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-3.
- IUCN, 2012. Red List Categories and Criteria: Version 3.1., Second Edition. ed. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Jablonski, D., 2008a. Extinction and the spatial dynamics of biodiversity. *PNAS* 105, 11528–11535.
- Jablonski, D., 2008b. Extinction and the spatial dynamics of biodiversity. *PNAS* 105, 11528–11535.
- Johansson, F., Stoks, R., Rowe, L., De Block, M., 2001. Life history plasticity in a damselfly: effects of combined time and biotic constraints. *Ecology* 82, 1857–1869.
- Júnior, P.D., Batista, J., Cabette, H.S., 2015. Community assembly of adult odonates in tropical streams: an ecophysiological hypothesis. *PloS one* 10, e0123023.
- Kalkman, V., Boudot, J., Bernard, R., De Knijf, G., Suhling, F., Termaat, T., 2018. Diversity and conservation of European dragonflies and damselflies (Odonata). *Hydrobiologia* 811, 269–282.
- Kodric-Brown, A., Brown, J., 1987. Anisogamy, sexual selection, and the evolution and maintenance of sex. *Evolutionary Ecology* 1, 95–105.
- Koenig, W., 2008. Lifetime reproductive success and sexual selection theory, in: *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press, Oxford, p. 290.
- Kotiaho, J., Alatalo, R., Mappes, J., Nielsen, M., Parri, S., Rivero, A., 1998. Energetic costs of size and sexual signalling in a wolf spider. *Proceedings of the Royal Society B* 265, 2203–2209.
- Mace, G., Collar, N., Gaston, K., Hilton-Taylor, C.R.A.I., Akçakaya, H., Leader-Williams, N.I.G.E., Stuart, S., 2008. Quantification of extinction risk: IUCN's system for classifying threatened species. *Conservation Biology* 22, 1424–1442.
- Martinez-Ruiz, C., Knell, R., 2017. Sexual selection can both increase and decrease extinction probability: reconciling demographic and evolutionary factors. *Jornal of Animal Ecology* 86, 117–127.
- Martins, M.J., Puckett, T., Lockwood, R., Swaddle, J., Hunt, G., 2018. High male sexual investment as a driver of extinction in fossil ostracods. *Nature*.
- Mattila, N., Kotiaho, J., Kaitala, V., Komonen, A., 2008. The use of ecological traits in extinction risk assessments: A case study on geometric moths. *Biological Conservation* 141, 2322–2328.
- Mayhew, P., 2007. Why are there so many insect species? Perspectives from fossils and phylogenies. *Biological Reviews* 82, 425–454.
- McCauley, S., 2010. Body size and social dominance influence breeding dispersal in male *Pachydiplax longipennis* (Odonata). *Ecological Entomology* 35, 377–385.
- McLain, D., Moulton, M., Sanderson, J., 1999. Sexual selection and extinction: The fate of plumagedimorphic and plumage-monomorphic birds introduced onto islands. *Evolutionary Ecology* 1, 549–565.
- Moody, D., 2009. Mating Behavior and Male Territoriality in *Enallagma vesperum* (Odonata: Coenagrionidae) on Ponds in Ohio and Northern Michigan. *The Ohio Journal of Science* 109, 67–70.
- Morrow, E., Pitcher, T., 2003. Sexual selection and the risk of extinction in birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270, 1793–1799.

- Nava-Bolaños, A., Sánchez-Guillén, R., Munguía-Steyer, R., Córdoba-Aguilar, A., 2016. Isolation barriers and genetic divergence in non-territorial *Argia* damselflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 120, 804–817.
- New, T., 2012. *Insect conservation: past, present and prospects*. Springer Science & Business Media.
- Olden, J., Hogan, Z., Vander Zanden, M., 2007. Small fish, big fish, red fish, blue fish: size-biased extinction risk of the world's freshwater and marine fishes. *Global Ecology and Biogeography* 16, 694–701.
- Pagel, M., Meade, A., 2006. Bayesian Analysis of Correlated Evolution of Discrete Characters by Reversible-Jump Markov Chain Monte Carlo. *The American Naturalist* 167, 808–825.
- Parker, G., Baker, R., Smith, V.G., 1972. The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenom. *Journal of Theoretical Biology* 36, 529–553.
- Patridge, L., 1980. Mate choice increases a component of offspring fitness in fruit flies. *Nature* 283, 290–291.
- Powney, G., Cham, S.S.A., Smallshire, D., Isaac, N.J., 2015. Trait correlates of distribution trends in the Odonata of Britain and Ireland. *PeerJ* 3:e1410.
- Purvis, A., Agapow, P., Gittleman, J., Mace, G., 2000a. Nonrandom extinction and the loss of evolutionary history. *Science* 288, 328–330.
- Purvis, A., Gittleman, J., Cowlshaw, G., Mace, G., 2000b. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society B* 267, 1947–1952.
- Purvis, A., Jones, K., Mace, G., 2000c. Extinction. *BioEssays* 22, 1123–1133.
- R Core Team, 2018. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria.
- Raup, D., 1994. The role of extinction in evolution. *PNAS* 91, 6758–6763.
- Revell, L., 2012. Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3, 217–223.
- Romo-Beltrán, A., Macías-Ordóñez, R., Córdoba-Aguilar, A., 2009. Male dimorphism, territoriality and mating success in the tropical damselfly, *Paraphlebia zoe* Selys (Odonata: Megapodagrionidae). *Evolutionary Ecology* 23, 669–709.
- Sanchez-Herrera, M., Realpe, E., 2010. Population structure of *Polythore procera* at a Colombian stream (Odonata: Polythoridae). *International Journal of Odonatology* 13, 27–37.
- Schneider, C., Rasband, W., Eliceiri, K., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods* 9, 671.
- Serrano-Meneses, Azpilicueta-Amorín, M., Székely, T., Córdoba-Aguilar, 2007. The development of sexual differences in body size in Odonata in relation to mating systems. *European Journal of Entomology* 104, 453–458.
- Serrano-Meneses, M., Córdoba-Aguilar, A., Méndez, V., Layen, S., Székely, T., 2007. Sexual size dimorphism in the American Rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. *Animal Behaviour* 73, 987–997.
- Serrano-Meneses, M., Córdoba-Aguilar, A., Székely, T., 2008a. Sexual size dimorphism: patterns and processes, in: *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press, p. 290.
- Serrano-Meneses, M., Córdoba-Aguilar, Azpilicueta-Amorin, M., Gonzalez-Soriano, 2008b. Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch's rule in Odonata. *Journal of Evolutionary Biology* 21, 1259–1273.
- Sherrat, T., Hassal, C., Laird, R., Thompson, D., 2011. A comparative analysis of senescence in adult damselflies and dragonflies (Odonata). *Journal of Evolutionary Biology* 24, 810–822. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02222.x>

- Shuker, D., 2014. Sexual selection theory, in: *The Evolution of Insect Mating Systems*. pp. 20–25.
- Soberón, J., Medellín, R., 2007. Categorization Systems of Threatened Species. *Conservación Biology* 21, 1366–1367.
- Stoks, R., Johansson, F., De Block, M., 2008. Life-history plasticity under time stress in damselfly larvae, in: *Dragonflies and Damselflies. Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press, Oxford, pp. 39–51.
- Stork, N., 2010. Re-assessing current extinction rates. *Biodiversity and Conservation* 19, 357–371.
- Suhonen, J., Korkeamäki, E.S., Salmela, J., Kuitunen, M., 2014. Risk of local extinction of odonata freshwater habitat generalists and specialists. *Conservation Biology* 28, 783–789.
- Suhonen, J., Rantala, M., Honkavaara, J., 2008. Territoriality in odonates, in: *Dragonflies and Damselflies. Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press, Oxford, p. 290.
- Swillen, I., De Block, M., Stoks, R., 2009. Morphological and physiological sexual selection targets in a territorial damselfly. *Ecological Entomology* 34, 677–683.
- Tanaka, Y., 1996. Sexual Selection Enhances Population Extinction in a Changing Environment. *Journal of Theoretical Biology* 180, 197–206.
- Waage, J., 1979. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science* 203, 916–918.
- Waller, J., Svensson, E., I., 2017. Body size evolution in an old insect order: No evidence for Cope's Rule in spite of fitness benefits of large size. *Evolution* 71, 2178–2193.
- Weatherhead, P., 1987. Natural selection and sexual selection on body size in red-winged blackbirds. *Evolution* 41, 1401–1403.
- Webb, C., Ackerly, D., Kembel, S., 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24, 2098–2100.
- Zahavi, A., 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology* 67, 603–605.
- Zahavi, A., 1975. Mate Selection- A selection for a Handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53, 205–214.

MATERIAL SUPLEMENTARIO (Artículo)

Supplementary material 1.

Table 1. Conservation status and mean measurements of each species. Mean measures for males and females of each species are also reported. FW: fore wings. HW: hind wings.

Species		Conservation status IUCN	Extinction risk category	Body length (mm)	head width (mm)	Forewing length(mm)	Hindwing length (mm)	Mass
<i>Acanthagrion_taxaense</i>	mean species	CR	TH	32,13	3,61	18,42	17,26	1,77
	mean females	CR	TH	31,68	3,54	18,96	17,69	1,76
	mean males	CR	TH	32,59	3,68	17,89	16,83	1,79
<i>Allocnemis_maccleeryi</i>	mean species	CR	TH	46,96	4,47	26,54	24,87	2,03
	mean males	CR	TH	46,96	4,47	26,54	24,87	2,03
<i>Cryptophaea_saukra</i>	mean species	CR	TH	63,95	6,63	37,17	35,36	2,33
	mean males	CR	TH	63,95	6,63	37,17	35,36	2,33
<i>Heteragrion_peregrinum</i>	mean species	CR	TH	40,40	4,67	22,72	22,46	1,98
	mean females	CR	TH	39,47	4,72	23,30	23,02	1,97
	mean males	CR	TH	41,33	4,63	22,14	21,90	1,99
<i>Indolestes_boninensis</i>	mean species	CR	TH	47,87	4,97	24,84	24,02	2,08
	mean males	CR	TH	47,87	4,97	24,84	24,02	2,08

<i>Megalagrion_leptodemas</i>	mean species	CR	TH	36,64	3,43	19,71	18,56	1,81
	mean males	CR	TH	36,64	3,43	19,71	18,56	1,81
<i>Minagrion_ribeiroi</i>	mean species	CR	TH	36,43	4,00	17,78	16,70	1,87
	mean males	CR	TH	36,43	4,00	17,78	16,70	1,87
<i>Rhinocypha_ogasawarensis</i>	mean species	CR	TH	32,13	4,69	25,80	25,14	1,88
	mean females	CR	TH	30,76	4,66	25,84	25,27	1,86
	mean males	CR	TH	33,51	4,71	25,77	25,01	1,90
<i>Acanthagrion_williamsoni</i>	mean species	EN	TH	33,26	3,28	19,68	18,49	1,75
	mean females	EN	TH	32,67	3,33	20,57	19,32	1,74
	mean males	EN	TH	33,85	3,24	18,80	17,66	1,75
<i>Arabineura_khalidi</i>	mean species	EN	TH	34,73	4,36	19,00	17,92	1,89
	mean males	EN	TH	34,73	4,36	19,00	17,92	1,89
<i>Bayadera_ishigakiana</i>	mean species	EN	TH	38,42	5,26	26,56	24,67	2,01
	mean males	EN	TH	38,42	5,26	26,56	24,67	2,01
<i>Caliphaea_angka</i>	mean species	EN	TH	47,42	5,17	32,56	30,73	2,09
	mean males	EN	TH	47,42	5,17	32,56	30,73	2,09
<i>Chlorolestes_apricans</i>	mean species	EN	TH	37,39	4,64	22,88	21,61	1,94
	mean females	EN	TH	38,46	4,67	24,04	22,99	1,96
	mean males	EN	TH	36,31	4,61	21,72	20,22	1,93

<i>Drepanoneura_donnellyi</i>	mean species	EN	TH	33,91	2,86	18,90	17,83	1,69
	mean females	EN	TH	33,07	2,63	19,94	18,83	1,65
	mean males	EN	TH	34,79	2,92	18,80	17,72	1,71
<i>Hypolestes_clara</i>	mean species	EN	TH	38,71	4,59	24,79	23,87	1,95
	mean females	EN	TH	36,94	4,67	24,57	23,72	1,94
	mean males	EN	TH	40,48	4,52	25,01	24,03	1,97
<i>Lestoidea_lewisiana</i>	mean species	EN	TH	41,31	5,16	28,30	27,28	2,03
	mean females	EN	TH	40,62	5,32	30,24	29,34	2,04
	mean males	EN	TH	42,00	5,00	26,36	25,22	2,03
<i>Mesamphiagrion_demarmelsi</i>	mean females	EN	TH	30,68	3,13	19,09	18,07	1,69
	mean males	EN	TH	29,44	3,51	17,44	16,33	1,72
	mean species	EN	TH	29,59	3,38	17,69	16,62	1,71
<i>Mesamphiagrion_gaudiimontanum</i>	mean species	EN	TH	30,32	3,67	19,09	17,61	1,75
	mean females	EN	TH	30,31	3,66	19,41	17,94	1,75
	mean males	EN	TH	30,33	3,68	18,77	17,28	1,75
<i>Mesamphiagrion_santainense</i>	mean species	EN	TH	37,64	4,06	23,11	21,56	1,89
	mean males	EN	TH	37,64	4,06	23,11	21,56	1,89

<i>Metacnemis_valida</i>	mean species	EN	TH	41,54	5,87	29,15	27,49	2,09
	mean females	EN	TH	41,13	5,90	29,20	27,44	2,09
	mean males	EN	TH	41,95	5,84	29,11	27,55	2,09
<i>Microneura_caligata</i>	mean species	EN	TH	39,02	4,28	22,78	21,47	1,93
	mean females	EN	TH	37,48	4,30	23,98	22,62	1,91
	mean males	EN	TH	40,56	4,26	21,59	20,32	1,94
<i>Palaemnema_baltodanoi</i>	mean species	EN	TH	49,71	4,58	30,26	29,23	2,06
	mean males	EN	TH	49,71	4,58	30,26	29,23	2,06
<i>Phyllolestes_ethelae</i>	mean species	EN	TH	60,80	6,75	36,03	33,77	2,31
	mean males	EN	TH	60,80	6,75	36,03	33,77	2,31
<i>Telebasis_flammeola</i>	mean species	EN	TH	28,99	3,46	15,69	14,88	1,71
	mean males	EN	TH	28,99	3,46	15,69	14,88	1,71
<i>Antiagrion_blancharidi</i>	mean species	VU	TH	35,86	4,05	25,35	24,11	1,87
	mean females	VU	TH	35,86	4,05	25,35	24,11	1,87
<i>Argia_sabino</i>	mean species	VU	TH	38,07	4,43	24,92	23,64	1,93
	mean females	VU	TH	36,47	4,37	24,76	23,50	1,91
	mean males	VU	TH	38,49	4,39	24,96	23,63	1,93
<i>Chlorolestes_elegans</i>	mean species	VU	TH	58,04	6,62	34,51	32,97	2,29
	mean females	VU	TH	55,25	6,71	35,99	34,36	2,27

	mean males	VU	TH	60,83	6,54	33,03	31,59	2,30
<i>Chlorolestes_peringueyi</i>	mean species	VU	TH	47,14	5,48	29,09	27,46	2,11
	mean females	VU	TH	44,60	5,58	29,37	27,68	2,10
	mean males	VU	TH	49,69	5,38	28,82	27,24	2,13
<i>Sciotropis_cyclanthorum</i>	mean species	VU	TH	42,26	4,67	27,68	27,77	2,00
	mean females	VU	TH	40,96	4,67	27,50	27,75	1,99
	mean males	VU	TH	43,57	4,67	27,87	27,79	2,01
<i>Umma_declivium</i>	mean species	VU	TH	52,30	5,92	37,34	36,22	2,19
	mean females	VU	TH	51,20	5,91	38,47	37,42	2,18
	mean males	VU	TH	53,39	5,93	36,21	35,02	2,20
<i>Telebasis_farcimentum</i>	mean species	VU	TH	36,04	3,80	19,46	18,27	1,84
	mean males	VU	TH	36,04	3,80	19,46	18,27	1,84
<i>Teinopodagrion_temporale</i>	mean species	VU	TH	35,83	4,30	22,09	21,34	1,89
	mean females	VU	TH	35,39	4,27	21,93	21,07	1,88
	mean males	VU	TH	36,27	4,32	22,25	21,61	1,90
<i>Spesbona_angusta</i>	mean species	VU	TH	29,64	4,08	17,88	16,76	1,79
	mean females	VU	TH	29,41	4,16	18,50	17,50	1,79
	mean males	VU	TH	29,88	4,00	17,27	16,02	1,78
<i>Pseudagrion_bicoerulans</i>	mean species	VU	TH	42,66	4,84	26,28	24,87	2,02

	mean males	VU	TH	42,66	4,84	26,28	24,87	2,02
<i>Philosina_alba</i>	mean species	VU	TH	47,25	6,86	32,59	31,52	2,21
	mean females	VU	TH	46,16	6,94	34,27	32,87	2,21
	mean males	VU	TH	48,34	6,78	30,92	30,18	2,22
<i>Platysticta_deccanensis</i>	mean species	VU	TH	56,96	4,68	32,93	32,26	2,13
	mean males	VU	TH	56,96	4,68	32,93	32,26	2,13
<i>Philogenia_cristalina</i>	mean species	VU	TH	50,82	5,92	33,16	33,55	2,18
	mean females	VU	TH	45,74	6,02	32,39	32,20	2,14
	mean males	VU	TH	52,51	5,94	33,66	34,05	2,20
<i>Paraphlebia_zoe</i>	mean species	VU	TH	55,25	6,59	39,95	38,80	2,26
	mean females	VU	TH	52,58	6,51	39,03	38,07	2,24
	macho hialino	VU	TH	53,50	6,45	37,66	36,56	2,24
	macho pigmentado	VU	TH	59,68	6,81	43,17	41,76	2,31
<i>Pentaplebia_stahli</i>	mean species	VU	TH	52,70	7,07	39,60	38,18	2,27
	mean females	VU	TH	51,15	7,21	40,62	39,19	2,27
	mean males	VU	TH	54,25	6,94	38,58	37,18	2,28
<i>Nubiolestes_diotima</i>	mean species	VU	TH	56,94	5,68	31,08	29,84	2,21
	mean females	VU	TH	53,97	5,56	32,19	30,82	2,18
	mean males	VU	TH	59,92	5,80	29,97	28,86	2,24

<i>Mesamphiagrion_rosseri</i>	mean species	VU	TH	38,44	4,06	24,23	22,56	1,90
	mean males	VU	TH	38,44	4,06	24,23	22,56	1,90
<i>Mesamphiagrion_ovigerum</i>	mean species	VU	TH	39,51	4,19	24,34	22,89	1,92
	mean females	VU	TH	39,79	4,09	24,77	23,09	1,92
	mean males	VU	TH	38,94	4,17	23,53	22,19	1,91
<i>Megalagrion_xanthomelas</i>	mean species	VU	TH	34,73	3,96	18,84	17,73	1,84
	mean males	VU	TH	34,73	3,96	18,84	17,73	1,84
<i>Megalagrion_oceanicum</i>	mean species	VU	TH	47,45	5,23	28,32	26,56	2,10
	mean females	VU	TH	45,52	5,27	28,60	26,78	2,08
	mean males	VU	TH	49,38	5,20	28,03	26,33	2,11
<i>Megalagrion_pacificum</i>	mean species	VU	TH	35,20	3,74	19,28	18,31	1,82
	mean males	VU	TH	35,20	3,74	19,28	18,31	1,82
<i>Mecistogaster_asticta</i>	mean species	VU	TH	62,43	4,75	43,88	42,72	2,17
	mean females	VU	TH	62,43	4,75	43,88	42,72	2,17
<i>Lestoidea_barbarae</i>	mean species	VU	TH	43,52	5,26	27,16	25,99	2,06
	mean males	VU	TH	43,52	5,26	27,16	25,99	2,06
<i>Ischnura_gemina</i>	mean species	VU	TH	26,04	3,53	15,62	14,39	1,67
	mean females	VU	TH	25,98	3,48	16,00	14,69	1,66
	mean males	VU	TH	26,10	3,58	15,24	14,08	1,68

<i>Heteragrion_flavovittatum</i>	mean species	VU	TH	42,35	5,52	28,94	27,85	2,07
	mean females	VU	TH	39,92	5,57	29,58	28,31	2,05
	mean males	VU	TH	44,79	5,47	28,29	27,39	2,09
<i>Hypolestes_trinitatis</i>	mean species	VU	TH	38,88	4,57	24,53	23,50	1,95
	mean females	VU	TH	35,20	4,49	23,61	22,58	1,90
	mean males	VU	TH	42,56	4,65	25,46	24,41	2,00
<i>Hetaerina_rudis</i>	mean species	VU	TH	53,61	6,19	37,12	35,87	2,22
	mean females	VU	TH	50,63	6,14	37,89	36,57	2,19
	mean males	VU	TH	56,60	6,23	36,35	35,16	2,25
<i>Euphaea_basalis</i>	mean species	VU	TH	45,01	5,75	30,79	27,96	2,12
	mean males	VU	TH	45,01	5,75	30,79	27,96	2,12
<i>Euphaea_pahyapi</i>	mean species	VU	TH	39,78	5,52	27,13	25,30	2,04
	mean males	VU	TH	39,78	5,52	27,13	25,30	2,04
<i>Drepanosticta_centrosaurus</i>	mean species	VU	TH	37,39	3,75	20,08	19,66	1,85
	mean males	VU	TH	37,39	3,75	20,08	19,66	1,85
<i>Cora_lugubris</i>	mean species	VU	TH	44,61	5,26	30,03	28,73	2,07
	mean males	VU	TH	44,61	5,26	30,03	28,73	2,07
<i>Coryphagrion_grandis</i>	mean species	VU	TH	105,25	7,12	57,14	54,48	2,57
	mean females	VU	TH	105,25	7,12	57,14	54,48	2,57

<i>Andinagrion_garrisoni</i>	mean species	NT	NT	28,92	3,57	17,14	15,98	1,72
	mean females	NT	NT	29,34	3,45	17,74	16,56	1,71
	mean males	NT	NT	28,50	3,69	16,55	15,40	1,73
<i>Argiolestes_pusillissimus</i>	mean species	NT	NT	28,40	3,80	16,26	16,28	1,74
	mean males	NT	NT	28,40	3,80	16,26	16,28	1,74
<i>Calopteryx_coomani</i>	mean species	NT	NT	72,29	6,79	48,84	48,15	2,39
	mean females	NT	NT	70,82	6,71	49,98	49,33	2,38
	mean males	NT	NT	73,76	6,86	47,70	46,96	2,41
<i>Coenagrion_mercuriale</i>	mean species	NT	NT	31,50	3,92	19,94	18,84	1,80
	mean females	NT	NT	31,94	4,13	20,94	19,54	1,83
	mean males	NT	NT	31,06	3,71	18,93	18,14	1,77
<i>Diphlebia_hybridoides</i>	mean species	NT	NT	56,37	7,33	36,93	36,00	2,32
	mean males	NT	NT	56,37	7,33	36,93	36,00	2,32
<i>Disparoneura_apicalis</i>	mean species	VU	TH	35,34	4,08	19,67	18,56	1,86
	mean males	VU	TH	35,34	4,08	19,67	18,56	1,86
<i>Drepanosticta_brownelli</i>	mean species	NT	NT	42,91	4,20	24,63	23,71	1,96
	mean males	NT	NT	42,91	4,20	24,63	23,71	1,96
<i>Ecchlorolestes_nylephtha</i>	mean species	NT	NT	52,09	5,16	29,35	27,81	2,13
	mean females	NT	NT	49,45	5,25	29,59	27,96	2,12

	mean males	NT	NT	54,73	5,08	29,10	27,65	2,15
<i>Enallagma_pictum</i>	mean species	NT	NT	33,15	3,55	18,35	17,11	1,78
	mean females	NT	NT	34,31	3,60	19,27	18,01	1,80
	mean males	NT	NT	31,99	3,50	17,44	16,20	1,76
<i>Enallagma_recurvatum</i>	mean species	NT	NT	28,19	3,52	17,09	15,80	1,70
	mean females	NT	NT	28,43	3,51	17,46	16,09	1,71
	mean males	NT	NT	27,95	3,54	16,72	15,51	1,70
<i>Griseargiolestes_metallicus</i>	mean species	NT	NT	36,74	4,58	25,34	24,18	1,93
	mean females	NT	NT	35,41	4,57	26,04	24,81	1,91
	mean males	NT	NT	38,07	4,58	24,64	23,55	1,95
<i>Heteragrion_eboratum</i>	mean species	NT	NT	50,63	5,94	30,89	30,08	2,18
	mean females	NT	NT	46,44	5,99	31,32	30,49	2,15
	mean males	NT	NT	54,81	5,89	30,45	29,67	2,21
<i>Indocypha_vittata</i>	mean species	NT	NT	35,64	5,48	28,59	27,28	1,99
	mean females	NT	NT	32,50	5,14	29,30	27,92	1,93
	mean males	NT	NT	38,78	5,83	27,89	26,63	2,06
<i>Ischnura_aralensis</i>	mean species	NT	NT	33,33	4,07	18,07	17,08	1,84
	mean males	NT	NT	33,33	4,07	18,07	17,08	1,84
<i>Libellago_stictica</i>	mean species	NT	NT	20,99	3,47	18,63	17,73	1,57

	mean females	NT	NT	19,91	3,50	18,80	17,61	1,55
	mean males	NT	NT	22,08	3,44	18,46	17,85	1,59
<i>Megalagrion_nigrohamatum</i>	mean species	NT	NT	42,90	4,30	24,57	22,85	1,97
	mean females	NT	NT	41,66	4,29	24,91	23,06	1,96
	mean males	NT	NT	44,13	4,30	24,23	22,65	1,98
<i>Megalagrion_paludicola</i>	mean species	NT	NT	43,38	3,96	24,70	23,16	1,94
	mean males	NT	NT	43,38	3,96	24,70	23,16	1,94
<i>Melanoneura_bilineata</i>	mean species	NT	NT	48,07	4,65	26,57	26,29	2,05
	mean males	NT	NT	48,07	4,65	26,57	26,29	2,05
<i>Mortonagrion_hirosei</i>	mean species	NT	NT	26,22	3,10	13,29	12,45	1,62
	mean males	NT	NT	26,22	3,10	13,29	12,45	1,62
<i>Nehalennia_pallidula</i>	mean species	NT	NT	25,22	3,19	14,22	13,56	1,61
	mean females	NT	NT	25,34	3,22	14,52	13,76	1,62
	mean males	NT	NT	24,24	2,94	12,85	12,30	1,56
<i>Nehalennia_speciosa</i>	mean species	NT	NT	26,38	3,04	14,13	13,24	1,61
	mean females	NT	NT	25,99	3,01	14,31	13,43	1,60
	mean males	NT	NT	26,77	3,07	13,94	13,05	1,62
<i>Philogenia_helena</i>	mean species	NT	NT	63,72	6,32	43,59	44,61	2,31
	mean males	NT	NT	63,72	6,32	43,59	44,61	2,31

<i>Protoneura_macintyreii</i>	mean species	NT	NT	35,33	3,01	19,69	18,25	1,73
	mean females	NT	NT	33,31	2,99	20,26	18,74	1,71
	mean males	NT	NT	37,35	3,02	19,11	17,76	1,76
<i>Rhinagrion_elopuræ</i>	mean species	NT	NT	37,63	5,28	20,61	20,08	2,00
	mean males	NT	NT	37,63	5,28	20,61	20,08	2,00
<i>Risocnemis_serrata</i>	mean species	NT	NT	38,93	3,70	21,31	20,68	1,86
	mean males	NT	NT	38,93	3,70	21,31	20,68	1,86
<i>Stenocora_percornuta</i>	mean species	NT	NT	38,80	5,12	23,90	22,23	2,00
	mean males	NT	NT	38,80	5,12	23,90	22,23	2,00
<i>Teinopodagrion_vallenatum</i>	mean species	NT	NT	37,38	4,48	25,54	24,50	1,93
	mean females	NT	NT	35,33	4,57	26,06	24,97	1,91
	mean males	NT	NT	39,42	4,38	25,02	24,03	1,94
<i>Vestalis_anacolosa</i>	mean species	NT	NT	53,61	4,89	35,59	33,37	2,12
	mean females	NT	NT	50,62	4,11	36,45	34,04	2,02
	mean males	NT	NT	56,61	5,67	34,72	32,70	2,21
<i>Vestalis_luctuosa</i>	mean species	NT	NT	58,33	5,73	36,88	37,67	2,23
	mean males	NT	NT	58,33	5,73	36,88	37,67	2,23
<i>Acanthagrion_inexpectum</i>	mean species	LC	NO	30,46	3,09	17,78	16,76	1,68
	mean females	LC	NO	30,17	3,08	18,39	17,40	1,68

	mean males	LC	NO	30,76	3,10	17,17	16,11	1,69
<i>Archineura incarnata</i>	mean species	LC	NO	83,74	8,75	52,86	50,83	2,57
	mean females	LC	NO	83,89	9,00	56,39	53,84	2,58
	mean males	LC	NO	83,59	8,50	49,32	47,82	2,55
<i>Argia garrisoni</i>	mean species	LC	NO	38,82	4,74	23,74	22,65	1,97
	mean females	LC	NO	38,33	4,81	24,05	23,00	1,97
	mean males	LC	NO	39,30	4,68	23,43	22,29	1,97
<i>Argia popoluca</i>	mean species	LC	NO	31,21	3,40	18,19	17,36	1,73
	mean females	LC	NO	30,70	3,12	18,55	17,72	1,69
	mean males	LC	NO	31,73	3,69	17,83	17,00	1,78
<i>Aristocypha fenestrella</i>	mean species	LC	NO	31,96	4,51	27,47	26,61	1,86
	mean females	LC	NO	31,30	4,72	29,22	28,23	1,87
	mean males	LC	NO	32,63	4,30	25,72	25,00	1,85
<i>Calopteryx xanthostoma</i>	mean species	LC	NO	46,77	5,66	30,91	29,94	2,12
	mean females	LC	NO	47,10	5,66	32,73	31,72	2,13
	mean males	LC	NO	46,45	5,66	29,08	28,16	2,12
<i>Ceriagrion glabrum</i>	mean species	LC	NO	38,50	4,27	21,28	19,89	1,92
	mean females	LC	NO	39,25	4,28	21,71	20,36	1,93
	mean males	LC	NO	37,74	4,26	20,84	19,42	1,91

<i>Drepanoneura_muzoni</i>	mean species	LC	NO	33,02	2,59	19,92	18,78	1,64
	mean females	LC	NO	31,79	2,50	20,02	18,79	1,61
	mean males	LC	NO	34,25	2,67	19,81	18,77	1,67
<i>Enallagma_ebrium</i>	mean species	LC	NO	28,08	3,54	17,46	16,23	1,71
	mean females	LC	NO	28,09	3,50	17,80	16,45	1,70
	mean males	LC	NO	28,07	3,58	17,12	16,01	1,71
<i>Enallagma_exsulans</i>	mean species	LC	NO	33,62	3,56	21,20	19,54	1,78
	mean females	LC	NO	33,60	3,56	22,12	20,39	1,78
	mean males	LC	NO	33,63	3,56	20,28	18,69	1,78
<i>Hetaerina_flavipennis</i>	mean species	LC	NO	42,75	5,06	28,83	27,69	2,04
	mean females	LC	NO	41,50	5,17	30,22	29,31	2,03
	mean males	LC	NO	44,01	4,95	27,44	26,08	2,04
<i>Indocnemis_orang</i>	mean species	LC	NO	65,30	6,38	38,01	36,80	2,32
	mean females	LC	NO	63,03	6,47	38,80	37,31	2,31
	mean males	LC	NO	67,56	6,29	37,22	36,29	2,33
<i>Inpabasis_nigradorsum</i>	mean species	LC	NO	35,09	3,40	18,62	17,66	1,78
	mean males	LC	NO	35,09	3,40	18,62	17,66	1,78
<i>Iridictyon_myersi</i>	mean species	LC	NO	62,65	6,00	41,59	39,38	2,28
	mean females	LC	NO	61,12	6,15	43,35	40,91	2,28

	mean males	LC	NO	64,17	5,86	39,84	37,85	2,28
<i>Ischnura_chingaza</i>	mean species	LC	NO	25,07	3,20	15,01	13,91	1,61
	mean females	LC	NO	25,14	3,16	15,88	14,82	1,61
	mean males	LC	NO	24,99	3,24	14,15	13,00	1,62
<i>Ischnura_cruzi</i>	mean species	LC	NO	26,75	3,40	15,45	14,57	1,67
	mean females	LC	NO	26,77	3,48	16,76	15,73	1,68
	mean males	LC	NO	26,73	3,31	14,14	13,41	1,66
<i>Ischnura_cyane</i>	mean species	LC	NO	25,26	2,44	14,93	13,77	1,50
	mean males	LC	NO	25,26	2,44	14,93	13,77	1,50
<i>Leptobasis_candelaria</i>	mean species	LC	NO	33,41	3,23	17,80	16,78	1,74
	mean females	LC	NO	32,90	3,37	18,58	17,67	1,75
	mean males	LC	NO	33,93	3,10	17,02	15,90	1,73
<i>Leptobasis_lucifer</i>	mean species	LC	NO	31,22	2,80	15,51	14,47	1,65
	mean males	LC	NO	31,22	2,80	15,51	14,47	1,65
<i>Mesamphiagrion_occultum</i>	mean species	LC	NO	32,93	4,04	20,46	18,99	1,83
	mean females	LC	NO	31,81	3,84	20,22	18,66	1,79
	mean males	LC	NO	34,04	4,25	20,69	19,32	1,86
<i>Mesamphiagrion_risi</i>	mean species	LC	NO	35,56	3,72	22,57	21,28	1,83
	mean females	LC	NO	36,30	3,74	23,50	22,20	1,84

	mean males	LC	NO	34,83	3,71	21,63	20,36	1,82
<i>Mnesarete_ephippium</i>	mean species	LC	NO	37,22	4,44	25,48	24,75	1,92
	mean females	LC	NO	32,79	4,35	26,22	25,21	1,86
	mean males	LC	NO	41,65	4,53	24,75	24,30	1,98
<i>Neoerythromma_gladiolatum</i>	mean species	LC	NO	31,18	3,44	16,47	15,36	1,74
	mean males	LC	NO	31,18	3,44	16,47	15,36	1,74
<i>Neoneura_amelia</i>	mean species	LC	NO	31,80	3,24	17,73	16,69	1,72
	mean females	LC	NO	30,23	3,19	17,72	16,68	1,69
	mean males	LC	NO	33,36	3,28	17,75	16,70	1,75
<i>Neoneura_bilinearis</i>	mean species	LC	NO	30,18	3,28	17,02	15,91	1,70
	mean females	LC	NO	29,13	3,23	17,52	16,29	1,68
	mean males	LC	NO	31,23	3,33	16,51	15,52	1,72
<i>Neoneura_desana</i>	mean species	LC	NO	30,01	3,56	17,85	17,08	1,74
	mean females	LC	NO	29,27	3,51	18,18	17,34	1,72
	mean males	LC	NO	30,76	3,62	17,52	16,82	1,75
<i>Neoneura_fulvicollis</i>	mean species	LC	NO	38,55	3,94	21,81	20,56	1,89
	mean females	LC	NO	39,13	4,04	22,95	21,59	1,90
	mean males	LC	NO	37,97	3,84	20,68	19,54	1,87
<i>Oxyagrion_miniopsis</i>	mean species	LC	NO	34,63	3,66	21,46	20,12	1,81

	mean females	LC	NO	34,02	3,55	21,43	20,14	1,79
	mean males	LC	NO	35,24	3,77	21,49	20,11	1,83
<i>Palaemnema_dentata</i>	mean species	LC	NO	36,60	3,75	21,55	20,79	1,84
	mean females	LC	NO	33,44	3,84	21,40	20,50	1,81
	mean males	LC	NO	37,96	3,76	21,91	21,17	1,86
<i>Palaemnema_nathalia</i>	mean species	LC	NO	38,75	4,13	23,63	22,84	1,91
	mean females	LC	NO	37,29	4,19	23,98	23,21	1,90
	mean males	LC	NO	40,21	4,07	23,28	22,47	1,92
<i>Palaemnema_paulina</i>	mean species	LC	NO	42,39	4,30	26,71	25,94	1,96
	mean females	LC	NO	39,56	4,35	26,58	25,70	1,94
	mean males	LC	NO	45,22	4,25	26,84	26,18	1,99
<i>Palaemnema_paulitaba</i>	mean species	LC	NO	45,35	4,41	27,87	27,46	2,00
	mean females	LC	NO	42,87	4,44	26,98	26,64	1,98
	mean males	LC	NO	47,83	4,38	28,75	28,28	2,02
<i>Paraphlebia_quinta</i>	mean species	LC	NO	46,07	5,66	31,57	30,66	2,12
	mean females	LC	NO	43,33	5,63	30,91	30,20	2,09
	macho hialino	LC	NO	46,20	5,71	30,70	29,79	2,12
	macho pigmentado	LC	NO	48,69	5,64	33,12	31,98	2,14
<i>Perilestes_kahli</i>	mean species	LC	NO	50,66	4,36	22,11	21,17	2,05

	mean males	LC	NO	50,66	4,36	22,11	21,17	2,05
<i>Perissolestes_remotus</i>	mean species	LC	NO	55,13	4,40	23,12	22,28	2,09
	mean males	LC	NO	55,13	4,40	23,12	22,28	2,09
<i>Philogenia_cassandra</i>	mean species	LC	NO	50,76	5,75	34,25	34,75	2,17
	mean females	LC	NO	47,94	5,65	33,62	33,94	2,13
	mean males	LC	NO	53,58	5,84	34,87	35,56	2,20
<i>Polythore_aurora</i>	mean species	LC	NO	45,74	6,33	32,68	31,02	2,16
	mean females	LC	NO	45,08	6,61	34,29	32,64	2,18
	mean males	LC	NO	46,40	6,05	31,07	29,40	2,15
<i>Polythore_boliviana</i>	mean species	LC	NO	49,55	6,49	37,32	35,15	2,21
	mean females	LC	NO	44,13	6,52	36,70	35,16	2,16
	mean males	LC	NO	54,98	6,45	37,93	35,15	2,25
<i>Polythore_concinna</i>	mean species	LC	NO	49,78	6,20	35,09	32,44	2,19
	mean males	LC	NO	49,78	6,20	35,09	32,44	2,19
<i>Polythore_manua</i>	mean species	LC	NO	46,89	6,43	35,42	33,24	2,18
	mean females	LC	NO	40,96	6,25	33,13	30,95	2,11
	mean males	LC	NO	52,82	6,61	37,70	35,54	2,24
<i>Protoneura_amatoria</i>	mean species	LC	NO	35,50	3,14	19,65	18,21	1,75
	mean females	LC	NO	33,87	3,10	20,45	18,94	1,73

	mean males	LC	NO	37,14	3,19	18,85	17,49	1,78
<i>Protoneura_aurantiaca</i>	mean species	LC	NO	34,32	3,06	19,14	17,97	1,73
	mean females	LC	NO	32,61	3,07	19,64	18,54	1,71
	mean males	LC	NO	36,04	3,06	18,63	17,39	1,75
<i>Protoneura_cupida</i>	mean species	LC	NO	37,22	3,29	20,61	19,15	1,79
	mean females	LC	NO	36,07	3,33	21,19	19,75	1,79
	mean males	LC	NO	38,38	3,24	20,02	18,54	1,80
<i>Protoneura_tenuis</i>	mean species	LC	NO	35,02	2,90	19,29	17,98	1,71
	mean females	LC	NO	32,96	2,92	19,89	18,55	1,69
	mean males	LC	NO	37,09	2,87	18,69	17,42	1,73
<i>Pseudagrion_rubriceps</i>	mean species	LC	NO	37,37	3,54	20,91	19,58	1,83
	mean females	LC	NO	37,00	3,57	21,65	20,32	1,83
	mean males	LC	NO	37,74	3,52	20,17	18,83	1,83
<i>Schistobos_boliviensis</i>	mean species	LC	NO	43,53	4,50	24,49	23,33	2,00
	mean females	LC	NO	43,83	4,54	24,64	23,61	2,00
	mean males	LC	NO	43,23	4,45	24,34	23,05	1,99
<i>Teinopodagrion_caquetanum</i>	mean species	LC	NO	32,17	4,27	24,50	23,24	1,84
	mean females	LC	NO	29,87	4,42	26,87	25,07	1,83
	mean males	LC	NO	34,46	4,12	22,13	21,40	1,86

<i>Telebasis_carmesina</i>	mean species	LC	NO	27,29	3,22	14,70	14,08	1,65
	mean males	LC	NO	27,29	3,22	14,70	14,08	1,65
<i>Telebasis_corallina</i>	mean species	LC	NO	30,02	3,51	16,14	15,37	1,73
	mean females	LC	NO	32,39	3,73	17,80	16,90	1,79
	mean males	LC	NO	29,97	3,53	15,86	15,11	1,73
<i>Telebasis_digiticollis</i>	mean species	LC	NO	34,02	4,09	18,24	17,46	1,85
	mean females	LC	NO	35,78	4,21	19,18	18,58	1,88
	mean males	LC	NO	32,26	3,96	17,30	16,35	1,81
<i>Telebasis_griffini</i>	mean males	LC	NO	32,00	3,97	17,73	16,77	1,81
	mean species	LC	NO	32,00	3,97	17,73	16,77	1,81
<i>Telebasis_incolumis</i>	mean species	LC	NO	31,70	3,97	17,16	16,26	1,81
	mean females	LC	NO	32,41	3,99	17,43	16,58	1,82
	mean males	LC	NO	30,99	3,94	16,90	15,93	1,79
<i>Telebasis_limoncocha</i>	mean species	LC	NO	31,03	3,86	16,50	15,70	1,78
	mean males	LC	NO	31,03	3,86	16,50	15,70	1,78
<i>Zoniagrion_exclamationis</i>	mean species	LC	NO	34,54	4,18	22,40	21,25	1,86
	mean females	LC	NO	34,62	4,09	23,34	22,00	1,86
	mean males	LC	NO	34,45	4,26	21,45	20,50	1,87

Table 2. Sexual size dimorphism indexes (SSD) calculated with four size indicators: body length, head width, forewing length, hindwing length and with body mass, calculated for each species. Positive values indicate male-biased SSD, whereas negative values indicate female-biased SSD.

Species	Conservation status IUCN	Extinction risk category	SSD Body size	SSD Head width	SSD FW Length	SSD HW Length	SSD Mass
<i>Acanthagrion_inexpectum</i>	LC	NO	0,008	0,004	-0,030	-0,033	0,003
<i>Archineura_incarnata</i>	LC	NO	-0,002	-0,025	-0,058	-0,051	-0,004
<i>Argia_garrisoni</i>	LC	NO	0,011	-0,012	-0,011	-0,014	0,000
<i>Argia_popoluca</i>	LC	NO	0,014	0,074	-0,017	-0,018	0,022
<i>Aristocypha_fenestrella</i>	LC	NO	0,018	-0,041	-0,055	-0,053	-0,005
<i>Calopteryx_xanthosoma</i>	LC	NO	-0,006	0,000	-0,051	-0,052	-0,001
<i>Ceriagrion_glabrum</i>	LC	NO	-0,017	-0,001	-0,018	-0,020	-0,004
<i>Drepanoneura_muzoni</i>	LC	NO	0,032	0,028	-0,005	-0,001	0,016
<i>Enallagma_ebrium</i>	LC	NO	0,000	0,009	-0,017	-0,012	0,002
<i>Enallagma_exsulans</i>	LC	NO	0,000	0,000	-0,038	-0,038	0,000
<i>Hetaerina_flavipennis</i>	LC	NO	0,026	-0,019	-0,042	-0,051	0,001
<i>Indocnemis_orang</i>	LC	NO	0,030	-0,012	-0,018	-0,012	0,003
<i>Iridictyon_myersi</i>	LC	NO	0,021	-0,021	-0,037	-0,034	0,000
<i>Ischnura_chingaza</i>	LC	NO	-0,003	0,010	-0,050	-0,057	0,002
<i>Ischnura_cruzi</i>	LC	NO	-0,001	-0,022	-0,074	-0,069	-0,006
<i>Leptobasis_candelaria</i>	LC	NO	0,013	-0,037	-0,038	-0,046	-0,006
<i>Mesamphiagrion_occultum</i>	LC	NO	0,029	0,044	0,010	0,015	0,017
<i>Mesamphiagrion_risi</i>	LC	NO	-0,018	-0,003	-0,036	-0,037	-0,005
<i>Mnesarete_ephippium</i>	LC	NO	0,104	0,018	-0,025	-0,016	0,027
<i>Neoneura_amelia</i>	LC	NO	0,043	0,012	0,001	0,001	0,014
<i>Neoneura_bilinearis</i>	LC	NO	0,030	0,012	-0,026	-0,021	0,011
<i>Neoneura_desana</i>	LC	NO	0,022	0,014	-0,016	-0,013	0,009

<i>Neoneura_fulvicollis</i>	LC	NO	-0,013	-0,022	-0,045	-0,043	-0,008
<i>Oxyagrion_miniopsis</i>	LC	NO	0,015	0,027	0,001	-0,001	0,010
<i>Palaemnema_dentata</i>	LC	NO	0,065	0,006	0,029	0,031	0,011
<i>Palaemnema_nathalia</i>	LC	NO	0,033	-0,013	-0,013	-0,014	0,005
<i>Palaemnema_paulina</i>	LC	NO	0,058	-0,010	0,004	0,008	0,011
<i>Palaemnema_paulitaba</i>	LC	NO	0,048	-0,006	0,028	0,026	0,009
<i>Paraphlebia_quinta</i>	LC	NO	0,039	0,004	0,014	0,010	0,010
<i>Philogenia_cassandra</i>	LC	NO	0,048	0,014	0,016	0,020	0,012
<i>Polythore_aurora</i>	LC	NO	0,013	-0,039	-0,043	-0,045	-0,005
<i>Polythore_boliviana</i>	LC	NO	0,095	-0,005	0,014	0,000	0,018
<i>Polythore_manua</i>	LC	NO	0,110	0,025	0,056	0,060	0,027
<i>Protoneura_amatoria</i>	LC	NO	0,040	0,012	-0,035	-0,035	0,013
<i>Protoneura_aurantiaca</i>	LC	NO	0,043	0,000	-0,023	-0,028	0,011
<i>Protoneura_cupida</i>	LC	NO	0,027	-0,013	-0,024	-0,027	0,003
<i>Protoneura_tenuis</i>	LC	NO	0,051	-0,008	-0,027	-0,027	0,011
<i>Pseudagrion_rubriceps</i>	LC	NO	0,009	-0,006	-0,031	-0,033	0,001
<i>Schistobos_boliviensis</i>	LC	NO	-0,006	-0,009	-0,005	-0,010	-0,003
<i>Teinopodagrion_caquetanum</i>	LC	NO	0,062	-0,031	-0,084	-0,069	0,007
<i>Telebasis_corallina</i>	LC	NO	-0,003	0,006	-0,028	-0,028	-0,014
<i>Telebasis_digiticollis</i>	LC	NO	-0,045	-0,026	-0,045	-0,056	-0,016
<i>Telebasis_incolumis</i>	LC	NO	-0,019	-0,005	-0,013	-0,017	-0,006
<i>Zoniagrion_exclamationis</i>	LC	NO	-0,002	0,017	-0,037	-0,031	0,003
<i>Andinagrion_garrisoni</i>	NT	NT	-0,013	0,029	-0,030	-0,032	0,004
<i>Atrocalopteryx_coomani</i>	NT	NT	0,018	0,010	-0,020	-0,021	0,005
<i>Coenagrion_mercuriale</i>	NT	NT	-0,012	-0,047	-0,044	-0,032	-0,014
<i>Ecchlorolestes_nylephtha</i>	NT	NT	0,044	-0,014	-0,007	-0,005	0,006
<i>Enallagma_pictum</i>	NT	NT	-0,030	-0,013	-0,043	-0,046	-0,010
<i>Enallagma_recurvatum</i>	NT	NT	-0,007	0,004	-0,019	-0,016	-0,001

<i>Griseargiolestes_metallicus</i>	NT	NT	0,031	0,001	-0,024	-0,023	0,007
<i>Heteragrion_eboratum</i>	NT	NT	0,072	-0,007	-0,012	-0,012	0,013
<i>Indocypha_vittata</i>	NT	NT	0,077	0,055	-0,021	-0,020	0,028
<i>Libellago_stictica</i>	NT	NT	0,045	-0,008	-0,008	0,006	0,010
<i>Megalagrion_nigrohamatum</i>	NT	NT	0,025	0,001	-0,012	-0,008	0,006
<i>Nehalennia_pallidula</i>	NT	NT	-0,008	-0,017	-0,039	-0,027	-0,015
<i>Nehalennia_speciosa</i>	NT	NT	0,013	0,009	-0,012	-0,013	0,006
<i>Protoneura_macintyreii</i>	NT	NT	0,050	0,004	-0,025	-0,023	0,013
<i>Teinopodagrion_vallenatum</i>	NT	NT	0,048	-0,019	-0,018	-0,017	0,006
<i>Vestalis_anacolosa</i>	NT	NT	0,049	0,140	-0,021	-0,018	0,038
<i>Argia_sabino</i>	VU	TH	0,020	-0,016	0,003	0,000	0,006
<i>Chlorolestes_elegans</i>	VU	TH	0,042	-0,011	-0,037	-0,037	0,006
<i>Chlorolestes_peringueyi</i>	VU	TH	0,047	-0,015	-0,008	-0,007	0,006
<i>Hetaerina_rudis</i>	VU	TH	0,048	0,006	-0,018	-0,017	0,011
<i>Heteragrion_flavovittatum</i>	VU	TH	0,050	-0,008	-0,019	-0,014	0,009
<i>Hypolestes_trinitatis</i>	VU	TH	0,082	0,016	0,033	0,034	0,022
<i>Ischnura_gemina</i>	VU	TH	0,002	0,012	-0,021	-0,018	0,004
<i>Megalagrion_oceanicum</i>	VU	TH	0,035	-0,006	-0,009	-0,007	0,006
<i>Mesamphiagrion_ovigerum</i>	VU	TH	-0,026	-0,008	-0,061	-0,056	0,000
<i>Nubiolestes_diotima</i>	VU	TH	0,045	0,018	-0,031	-0,028	0,012
<i>Paraphlebia_zoe</i>	VU	TH	0,031	0,008	0,014	0,011	0,014
<i>Pentaplebia_stahli</i>	VU	TH	0,026	-0,016	-0,022	-0,023	0,002
<i>Philogenia_cristalina</i>	VU	TH	0,060	0,007	0,026	0,026	0,011
<i>Philosina_alba</i>	VU	TH	0,020	-0,010	-0,045	-0,037	0,002
<i>Sciotropis_cyclanthorum</i>	VU	TH	0,027	0,000	0,006	0,001	0,006
<i>Spesbona_angusta</i>	VU	TH	0,007	-0,017	-0,030	-0,038	-0,002
<i>Teinopodagrion_temporale</i>	VU	TH	0,011	0,005	0,006	0,011	0,003
<i>Umma_declivium</i>	VU	TH	0,018	0,002	-0,026	-0,029	0,004

<i>Acanthagrion williamsoni</i>	EN	TH	0,015	-0,012	-0,039	-0,039	0,001
<i>Chlorolestes apricans</i>	EN	TH	-0,025	-0,006	-0,044	-0,056	-0,007
<i>Drepanoneura donelly</i>	EN	TH	0,044	0,038	-0,009	-0,011	0,017
<i>Hypolestes clara</i>	EN	TH	0,040	-0,014	0,008	0,006	0,006
<i>Lestoidea lewisiana</i>	EN	TH	0,014	-0,027	-0,060	-0,066	-0,003
<i>Mesamphiagrion gaudimontanum</i>	EN	TH	0,000	0,003	-0,015	-0,016	0,008
<i>Mesamphiagrion demarmelsi</i>	EN	TH	-0,009	0,068	-0,023	-0,029	0,001
<i>Metacnemis valida</i>	EN	TH	0,009	-0,004	-0,001	0,002	0,001
<i>Microneura caligata</i>	EN	TH	0,034	-0,004	-0,046	-0,046	0,007
<i>Acanthagrion taxaense</i>	CR	TH	0,012	0,017	-0,025	-0,022	0,007
<i>Heteragrion peregrinum</i>	CR	TH	0,020	-0,008	-0,022	-0,022	0,003
<i>Rhinocypha ogasawarensis</i>	CR	TH	0,037	0,005	-0,001	-0,004	0,009

Table 3. Reproductive strategies of studied species. T = Territorial. N = Non-territorial.

Species	Conservation status IUCN	Extinction risk category	Reproductive strategy
<i>Argia extranea</i>	LC	NO	N
<i>Argia oenea</i>	LC	NO	N
<i>Argia tezpi</i>	LC	NO	N
<i>Argia_anceps</i>	LC	NO	N
<i>Argia_garrisoni</i>	LC	NO	N
<i>Coenagrion puella</i>	LC	NO	N
<i>Coenagrion pulchellum</i>	LC	NO	N
<i>Coenagrion scitulum</i>	LC	NO	N
<i>Enallagma cyathigerum</i>	LC	NO	N
<i>Enallagma hageni</i>	LC	NO	N
<i>Enallagma_ebrium</i>	LC	NO	N
<i>Enallagma_exsulans</i>	LC	NO	N
<i>Ischnura denticollis</i>	LC	NO	N
<i>Ischnura elegans</i>	LC	NO	N
<i>Ischnura graellsii</i>	LC	NO	N
<i>Ischnura posita</i>	LC	NO	N
<i>Ischnura pumilio</i>	LC	NO	N
<i>Ischnura ramburi</i>	LC	NO	N
<i>Ischnura senegalensis</i>	LC	NO	N
<i>Ischnura verticalis</i>	LC	NO	N
<i>Ischnura_chingaza</i>	LC	NO	N
<i>Ischnura_cruzi</i>	LC	NO	N
<i>Ischnura_cyane</i>	LC	NO	N
<i>Lestes barbarus</i>	LC	NO	N
<i>Lestes disjunctus</i>	LC	NO	N

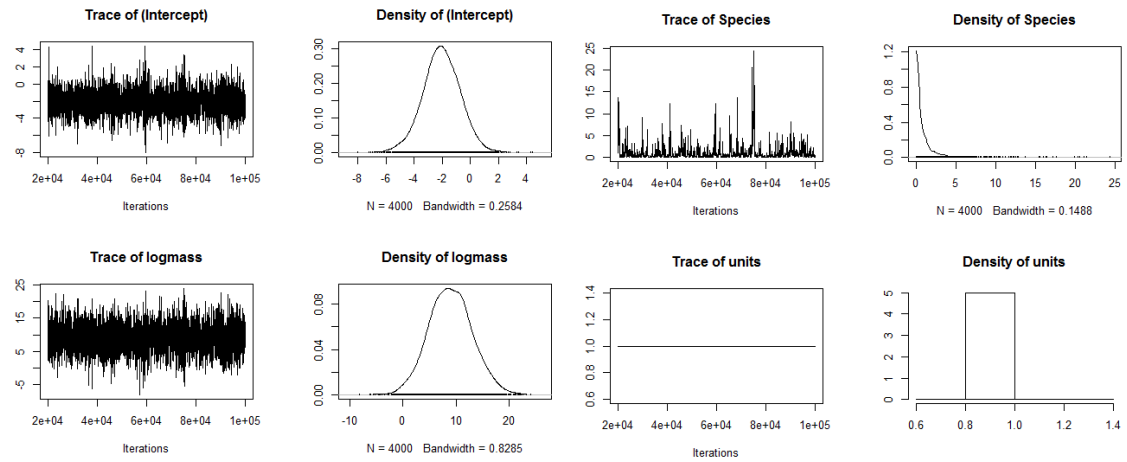
<i>Lestes sponsa</i>	LC	NO	N
<i>Lestes virens</i>	LC	NO	N
<i>Nehalennia irene</i>	LC	NO	N
<i>Platycnemis acutipennis</i>	LC	NO	N
<i>Platycnemis latipes</i>	LC	NO	N
<i>Platycnemis pennipes</i>	LC	NO	N
<i>Protoneura cara</i>	LC	NO	N
<i>Sympecma paedisca</i>	LC	NO	N
<i>Telebasis_carmesina</i>	LC	NO	N
<i>Telebasis_corallina</i>	LC	NO	N
<i>Telebasis_digiticollis</i>	LC	NO	N
<i>Telebasis_incolumis</i>	LC	NO	N
<i>Telebasis_limoncocha</i>	LC	NO	N
<i>Argia moesta</i>	LC	NO	T
<i>Argia sedula</i>	LC	NO	T
<i>Argia vivida</i>	LC	NO	T
<i>Calopteryx haemorrhoidalis</i>	LC	NO	T
<i>Calopteryx maculata</i>	LC	NO	T
<i>Calopteryx virgo</i>	LC	NO	T
<i>Calopteryx_xanthostoma</i>	LC	NO	T
<i>Cora marina</i>	LC	NO	T
<i>Enallagma civile</i>	LC	NO	T
<i>Enallagma vesperum</i>	LC	NO	T
<i>Hetaerina americana</i>	LC	NO	T
<i>Hetaerina flavipennis</i>	LC	NO	T
<i>Lestes viridis</i>	LC	NO	T
<i>Mnais p. pruinosa</i>	LC	NO	T
<i>Mnesarete_ephippium</i>	LC	NO	T

<i>Nososticta kalumburu</i>	LC	NO	T
<i>Paraphlebia quinta</i>	LC	NO	T
<i>Perilestes kahli</i>	LC	NO	T
<i>Platycypha caligata</i>	LC	NO	T
<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	LC	NO	T
<i>Coenagrion mercuriale</i>	NT	NT	N
<i>Enallagma_pictum</i>	NT	NT	N
<i>Enallagma_recurvatum</i>	NT	NT	N
<i>Ischnura_aralensis</i>	NT	NT	N
<i>Mortonagrion hirosei</i>	NT	NT	N
<i>Nehalennia speciosa</i>	NT	NT	N
<i>Libellago_stictica</i>	NT	NT	T
<i>Telebasis_flammeola</i>	EN	TH	N
<i>Argia_sabino</i>	VU	TH	N
<i>Ischnura gemina</i>	VU	TH	N
<i>Telebasis_farcimentum</i>	VU	TH	N
<i>Cora_lugubris</i>	VU	TH	T
<i>Hetaerina_rudis</i>	VU	TH	T
<i>Paraphlebia zoe</i>	VU	TH	T

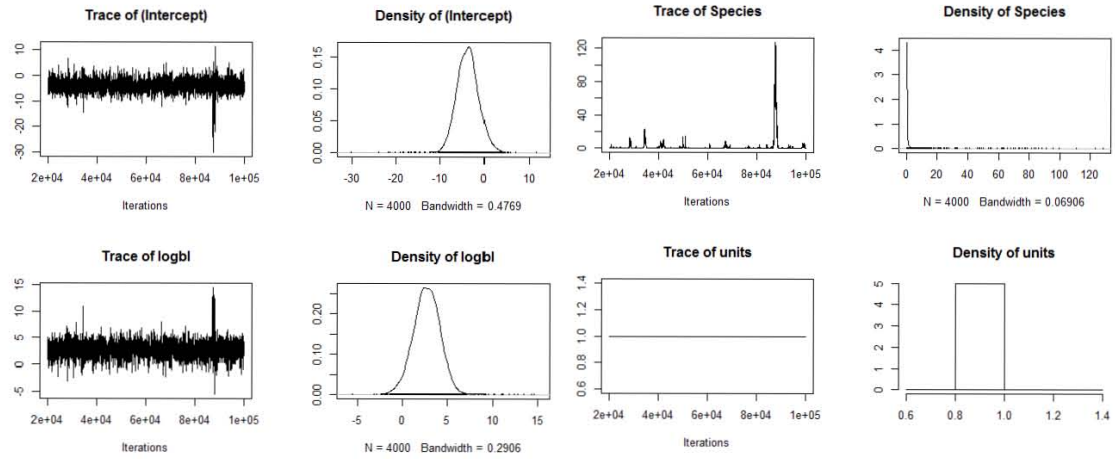
Supplementary material 2.

MARKOV CHAINS

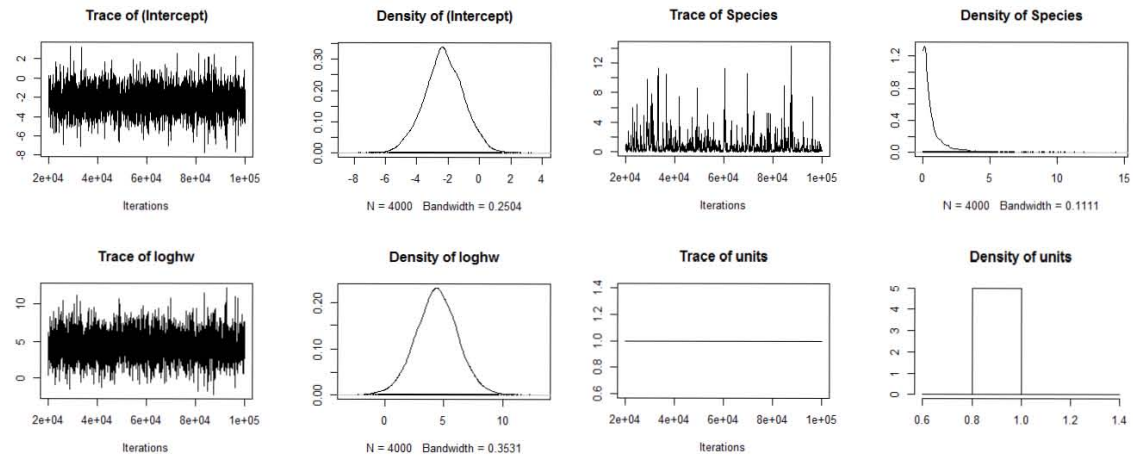
Body mass



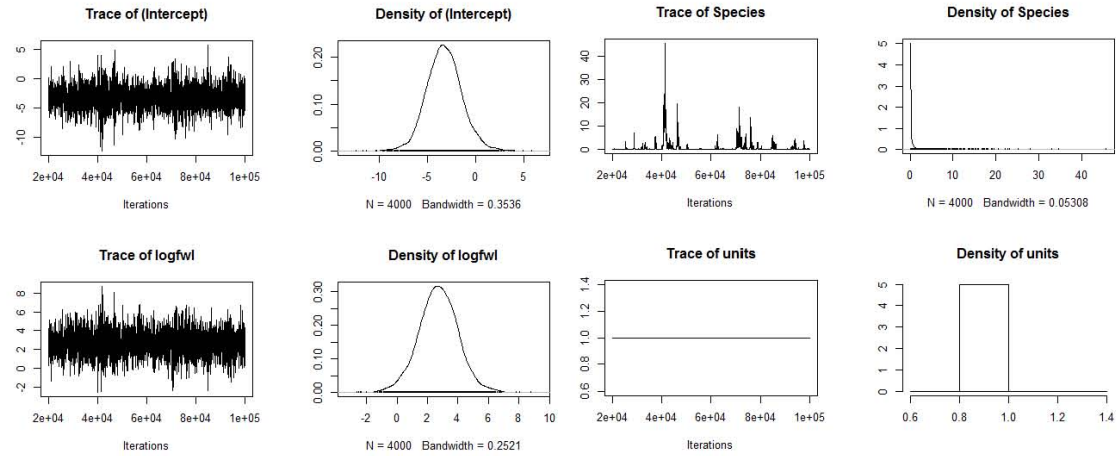
Body length



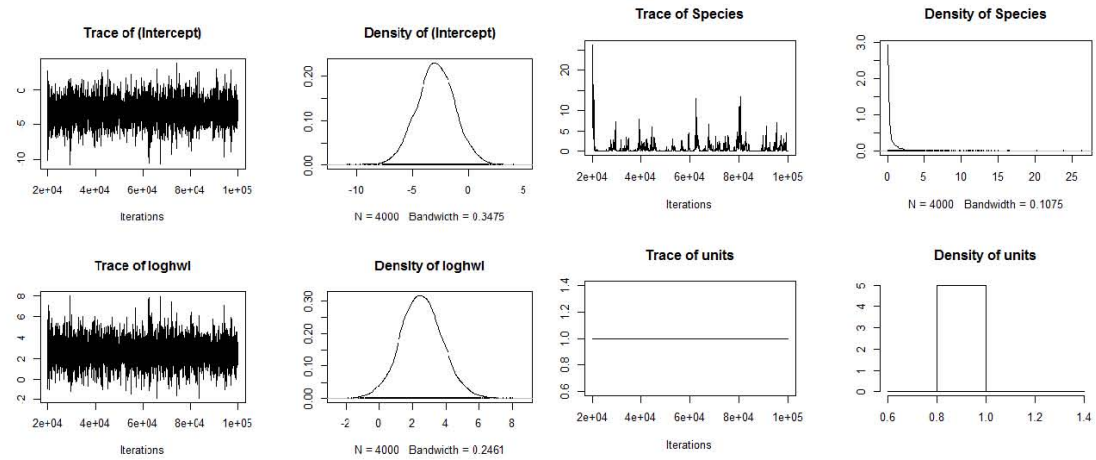
Head width



Fore Wing Length

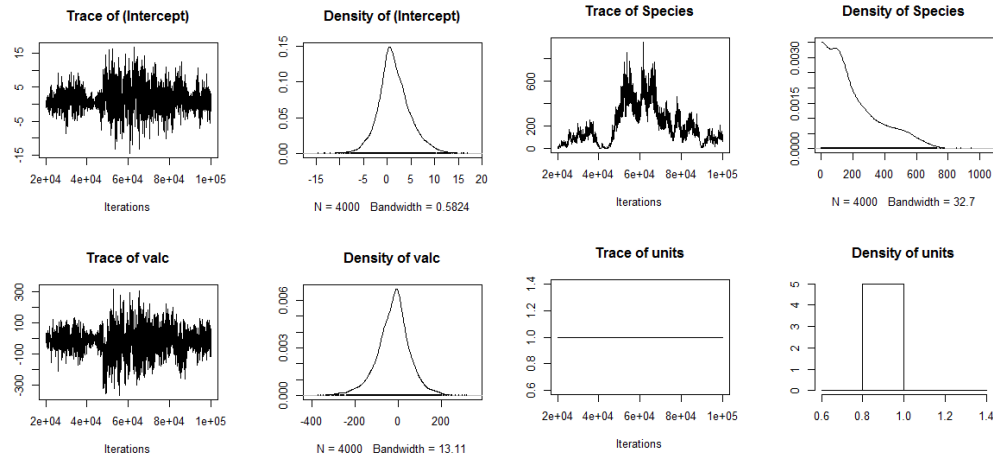


Hind Wing Length

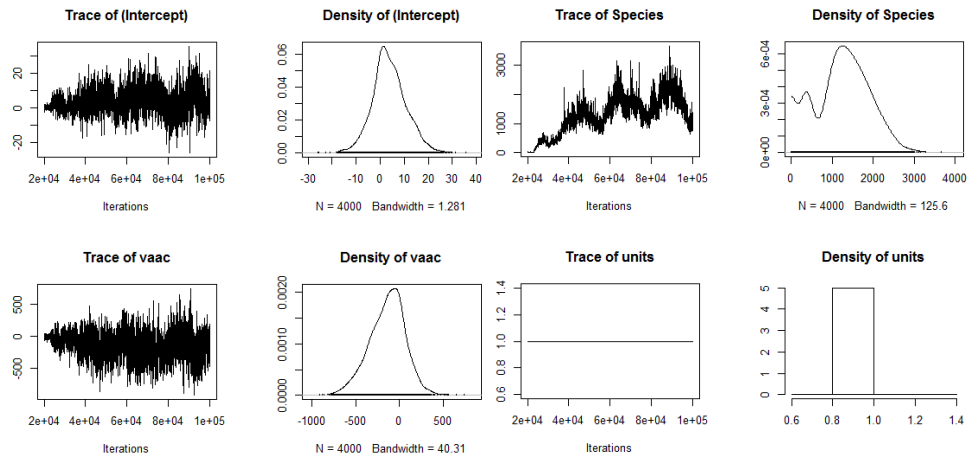


- Sexual Dimorphism

SSD Body length



SSD Head width



SSD Mass

