



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**

**AS FÊMEAS DA LIBÉLULA *ARGIA CROCEIPENNIS* TÊM UM LIMITE ESPACIAL
PARA SELECIONAR PARCEIROS REPRODUTIVOS?**

Vanessa Bomfim Brito da Silva

Feira de Santana
Fevereiro/2017

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**

**AS FÊMEAS DA LIBÉLULA *ARGIA CROCEIPENNIS* TÊM UM LIMITE ESPACIAL
PARA SELECIONAR PARCEIROS REPRODUTIVOS ?**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Estadual de Feira de Santana como parte dos requerimentos necessários para obtenção do título de mestre em Zoologia.

Vanessa Bomfim Brito da Silva

Orientador: Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto
Co-orientador: Dr. Danilo Germano Muniz da Silva

Feira de Santana
Fevereiro/2017

Ficha Catalográfica – Biblioteca Central Julieta Carteado

S578f Silva, Vanessa Bomfim Brito da
As fêmeas da libélula *Argia Croceipennis* têm um limite espacial para selecionar parceiros reprodutivos? / Vanessa Bomfim Brito da Silva. –, 2017.
35 f.: il.

Orientador: Paulo Enrique Cardoso Peixoto.

Coorientador: Danilo Germano Muniz da Silva.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Feira de Santana, Programa de Pós-Graduação em Zoologia, 2017.

1. *Argia Croceipennis* – Seleção sexual. 2. Libélula – Comportamento I. Peixoto, Paulo Enrique Cardoso, orient. II. Silva, Danilo Germano Muniz da, coorient. III. Universidade Estadual de Feira de Santana. IV. Título.

CDU: 595.2

VANESSA BOMFIM BRITO DA SILVA

**“AS FÊMEAS DA LIBÉLULA *ARGIA CROCEIPENNIS* TÊM UM LIMITE
ESPACIAL PARA SELECIONAR PARCEIROS REPRODUTIVOS?”**

Aprovada em: 10/02/2017

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto (Orientador) - UEFS

Prof. Dra. Laura Carolina Sousa Leal (UNIFESP)

Prof. Dr. Gustavo Requena Santos (USP)

FEIRA DE SANTANA – BA

Fevereiro/2017

Agradecimentos

Agradeço a Deus pelo dom da vida, inspiração, força e amparo. Aos meus pais por me educarem para a vida e por serem exemplos de fé, sabedoria, dedicação, valores e afeto. Aos IRMÃOS pelas discussões, conselhos, apelidos e ajuda. Aos meus parentes Bomfim e Brito pelas orações e torcida; posso garantir que ninguém é mais feliz que eu por ter parentes como vocês. Aos amigos desde a infância (Nay e Jane) e aos que conquistei na UEFS (Isa, Anderson, Limão, Deni, Neto e Fábio, Larissa e Luana) pelos conselhos, dividir angústias e momentos de minha vida. Vocês são essenciais! Ao Paulo Enrique, meu orientador, pela confiança e receptividade, que graças aos poderes de She-Ra foi mais que um orientador para mim, foi o melhor professor que eu tive na pós-Zoologia. Obrigada pelo incentivo ao estudo, pelos risos, pelas críticas, pela sugestão de viver a realidade do EFA e conselhos profissionais. Ao Danilo, por sua paciência em me explicar como funciona o mundo das redes e por ter contribuído brilhantemente para este trabalho. Aos integrantes do LENT A (Bruno, Nelson, Bode, Thicy, Douglas, Cátia, Cibele, Laura e tantos outros (Eita! Se eu me esqueci de mencionar alguém, foi só pra escrever aqui, mas serei grata por algum motivo do mesmo jeito [risos]) pelos cafés, abraços, bom dia, discussões, zoeiras, críticas, ajuda, risos e tudo que faz do LENT A o melhor do Brasil! Ao Daniel Pessoa, por acolher a proposta de contribuir com este trabalho na coleta de reflectância das amostras. À banca examinadora por aceitar o convite de avaliar este trabalho e sugerir novas ideias. Por fim, a todos que contribuíram de forma direta ou indireta para a construção deste trabalho. Com certeza, sem a participação de vocês, seria impossível finalizá-lo. Agradeço às instituições, UEFS por 8 anos de estudo, ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, à CAPES e ao CNPQ pelo apoio financeiro.

Sumário

Resumo.....	7
Abstract.....	8
Referencial teórico.....	9
Referências.....	12
Introdução.....	14
Materiais e métodos.....	18
Resultados.....	23
Discussão.....	27
Referências.....	30

Resumo

As estimativas de intensidade de seleção sexual sobre atributos dos machos frequentemente presumem que as fêmeas são capazes de avaliar todos os machos da população. Porém, em muitas espécies, as fêmeas possuem algum tipo de restrição quanto ao número máximo de parceiros que elas podem avaliar. Portanto, as estimativas de intensidade de seleção que não incluem tais restrições podem estar enviesadas. Para avaliar essa possibilidade, testamos a hipótese de que fêmeas avaliam apenas uma parcela dos machos disponíveis na população antes de acasalarem. Também testamos uma hipótese condicional de que, se houver uma restrição quanto ao número de machos amostrados, a intensidade de seleção sexual sobre os machos deve variar entre diferentes grupos de machos. Para testar essas duas hipóteses, realizamos observações de machos e fêmeas da libélula *Argia croceipennis* em duas populações distintas durante 10 dias consecutivos. Durante esse período, registramos o peso dos indivíduos que copularam e que não copularam, assim como a localização de todos os machos ao longo de um trecho de rio. Nossos resultados indicaram que as fêmeas buscam e avaliam parceiros dentro de um raio de 2 a 36 m. Além disso, machos de menor peso tiveram maior chance de cópula. Porém, as estimativas de gradiente de seleção sexual não variaram entre os adensamentos de machos. Portanto, apesar das fêmeas serem restritas quanto à quantidade de machos que elas são capazes de avaliar, a inclusão de informações de uso do espaço na busca por parceiros em avaliações de intensidade de seleção sexual não parece afetar fortemente as conclusões obtidas.

Palavras-chave: intensidade de seleção sexual, redes sexuais, seleção intersexual, mosaico evolutivo, dimorfismo sexual

Abstract

The methods usually adopted to estimate sexual selection intensity on male attributes often assume that females are capable of sampling all males in a population. However, in many species, females are unable to sample all males in a population. Therefore, estimations of sexual selection intensity may be biased if such sampling restriction is not considered. Here, we tested the hypothesis that females sample a subgroup of neighbor males in a population before copulating. We also tested a conditional hypothesis that, if females are spatially restricted regarding the number of males that they can sample, the intensity of sexual selection (estimated by the sexual selection gradient) will increase in groups with more males. To test these hypotheses we performed behavioral observations of males and females in two populations of the damselfly *Argia croceipennis* during 10 consecutive days. During this period, we also weighed males that copulated, males that did not copulate, and recorded their location along the river margins. Our results indicate that females are able to sample males located between 2 and 36 m, and that lighter males have higher mating chances. However, sexual selection gradients did not vary among groups of males. We conclude that, despite females being spatially restricted in relation to the number of males that they can sample, such restriction is unimportant in determining estimations of sexual selection intensity.

Key-words: intensity of sexual selection, intersexual selection, evolutionary mosaic, mate choice

Referencial teórico

Seleção sexual

A seleção sexual é um processo que favorece atributos dos indivíduos que aumentem as chances de encontro e cópula com parceiros sexuais, o sucesso reprodutivo após acasalamento e maior eficiência na escolha de parceiros de alta qualidade (Andersson, 1994). A seleção sexual é subdividida em seleção intrasexual e seleção intersexual. A seleção intrasexual favorece características que garantem maior vantagem dos indivíduos sobre rivais do mesmo sexo pelo acesso a parceiros sexuais, seja em brigas pré-copulatórias ou por meio de competição espermática após o acasalamento (Kuijper *et al.*, 2012). A seleção intersexual, por sua vez, favorece características dos indivíduos que aumentem as chances dos parceiros serem escolhidos por indivíduos do sexo oposto seja antes ou após o acasalamento (Eberhard, 2009; Procter *et al.*, 2012).

Em geral, a intensidade de competição sexual pelos indivíduos do sexo oposto varia de acordo com a quantidade de energia investida na prole por cada sexo. Indivíduos do sexo que investe menos em cada prole e que normalmente têm mais eventos reprodutivos tendem a sofrer maior intensidade de seleção, enquanto indivíduos do sexo oposto tendem a ser mais seletivos na escolha de parceiros (Trivers, 1972; Kuijper *et al.*, 2012). Na maioria das espécies, as fêmeas são mais seletivas que os machos quanto à escolha dos parceiros com os quais irão reproduzir (Jennions & Petrie, 1997). Existem três tipos de explicações para a evolução da escolha de parceiros pelas fêmeas (Kuijper *et al.*, 2012): 1) aquisição de benefícios diretos, 2) aquisição de benefícios indiretos e 3) seleção desenfreada. Benefícios diretos ocorrem quando os machos fornecem para as fêmeas recursos, em geral alimentares, que as beneficiam diretamente (Møller & Jennions, 2001). Já benefícios indiretos ocorrem quando as fêmeas não recebem benefício diretamente, mas sendo seletivas, podem aumentar a sobrevivência ou a atratividade da prole que recebe genes dos pais capazes de aumentar sua

aptidão (Head *et al.*, 2005; Wong & Candolin, 2005). Por fim, o mecanismo de seleção desenfreada prevê que as fêmeas escolhem os machos devido a algum atributo atrativo que será herdado pela prole, mas que não fornece nenhum benefício adicional (Fisher, 1930).

Uma consequência importante da maior seletividade de parceiros pelas fêmeas é o favorecimento da evolução de características exibidas apenas pelos machos (e.g. Lande, 1980; Wong & Candolin, 2005). Em alguns casos, esses atributos exibidos pelos machos aumentam a chance dos machos serem selecionados pelas fêmeas (e.g. Svensson & Gosden, 2007), enquanto em outros, aumentam a chance dos machos vencerem uma disputa pelo acesso a parceiras sexuais (e.g. Arnott & Elwood, 2009). Os atributos exagerados exibidos pelos machos podem ser características morfológicas ou comportamentais que, eventualmente, indicam a qualidade fisiológica dos machos (Kuijper *et al.*, 2012). Quanto mais um atributo aumenta as chances de um macho acasalar maior é intensidade de seleção sobre este atributo (Lande & Arnold, 1983). Ao estimar a intensidade de seleção sexual, compreendemos o quanto um atributo é selecionado por escolha de parceiro. Devido às variações de competição entre os machos, os valores de intensidade de seleção sexual tendem a variar. A variação da intensidade de seleção sexual permite que saibamos o quanto ela afeta a evolução dos atributos (Lande & Arnold, 1983).

Gradientes de seleção e efeitos espaciais

A maioria das medidas propostas para estimar a intensidade da seleção sexual foi baseada na variação do sucesso reprodutivo (Lande & Arnold, 1983; Krakauer *et al.*, 2011). Porém, a maioria delas não relaciona o sucesso reprodutivo dos indivíduos com as características sexuais secundárias. Lande & Arnold (1983) propuseram o uso de técnicas de regressão linear e quadrática (chamadas de gradientes de seleção) como um meio de estimar

tanto a forma quanto a intensidade da seleção sexual sobre diferentes características dos indivíduos (Arnold & Wade, 1984). O valor do gradiente permite avaliar o quanto mudanças nos valores dos atributos aumentam ou diminuem a aptidão dos indivíduos, enquanto a forma permite identificar se a seleção é do tipo estabilizadora, disruptiva ou direcional.

Apesar dos gradientes de seleção sexual estimarem o sucesso reprodutivo de um indivíduo em função de suas características, há variáveis que podem influenciar os resultados dessas estimativas, mas que não são incluídas nos cálculos dos gradientes (McDonald *et al.*, 2013). Em particular, os gradientes de seleção sexual presumem que todas as fêmeas têm acesso a todos os machos de uma população. Porém, esse pressuposto dificilmente é verdadeiro, visto que tanto as fêmeas quanto os machos têm limites máximos de distância que conseguem se deslocar, além de limites máximos de percepção (Lindström & Lehtonen, 2013). Dessa forma, estimativas de gradientes de seleção sexual que não considerem possíveis limites espaciais dentro dos quais as fêmeas são capazes de amostrar os machos podem gerar valores de intensidade de seleção sexual enviesados sobre um atributo (Krause *et al.*, 2010).

Se houver um efeito da restrição espacial sobre o padrão de escolha das fêmeas, é possível que isso gere mosaicos de seleção sexual. Os mosaicos de seleção ocorrem quando existem variações de forças seletivas sobre características dos indivíduos ao longo do espaço (e.g. Chaine & Lyon, 2008; Gosden & Svensson, 2008). Se fêmeas são capazes de amostrar apenas uma parte da população, então machos mais próximos entre si devem competir mais intensamente pelas fêmeas que estiverem mais próximas. Portanto, a intensidade de seleção sexual pode mudar entre diferentes agrupamentos de machos (e.g. Muniz *et al.*, 2015). Nesse sentido, identificar os grupos de machos ao longo do espaço e inserir essa informação em estimativas de gradientes de seleção sexual pode permitir que estimativas mais precisas dos gradientes possam ser feitas.

Referências

- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. University Press, Princeton, NJ.
- Arnold, S.J. & Wade, M.J. 1984. On the measurement of natural and sexual selection: applications. *Evolution* **38**: 720–734.
- Arnott, G. & Elwood, R.W. 2009. Assessment of fighting ability in animal contests. *Anim. Behav.* **77**: 991–1004.
- Chaine, A.S. & Lyon, B.E. 2008. Adaptive plasticity in female mate choice dampens sexual selection on male ornaments in the lark bunting. *Science* **319**:459–62.
- Eberhard, W.G. 2009. Postcopulatory sexual selection: Darwin's omission and its consequences. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **106 Suppl**: 10025–10032.
- Fisher, R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Gosden, T.P. & Svensson, E.I. 2008. Spatial and temporal dynamics in a sexual selection mosaic. *Evolution* **62**: 845–56.
- Head, M.L., Hunt, J., Jennions, M.D. & Brooks, R. 2005. The indirect benefits of mating with attractive males outweigh the direct costs. *PLoS Biol.* **3**: 289–294.
- Jennions, M.D. & Petrie, M. 1997. Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. *Biol. Rev.* **72**: 283–327.
- Krakauer, A.H., Webster, M.S., Duval, E.H., Jones, A.G. & Shuster, S.M. 2011. The opportunity for sexual selection: not mismeasured, just misunderstood. *J. Evol. Biol* **24**: 2064-2071.
- Krause, J., James, R. & Croft, D.P. 2010. Personality in the context of social networks. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **365**: 4099–4106.
- Kuijper, B., Pen, I. & Weissing, F.J. 2012. A guide to sexual selection theory. *Annu. Rev. Ecol. Syst. Evol.* **43**: 287–311.
- Lande, R. 1980. Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters.

Evolution **34**: 292–305.

Lande, R. & Arnold, S.J.J. 1983. The measurement of selection on correlated characters.

Evolution **37**: 1210–1226.

Lindström, K. & Lehtonen, T.K. 2013. Mate sampling and choosiness in the sand goby. *Proc.*

R. Soc.B **280**: 20130983.

McDonald, G.C., James, R., Krause, J. & Pizzari, T. 2013. Sexual networks: measuring sexual

selection in structured, polyandrous populations. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* **368**: 1613–1623.

Møller, A. & Jennions, M. 2001. How important are direct fitness benefits of sexual

selection? *Naturwissenschaften* **88**: 408–415.

Muniz, D.G., Guimarães Jr, P.R., Buzatto, B.A. & Machado, G. 2015. A sexual network

approach to sperm competition in a species with alternative mating tactics. *Behav. Ecol.* **26**: 121–129.

Procter, D.S., Moore, A.J. & Miller, C.W. 2012. The form of sexual selection arising from

male-male competition depends on the presence of females in the social environment. *J. Evol. Biol.* **25**: 803–812.

Svensson, E.I. & Gosden, T.P. 2007. Contemporary evolution of secondary sexual traits in the

wild. *Funct. Ecol.* **21**: 422–433.

Trivers, R. 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the*

descent of man 1871-1971 (B.Campbell, eds), pp.136-179. Aldine Publised Company, Chicago, IL.

Wong, B.B.M. & Candolin, U. 2005. How is female mate choice affected by male

competition? *Biol. Rev.* **80**: 559–571.

**Variações espaciais em uma população afetam o padrão de escolha de parceiros sexuais
na libélula *Argia croceipennis* ?**

V. B. B. SILVA*, D. G. MUNIZ† & P. E. C. PEIXOTO*

*Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, BA, Brasil

†Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP, Brasil

A seleção sexual favorece características nos indivíduos que aumentam as chances de buscar e escolher os parceiros para acasalar (Andersson, 1994), tendo continuidade após o acasalamento quando os machos competem entre si para fertilizar os gametas femininos ou pela escolha críptica das fêmeas (Eberhard, 2009). A seleção sexual está subdividida em seleção intrasexual e intersexual. Na fase pré-copulatória, a seleção intrasexual ocorre quando os indivíduos de um mesmo sexo interagem agressivamente entre si pelo acesso a parceiros do sexo oposto, enquanto que durante e após acasalamento, via competição espermática. A seleção intersexual, na fase pré-copulatória, ocorre quando os indivíduos são favorecidos pelas características que aumentam as chances deles serem escolhidos por parceiros sexuais, e durante ou após o acasalamento, via escolha críptica das fêmeas (Andersson, 1994; Danielsson, 2001; Eberhard, 2009).

A diferença no investimento parental inicial entre machos e fêmeas afeta os comportamentos sexuais entre os sexos. Em geral, as fêmeas são mais seletivas porque costumam investir mais na prole inicialmente dos que os machos, assim os eventos reprodutivos das fêmeas tendem a ser reduzidos. Dessa forma, para aumentar sucesso

reprodutivo delas a seleção de machos com melhores atributos, e nesse caso, os machos tendem a disputar para serem escolhidos. Dessa forma, a competição pelo acesso a parceiros reprodutivos geralmente é maior nos machos quando comparados com as fêmeas (Andersson, 1994). Como consequência da maior competição, a intensidade de seleção sexual sobre os atributos dos machos tende a ser maior do que sobre os atributos das fêmeas. Essa maior intensidade de seleção sexual sobre os machos pode favorecer a expressão de características mais exageradas que aumentam a chance de vitória em disputas ou a chance de serem escolhidos pelas fêmeas (Møller & Jennions, 1997). Em última instância, essa diferença na intensidade de seleção entre os sexos pode levar à evolução do dimorfismo sexual (Lande, 1980; Bonduriansky, 2007).

Um passo importante para entender como a seleção sexual molda a evolução de características sexuais é estimar a intensidade e a forma como a seleção atua sobre as características dos indivíduos (Siepielski *et al.*, 2013). A intensidade de seleção sexual estima o quanto a variação em um atributo aumenta ou reduz o sucesso reprodutivo dos machos (Arnold & Wade, 1984b). Quanto maior a variação no sucesso reprodutivo em resposta à variação no valor de um atributo, maior deve ser a intensidade de seleção (Lande & Arnold, 1983). A forma de seleção sexual, por sua vez, descreve a relação entre um atributo fenotípico e o sucesso reprodutivo (Hunt *et al.*, 2009). Se a seleção for estabilizadora, o valor médio do atributo tende a permanecer constante ao longo das gerações, enquanto a variação em torno desta média pode diminuir (e.g. Kokko *et al.*, 2002). No entanto, em populações em que a seleção sexual é direcional, indivíduos com os maiores ou com os menores valores de um atributo são favorecidos, podendo mudar o valor médio do atributo na população ao longo das gerações. A seleção disruptiva, por sua vez, favorece ambos os fenótipos extremos (Procter *et al.*, 2012). No geral, a preferência das fêmeas por atributos dos machos geram padrões de seleção sexual direcional ou disruptiva (Ryan & Keddy-Hector, 1992).

Um dos meios usados para estimar a intensidade e a forma de seleção sexual sobre os atributos é baseada no uso de regressões lineares (simples e quadráticas) entre medidas dos atributos dos indivíduos e medidas de sucesso reprodutivo (Arnold & Wade, 1984a). Esta forma de medir a intensidade de seleção sexual, conhecida como gradiente de seleção, geralmente considera a ocorrência ou o número de cópulas dos machos em função dos seus atributos (Arnold & Wade, 1984b). Para o cálculo desses gradientes há um pressuposto de que qualquer macho pode acasalar com qualquer fêmea (McDonald *et al.*, 2013). No entanto, tanto machos quanto fêmeas podem ter limitações quanto ao número de parceiros que eles são capazes de encontrar para acasalar (Benton *et al.*, 1998). Quando as fêmeas têm sua amostragem de machos restringida (Roff & Fairbairn, 2014), por assédio ou aumento no custo na busca por parceiros, os machos de baixa qualidade podem ter mais chances de acasalar se não houver machos de alta qualidade na amostragem das fêmeas. Portanto, se houver a restrição espacial na amostragem, os valores dos gradientes de seleção dos machos devem ser menores do que os gradientes que consideram os valores dos atributos de todos os machos.

Se as fêmeas, de fato, amostrarem um conjunto restrito de machos na população, características inerentes aos grupos avaliados por elas podem ser importantes para determinar a intensidade de seleção sexual sobre os atributos dos machos. Em particular, a densidade de machos em diferentes locais pode ter um efeito sobre a intensidade de seleção sexual (Klug *et al.*, 2010). Em locais com maior densidade de machos, deve haver maior variação entre eles com relação aos atributos escolhidos pelas fêmeas. Com isso, as fêmeas têm mais opções durante a busca de parceiros, permitindo que aqueles mais atrativos sejam mais frequentemente escolhidos. Já em grupos com menor densidade, é possível que machos mais atrativos estejam ausentes, aumentando a chance de que os demais adquiram uma cópula. Conseqüentemente, se fêmeas amostrarem apenas uma parcela de machos localizados mais próximos uns dos outros, a intensidade de seleção sexual sobre os machos deve ser maior em

grupos com maior número de rivais (Head & Brooks, 2006; Kokko & Rankin, 2006; Bleu *et al.*, 2012).

Na libélula *Argia croceipennis* (Coenagrionidae), há dimorfismo sexual na coloração corporal. Os machos são facilmente reconhecidos por apresentarem coloração corporal predominantemente azul, enquanto as fêmeas podem ser predominantemente marrons (fêmeas ginomórficas) ou azuis (fêmeas andromórficas). Os machos não brigam entre si pela posse de territórios, mas permanecem em aglomerações localizadas às margens de riachos, à espera de fêmeas para cópula ao longo dos dias (obs. pessoal). As fêmeas chegam após os machos nas margens dos rios e, em seguida, começam a ser assediadas por eles. De fato, assédio excessivo é um padrão comum em libélulas da família Coenagrionidae (Cordero, 1990; Fincke, 1997; Andre's & Cordero, 1999). Por essa razão, as fêmeas podem ser incapazes de voar grandes distâncias para selecionar parceiros devido às aglomerações de machos que tentam acasalar com elas. Além disso, a permanência de machos em pontos específicos ao longo das margens dos rios pode criar uma estruturação espacial que restringe quantos machos podem ser avaliados pelas fêmeas antes da cópula.

Neste trabalho desenvolvemos uma abordagem espacialmente explícita para entender se informações espaciais podem afetar a compreensão sobre os padrões de seleção sexual em *A. croceipennis*. Nossa hipótese é que as fêmeas têm um limite espacial para selecionar parceiros reprodutivos. Adicionalmente, propomos uma segunda hipótese, condicional a anterior, de que em locais com maior aglomeração de machos, deve haver um aumento na intensidade de seleção sexual sobre eles. Se a primeira hipótese for verdadeira, esperamos que modelos que estimam os gradientes de seleção incluindo informações espaciais sobre os machos apresentem melhor ajuste aos dados que modelos que não incluam essa informação. Se a segunda hipótese for verdadeira, esperamos que quanto maior a densidade de machos em um determinado grupo, maior os valores dos gradientes de seleção sexual sobre eles.

Materiais e métodos

Área de estudo

Realizamos o estudo nos municípios de Lençóis (Rio Ribeirão de Baixo: 12°35' S; 41°22' O; 270 m de altitude) e Palmeiras (Rio Capão: 12°38' S; 41°29' O; 846 m de altitude), localizados na região da Chapada Diamantina, Bahia, nordeste do Brasil. De acordo com a classificação de Köppen, o clima da região é do tipo *As*, caracterizado por temperaturas anuais médias superiores a 18 °C e chuvas de inverno (Kottek *et al.*, 2006). As populações estudadas estão separadas por aproximadamente 20 km e localizadas em microbacias distintas, o que sugere que há pouco ou nenhum fluxo gênico entre elas. Adicionalmente, as populações possuem diferenças marcantes na densidade entre os grupos e entre as áreas, com uma média (\pm DP) de $0,0002 \pm 0,0009$ indivíduos/m² em Lençóis e $0,4 \pm 0,11$ indivíduos/m² em Palmeiras (dados baseados em 10 dias de amostragem em cada local). Inserimos duas populações com diferenças de densidade para que pudéssemos obter maior variação nesse fator e investigar adequadamente o efeito da densidade nos gradientes de seleção sexual sobre os machos.

Amostragem de indivíduos para medidas de gradientes de seleção sexual

Para acompanhar a ocorrência de cópulas e estimar a localização de machos e fêmeas nos riachos, selecionamos uma área de 90 x 5 m no Rio Capão (Palmeiras) no mês de maio de 2015 e 75 x 20 m no Rio Ribeirão de Baixo (Lençóis) no mês de novembro de 2015. Nesses locais, inserimos marcações a cada metro em ambas as margens dos rios. Usamos essas marcações para registrar a posição de cada indivíduo entre as 8:00 e 16:00 h ao longo de 8 dias em Lençóis e 10 dias em Palmeiras. Devido à falta de conhecimento sobre tempo de vida dos machos de *A. croceipennis*, estabelecemos um período de observação baseado no período

de vida dos machos de espécies da mesma família que dura entre 6 e 16 dias (Banks & Thompson, 1985).

Para determinar a posição de cada macho nos trechos do rio ao longo do dia e estimar a densidade da população, marcamos os indivíduos no primeiro e segundo dias de amostragem. Para marcação, capturamos machos e fêmeas com uma rede entomológica e escrevemos números nas asas dos indivíduos utilizando uma caneta para retroprojeter. Logo após a marcação, colocamos cada indivíduo em um envelope de papel de peso conhecido e pesamos os dois em uma balança semi-analítica portátil (precisão de 0,001 g). Usamos a diferença de peso entre o envelope vazio e o envelope contendo o indivíduo como estimativa da massa fresca de cada libélula. Em seguida, soltamos os indivíduos no mesmo ponto do rio onde os capturamos. Do terceiro ao penúltimo dia, observamos os machos e fêmeas e realizamos varreduras para registrar a localização de cada indivíduo ao longo do dia. Iniciamos as observações às 08:00 h e as varreduras às 9:00 h. Repetimos as varreduras a cada hora até que todos os indivíduos tivessem abandonado o local. Realizamos as observações e varreduras apenas quando o tempo estava ensolarado porque com pouca incidência de luz solar os indivíduos se deslocavam para locais fora da área de coleta.

Durante as varreduras, registramos os pontos dos transectos onde observamos os machos marcados, bem como se eles estavam em alguma fase do acasalamento: tandem, cópula ou oviposição. A fase tandem é uma fase pré-cópula que ocorre quando o macho mantém os seus apêndices abdominais fixos ao prototórax da fêmea. A fase de cópula é a fase seguinte ao tandem, quando os machos erguem as fêmeas e há contato genital. A fase de oviposição ocorre após a fase de cópula, quando os machos permanecem em posição de guarda sobre as fêmeas (ainda com o abdômem preso ao protótorax delas), enquanto as fêmeas submergem o seu abdômen no leito (em pedras, folhas ou galhos) ou nas margens do riacho para depositar os ovos.

Nos períodos entre as varreduras, registramos a localização de indivíduos marcados e não marcados que copularam, assim como, a posição do transecto em que o casal ovipunha. Quando encontrávamos um indivíduo não marcado em tandem ou cópula, esperávamos até o início da oviposição e, em seguida, capturávamos o casal para marcá-los. Quando observávamos machos não marcados na área que não efetuaram nenhuma cópula, os capturamos após 14:30 h para marcação. Escolhemos esse horário porque, a partir dele, a abundância dos indivíduos no rio começava a reduzir, não havendo registro do início de nenhuma cópula após as 14:00 h. Em cada dia, consideramos como solteiros todos os machos que registramos, no mínimo, em duas varreduras e que não observamos em tandem, cópula ou oviposição. Quando observamos um macho em tandem, cópula ou em oviposição, consideramos que ele havia efetuado uma cópula com sucesso no dia. Optamos por considerar qualquer dessas fases como um estimador confiável de cópula, pois, do total de 11 casais observados desde o momento em que o macho entrou em contato com a fêmea, todos prosseguiram até a fase de oviposição. Em libélulas dessa família, a oviposição é uma medida confiável de sucesso de acasalamento devido à capacidade dos machos removerem o esperma prévio de outros machos antes da fêmea ovipor (e.g. Andrés & Rivera, 2000; Sirot & Brockmann, 2001).

Análises de gradientes de seleção com abordagem espacial

Para inserir informações espaciais nas análises de gradientes de seleção, usamos uma abordagem baseada na proximidade espacial dos machos. Para isso, consideramos que os machos localizados a uma determinada distância pré-estabelecida estavam espacialmente conectados entre si (McDonald *et al.*, 2013; Muniz *et al.*, 2015). Como os machos raramente trocavam de poleiros ao longo do dia (ou mesmo entre os dias), estabelecemos as conexões entre eles de acordo com a posição mais frequente dos machos nos transectos. Assim, criamos

redes que conectavam os machos localizados a até 2 m, 8 m, 16 m ou 32 m de distância de outros machos observados em um dado dia. Também construímos um modelo geral que considerava todos os machos da população como um único grupo.

Após identificarmos os grupos de machos dentro de cada valor de distância, calculamos a média do valor do peso fresco dos machos de cada grupo. Optamos por utilizar os valores de peso fresco por ser uma medida não destrutiva que permitia que acompanhássemos os machos por vários dias depois da pesagem inicial. Esse acompanhamento era necessário para podermos construir as redes de localização espacial dos machos e para obtermos uma estimativa confiável do sucesso de cópula de cada macho. Além disso, valores de peso fresco incorporam informações sobre a condição geral dos machos (Plaistow & Siva-Jothy, 1999; Peixoto & Benson, 2011). Para calcularmos o peso relativo dos machos de cada grupo, subtraímos o valor do peso de cada macho em relação ao valor do peso médio do grupo. Utilizamos o valor do peso médio dos machos em relação ao grupo de machos dentro de cada valor de distância (peso relativo dos machos) para avaliar a condição geral dos machos em relação aos seus rivais em um grupo. Nos casos em que o grupo era composto por apenas um indivíduo, consideramos o valor zero para o desvio de peso do indivíduo desse grupo.

Uma vez definidos os grupos de machos, construímos modelos lineares gerais mistos considerando a distribuição de erros binomial. Nesses modelos, consideramos a ocorrência de cópula dos machos observados a cada dia como variável resposta, o peso relativo dos machos como variável explicativa e a localidade, o dia de amostragem e a identidade dos machos como variáveis explicativas aleatórias. Construímos 12 modelos da ocorrência de cópula em função do peso relativo dos machos. Em cada modelo, usamos o valor do peso relativo de acordo com a distância do agrupamento dos machos (2 m, 4 m, 8 m, 16 m, 32 m ou modelo geral). Para cada valor de distância, construímos modelos lineares e modelos quadráticos com

o intuito de avaliar diferenças não apenas na intensidade, como também na forma da seleção. Para todas as análises, padronizamos os dados de peso relativo para facilitar comparações entre modelos diferentes (Schielzeth, 2010). Para selecionar o modelo mais parcimonioso, que melhor descreve a relação entre peso fresco e a ocorrência de cópulas, usamos o critério de informação de Akaike (AIC - Burnham & Anderson, 2002). Após a seleção, testamos a probabilidade do modelo com o menor valor de AIC ser gerado ao acaso, comparando-o com o modelo nulo contendo somente as variáveis aleatórias por meio de um teste de razão de verossimilhança (Zuur *et al.*, 2009). Se nossa primeira hipótese for verdadeira, o padrão de escolha dos machos pelas fêmeas ocorrerá em distâncias menores que a extensão máxima da área de estudo. Portanto, esperamos que modelos que estimam os gradientes de seleção incluindo informações espaciais sobre os machos apresentem melhor ajuste aos dados que modelos que não incluam esta informação.

Análises do efeito da densidade de machos sobre os gradientes de seleção

Se a disponibilidade de parceiros receptivos no grupo afetar a intensidade de seleção sobre eles, esperamos que quanto maior o número de machos no grupo, maior o valor do gradiente de seleção sexual. Para testar essa previsão, usamos modelos lineares gerais mistos com distribuição de erros binomial. Nessa análise, consideramos somente os grupos de machos usando a distância que gerou o modelo com menor valor de AIC na análise anterior. Sendo assim, construímos um modelo no qual nossas variáveis preditoras foram os pesos relativos dos machos, o número de machos que compôs o grupo e a interação entre elas. Consideramos a ocorrência de cópula como variável resposta e a localidade dos rios, a data de coleta e a identidade dos machos como variáveis aleatórias. Novamente, testamos a significância do modelo contendo todas as variáveis em relação ao modelo nulo contendo

somente as variáveis aleatórias por meio de um teste de razão de verossimilhança (Zuur *et al.*, 2009).

Resultados

Dados observacionais

Ao todo, marcamos 218 machos. Em ambas as áreas, os machos chegavam no rio por volta das 9:00 h (registrados nas primeiras varreduras do dia) e as fêmeas chegavam por volta das 11:00 h (registrados nas primeiras observações de copulado dia). As primeiras cópulas normalmente iniciavam às 11:30 h. Encontramos casais em posição de tandem ou cópula em rochas, folhas caídas, musgos no rio e nas margens. Já os casais em oviposição ocorriam sobre folhas, galhos ou rochas parcialmente submersas. Do total de 215 machos marcados, 79 indivíduos realizaram 104 cópulas: 60 machos acasalaram uma única vez, 13 acasalaram duas vezes e seis acasalaram três vezes. Dos 139 machos usados em nossas análises, 70 nunca acasalaram. Não incluímos 69 machos em nossas análises porque foram vistos somente uma vez nas varreduras.

O intervalo entre 11:00 e 15:00 h foi o período em que registramos maior ocorrência de cópulas (Figura 1). Do total de 104 ocasiões em que consideramos que um casal estava em acasalamento, cerca de 86 (82,7%) casais ovipuseram (o restante 18,3%, perdemos o contato visual do casal). Consideramos como acasalamento de 6 (5,7%) dos casais observados apenas em cópula, 10 (9,6%) observados apenas em tandem. Apenas 2% dos casais observamos nas duas etapas e perdemos de vista na oviposição. Registramos o tempo total de acasalamento (desde a formação do tandem até o final da oviposição) de 11 casais. Nesse grupo a duração média do acasalamento foi $93,9 \pm 40,61$ minutos (média \pm DP).

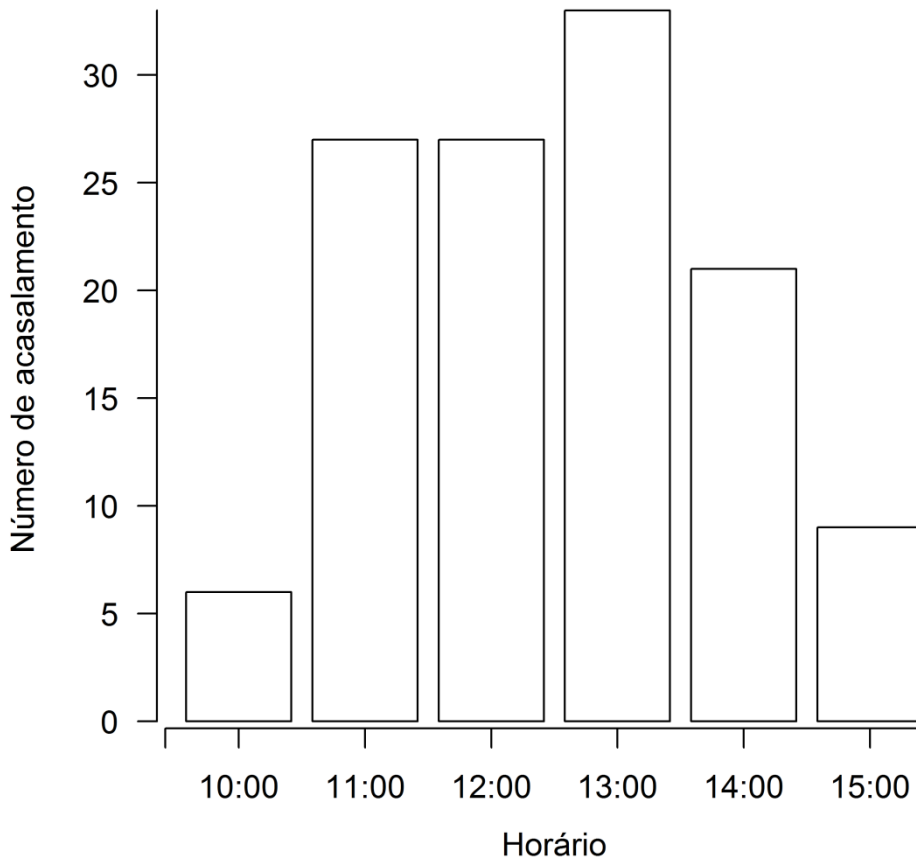


Figura 1. Número de acasalamentos observados nas fases tandem, cópula ou oviposição durante o período de atividade dos indivíduos de *Argia croceipennis* nas cidades de Palmeiras e Lençóis, Bahia, Brasil.

Gradientes de seleção com abordagem espacial

Dos 12 modelos construídos para determinar o gradiente de seleção sexual sobre peso relativo dos machos, o modelo linear considerando machos localizados a até 2 m uns dos outros como vizinhos obteve o menor valor de AIC (Tabela 1). Esse modelo indicou que a probabilidade de cópula aumentou com a redução do peso dos machos ($\chi^2 = 4,11$; gl = 1; p = 0,04; Figura 2). No entanto, apesar do modelo que considera grupos de machos a até 2 m ter

apresentado o menor valor de AIC, a diferença dele para os modelos lineares considerando distâncias de 16 e 32 m e para o modelo quadrático considerando distâncias de 2 m foi menor que 1. O modelo considerando os vizinhos a até 16 m apresentou um padrão semelhante ao modelo considerando vizinhos a até 2 m ($\chi^2 = 3,98$; gl = 1; p = 0,05). Os modelos considerando distância de 32 m e quadrático de 2 m apresentaram padrões semelhantes aos modelos lineares de 2 e 16 m. Porém, os resultados foram marginalmente significativos (modelo linear de 32 m: $\chi^2 = 3,56$; gl = 1; p = 0,06; modelo quadrático de 2 m: $\chi^2 = 5,42$; gl = 2; p = 0,07).

Tabela 1. Resumo dos modelos lineares generalizados mistos relacionando a ocorrência de cópula de machos de *Argia croceipennis* em função do peso relativo dos machos. O valor de metragem informado em cada modelo representa a distância usada para considerar um macho como vizinho. O modelo “área total” considerou todos os machos da população como um único grupo com todos os machos. AIC: Critério de Informação de Akaike; gl: grau de liberdade; dAIC: diferença no valor de AIC do modelo em questão em relação ao modelo com menor AIC; EP = erro padrão.

Modelo	AIC	dAIC	gl	Inclinação linear (\pm EP)	Inclinação quadrática (\pm EP)
Modelo 2 m	429,2	0,0	5	-0,28 \pm 0,14	—
Modelo 16 m	429,3	0,1	5	-0,29 \pm 0,15	—
Modelo 32 m	429,7	0,5	5	-0,28 \pm 0,15	—
Modelo 2 m quadrático	429,9	0,7	6	-0,29 \pm 0,15	-0,08 \pm 0,08
Modelo 4 m	430,5	1,3	5	-0,24 \pm 0,14	—
Modelo área total	430,5	1,3	5	-0,25 \pm 0,15	—
Modelo área total quadrático	431,0	1,8	6	-0,17 \pm 0,17	-0,14 \pm 0,12
Modelo 16 m quadrático	431,3	2,1	6	-0,29 \pm 0,16	0,003 \pm 0,11
Modelo 8 m	431,3	2,1	5	-0,20 \pm 0,14	—
Modelo 32 m quadrático	431,7	2,5	6	-0,26 \pm 0,17	-0,02 \pm 0,12
Modelo 4 m quadrático	431,9	2,7	6	-0,22 \pm 0,15	-0,06 \pm 0,09
Modelo 8 m quadrático	433,3	4,1	6	-0,19 \pm 0,15	-0,27 \pm 0,10

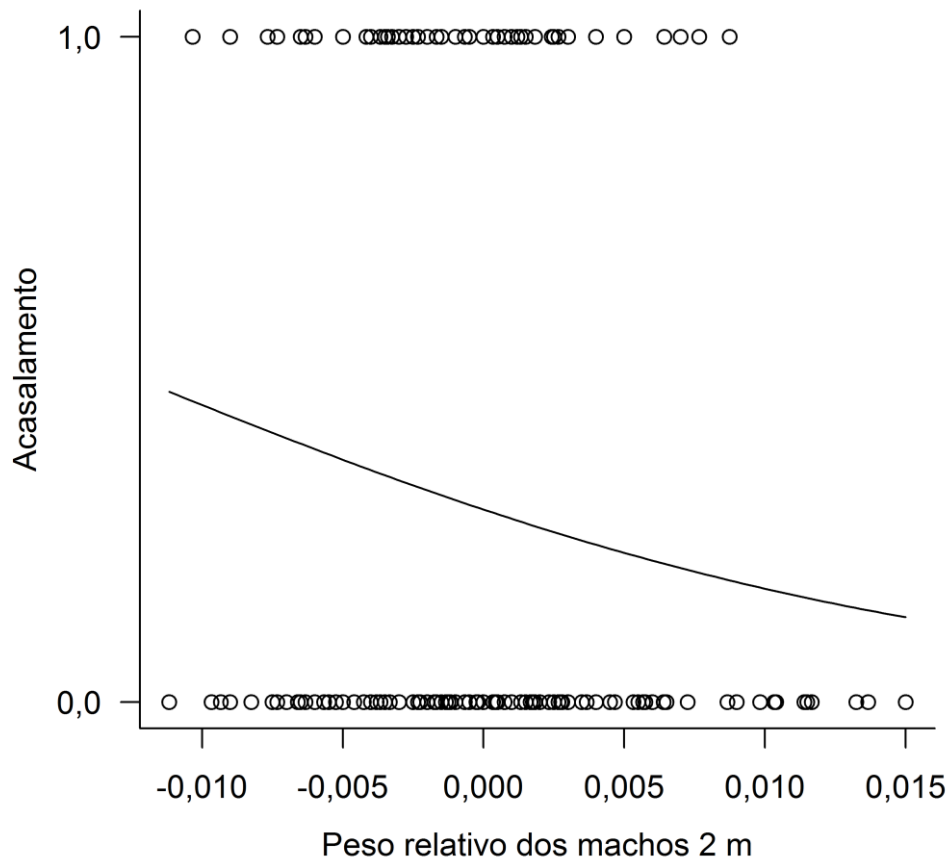


Figura 2. Ocorrência de cópula (qualquer uma das fases de acasalamento: tandem, cópula e oviposição) em função do peso relativo dos machos *de Argia croceipennnis* considerando a diferença de peso de cada macho em relação à média de peso de todos os machos encontrados a até 2 m. Os valores de peso dos machos estão centralizados.

Efeito da densidade de machos sobre os gradientes de seleção

Para a análise desse tópico, consideramos que machos localizados a até 2 m de outros machos formavam um grupo de indivíduos amostrado pelas fêmeas. O número de machos vizinhos a cada macho focal dentro da distância de 2 m variou de 0 a 6 indivíduos. No entanto, a comparação entre o modelo contendo o peso relativo dos machos, o número de

machos no grupo e a interação entre esses fatores não apresentou melhor ajuste que o modelo nulo contendo apenas as variáveis aleatórias ($\chi^2 = 4,78$; $gl = 3$; $p = 0,19$).

Discussão

Neste trabalho, testamos duas hipóteses associadas ao processo de seleção sexual em libélulas. Em uma delas, avaliamos se existe algum padrão espacial sobre a escolha de parceiros, enquanto na outra avaliamos se a intensidade de seleção sexual sobre os machos muda de acordo com a quantidade de machos próximos que potencialmente podem competir pelo acesso a cada fêmea que chega. Com relação ao efeito espacial na seleção de parceiros, nossos resultados indicam que as fêmeas aparentemente avaliam apenas uma parcela dos machos disponíveis na população. Além disso, a chance de cópulas aumentava de acordo com a redução do tamanho dos machos. Por outro lado, a densidade de machos localizados a até 2 m de seus vizinhos não parece afetar a intensidade de seleção sexual sobre o peso.

É importante notar que, apesar do modelo que considera o efeito de machos vizinhos localizados a até 2 m ter apresentado menor valor de AIC, a diferença dele para outros seis modelos foi menor que 2, o que indica que a capacidade de explicação deles é semelhante (Burnhan & Andersson, 2002). Porém, no conjunto de modelos que apresentaram diferença de AIC menor que 2, os modelos que não consideraram nenhum efeito espacial, foram os que apresentaram o pior ajuste de acordo com nossos modelos. Além disso, efeitos dos registros apenas para os modelos de 2 m e 16 m. Em conjunto, tais resultados suportam a expectativa de que as fêmeas aparentemente amostram parte dos machos na população (vagando provavelmente entre 2 m e 32 m antes de copularem. Dificilmente essa restrição espacial está associada à capacidade de voo das fêmeas, pois os casais em cópula frequentemente eram vistos percorrendo toda a área do riacho. As distâncias entre 2 e 32 m em que as fêmeas aparentemente escolhem os machos indicam que essa limitação é devido a tentativas de

acasalamento dos machos que impedem que elas amostram machos em distâncias maiores. O comportamento de assédio dos machos é tão comum em outras espécies de Coenagrionidae que é usado em alguns estudos com um fator que pode explicar a manutenção do polimorfismo das fêmeas (e.g. Van Gossum *et al.*, 2001; Fincke, 2004). De acordo com a limitação aparente das fêmeas em escolher indicadas em nossos modelos, possivelmente devido ao assédio, podemos associar nossos resultados com nossa observação de fêmeas raramente permaneciam sozinhas por muito tempo.

Se considerarmos os modelos lineares de 2 m e 32 m como os mais parcimoniosos, então as estimativas dos gradientes de seleção desses modelos apresentaram diferenças de 0,03 ou 0,04 unidades para o modelo geral. A julgar pelo erro padrão associado às estimativas dos gradientes em cada modelo, não há uma diferença marcante nas inclinações de modelos que consideram ou não consideram um efeito espacial. McDonald e colaboradores (2013) sugeriram que a inserção de informações mais detalhadas sobre os padrões de interação entre os indivíduos pode mudar a forma como os processos de seleção sexual são compreendidos. Porém, apesar de termos identificado que informações espaciais podem aumentar a capacidade explicativa dos modelos, as conclusões gerais sobre o a intensidade e a forma de seleção sexual seriam pouco afetadas.

Um ponto importante sobre os modelos que associaram ocorrência de cópula com o peso fresco dos machos é o de que todos indicaram que machos mais leves têm maior sucesso. Em outros grupos de animais é comum a evolução favorecer os machos maiores (Tobias *et al.*, 2012). Em geral, esse padrão está relacionado com maiores chances de vencer disputas com outros machos (van Doorn & Weissing, 2006) ou com melhor qualidade dos machos como parceiros para as fêmeas (Huang *et al.*, 2014). Talvez o padrão encontrado nos machos de *A. croceipennis*, no qual os indivíduos mais leves têm mais chance de cópula, esteja relacionado a possíveis custos das fêmeas nas etapas do acasalamento (Fincke, 1997). Como

os machos permanecem parados na posição de tandem sobre as fêmeas durante a oviposição, é possível que isso incorra em um custo de sustentação que elas devem pagar (Ueda, 1979). À medida que as fêmeas escolhem os machos maiores, o custo para sustentá-los pode ser maior, favorecendo conseqüentemente fêmeas que escolhem machos menores (e.g. Watson *et al.*, 1998).

A variação de quantidade de machos que formaram grupos de vizinhos localizados a até 2 m não afetou os valores de intensidade de seleção sexual sobre o peso. Em algumas espécies, as fêmeas, ao serem assediadas excessivamente, podem acasalar com um macho que seja capaz de evitar que outros mantenham o assédio (e.g. Arnqvist 1992). Em particular, em *A. croceipennis*, os machos ao acasalarem com as fêmeas permanecem em tandem com elas durante a oviposição. Apesar de outros machos poderem assediar casais em oviposição, a possibilidade deles conseguirem forçar um tandem com as fêmeas é mínima. Além disso, a duração desde a formação do tandem até a finalização da cópula consome grande parte do período de atividade em que a fêmea se encontra no riacho. Portanto, as fêmeas, ao chegarem no riacho, eventualmente selecionam seus parceiros o mais rapidamente possível (desde que eles tenham um tamanho minimamente adequado) para então terem certa defesa contra assédio e, ao mesmo tempo, maximizarem o período disponível para postura de ovos (e.g. Wickman, 1986, 1992). Se a seleção delas for rápida e se os parâmetros de escolha forem parecidos entre as fêmeas, mesmo com os padrões dos machos e cada grupo, de fato, a densidade local de machos teria pouco efeito sobre a intensidade de seleção sexual.

Sabe-se que as variações espaciais em condições ecológicas dentro e entre populações podem levar a variação no comportamento de acasalamento e na força de seleção sexual (Endler & Houde, 1995; Candolin & Vlieger, 2013). Além disso, sabemos que as variações espaciais nos padrões de seleção de parceiros podem gerar o que se conhece como mosaicos evolutivos (Thompson, 2005). No entanto, mesmo avaliando as variações dentro de uma

população, os nossos dados indicam que, apesar de existir um componente espacial nos padrões de acasalamento em *A. croceipennis*, este padrão não varia entre os diferentes grupos de machos. Libélulas podem apresentar padrões de mosaicos de seleção em escalas espaciais maiores que a escala abordada neste estudo (e.g. Gosden e Svensson, 2008). Porém, em escalas menores, as fêmeas podem ter preferências muito similares quanto ao perfil dos machos com os quais elas se acasalarão. Assim, apesar de termos detectado um padrão espacial na escolha de parceiros, o efeito dele na compreensão de padrões de seleção sexual em escalas espaciais pequenas parece ser baixo.

Referências

- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. University Press, Princeton, NJ.
- Andrés, J. A. & Cordero, A. 1999. The inheritance of female colour morphs in the damselfly *Ceriagrion tenellum* (Odonata, Coenagrionidae). *Heredity* **82**: 328-335.
- Andrés, J.A. & Rivera, A.C. 2000. Copulation duration and fertilization success in a damselfly: an example of cryptic female choice? *Anim. Behav.* **59**: 695–703.
- Arnold, S.J. & Wade, M.J. 1984a. On the measurement of natural and sexual selection: theory. *Evolution*. **38**: 709–719.
- Arnold, S.J. & Wade, M.J. 1984b. On the measurement of natural and sexual selection: applications. *Evolution* **38**: 720–734.
- Arnqvist, G. 1992. Spatial variation in selective regimes: sexual selection in the water stride, *Gerris odontogaster*. *Evolution* **46**: 914–929.
- Banks, M.J. & Thompson, D.J. 1985. Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion*

- puella*. *Anim. Behav.* **33**: 1175–1183.
- Benton, T.G., Evans, M.R., Chaine, A.S., Roff, D.A. & Fairbairn, D.J. 1998. Measuring mate choice using correlation: the effect of female sampling behaviour. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **44**: 91–98.
- Bleu, J., Bessa-Gomes, C. & Laloi, D. 2012. Evolution of female choosiness and mating frequency: effects of mating cost, density and sex ratio. *Anim. Behav.* **83**: 131–136.
- Bonduriansky, R. 2007. The evolution of condition-dependent sexual dimorphism. *Am. Nat.* **169**: 9–19.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. *Model Selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York.
- Candolin, U. & Vlieger, L. 2013. Estimating the dynamics of sexual selection in changing environments. *Evol Biol.* **40**: 589–600.
- Cordero, A. 1990. The inheritance of female polymorphism in the damselfly *Ischnura graellsii* (Rambur) (Odonata: Coenagrionidae). *Heredity* **64**:341-346.
- Danielsson, I. 2001. Antagonistic pre- and post-copulatory sexual selection on male body size in a water strider (*Gerris lacustris*). *Proc. Biol. Sci.* **268**: 77–81.
- Eberhard, W.G. 2009. Postcopulatory sexual selection: Darwin's omission and its consequences. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **106 Suppl**: 10025–10032.
- Endler, J.A. & Houde, A.E. 1995. Geographic variation in female preferences for male traits in *Poecilia reticulata*. *Evolution.* **49**: 456–468.
- Fincke, O.M. 2004. Polymorphic signals of harassed female odonates and the males that learn them support a novel frequency-dependent model. *Anim. Behav.* **67**: 833–845.
- Fincke, O.M. 1997. Conflict resolution in the Odonata: implications for understanding female mating patterns and female choice. *Biol. J. Linn. Soc.* **60**: 201–220.

- Gosden, T.P. & Svensson, E.I. 2008. Spatial and temporal dynamics in a sexual selection mosaic. *Evolution* **62**: 845–856.
- Head, M.L. & Brooks, R. 2006. Sexual coercion and the opportunity for sexual selection in guppies. *Anim. Behav.* **71**: 515–522.
- Huang, S.C., Chiou, T.H., Marshall, J. & Reinhard, J. 2014. Spectral sensitivities and color signals in a polymorphic damselfly. *PLoS One* **9**: 1–8.
- Hunt, J., Breuker, C.J., Sadowski, J.A. & Moore, A.J. 2009. Male-male competition, female mate choice and their interaction: determining total sexual selection. *J. Evol. Biol.* **22**: 13–26.
- Kokko, H., Brooks, R., McNamara, J.M. & Houston, A.I. 2002. The sexual selection continuum. *Proc. R. Soc. Lond. B* **269**: 1331–1340.
- Kokko, H. & Rankin, D.J. 2006. Lonely hearts or sex in the city? Density-dependent effects in mating systems. *Philos. Trans. R. Soc. B.* **361**: 319–334.
- Klug, H., Heuschele, J., Jennions, M.D. & Kokko, H. 2010. The mismeasurement of sexual selection. *J. Evol. Biol.* **23**: 447–462.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B. & Rubel, F. 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol. Zeitschrift.* **15**: 259–263.
- Lande, R. 1980. Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. *Evolution* **34**: 292–305.
- Lande, R. & Arnold, S.J.J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* **37**: 1210–1226.
- McDonald, G.C., James, R., Krause, J. & Pizzari, T. 2013. Sexual networks: measuring sexual selection in structured, polyandrous populations. *Philos. Trans. R. Soc. B.* **368**: 1613–

1623.

- Møller, A. & Jennions, M. 2001. How important are direct fitness benefits of sexual selection? *Naturwissenschaften* **88**: 408–415.
- Muniz, D.G., Guimarães Jr, P.R., Buzatto, B.A. & Machado, G. 2015. A sexual network approach to sperm competition in a species with alternative mating tactics. *Behav. Ecol.* **26**: 121–129.
- Peixoto, P.E.C. & Benson, W.W. 2011. Fat and body mass predict residency status in two tropical Satyrine butterflies. *Ethology* **117**: 722–730.
- Plaistow, S.J. & Siva-Jothy, M.T. 1999. The ontogenetic switch between odonate life history stages: effects on fitness when time and food are limited. *Anim. Behav.* **58**: 659–667.
- Procter, D.S., Moore, A.J. & Miller, C.W. 2012. The form of sexual selection arising from male-male competition depends on the presence of females in the social environment. *J. Evol. Biol.* **25**: 803–812.
- Roff, D.A. & Fairbairn, D.J. 2014. The evolution of phenotypes and genetic parameters under preferential mating. *Ecol. Evol.* **4**: 2759–2776.
- Ryan, M.J. & Keddy-Hector, A. 1992. Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases. *Am. Nat.* **139**: 4–35.
- Schiegg, H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Meth. Ecol. Evol.* **1**: 103–113.
- Siepielski, A.M., Gotanda, K.M., Morrissey, M.B., Diamond, S.E., DiBattista, J.D. & Carlson, S.M. 2013. The spatial patterns of directional phenotypic selection. *Ecol. Lett.* **16**: 1382–1392.
- Sirot, L.K. & Brockmann, H.J. 2001. Costs of sexual interactions to females in Rambur's

- forktail damselfly, *Ischnura ramburi* (Zygoptera: Coenagrionidae). *Anim. Behav.* **61**: 415–424.
- Thompson, J.M. 2015. *The geographic mosaic of coevolution*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Tobias, J.A., Montgomerie, R. & Lyon, B.E. 2012. The evolution of female ornaments and weaponry: social selection, sexual selection and ecological competition. *Philos. Trans. R. Soc. B.* **367**: 2274–2293.
- Ueda, T. 1979. Plasticity of the reproductive-behavior in a dragonfly, *Sympetrum parvulum* Barteneff, with reference to the social relationship of males and the density of territories. *Res. Popul. Ecol.* **21**: 135–152.
- van Doorn, G.S. & Weissing, F.J. 2006. Sexual conflict and the evolution of female preferences for indicators of male quality. *Am. Nat.* **168**: 742–757.
- Van Gossum, H., Stoks, R. & De Bruyn, L. 2001. Frequency-dependent male mate harassment and intra-specific variation in its avoidance by females of the damselfly *Ischnura elegans*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **51**: 69–75.
- Watson, P.J., Arnqvist, G. & Stallmann, R.R. 1998. Sexual conflict and the energetic costs of mating and mate choice in water striders. *Am. Nat.* **151**: 46–58.
- Wickman, P-O. 1986. Courtship solicitation by females of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (L) (Lepidoptera, Satyridae) and their behavior in relation to male territories before and after copulation. *Anim. Behav.* **34**: 153–157.
- Wickman, P-O. 1992. Mating systems of *Coenonympha* butterflies in relation to longevity. *Anim. Behav.* **44**: 141–148.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. 2009. *Mixed effects*

models and extensions in ecology with R. Springer, New York, NY.