

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre

Douglas Fernandes Maciel Costa

Características reprodutivas das espécies explicam diferenças no investimento em tamanho dos armamentos presentes nos machos? Uma meta análise

Belo Horizonte
2021

Douglas Fernandes Maciel Costa

Características reprodutivas das espécies explicam diferenças no investimento em tamanho dos armamentos presentes nos machos? Uma meta análise

Dissertação apresentada ao programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

Orientador: Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto

Coorientadora: Dra. Reislá Oliveira

Belo Horizonte

2021

043

Costa, Douglas Fernandes Maciel.

Características reprodutivas das espécies explicam diferenças no investimento em tamanho dos armamentos presentes nos machos? Uma meta-análise [manuscrito] / Douglas Fernandes Maciel Costa. – 2021.

35 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto. Coorientadora: Dra. Reislá Oliveira.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

1. Ecologia. 2. Armamentos. 3. Seleção sexual em animais. 4. Espécies. I. Peixoto, Paulo Enrique Cardoso. II. Oliveira, Reislá Silva de. III. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU: 502.7



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE

FOLHA DE APROVAÇÃO

"Características reprodutivas das espécies explicam diferenças no investimento em tamanho dos armamentos presentes nos machos? Uma meta análise"

DOUGLAS FERNANDES MACIEL COSTA

Dissertação de Mestrado defendida e aprovada, no dia **27 de outubro de 2021**, pela Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais constituída pelos seguintes professores:

Doutor(a) Alexandre Varaschin Palaoro
(UNIFESP)

Doutor(a) Glauco Machado
(USP)

Doutor(a) Paulo Enrique Cardoso Peixoto
(Presidente da Banca)

Belo Horizonte, 27 de outubro de 2021.

Assinaturas dos Membros da Banca



Documento assinado eletronicamente por **Alexandre Varaschin Palaoro, Usuário Externo**, em 09/11/2021, às 11:59, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Glauco Machado, Usuário Externo**, em 09/11/2021, às 17:55, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Paulo Enrique Cardoso Peixoto, Membro**, em 22/11/2021, às 09:19, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Rafael Pereira Leitao, Professor do Magistério Superior**, em 22/11/2021, às 13:01, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **1068042** e o código CRC **3D3E7D07**.

Agradecimentos

Agradecer não é uma tarefa trivial. Antes, é necessária uma reflexão sobre a trajetória e sobre as diferentes pessoas que contribuíram ao longo dela. No entanto, é extremamente importante fazer o esforço para reconhecer que não se caminha sozinho e principalmente que não se conquista nada de valor trabalhando sozinho. Por isso, quero agradecer a todos que me ajudaram nessa jornada.

Quero começar agradecendo aos meus familiares que me apoiaram desde o início da minha vida pessoal e acadêmica. Agradeço aos meus pais, dona Eliene Maciel e seu Valter Costa, por terem me apoiado a sair de casa para tentar uma graduação em outra cidade e por me incentivarem a continuar alcançando os meus objetivos. Agradeço à minha Tia Rozana Maciel e à minha prima Pricila Maciel por terem me ajudado imensamente durante a graduação. Agradeço ao meu primo Siderlon Maciel por ter me acolhido e me dado conselhos sobre a vida quando mudei da minha cidade natal no interior da Bahia para Salvador. Agradeço à minha tia Elionete Maciel pela paciência e determinação de ter encarado a árdua tarefa de alfabetizar uma criança com dislexia (eu!). Lembro vividamente de um dia em que ela me obrigou a escrever um texto de caneta em vez de lápis. Foco na palavra obrigou. Era uma tarefa extremamente difícil para mim, já que eu não podia apagar e reescrever os muitos erros ortográficos, boa parte deles cometido por causa da dislexia. Lembro que neste dia eu chorei tanto que as lágrimas pingaram no papel e borraram completamente o texto. Ela deu uma boa olhada no papel e disse: “um dia tu vais agradecer por essas lágrimas”. Bom, aqui estou eu tão grato que estou sem palavras para agradecer.

Agradeço aos meus avós, Dona Dejanira e seu Manuel, por diversas vezes terem incentivado minha curiosidade. Quando adolescente, eu tinha hábitos estranhos na tentativa de entender como as coisas funcionavam. Um dos hábitos estranhos era criar aranhas em garrafas

pet. Muitas pessoas ficavam nervosas com isso. No entanto, meus avós frequentemente me apoiavam nas esquisitices. Hoje meus avós não são vivos, mas o aprendizado que tive com eles ainda está comigo e provavelmente este aprendizado alcançará os meus possíveis filhos e netos. Gostaria de agradecer também à minha esposa Maise Araujo por ter lido e relido este trabalho várias vezes e por ter contribuído com dicas e correções valiosas. Acredito que ela apresentaria este trabalho tão bem quanto eu.

Agradeço ao meu orientador Paulo Enrique Cardoso Peixoto por estar sempre presente e se esforçando para dar a melhor formação possível para mim e para todos os seus alunos. Agradeço também ao Paulo e ao seu esposo Carlos Pimentel por terem me acolhido em sua casa em algumas ocasiões em que precisei ficar em Belo Horizonte. Quero agradecer também à minha coorientadora Reisla Oliveira por contribuir imensamente com ideias muito enriquecedoras para todas as etapas deste trabalho.

Agradeço às pessoas que responderam à minha mensagem solicitando informações sobre características reprodutivas para algumas espécies. Foram elas: Alexandre Palaoro, Antonio Baeza, Bethany R. Wasik, Chiaki I. Yasuda, Christiana Anagnostou, Daisuke Muramatsu, Devin M. O'Brien, Gareth Arnott, Glauco Machado, Patricia Briones-Fourzán, Raymond T. Bauer, Takahisa Miyatake, Takashi Kuriwada, Taku Sato e William Eberhard.

Não posso deixar de agradecer às agências de fomento à pesquisa brasileiras por colaborar direta ou indiretamente com instrumentos para minha formação. Em particular, agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES). Graças a esta agência de fomento recebi bolsa de mestrado ininterrupta por dois anos e seis meses. Gostaria de acrescentar que não teria conseguido concluir esta pesquisa sem este apoio financeiro. Agradeço também a todos do Laboratório de Seleção Sexual e Interações Agonísticas (LASEXIA) que com certeza contribuíram direta ou indiretamente para minha

formação. Por fim, mas não menos importante, agradeço a todos que lutaram e estão lutando por melhoras na ciência brasileira.

Resumo

Atributos sexualmente selecionados, como armamentos presentes nos machos de muitas espécies de animais, são muito variáveis em forma e tamanho. No entanto, pouco se sabe sobre os mecanismos que moldam essa variação entre as espécies. Dado que indivíduos com maior investimento em tamanho de armamento tendem a vencer mais interações agonísticas, mas pagam custos maiores de desenvolvimento e manutenção dos armamentos, seria esperado que o maior investimento em tamanho de armamento fosse favorecido apenas em espécies nas quais a vitória gere benefícios reprodutivos que compensem os custos do investimento. Desse modo, postulamos a hipótese de que as características reprodutivas das espécies que permitam maior certeza de acessar fêmeas ou maior certeza de paternidade com uma vitória favorecerão a evolução de armas grandes. Para testar essa hipótese, realizamos uma meta-análise na qual investigamos se variações em três características reprodutivas relacionadas à certeza de acesso à fêmea ou à certeza da paternidade obtida com a vitória podem prever o investimento no tamanho da arma. Usamos artrópodes como modelo de estudo e, como forma de medir o investimento em armamento, usamos o coeficiente de correlação de Pearson para a relação entre o tamanho da arma e o tamanho do corpo. Descobrimos que nenhuma das características reprodutivas estavam relacionadas ao tamanho da arma masculina. Assim, parece que a maior certeza de acessar uma fêmea ou maior certeza de fertilizá-las com a vitória não modulam o investimento no tamanho do armamento. Talvez a relação custo-benefício entre o investimento no tamanho da arma e o sucesso reprodutivo não seja o principal fator que impulsiona a variação de investimento em tamanho da arma.

Palavras-chaves: interações agonísticas, armamento, seleção sexual

Abstract

Sexually selected traits, such as male weapons, are highly variable in both shape and size among species. However, little is known about the mechanisms that may shape this variation. Since males with greater investment in weapon size tend to win more fights, but pay higher costs related to the development and maintenance of weapons, large weapons should be expected only in species in which victory in male-male fights generates reproductive benefits that offset the investment costs. Therefore, we hypothesize that the reproductive characteristics that favor the certainty of winners to access females or to increase paternity will favor the evolution of large weapons. To test this hypothesis, we conducted a meta-analysis in which we investigated whether variations in three reproductive characteristics related to the certainty of accessing females or of paternity with victories can predict investment in weapon size. We used arthropods as a study model and, to measure weapon investment, we gathered Pearson correlation coefficient values for the relationship between weapon size and body size. We found that none of the reproductive characteristics we investigated was related to male weapon size. Thus, it seems that greater certainty of accessing a female or fertilizing brood with a victory does not modulate the investment in male weapon size. Perhaps the cost-benefit relationship between weapon size investment and reproductive success is not the main factor driving the variation in investment in weapon size.

Keywords: agonistic interactions, weaponry, sexual selection

Sumário

Apresentação.....	11
Introdução	13
Tipo de recurso disputado	15
Guarda de parceiras.....	16
Táticas alternativas de acasalamento	16
Métodos	18
Critérios de elegibilidade	18
Busca de estudos	18
Seleção de estudos	19
Processo de coleta de dados	19
Análise de dados	20
Resultados.....	22
Discussão	25
Referências	30

Apresentação

Lembro claramente o dia em que decidi conduzir uma meta-análise para investigar por que os tamanhos dos armamentos variam entre as espécies. Quase instantaneamente, pensei: vou poder trabalhar em casa fazendo coleta de artigos no google acadêmico. Subitamente, me imaginei em casa comendo batata frita com refrigerante enquanto coletava trabalhos deitado no sofá. Mal sabia que essa sensação de trabalho fácil e relaxante não podia estar mais errada. Embora pudesse trabalhar em casa, precisei me esforçar muito para construir hipóteses testáveis e para conseguir realizar todas as muitas, e às vezes árduas, etapas de coleta e análises de dados.

Comecei este trabalho tentando entender como benefícios reprodutivos relacionados aos sistemas de acasalamento afetam o padrão de investimento em tamanho de armamentos usados em brigas entre machos por acesso às fêmeas. Tema escolhido, fomos buscar definições formais de sistemas de acasalamento para operacionalizarmos os sistemas de cada espécie em nossas análises. Até aqui tudo tranquilo. Os diferentes sistemas de acasalamento são definidos com base em características reprodutivas dos machos e das fêmeas de uma espécie. Sendo assim, a teoria de sistema de acasalamento permite que possamos operacionalizar características mensuráveis. No entanto, depois de terminar a coleta e começar as análises preliminares dos dados, descobrimos que as informações para operacionalizar os sistemas de acasalamentos, apesar de mensuráveis, são desconhecidas para a maioria das espécies. Sem essas informações, não foi possível definir o sistema de acasalamento para a maioria das espécies. Nesse momento, bateu aquele desespero. Mas ainda precisávamos decidir o que fazer. Voltamos para os dados e para a literatura e vimos que as informações mais presentes nos trabalhos eram: se os machos brigam por acesso às fêmeas ou a um território de acasalamento sem a presença constante de fêmeas, se ocorre guarda de parceira e se ocorrem táticas alternativas de acasalamento associadas a dimorfismo intra-sexual no tamanho do armamento. Felizmente, há alguns

trabalhos teóricos e empíricos sobre essas características que nos permitiram formular hipóteses sobre como cada uma dessas características afetam o investimento em armamento.

Hipóteses definidas e dados na mão, segue agora uma bateria de análises de dados. Nesse momento, foram muitas horas tentando entender como os testes funcionavam e como rodá-los no R. Junto a isso, o distanciamento por causa da pandemia deixava tudo mais lento se comparado com a rotina presencial do laboratório. Se o distanciamento teve um lado bom, foi ter que aprender a resolver alguns problemas por conta própria em vez de ir à sala do orientador para perguntar qual o comando usar para fazer determinada tarefa no R.

Se tivesse que descrever minha trajetória acadêmica no mestrado com uma palavra seria: “maravilhosa”. Confesso que alguns momentos foram bastante trabalhosos e cansativos, mas também aprendi muito. Dado que um dos principais objetivos era o aprendizado, digo que todo o esforço valeu muito a pena. Espero que a leitura deste trabalho seja tão gratificante para você quanto a redação dele foi para mim. Boa leitura!

Introdução

Interações agonísticas entre machos por acesso às fêmeas são comuns em várias espécies (Hardy & Briffa 2013). Em muitas dessas espécies, os machos possuem estruturas morfológicas, coletivamente chamadas de armamentos, que são usados durante as interações agonísticas para causar injúrias ou repelir rivais (McCullough et al. 2016). Um fato interessante sobre os armamentos é que, apesar deles serem usados em interações agonísticas entre machos, eles são altamente diversos em forma e tamanho (Emlen 2008; Rico-Guevara & Hurme 2019). Em particular, com relação ao tamanho do armamento, ele pode variar desde uma estrutura que representa uma proporção ínfima do corpo do indivíduo, como os chifres pronotais da barata sibilante de Madagascar (Durrant et al. 2016), até estruturas que correspondem a mais de 50% do comprimento corpóreo do indivíduo, como os chifres pronotais do besouro rinoceronte (McCullough et al. 2015). Estruturas morfológicas exageradas como os armamentos geralmente implicam em custos de produção e manutenção (Kotiaho 2001; Somjee 2021). Por isso, pode-se presumir que quanto maior o tamanho do armamento em relação ao corpo, maior o investimento despendido pelos indivíduos em seu desenvolvimento e manutenção (Eberhard et al. 2018). No entanto, os fatores que podem explicar a variação interespecífica no grau de investimento em armamento ainda são pouco compreendidos (McCullough et al. 2016).

Por serem usados primariamente em disputas entre machos pelo acesso às fêmeas, é de se esperar que pressões seletivas associadas à seleção sexual possam afetar a evolução dos armamentos (Rico-Guevara & Hurme 2019). De forma simplificada, a expectativa é de que indivíduos com maior investimento em armamento vençam a maioria das interações agonísticas contra indivíduos da mesma espécie (Vieira & Peixoto 2013), conseguindo consequentemente, maior acesso às parceiras sexuais. Sob essa ótica, armamentos grandes deveriam ser favorecidos (Areja-Gavina et al. 2021). No entanto, por apresentarem maior custo de produção e manutenção (Allen & Levinton 2007; Goyens et al. 2015), armamentos maiores só deveriam ser favorecidos

caso haja um alto benefício reprodutivo com a vitória que compense tais custos.

O benefício reprodutivo obtido com a vitória deve ser determinado, pelo menos parcialmente, por características reprodutivas comportamentais das espécies. Por exemplo, em muitas espécies de elefante marinho, os machos engajam em interações agonísticas por acesso imediato a várias fêmeas sexualmente receptivas que acasalam preferencialmente com machos vencedores (Galimberti et al. 2003; Carlini et al. 2006). Devido ao acesso direto a várias parceiras, machos vencedores têm sucesso reprodutivo muito superior ao sucesso reprodutivo dos machos perdedores (e.g. Fabiani et al. 2004). No geral, características reprodutivas comportamentais que afetam o sucesso reprodutivo dos machos vencedores podem afetar o sucesso deles tanto na fase pré-copulatória (e.g. Simmons & Buzatto 2014) quanto na pós-copulatória (e.g. Buzatto et al. 2015). Algumas das características reprodutivas comportamentais mais comumente reportadas para as espécies cujos machos possuem armamentos são: (i) o tipo de recurso defendido pelos machos para assegurar o acesso às parceiras sexuais, (ii) a guarda de parceiras e (iii) táticas alternativas de acasalamento associadas a dimorfismo no armamento. No entanto, avaliações sistematizadas da relação entre diferentes tipos de características reprodutivas e investimento em armamento entre espécies são inexistentes. Por essa razão, neste trabalho desenvolvemos uma meta-análise usando artrópodes como modelo de estudo para avaliar se variações em três características reprodutivas comportamentais (i.e., tipo de recurso disputado, ocorrência de guarda de parceira e ocorrência de táticas alternativas de acasalamento) podem estar relacionadas às diferenças de investimento em tamanho de armamento entre as espécies. Dado que variações nas características reprodutivas mencionadas aqui podem afetar o benefício reprodutivo por meio de mecanismos distintos, optamos por apresentar separadamente os mecanismos e hipóteses pelas quais variações em cada uma das três características deveriam afetar o investimento em tamanho de armamentos.

Tipo de recurso disputado

Em algumas espécies, machos competem por acesso direto a uma (e.g. Rink et al. 2019) ou várias fêmeas sexualmente receptivas (e.g. Iyengar & Starks 2008). Portanto, os machos vencedores tendem a ter acesso imediato às fêmeas logo após a vitória. Sendo assim, machos que vencem disputas nessas espécies têm grandes chances de acessar fêmeas quando comparados com machos perdedores. Por outro lado, existem espécies nas quais os machos competem por acesso aos territórios de acasalamento. Esses territórios representam locais que tendem a atrair fêmeas, mas não contam com a presença permanente delas (e.g. Procter et al. 2012). Por atuarem como pontos de encontro, nem sempre fêmeas são atraídas a esses territórios durante o período em que o macho permanece na posse do local (Brown 1964; Rintamaki et al. 1995). Por isso, mesmo que o macho vença uma interação agonística pela posse de um território, ele pode não conseguir copular caso perca uma disputa antes que uma ou mais fêmeas sexualmente receptivas visitem o território. Neste caso, vencer uma interação agonística resulta em menor certeza de acesso às fêmeas quando comparado aos sistemas nos quais os machos engajam em interações agonísticas pelo acesso direto às parceiras sexuais.

A diferença na certeza de acesso às fêmeas entre espécies nas quais os machos engajam em interações agonísticas por territórios de acasalamento ou por fêmeas pode ter um impacto na pressão seletiva sobre os armamentos. Uma maior certeza de acesso a fêmeas pode favorecer a evolução de armamentos maiores, visto que a vitória estaria associada a um maior benefício pré-copulatório. Sendo assim, nossa hipótese é de que o investimento em tamanho dos armamentos será maior em espécies nas quais os machos competem pelo acesso direto às fêmeas sexualmente receptivas do que em espécies nas quais os machos competem pela posse de territórios de acasalamento sem a presença constante de fêmeas.

Guarda de parceiras

Em espécies nas quais as fêmeas podem acasalar com múltiplos machos, mecanismos pós-copulatórios geralmente afetam o padrão de fertilização dos óvulos e o sucesso reprodutivo dos machos (Parker et al. 2010; Durrant et al. 2016). Nessas espécies, machos podem apresentar várias adaptações que aparentemente aumentam o sucesso de fertilização após a cópula. Em particular, em alguns grupos, os machos exibem um comportamento de guarda de parceira que consiste em impedir ativamente que machos rivais tenham acesso à fêmea guardada (Koning & Jamieson 2014; Dalosto et al. 2019). Por reduzir a chance de a fêmea copular com machos rivais, a ocorrência de guarda de parceiros pode aumentar a certeza de fertilização da prole pelo macho que venceu a disputa. Portanto, em espécies nas quais ocorre guarda de parceiras, machos com maior investimento em tamanho de armamento provavelmente são favorecidos tanto por possuírem maior chance de acessar às fêmeas ao vencerem os confrontos, quanto por terem maior certeza de fertilização após a cópula. Já em espécies em que os machos não realizam guarda de parceiras, provavelmente machos com maior investimento em tamanho de armamento, apesar de assegurarem acesso preferencial às fêmeas, têm menor certeza de que outros machos não vão copular com a fêmea subsequentemente. Sendo assim, nossa hipótese é de que nas espécies cujos machos guardam as fêmeas haverá maior investimento em tamanho do armamento do que nas espécies em que eles não guardam.

Táticas alternativas de acasalamento

Táticas alternativas de acasalamento (TAAs) referem-se a comportamentos alternativos adotados pelos indivíduos de uma mesma espécie para obterem cópulas (Taborsky et al. 2008). Estes comportamentos alternativos podem ocorrer tanto em espécies nas quais todos os machos possuem armamentos (i.e., monomorfismo no armamento), quanto em espécies nas quais alguns machos possuem armamento desenvolvido, enquanto outros possuem armamento

vestigial ou ausente (i.e., dimorfismo no armamento). Nas espécies com monomorfismo no armamento, as TAAs são expressas em machos armados que vencem e machos armados que perdem interações agonísticas. Machos vencedores tendem a adotar comportamento territorial, enquanto machos perdedores tentam acessar as fêmeas de maneira furtiva (e.g. Nason & Kelly 2020). Nas espécies com dimorfismo no armamento, machos com armamento desenvolvido normalmente possuem comportamento agressivo e engajam em interações agonísticas por acesso direto ou indireto às fêmeas, enquanto machos com armamentos vestigiais ou ausentes acessam as fêmeas apenas de maneira furtiva sem engajar em interações agonísticas com machos armados (e.g. Moczek & Emlen 2000; Zatz et al. 2011).

O sucesso reprodutivo dos machos que engajam em interações agonísticas e as vencem é maior do que o sucesso reprodutivo dos machos que as perdem (e.g. Kelly 2006; Müller et al. 2007). No entanto, a diferença de sucesso entre machos vencedores e perdedores pode ser afetada pela forma com que as TAAs são expressas. Isso porque, em espécies com dimorfismo no armamento, os indivíduos sem armas são especializados na adoção de táticas furtivas. Nessas espécies, portanto, machos furtivos provavelmente apresentam maior eficiência na interceptação de fêmeas quando comparados com machos furtivos de espécies que possuem monomorfismo no armamento. Além disso, nas espécies com dimorfismo no armamento, os machos vencedores também podem ter cópula perdidas para machos armados que tenham adotado outra tática. Dessa forma, a ocorrência de táticas alternativas associadas ao dimorfismo no armamento provavelmente diminui o grau com que machos armados vencedores monopolizam a fertilização de fêmeas, quando comparado com espécies nas quais os machos apresentam monomorfismo no armamento. Por isso, nossa hipótese é que em espécies nas quais não ocorrem TAAs associadas a dimorfismo no armamento, haverá maior investimento em tamanho do armamento do que em espécies nas quais as TAAs estão associadas a dimorfismo no armamento.

Métodos

Para desenvolver esta meta-análise, buscamos seguir o protocolo PRISMA (Moher et al. 2009), adaptado para meta-análises em ecologia e evolução (O’Dea et al. 2021).

Crítérios de elegibilidade

Incluímos na nossa base apenas estudos que reportaram dados observacionais da relação entre uma ou mais medidas de tamanho de um armamento e de tamanho do corpo para machos pertencentes ao filo Arthropoda. Para ser elegível, o estudo deveria fornecer informações que permitissem identificar que o armamento era usado em interações agonísticas entre machos por acesso às fêmeas ou a territórios de acasalamento. Excluímos estudos que não permitiam determinar se o armamento era usado em disputas entre machos por acesso a oportunidades reprodutivas.

Busca de estudos

Para compor nossa base de dados, fizemos dois tipos de buscas. Primeiro buscamos por trabalhos que fornecessem uma correlação entre o tamanho do armamento e o tamanho do corpo dos machos. Conduzimos essa busca no Google Scholar (<https://scholar.google.com.br/>) usando três conjuntos de palavras chaves separadamente: (i) fight behavioral ecology, (ii) weapon agonistic interaction e (iii) weaponry agonistic interaction body size. Dado que pesquisas no Google Scholar não possuem limite de exibição dos resultados, dos quais muitos tem pouca relação com as palavras chave (Harzing & Alakangas 2016), decidimos coletar apenas os primeiros 500 trabalhos para cada um dos três conjuntos de palavras-chaves. Além disso, também buscamos por trabalhos citados na revisão realizada por Rico-Guevara & Hurme (2019), que realizou uma compilação rigorosa sobre espécies de animais para as quais havia

descrições de armas usadas por machos em competições agonísticas por acesso a fêmeas ou por acesso a territórios de acasalamento.

Seleção de estudos

Separamos a seleção de estudos em duas etapas. A primeira foi baseada na leitura do título e do resumo em busca de indicação de que o trabalho abordou uma ou mais espécies de Arthropoda como modelo de estudo. Caso o trabalho fornecesse essas informações, ele era selecionado para a segunda etapa. Na segunda etapa de seleção, buscamos no texto o valor do coeficiente de correlação de Pearson (r) entre alguma medida de tamanho do corpo e de tamanho do armamento, bem como o número de amostras usados para esse cálculo. Incluímos apenas estudos que permitissem obter ou estimar o valor de r .

Processo de coleta de dados

Para cada trabalho selecionado, coletamos as seguintes informações: 1) tipo de armamento, nomeado de acordo com a estrutura morfológica usada como armamento, tais como quelas, pernas e fórceps (ver figura S 1 para mais detalhes sobre todos os tipos de armamentos que encontramos); 2) valor do coeficiente de correlação de Pearson entre alguma medida de tamanho do armamento e de tamanho corporal e 3) número de machos usados para calcular o valor do coeficiente de correlação de Pearson. Alguns trabalhos selecionados após a leitura do título e resumo não forneciam informações sobre o valor do coeficiente de correlação de Pearson, mas possuíam figuras que permitiam estimar os valores brutos das medidas de tamanho do armamento e tamanho do corpo. Nessas situações, usamos o programa Web Plot Digitizer (<https://apps.automeris.io/wpd/>) para estimar os dados a partir da figura.

Além do coeficiente de correlação de Pearson, também coletamos as seguintes informações: tipo de recurso disputado pelos machos, ocorrência de guarda de parceira e existência de TAAs. Para o tipo de recurso disputado, registramos se os machos competiam pelo acesso direto às fêmeas sexualmente receptivas ou se eles competiam pela posse de territórios de acasalamento sem a presença constante de fêmeas. Para a guarda de parceria, registramos se machos armados impediam ativamente que outros machos armados acessassem as fêmeas. Por fim, para as TAAs, registramos se havia machos sem armamento desenvolvido que acessam as fêmeas de maneira furtiva sem engajarem em interações agonísticas. Quando uma ou mais características reprodutivas não estavam presentes no artigo selecionado, buscamos as informações em outros trabalhos sobre a mesma espécie. Quando as informações não eram encontradas na literatura, escrevemos para os autores dos trabalhos solicitando as informações necessárias. Não obtendo as informações em nenhuma das nossas abordagens, excluimos a espécie da nossa base de dados.

Análise de dados

Para realizar a comparação dos tamanho de efeitos entre estudos diferentes, transformamos os valores dos coeficientes de correlação de Pearson em valores de Z de Fisher (Z_i) (Fisher 1921). O Z_i é uma normalização do coeficiente de correlação de Pearson que permite a comparação entre estudos com diferentes esforços amostrais (Borenstein et al. 2011). Quanto maior o valor de coeficiente de correlação de Pearson, maior o valor de Z_i . Para avaliar se as características reprodutivas afetam o investimento em tamanho de armamento das espécies, usamos modelos mistos (Koricheva et al. 2013). Usamos as características reprodutivas como variáveis explicativas, os valores de Z_i como variável resposta e a variância associada ao Z_i como peso nas análises. Para muitas espécies encontramos informações para uma ou duas características reprodutivas, mas não para as três características. (ver tabela S1 para mais informações sobre o

conjunto de espécies para cada característica reprodutiva). A fim de não fazer análises com dados faltantes para as características reprodutivas das espécies, consideramos as características em modelos separados, totalizando três modelos. Portanto, em um dos modelos avaliamos se os valores de Z_i estão associados ao tipo de recurso reprodutivo disputado (i.e. disputa direta por fêmeas ou por territórios de acasalamento). Em outro modelo, avaliamos se os valores de Z_i estão associados à ocorrência de guarda de parceira. Por fim, avaliamos se os valores de Z_i estão associados à ocorrência de TAAs determinada por diferenças na presença de armamento. Em cada modelo, usamos como variáveis aleatórias a identidade do autor de cada artigo, a espécie de Arthropoda e o tipo de armamento. Além disso, dado que há espécies diferentes em nossas análises, usamos uma matriz de covariância filogenética como variável aleatória, a fim de corrigir um viés causado por pseudo-replicação filogenética nas nossas análises. Para construir a matriz de covariância filogenética, retiramos informações do repositório online do projeto Open Tree Taxonomy (<https://tree.opentreeoflife.org/about/taxonomy-version/ott3.3>), e usamos o pacote rtol (Michonneau et al. 2016) para construir uma árvore filogenética topológica. Por fim, usamos o pacote ape (Paradis & Schliep 2019) para transformar as árvores topológicas em uma árvore ultramétrica com a qual construímos a matriz de covariância filogenética.

Para testar se havia viés de publicação, realizamos uma modificação do teste de Egger (Egger et al. 1997), na qual fizemos uma regressão dos resíduos previstos pelo modelo meta-analítico em função do desvio padrão associado a cada valor de Z_i (Nakagawa & Santos 2012). Similar ao teste de Egger original, um intercepto significativo (considerando alfa a 10%) indicaria que há viés de publicação em nossos dados. Também estimamos a heterogeneidade associada ao tamanho de efeito com a métrica I^2 . O I^2 pode ser interpretado como a porcentagem de heterogeneidade não explicada por erro de amostragem entre os estudos (Higgins & Thompson 2002; Higgins et al. 2003). Usamos o pacote metafor (Viechtbauer 2010) para

construir os modelos meta-analíticos e calcular os valores de *p*. Fizemos todas as nossas análises no programa R (R Core Team 2020).

Resultados

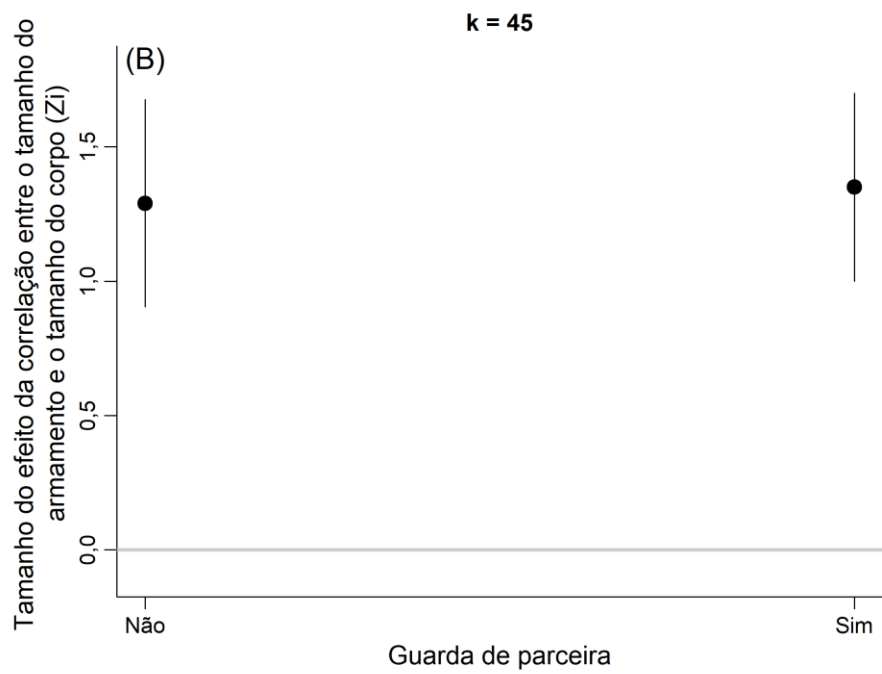
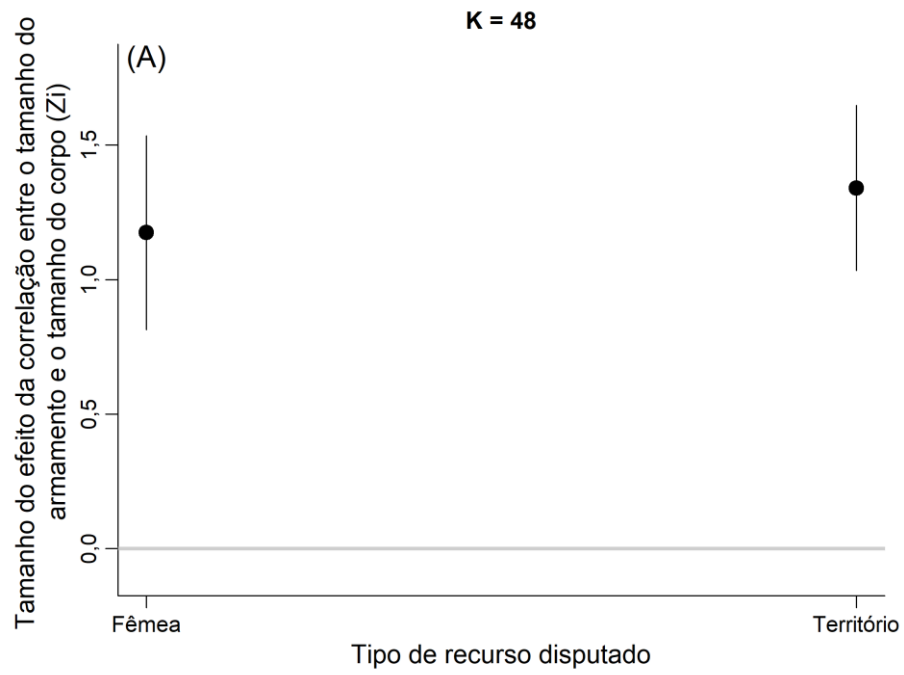
Encontramos ao todo 42 trabalhos (figura S2) que forneceram informações para 46 espécies. Para análise do tipo de recurso disputado, obtivemos 38 trabalhos que forneceram 48 tamanhos de efeitos para 42 espécies: 13 espécies cujos machos competem por acesso a fêmeas e 29 espécies por acesso a território de acasalamento (figura S1a). Para a análise de ocorrência de guarda de parceira, encontramos 36 trabalhos que forneceram 45 tamanhos de efeitos para 41 espécies: 15 espécies com guarda e 26 espécies sem guarda (figura S1b). Para a análise de ocorrência de TAAs, encontramos 29 trabalhos que forneceram 36 tamanhos de efeitos para 33 espécies: 19 sem TAAs associadas ao dimorfismo no armamento e 14 com TAAs associadas ao dimorfismo no armamento (figura S1c). Para todas as três características, os grupos com maior representação de espécies foram Decapoda (50% a 56%), Coleoptera (15% a 19%) e Orthoptera (7% a 9%).

O investimento em tamanho de armamento não foi maior nas espécies cujos machos engajam em interações agonísticas por acesso às fêmeas do que nas espécies cujos machos engajam em interações agonísticas pela posse de territórios de acasalamento ($QM = 0,9$; $gl = 1$; $p = 0,34$; figura 1a). Não encontramos evidência de viés de publicação (teste de Egger: intercepto \pm erro padrão $0,07 \pm 0,13$; $t_{(1,46)} = 0,55$; $p = 0,58$). A heterogeneidade total (I^2) para as variáveis aleatórias foi de 77,4%. A variável aleatória com maior porcentagem de heterogeneidade foi autor (55,6%), seguida de espécie (26,4%) e tipo de armamento (17,9%). A filogenia não explicou variação nos resultados, por isso foi removida desta análise.

Sobre a guarda de parceira, o investimento em tamanho de armamento não foi maior nas espécies nas quais os machos guardam as fêmeas do que nas espécies nas quais os machos

não as guardam ($QM = 0,10$; $gl = 1$; $p = 0,75$; figura 1b). Também não encontramos indícios de viés de publicação (teste de Egger: $0,01 \pm 0,13$; $t_{(1,43)} = 0,76$; $p = 0,45$). A heterogeneidade total (I^2) para as variáveis aleatórias foi de 76,38%. A variável aleatória com maior porcentagem de heterogeneidade foi autor (42,99%), seguida por espécie (33,36%), tipo de armamento (16,22%) e filogenia (7,42%).

O investimento em tamanho de armamento não foi maior em espécies nas quais as TAAs não estão associadas a um dimorfismo intrasexual no tamanho do armamento em comparação com espécies nas quais as TAAs estão associadas ao dimorfismo intrasexual ($QM = 0,73$; $gl = 1$; $p = 0,40$; figura 1c). Não encontramos evidências de viés de publicação (teste de Egger: $0,03 \pm 0,13$, $t_{(1,34)} = 0,23$; $p = 0,82$). A heterogeneidade total (I^2) para as variáveis aleatórias foi 75,74%. A variável aleatória com maior porcentagem de heterogeneidade foi autor (46,32%), seguida por espécie (32,18%) e tipo de armamento (21,50%). A filogenia não explicou variação nos resultados, por isso foi removida desta análise.



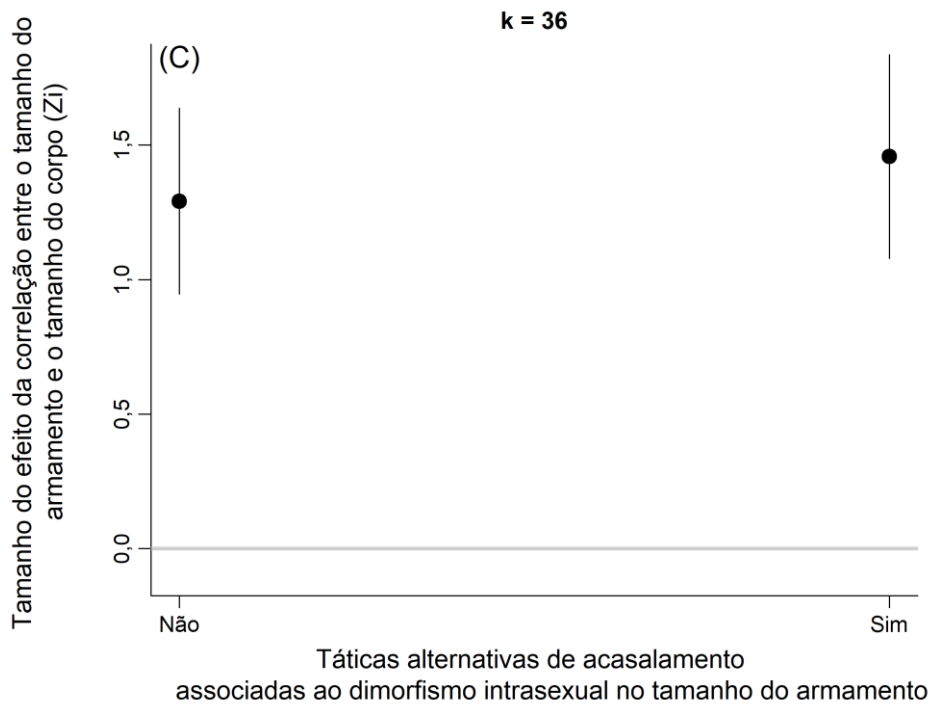


Figura 1. Valores médios de Zi de Fisher (e seu respectivos intervalos de 95% de confiança) estimados pelos modelos para a relação entre tamanho do armamento e tamanho do corpo. A letra k representa o número de tamanhos de efeitos usados em cada modelo. Em (A), estão os resultados previstos pelo modelo sobre a relação entre medidas de investimento em armamento e tipo de recurso disputado (interações agonísticas entre machos por acesso a fêmea ou por acesso a território). Em (B), estão os resultados previstos pelo modelo sobre a relação entre medidas de investimento em armamento e a ocorrência de guarda de parceira. Em (C), estão os resultados previstos pelo modelo sobre a relação entre medidas de investimento em armamento a ocorrência de táticas alternativas de acasalamento.

Discussão

Nenhuma das variações existentes em cada uma das três características reprodutivas (tipo de recurso disputado, guarda de parceira e tática alternativa de acasalamento) esteve associada a uma diferença consistente de investimento em tamanho de armamentos entre as espécies. Dado

que não encontramos indícios de viés de publicação e que o percentual de heterogeneidade encontrado é baixo para meta-análises em ecologia e evolução (Senior et al. 2016), é substancialmente provável que os resultados deste trabalho sejam representativos para os artrópodes. Portanto, nossos resultados indicam que os benefícios de acessar fêmeas e uma maior certeza de paternidade associadas às variações nas características reprodutivas comportamentais específicas não representam pressões seletivas capazes de moldar variações previsíveis no investimento em tamanho de armamento. Esta implicação é particularmente interessante visto que parte do arcabouço teórico usado para explicar a evolução de estruturas selecionadas sexualmente se baseia na relação de custo-benefício associada ao investimento em uma determinada estrutura (Zahavi 1975; Emlen and Oring 1977; Zuk 1996; Prokop et al. 2012). Sendo assim, embora investir em armamentos seja importante para acessar fêmeas, variações nos benefícios reprodutivos conferidos com a vitória podem não ser a principal pressão seletiva que favorece o aumento do tamanho dos armamentos.

Das três características reprodutivas que avaliamos, apenas o tipo de recurso disputado tem relação direta com benefícios pré-copulatórios. Portanto, nosso resultado associado ao tipo de recurso disputado indica que, mesmo que vencer interações agonísticas por acesso às fêmeas gere um benefício pré-copulatório, este benefício não parece ser forte o suficiente para moldar um padrão previsível de investimento em armamento. Talvez isso ocorra porque embora os machos que defendem territórios de acasalamento sem fêmeas tenham menor certeza de encontrar fêmeas, as cópulas fora dos territórios podem ser raras. Isso pode ocorrer porque as fêmeas tendem a rejeitar machos que não estão em posse de um território (Leibensperger et al. 1985; Forsyth & Alcock 1990) ou porque as fêmeas são atraídas a sítios ou recursos específicos contidos apenas nos territórios (Oliveira & Schlindwein 2010). Sendo assim, por mais que um macho vencedor de uma interação por um território de acasalamento não tenha alta certeza de acesso imediato a uma fêmea, a chance de cópula dele pode ser tão dependente da posse de um

território a ponto de criar uma pressão seletiva forte sobre o armamento.

A ocorrência de guarda de parceira, que conferiria uma vantagem pós-copulatória aos machos guardiães, também parece não favorecer um maior investimento em tamanho de armamento. Ao guardar uma parceira, o macho despende mais tempo com cada parceira quando comparado com machos de espécies que não realizam guarda. Por exemplo, por terem o período de atividade reprodutiva diária fortemente dependente da temperatura do ar, muitas espécies de libélulas têm um período ativo diário aproximadamente entre 8 e 10 horas (Resende 2002). No entanto, em algumas dessas espécies, machos podem passar mais de 5 horas copulando com uma única fêmea (Córdoba-Aguilar et al. 2009). Se por um lado o comportamento de guarda previne cópulas futuras das parceiras, por outro, machos guardiões sofrem o custo reprodutivo de não estarem acessíveis para cópulas futuras durante a guarda, reduzindo temporariamente o número de machos competindo por acesso às fêmeas (Kokko & Jennions 2008). Essa redução na quantidade de machos competindo diretamente pelo acesso a fêmeas reduz a razão sexual operacional (RSO) da população, a qual por sua vez, está associada a uma menor intensidade de seleção sexual sobre os machos (Weir et al. 2011). Portanto, uma possibilidade é de que em espécies em que ocorre guarda de parceiras, o tempo que os machos passam guardando a fêmea gera uma correlação negativa entre certeza de paternidade e intensidade de competição entre machos armados. Assim, em espécies sem guarda, os machos fortemente armados têm menor certeza de paternidade após acasalar, mas competem fortemente entre si. Já em espécies com guarda, os machos fortemente armados têm maior certeza de paternidade, mas competem menos entre si.

A ocorrência de TAAs parece também não determinar diferenças no padrão de investimento em tamanho de armamento. Isso indica que mesmo que a ocorrência de machos furtivos não armados diminua a proporção de gametas femininos fecundados por machos fortemente armados, a ocorrência de machos furtivos não parece moldar o grau de investimento

em armamento. Talvez isso ocorra porque machos que engajam em interações agonísticas por acesso às fêmeas ainda precisam vencer interações agonísticas com outros machos armados para conseguirem acessar e conseqüentemente fertilizar fêmeas (e.g. De Young & Wilgers 2016). Dessa forma, a intensidade de competição pode ser determinada principalmente pelas interações entre indivíduos armados tanto em espécies com TAAs associadas a dimorfismo intrassexual quanto em espécies com TAAs que apresentam monomorfismo no armamento. Por isso, mesmo que machos armados vencedores tenham parte do sucesso reprodutivo afetado negativamente pela ocorrência de machos furtivos sem armamento, machos armados que vencem provavelmente têm um sucesso reprodutivo muito superior aos machos armados que perdem as interações agonísticas. Dessa forma, é provável que a intensidade de seleção sobre o armamento seja similar em espécies com TAAs associadas ou não ao dimorfismo intrassexual no armamento.

Uma vez que parece não haver efeitos do acesso às fêmeas ou da maior certeza de paternidade no investimento em tamanho de armamento, possivelmente alguma outra pressão seletiva explique por que armamentos têm alta variação de tamanho entre espécies. Nesse sentido, é importante destacar que tanto o tamanho do armamento, como outros aspectos da arma podem ser importantes para determinar vencedores (Palaoro & Peixoto 2021). Por exemplo, o desempenho (como a capacidade da arma exercer força ou causar danos no rival) e a forma da arma podem ser determinantes importantes da chance de vitória (Emberts and Wiens 2021). Além disso, a forma como o armamento é usado durante a interação agonística pode determinar qual o aspecto da arma é mais importante para resolução do confronto. Na espécie de besouro *Onthophagus taurus*, por exemplo, a interação agonística geralmente consiste em empurrar o rival para fora de túneis onde as fêmeas estão localizadas (Moczek & Emlen 2000). Os principais fatores que favorecem os machos nas interações agonísticas são o tamanho do chifre e o tamanho do corpo (McCullough and Simmons 2016). Já em algumas espécies de

Hemiptera da família Coreidae, a interação agonística geralmente consiste em usar espinhos das pernas traseiras para causar danos nas asas do rival (Embets and Wiens 2021). Nessas espécies, tanto o tamanho do fêmur quanto a morfologia das pernas traseiras são importantes para explicar a quantidade de dano causado (Embets et al. 2021). De fato, uma avaliação recente da relação entre comportamentos de interações agonísticas e armamentos indicou que o tamanho do armamento parece ser menos importante em interações cujos armamentos causam danos diretos no corpo do rival do que em interações cujos armamentos são usados primariamente apenas para empurrar ou puxar o rival (Palaoro & Peixoto 2021). Portanto, ao invés da relação entre custo de manutenção do armamento e benefício reprodutivo, a forma como o armamento é usado durante as interações agonísticas seja uma pressão mais importante para explicar a variação de investimento em tamanho de armamento entre as espécies. Ainda assim, quase que invariavelmente, armamentos são usados para defender recursos reprodutivos monopolizáveis (Emlen 2008). Por isso é provável que benefícios reprodutivos sejam importantes para evolução de armamentos, determinando quando machos de uma espécie devem ter esse atributo fixado. Porém, uma vez presente, características específicas do armamento, como o tamanho, podem depender mais fortemente de outras forças, como por exemplo, a forma com que ele é usado na interação agonística.

Referências

- Allen, B. J., and J. S. Levinton. 2007. Costs of bearing a sexually selected ornamental weapon in a fiddler crab. *Functional Ecology* 21:154–161.
- Areja-Gavina, M. K. D., M. C. Torres, G. B. Gamilla, T. Sakaguchi, H. Ito, J. F. Rabajante, J. M. Tubay, J. Yoshimura, and S. Morita. 2021. Exaggerated evolution of male armaments via male–male competition. *Ecology and Evolution* 11:6977–6992.
- Borenstein, M., L. V. Hedges, J. P. T. Higgins, and H. R. Rothstein. 2011. *Introduction to meta-analysis*. John Wiley & Sons, New Jersey.
- Brown, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *The Wilson Bulletin* 76:160–169.
- Buzatto, B. A., J. D. Roberts, and L. W. Simmons. 2015. Sperm competition and the evolution of precopulatory weapons: increasing male density promotes sperm competition and reduces selection on arm strength in a chorusing frog. *Evolution* 69:2613–2624.
- Carlini, A. R., S. Poljak, G. A. Daneri, M. E. I. Márquez, and J. Negrete. 2006. The dynamics of male harem dominance in southern elephant seals (*Mirounga leonina*) at the South Shetland Islands. *Polar Biology* 29:796–805.
- Córdoba-Aguilar, A., M. A. Serrano-Meneses, and A. Cordero-Rivera. 2009. Copulation duration in nonterritorial odonate species lasts longer than in territorial species. *Annals of the Entomological Society of America* 102:694–701.
- Dalosto, M. M., L. Ayres-Peres, P. B. Araujo, S. Santos, and A. V Palaoro. 2019. Pay attention to the ladies: female aggressive behavior and weapon allometry provide clues for sexual selection in freshwater anomurans (Decapoda: Aeglidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 73:1–762.
- De Young, S., and D. J. Wilgers. 2016. The effects of male competition on the expression and success of alternative mating tactics in the wolf spider *Rabidosa punctulata*. *Journal of Arachnology* 44:380–387.
- Durrant, K. L., I. M. Skicko, C. Sturrock, and S. L. Mowles. 2016. Comparative morphological trade-offs between pre- and post-copulatory sexual selection in giant hissing cockroaches (Tribe: Gromphadorhini). *Scientific Reports* 6:36755.

- Eberhard, W. G., R. L. Rodriguez, B. A. Huber, B. Speck, H. Miller, B. A. Buzatto, and G. Machado. 2018. Sexual selection and static allometry: the importance of function. *Quarterly Review of Biology* 93:207–250.
- Egger, M., G. D. Smith, M. Schneider, and C. Minder. 1997. Bias in meta-analysis detected by a simple, graphical test. *British Medical Journal* 315:629–634.
- Embets, Z., W. S. Hwang, and J. J. Wiens. 2021. Weapon performance drives weapon evolution. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 288:20202898.
- Embets, Z., and J. J. Wiens. 2021. Defensive structures influence fighting outcomes. *Functional Ecology* 35:696–704.
- Emlen, D. J. 2008. The evolution of animal weapons. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39:387–413.
- Emlen, S. T., and L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215–223.
- Fabiani, A., F. Galimberti, S. Sanvito, and A. R. Hoelzel. 2004. Extreme polygyny among southern elephant seals on Sea Lion Island, Falkland Islands. *Behavioral Ecology* 15:961–969.
- Fisher, R. A. 1921. On the “probable error” of a coefficient of correlation deduced from a small sample. *Metron* 1–32.
- Forsyth, A., and J. Alcock. 1990. Female mimicry and resource defense polygyny by males of a tropical rove beetle, *Leistotrophus versicolor* (Coleoptera: Staphylinidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26:325–330.
- Galimberti, F., A. Fabiani, and L. Boitani. 2003. Socio-spatial levels in linearity analysis of dominance hierarchies: a case study on elephant seals. *Journal of Ethology* 21:131–136.
- Goyens, J., S. Van Wassenbergh, J. Dirckx, and P. Aerts. 2015. Cost of flight and the evolution of stag beetle weaponry. *Journal of the Royal Society Interface* 12.
- Hardy, I. C. W., and M. Briffa. 2013. *Animal contests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Harzing, A., and S. Alakangas. 2016. Google Scholar, Scopus and the Web of Science: a longitudinal and cross-disciplinary comparison. *Scientometrics* 106:787–804.

- Higgins, J. P. T., and S. G. Thompson. 2002. Quantifying heterogeneity in a meta-analysis. *Statistics in Medicine* 21:1539–1558.
- Higgins, J. P. T., S. G. Thompson, J. J. Deeks, and D. G. Altman. 2003. Measuring inconsistency in meta-analyses. *British Medical Journal* 327:557–560.
- Iyengar, V. K., and B. D. Starks. 2008. Sexual selection in harems: male competition plays a larger role than female choice in an amphipod. *Behavioral Ecology* 19:642–649.
- Kelly, C. D. 2006. The relationship between resource control, association with females and male weapon size in a male dominance insect. *Ethology* 112:362–369.
- Koning, J. W., and I. G. Jamieson. 2001. Variation in size of male weaponry in a harem-defence polygynous insect, the mountain stone weta *Hemideina maori* (Orthoptera: Anostostomatidae). *New Zealand Journal of Zoology* 28:109–117.
- Koricheva, J., J. Gurevitch, and K. Mengersen. 2013. *Handbook of meta-analysis in ecology and evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Kotiaho, J. S. 2001. Costs of sexual traits: a mismatch between theoretical considerations and empirical evidence. *Biological Reviews* 76:365–376.
- Leibensperger, L. B., J. F. A. Traniello, and J. M. Fraser. 1985. Olfactory cues used by female *Gromphadorhina portentosa* (Dictyoptera: Blaberidae) during mate choice. *Annals of the Entomological Society of America* 78:629–634.
- McCullough, E. L., K. J. Ledger, and T. Y. Moore. 2015. Variation in cross-sectional horn shape within and among rhinoceros beetle species. *Biological Journal of the Linnean Society* 115:810–817.
- McCullough, E. L., C. W. Miller, and D. J. Emlen. 2016. Why sexually selected weapons are not ornaments. *Trends in Ecology and Evolution* 31:742–751.
- McCullough, E. L., and L. W. Simmons. 2016. Selection on male physical performance during male-male competition and female choice. *Behavioral Ecology* 27:1288–1295.
- Michonneau, F., J. W. Brown, and D. J. Winter. 2016. rotl: an R package to interact with the Open Tree of Life data. *Methods in Ecology and Evolution* 7:1476–1481.
- Moczek, A. P., and D. J. Emlen. 2000. Male horn dimorphism in the scarab beetle, *Onthophagus taurus*: do alternative reproductive tactics favour alternative phenotypes? *Animal*

Behaviour 59:459–466.

- Moher, D., A. Liberati, J. Tetzlaff, D. G. Altman, and T. P. Group. 2009. Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses: the PRISMA statement. *PLoS Medicine* 6:e1000097.
- Müller, J. K., V. Braunisch, W. Hwang, and A.-K. Eggert. 2007. Alternative tactics and individual reproductive success in natural associations of the burying beetle, *Nicrophorus vespilloides*. *Behavioral Ecology* 18:196–203.
- Nakagawa, S., and E. S. A. Santos. 2012. Methodological issues and advances in biological meta-analysis. *Evolutionary Ecology* 26:1253–1274.
- O’Dea, R. E., M. Lagisz, M. D. Jennions, J. Koricheva, D. W. A. Noble, T. H. Parker, J. Gurevitch, et al. 2021. Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses in ecology and evolutionary biology: a PRISMA extension. *Biological Reviews* 96:1695–1722.
- Oliveira, R., and C. Schlindwein. 2010. Experimental demonstration of alternative mating tactics of male *Ptilothrix fructifera* (Hymenoptera, Apidae). *Animal Behaviour* 80:241–247.
- Palaoro, A. V., and P. E. C. Peixoto. 2021. The importance of animal weapons and fighting style in animal contests. *BioRxiv* 2020.08.26.268185.
- Paradis, E., and K. Schliep. 2019. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35:526–528.
- Parker, G. A., S. Immler, S. Pitnick, and T. R. Birkhead. 2010. Sperm competition games: sperm size (mass) and number under raffle and displacement, and the evolution of P2. *Journal of Theoretical Biology* 264:1003–1023.
- Procter, D. S., A. J. Moore, and C. W. Miller. 2012. The form of sexual selection arising from male-male competition depends on the presence of females in the social environment. *Journal of Evolutionary Biology* 25:803–812.
- Prokop, Z. M., Ł. Michalczyk, S. M. Drobniak, M. Herdegen, and J. Radwan. 2012. Meta-analysis suggests choosy females get sexy sons more than “good genes.” *Evolution* 66:2665–2673.

- R Core Team. 2020. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna Electronic file available at [http:// www.R-project.org](http://www.R-project.org).
- Resende, D. C. 2002. Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica* 31:129–138.
- Rico-Guevara, A., and K. J. Hurme. 2019. Intrsexually selected weapons. *Biological Reviews* 94:60–7931.
- Rink, A. N., R. Altwegg, S. Edwards, R. C. K. Bowie, and J. F. Colville. 2019. Contest dynamics and assessment strategies in combatant monkey beetles (Scarabaeidae: Hopliini). *Behavioral Ecology* 30:713–723.
- Rintamaki, P. T., R. V Alatalo, J. Höglund, and A. Lundberg. 1995. Male territoriality and female choice on black grouse leks. *Animal Behaviour* 49:759–767.
- Senior, A. M., C. E. Grueber, T. Kamiya, M. Lagisz, K. O’dwyer, E. S. Santos, and S. Nakagawa. 2016. Heterogeneity in ecological and evolutionary meta-analyses: its magnitude and implications. *Ecology* 97:3293–3299.
- Simmons, L. W., and B. A. Buzatto. 2014. Contrasting responses of pre- and post-copulatory traits to variation in mating competition. *Functional Ecology* 28:494–499.
- Somjee, U. 2021. Positive allometry of sexually selected traits: do metabolic maintenance costs play an important role? *BioEssays* 43:2000183.
- Taborsky, M., R. F. Oliveira, and H. J. Brockmann. 2008. The evolution of alternative reproductive tactics: concepts and questions. Pages 1–21 *in*: Oliveira RF, Taborsky M, Brockmann H. J .(eds) *Alternative reproductive tactics: an integrative approach*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Viechtbauer, W. 2010. Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *Journal of Statistical Software* 36:1–48.
- Vieira, M. C., and P. E. C. Peixoto. 2013. Winners and losers: a meta-analysis of functional determinants of fighting ability in arthropod contests. *Functional Ecology* 27:305–313.
- Weir, L. K., J. W. A. Grant, and J. A. Hutchings. 2011. The influence of operational sex ratio on the intensity of competition for mates. *American Naturalist* 177:167–176.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*

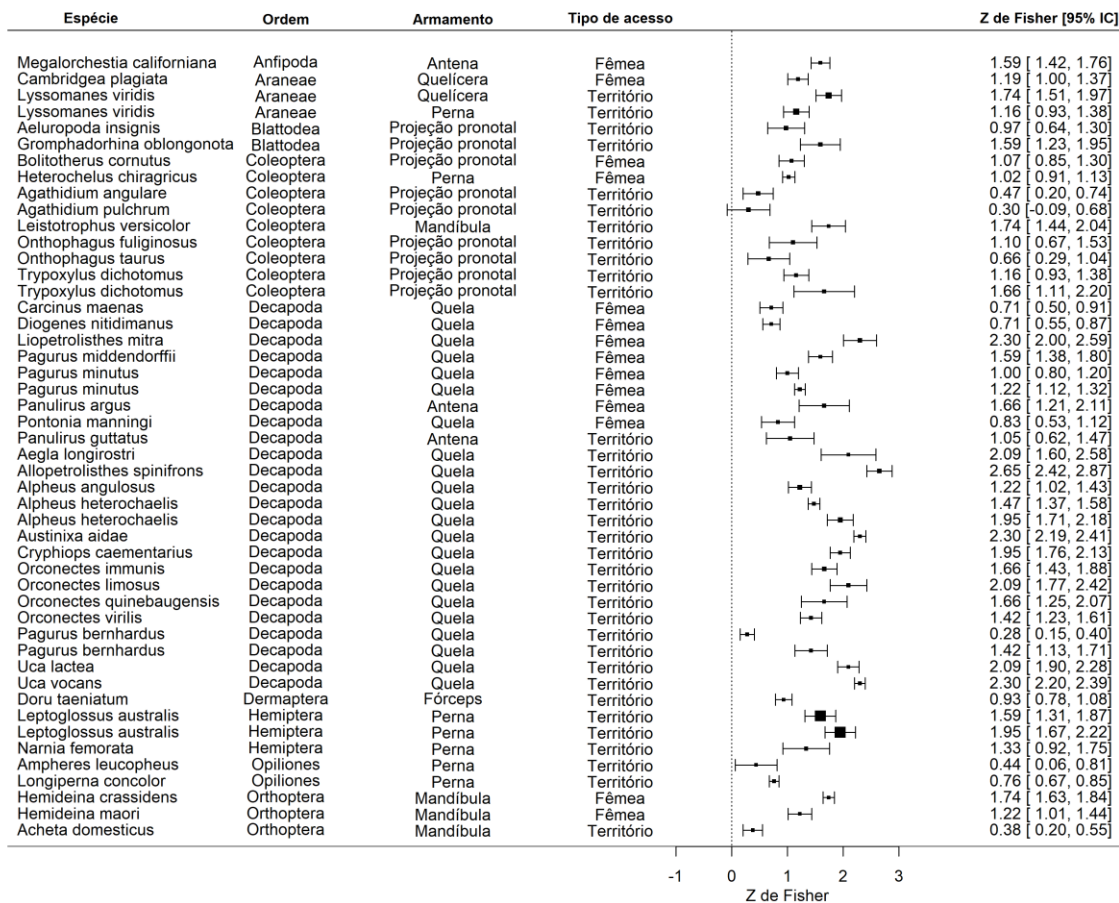
53:205–214.

Zatz, C., R. M. Werneck, R. Macías-Ordóñez, and G. Machado. 2011. Alternative mating tactics in dimorphic males of the harvestman *Longiperna concolor* (Arachnida: Opiliones). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:995–1005.

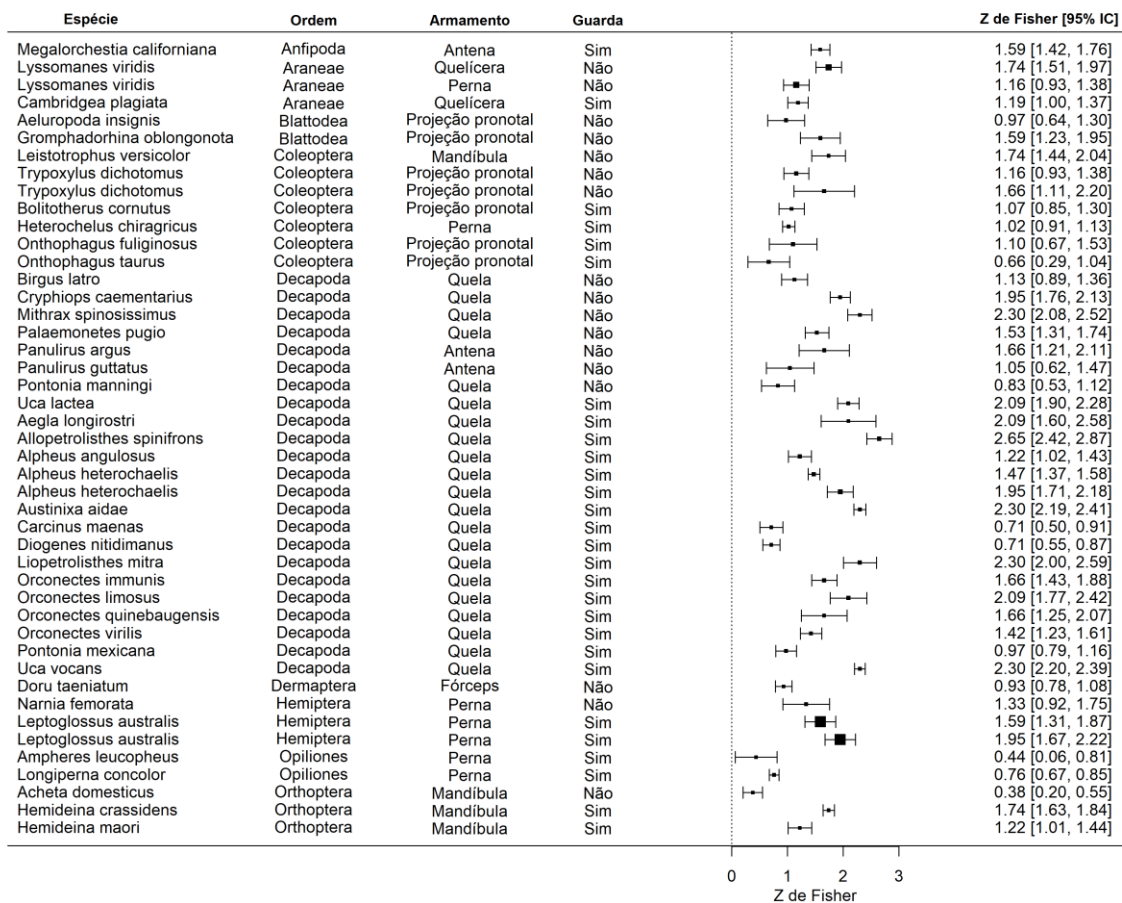
Zuk, M. 1996. Disease, endocrine-immune interactions, and sexual selection. *Ecology* 77:1037–1042.

Material suplementar

(A)



(B)



(C)

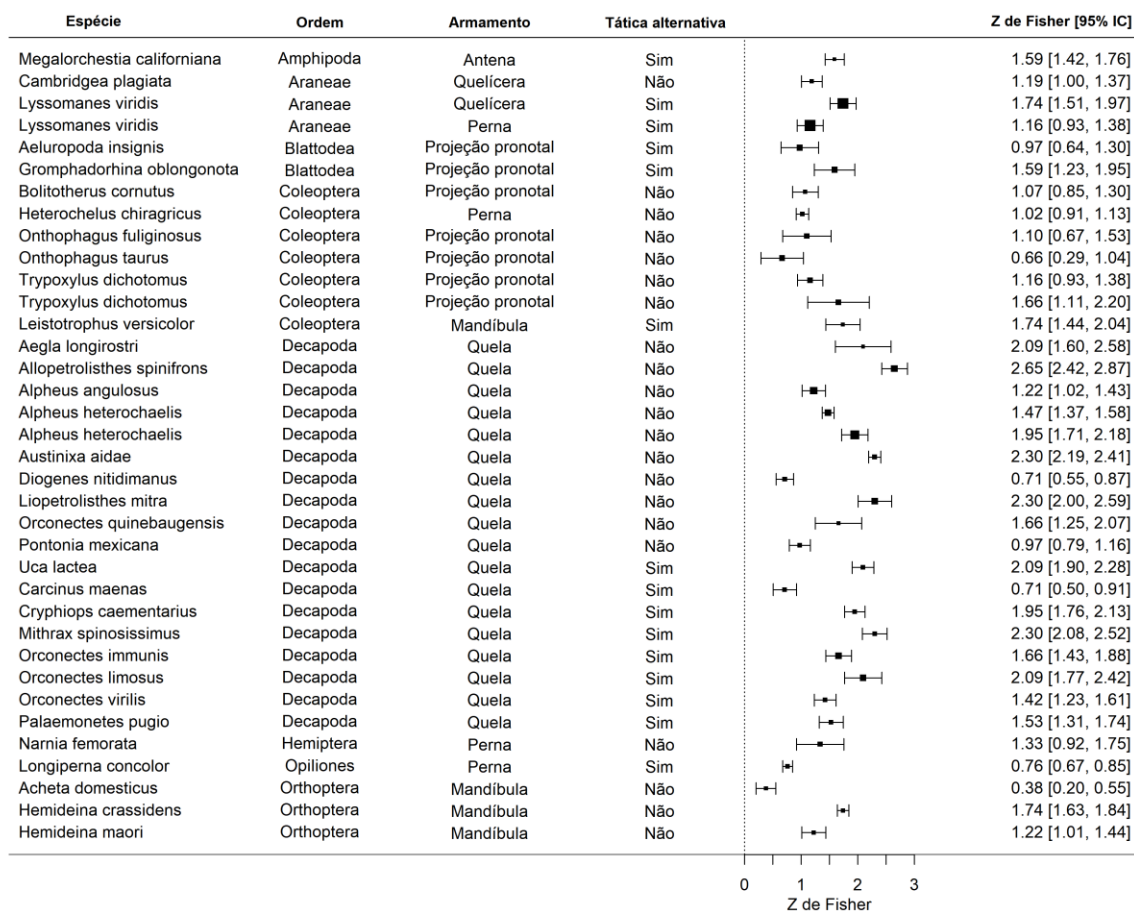


Figura S 1: gráfico de floresta mostra a relação entre tamanho do corpo e tamanho de armamento (Fisher Z_i , e intervalo de confiança de 95%). Em (A) estão os estudos usados para realizar a meta-análise sobre com os machos acessam as fêmeas (interação agonística por acesso a fêmea ou por acesso a recursos que atraem fêmeas). Em (B) estão os estudos usados para realizar a meta-análise sobre a ocorrência de guarda de parceira. Em (C) estão os estudos usados para realizar a meta-análise sobre a ocorrência de tática alternativa de acasalamento.

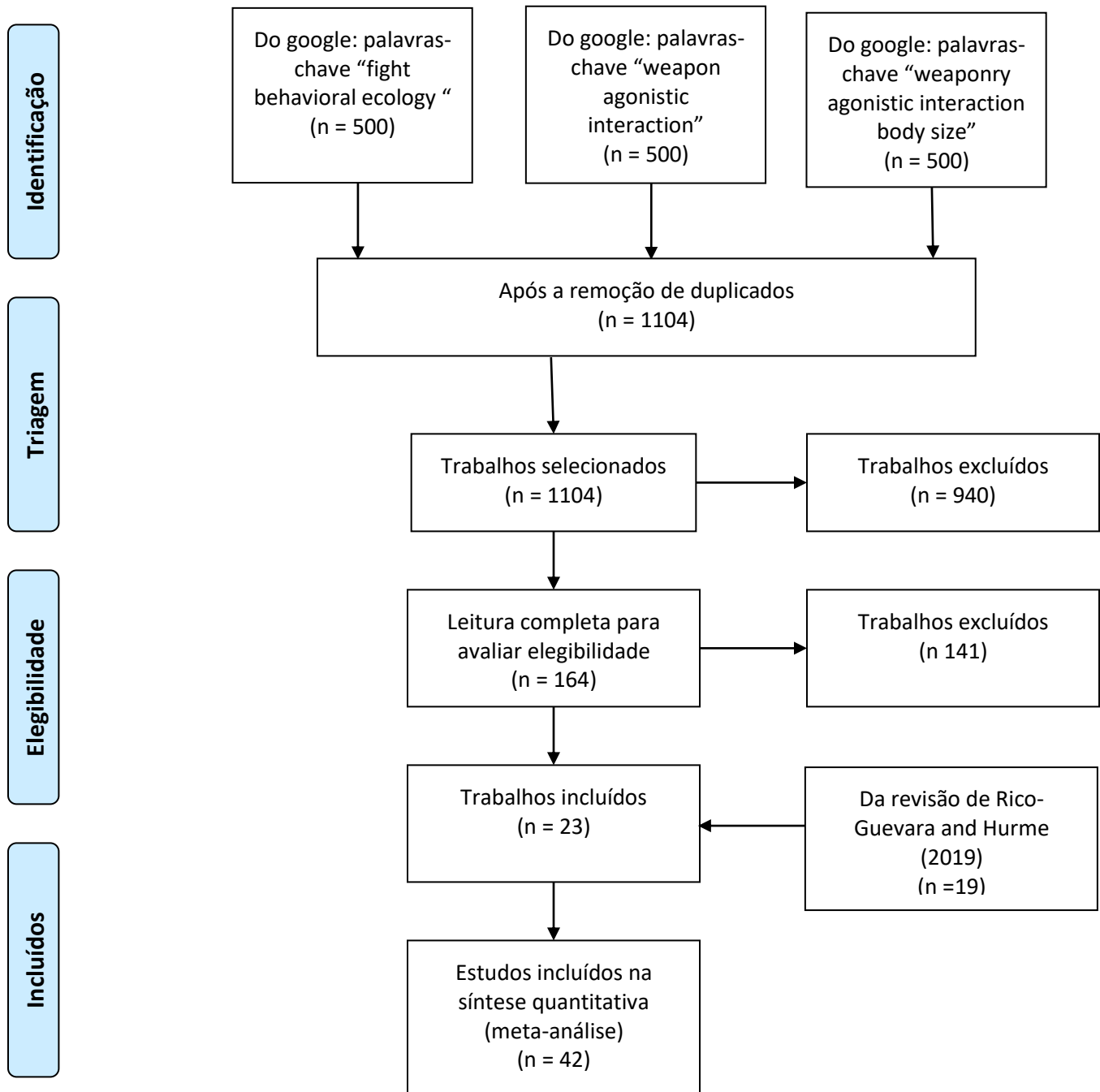
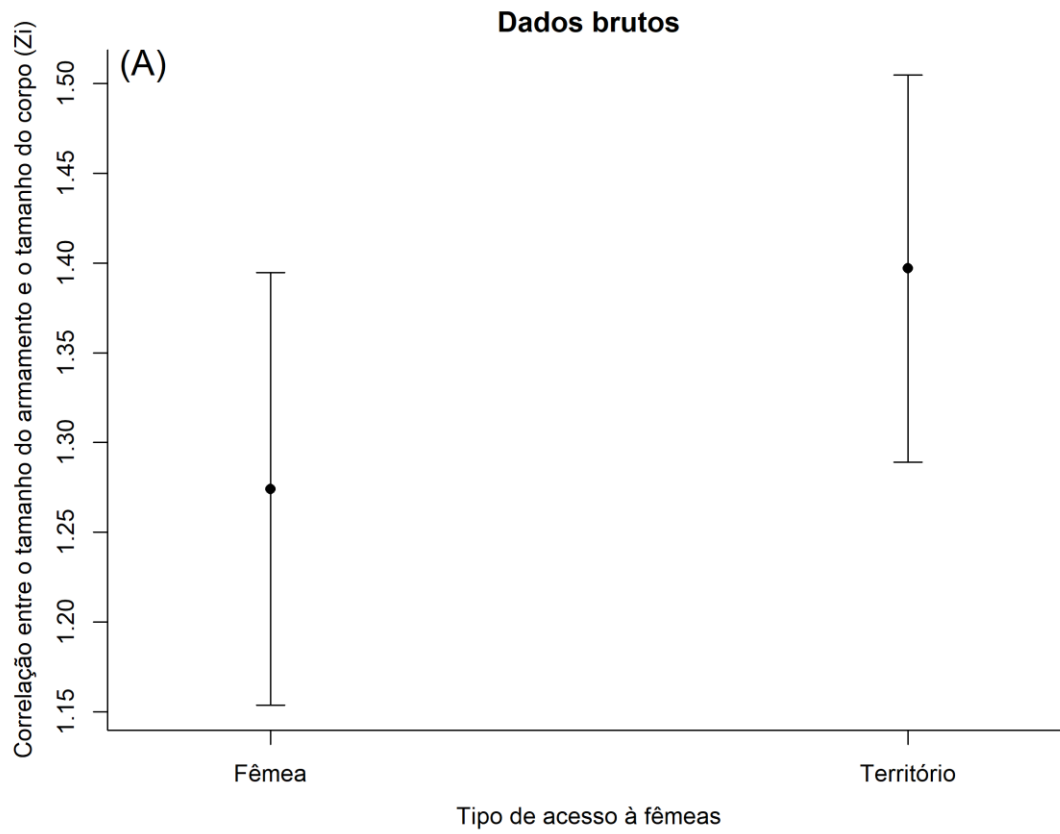


Figura S 2: diagrama de fluxo inspirado no protocolo prisma 2009.



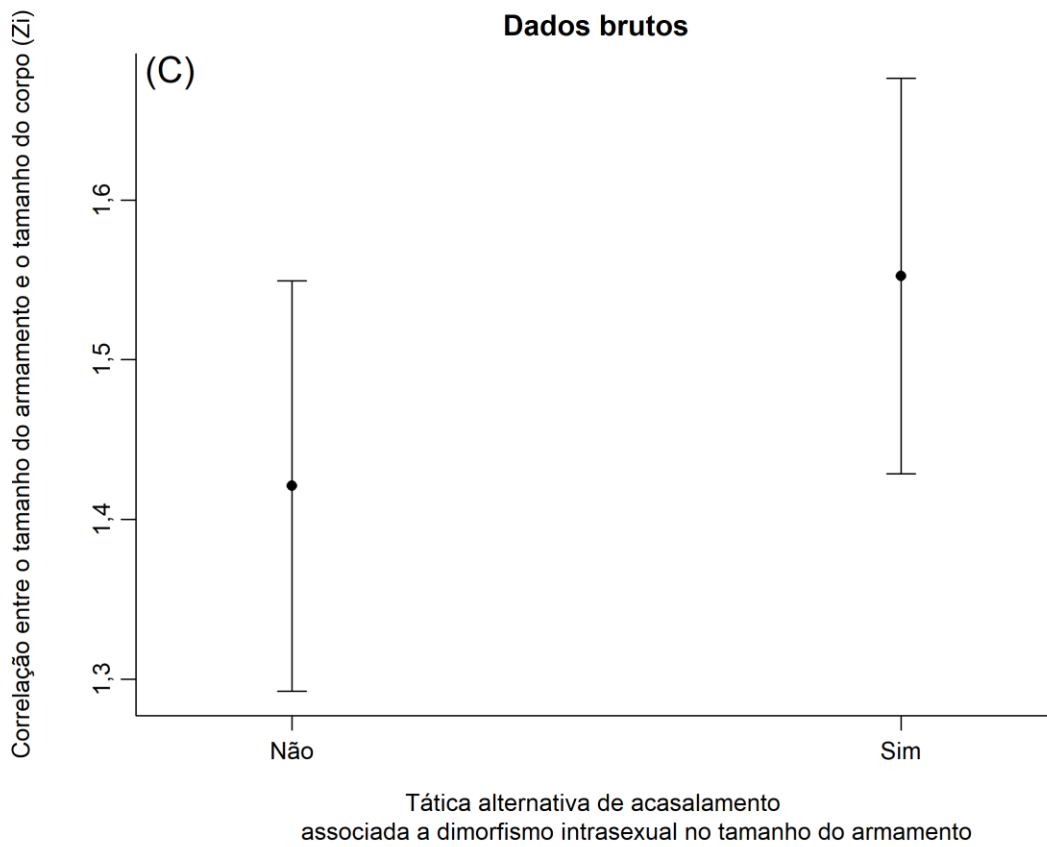
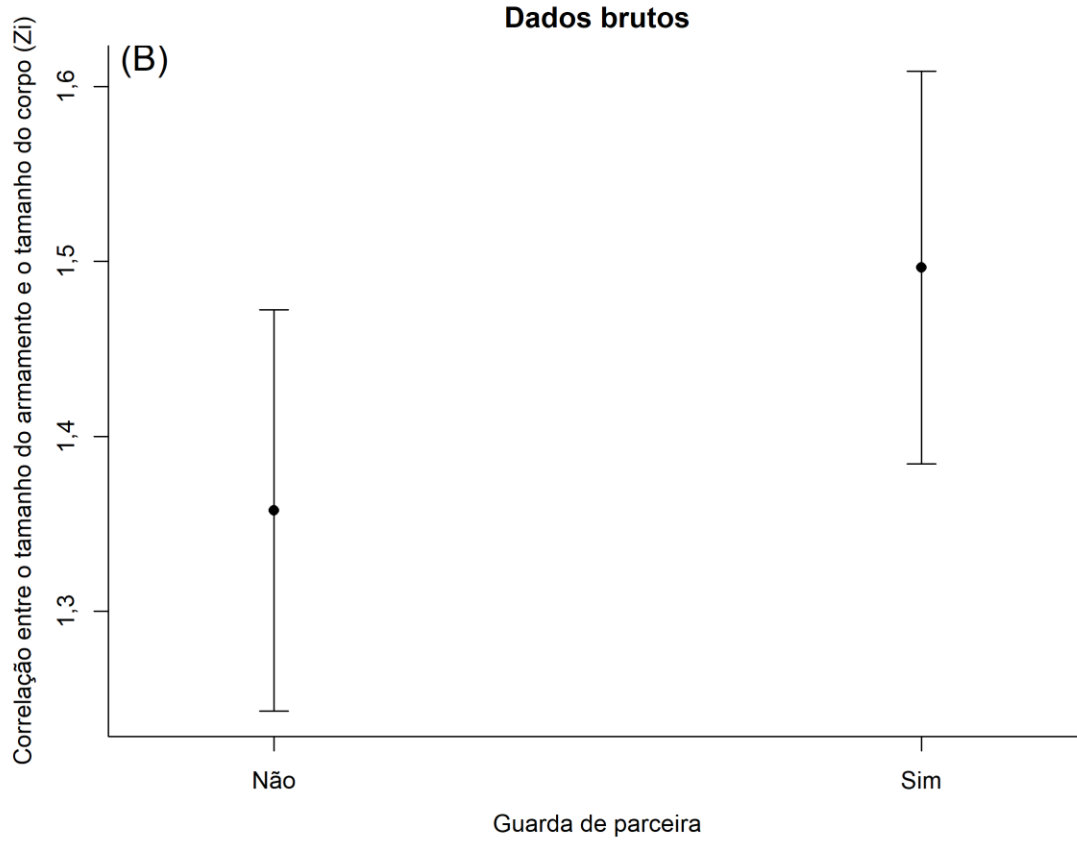
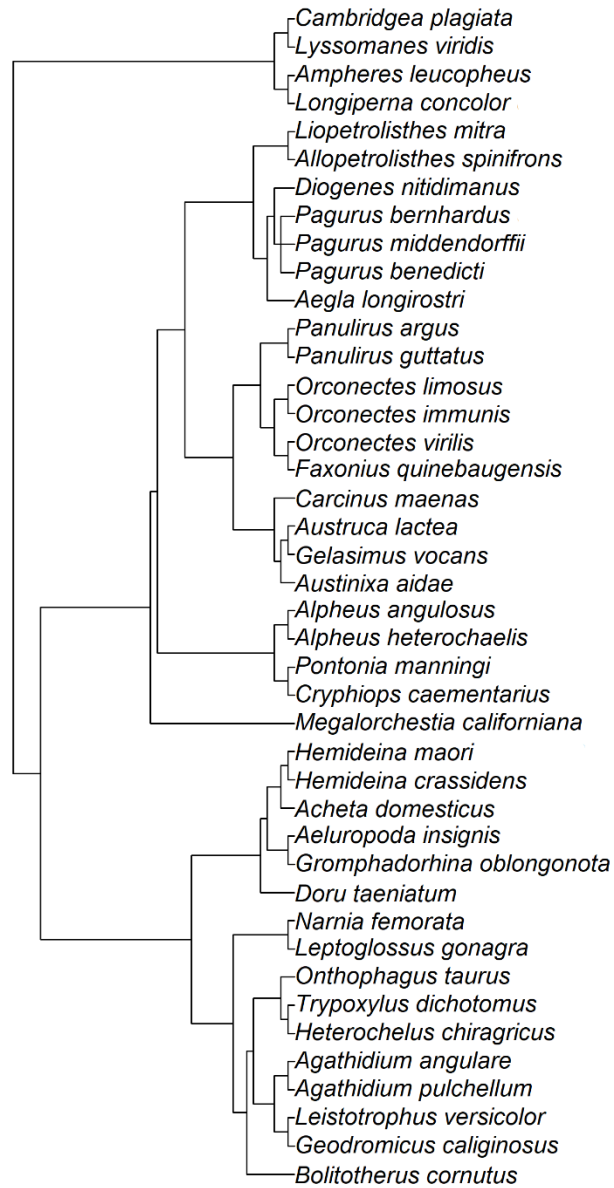
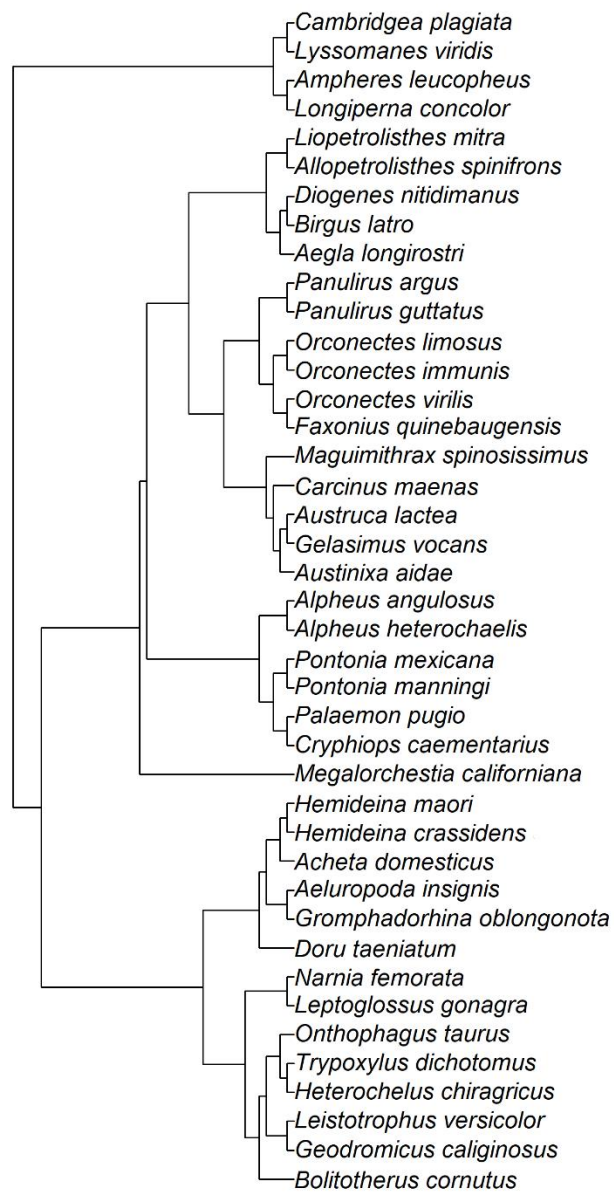


Figura S 3: média do valor de Fisher Z_i e erro padrão para a correlação entre tamanho do armamento e tamanho do corpo. Em (A) estão os dados brutos usados para realizar a meta-análise sobre o sistema de acasalamento (interação agonística entre machos por acesso direto a fêmea ou por acesso a recursos que atraem fêmeas). Em (B) estão os dados brutos usados para realizar a meta-análise sobre a ocorrência de guarda de parceira. Em (C) estão os dados brutos usados para meta-análise sobre a ocorrência de tática alternativa de acasalamento.

(A)



(B)



(C)

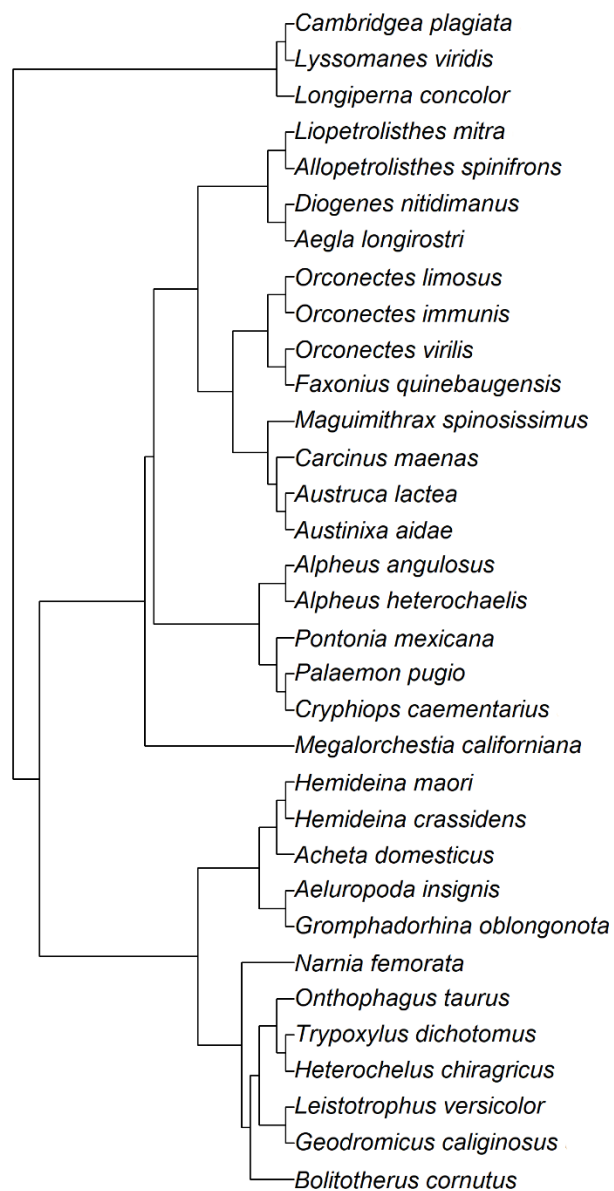


Figura S 4: árvore filogenética das espécies usadas em cada meta análise. Em (A) está a árvore filogenética das espécies usadas para a meta-análise sobre sistema de acasalamento (interação agonística por acesso a fêmea ou por acesso a recursos que atraem fêmeas). Em (B) está a árvore filogenética das espécies usadas para a meta-análise

sobre ocorrência de guarda de parceira. Em (C) está a árvore filogenética das espécies usadas para a meta-análise sobre a ocorrência de tática alternativa.

Tabela S 1: trabalhos dos quais extraímos valores do coeficiente de correlação de Pearson (r), entre o tamanho do aramemtno e o tamanho do corpo para machos do filo Arthropoda. Na coluna armamento estão os nomes das estruturas morfológicas usadas como armamento. Na coluna N, estão aos números das amostras usadas para calcular os valores da correlação de Pearson. Nas colunas recurso, guarda e tática, estão a presença ou ausências de informações para as características reprodutivas (Preenchimento com a palavra “Sim”, significa que obtivemos informações para a característica reprodutiva em questão para determinada espécie. Preenchimento com a palavra “Não”, significa que não encontramos as informações). Coluna recurso, informações sobre o tipo de recurso disputado (briga entre machos por acesso a fêmeas ou por acesso a território de acasalamento sem a presença constante de fêmeas). Coluna guarda, informações sobre a ocorrência de guarda de parceira. Coluna tática, informação sobre a ocorrência de táticas alternativas de acasalamento associada a dimorfismo intrasexual no aramemtno.

Autor	Ordem	Espécie	r	Armamento	N	Recurso	Guarda	Tática
Iyengar & Starks 2008	Anfipoda	Megalorchestia californiana	0,92	Antena	140	Sim	Sim	Sim
Tedore & Johnsen 2012	Araneae	Lyssomanes viridis	0,94	Quelícera	77	Sim	Sim	Sim
Tedore & Johnsen 2012	Araneae	Lyssomanes viridis	0,82	perna	77	Sim	Sim	Sim
Mccambridge et al 2019	Araneae	Cambridgea plagiata	0,83	Quelícera	117	Sim	Sim	Sim
Durrant et al 2016	Blattodea	Aeluropoda insignis	0,75	Projeção pronotal	38	Sim	Sim	Sim
Durrant et al 2016	Blattodea	Gromphadorhina oblongonota	0,92	Projeção pronotal	33	Sim	Sim	Sim
Forsyth & Alcock 1990	Coleoptera	Leistotrophus versicolor	0,94	Mandíbula	45	Sim	Sim	Sim
Wasik et al 2010	Coleoptera	Onthophagus fuliginosus	0,8	Projeção pronotal	24	Sim	Sim	Sim
Wasik et al 2010	Coleoptera	Onthophagus taurus	0,58	Projeção pronotal	30	Sim	Sim	Sim
Rinka et al 2019	Coleoptera	Heterochelus chiragricus	0,77	perna	326	Sim	Sim	Sim
Obrien et al 2019	Coleoptera	Trypoxylus dichotomus	0,93	Projeção pronotal	16	Sim	Sim	Sim
Emlen et al 2012	Coleoptera	Trypoxylus dichotomus	0,82	Projeção pronotal	80	Sim	Sim	Sim
Brown & Siegfried 1983 (apud Sokal and Rohlf	Coleoptera	Bolitotherus cornutus	0,79	Projeção pronotal	78	Sim	Sim	Sim

1969)								
Miller & Wheeler 2005	Coleoptera	Agathidium angulare	0,44	Projeção pronotal	55	Sim	Não	Não
Miller & Wheeler 2005	Coleoptera	Agathidium pulchrum	0,29	Projeção pronotal	29	Sim	Não	Não
Sneddon et al 1997	Decapoda	Carcinus maenas	0,61	Quela	94	Sim	Sim	Sim
Doake et al 2010	Decapoda	Pagurus bernhardus	0,89	Quela	49	Sim	Não	Não
Baeza & Asorey 2012	Decapoda	Liopetrolisthes mitra	0,98	Quela	47	Sim	Sim	Sim
Baeza & Asorey 2012	Decapoda	Allopetrolisthes spinifrons	0,99	Quela	77	Sim	Sim	Sim
Palaoro et al 2014	Decapoda	Aegla longirostri	0,97	Quela	19	Sim	Sim	Sim
Baeza 2011	Decapoda	Pontonia mexicana	0,75	Quela	116	Não	Sim	Sim
Peiro et al 2013	Decapoda	Austinixa aidae	0,98	Quela	329	Sim	Sim	Sim
Rojas et al 2012	Decapoda	Cryphiops caementarius	0,96	Quela	119	Sim	Sim	Sim
Baeza et al 2012	Decapoda	Mithrax spinosissimus	0,98	Quela	83	Não	Sim	Sim
Amendola 2008	Decapoda	Orconectes quinebaugensis	0,93	Quela	26	Sim	Sim	Sim
Bauer & Abdalla 2001	Decapoda	Palaemonetes pugio	0,91	Quela	88	Não	Sim	Sim
Briones-Fourzán & Pérez-Ortiz 2006	Decapoda	Panulirus guttatus	0,78	Antena	24	Sim	Não	Não
Briones-Fourzán & Pérez-Ortiz 2006	Decapoda	Panulirus argus	0,93	Antena	22	Sim	Sim	Não
Hughes et al 2014	Decapoda	Alpheus angulosus	0,84	Quela	95	Sim	Sim	Sim
Briones-Fourzán & Pérez-Ortiz 2006	Decapoda	Panulirus guttatus	0,78	Antena	24	Não	Sim	Não
Hughes et al 2014	Decapoda	Alpheus heterochaelis	0,96	Quela	74	Sim	Sim	Sim
Baeza et al 2016	Decapoda	Pontonia manningi	0,68	Quela	47	Sim	Sim	Não
Muramatsu & Koga 2016	Decapoda	Uca lactea	0,97	Quela	108	Sim	Sim	Sim
wofford et al 2015	Decapoda	Orconectes virilis	0,89	Quela	107	Sim	Sim	Sim
Anagnostou & Schubart 2014	Decapoda	Birgus latro	0,81	Quela	74	Não	Sim	Não
Hughes 1996	Decapoda	Alpheus heterochaelis	0,9	Quela	362	Sim	Sim	Sim
Arnott & Elwood 2010	Decapoda	Pagurus bernhardus	0,27	Quela	240	Sim	Não	Não
chucholl et al 2008	Decapoda	Orconectes immunis	0,93	Quela	78	Sim	Sim	Sim
chucholl et al 2008	Decapoda	Orconectes limosus	0,97	Quela	39	Sim	Sim	Sim
Yoshino et al 2011	Decapoda	Diogenes nitidimanus	0,61	Quela	160	Sim	Sim	Sim
Yasuda et al 2013	Decapoda	Pagurus middendorffii	0,92	Quela	87	Sim	Não	Não
Backwell et al	Decapoda	Uca vocans	0,98	Quela	423	Sim	Sim	Não

2007								
Yasuda & Koga 2016	Decapoda	Pagurus minutus	0,76	Quela	100	Sim	Não	Não
Yasuda et al 2017	Decapoda	Pagurus minutus	0,84	Quela	405	Sim	Não	Não
Eberhard & Gtltierrez 1991	Dermaptera	Doru taeniatum	0,73	Fórceps	180	Sim	Sim	Não
O'Brien et al 2019	Hemiptera	Narnia femorata	0,87	perna	25	Sim	Sim	Sim
Miyatake et al 1997	Hemiptera	Leptoglossus australis	0,92	perna	53	Sim	Sim	Não
Miyatake et al 1997	Hemiptera	Leptoglossus australis	0,96	perna	55	Sim	Sim	Não
Buzatto et al 2014	Opiliones	Ampheres leucopheus	0,41	perna	30	Sim	Sim	Não
Zatz et al 2011	Opiliones	Longiperna concolor	0,64	perna	489	Sim	Sim	Sim
Briffa 2007	Orthoptera	Acheta domesticus	0,36	Mandíbula	129	Sim	Sim	Sim
Kelly 2004	Orthoptera	Hemideina crassidens	0,94	Mandíbula	357	Sim	Sim	Sim
Koning & Jamieson 2001	Orthoptera	Hemideina maori	0,84	Mandíbula	87	Sim	Sim	Sim

Referências

- Arnott, G., and R. W. Elwood. 2010. Signal residuals and hermit crab displays: flaunt it if you have it! *Animal Behaviour* 79:137–143.
- Backwell, P. R. Y., M. Matsumasa, M. Double, A. Roberts, M. Murai, J. S. Keogh, and M. D. Jennions. 2007. What are the consequences of being left-clawed in a predominantly right-clawed fiddler crab? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:2723–2729.
- Baeza, J. A., and C. M. Asorey. 2012. Testing the role of male-male competition in the evolution of sexual dimorphism: a comparison between two species of porcelain crabs. *Biological Journal of the Linnean* 105:548–558.
- Baeza, J. A., L. Simpson, L. J. Ambrosio, R. Guéron, and N. Mora. 2016. Monogamy in a hyper-symbiotic shrimp. *PLoS One* 11:e0149797.
- Briffa, M. 2008. Decisions during fights in the house cricket, *Acheta domesticus*: mutual or self assessment of energy, weapons and size? *Animal Behaviour* 75:1053–1062.
- Briones-Fourzán, P., M. Pérez-Ortiz, and E. Lozano-Álvarez. 2006. Defense mechanisms and antipredator behavior in two sympatric species of spiny lobsters, *Panulirus argus* and *P. guttatus*. *Marine Biology* 149:227–239.
- Brown, L., and B. D. Siegfried. 1983. Effects of Male horn size on courtship activity in the forked fungus beetle, *Bolitotherus cornutus* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Annals of the Entomological Society of America* 76:253–255.
- Buzatto, B. A., J. L. Tomkins, L. W. Simmons, and G. Machado. 2014. Correlated evolution of sexual dimorphism and male dimorphism in a clade of neotropical harvestmen. *Evolution* 68:1671–1686.
- Chucholl, C., H. B. Stich, and G. Maier. 2008. Aggressive interactions and competition for shelter between a recently introduced and an established invasive crayfish: *Orconectes immunis* vs. *O. limosus*. *Fundamental and Applied Limnology* 172:27–36.
- Doake, S., M. Scantlebury, and R. W. Elwood. 2010. The costs of bearing arms and armour in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Animal Behaviour* 80:637–642.
- Durrant, K. L., I. M. Skicko, C. Sturrock, and S. L. Mowles. 2016. Comparative morphological trade-offs between pre- and post-copulatory sexual selection in giant hissing cockroaches (Tribe: Gromphadorhini). *Scientific Reports* 6:36755.
- Eberhard, W. G., and E. E. Gutiérrez. 1991. Male dimorphisms in beetles and earwigs and the question of developmental constraints. *Evolution* 45:18–28.
- Emlen, D. J., I. A. Warren, A. Johns, I. Dworkin, and L. C. Lavine. 2012. A mechanism of extreme growth and reliable signaling in sexually selected ornaments and weapons. *Science* 337:860–864.
- Forsyth, A., and J. Alcock. 1990. Female mimicry and resource defense polygyny by

- males of a tropical rove beetle, *Leistotrophus versicolor* (Coleoptera: Staphylinidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26:325–330.
- Greenaway, E. C., K. M. Forsaith, L. R. Amendola, R. B. Stanford, and W. L. Thurrott. 2008. Female frayfish mate preference concerning male dominance.
- Hughes, M. 1996. Size assessment via a visual signal in snapping shrimp. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38:51–57.
- Hughes, M., T. Williamson, K. Hollowell, and R. Vickery. 2014. Sex and weapons: contrasting sexual dimorphisms in weaponry and aggression in snapping shrimp. *Ethology* 120:982–994.
- Kelly, C. D. 2005. Allometry and sexual selection of male weaponry in Wellington tree weta, *Hemideina crassidens*. *Behavioral Ecology* 16: 145–152
- Koning, J. W., and I. G. Jamieson. 2001. Variation in size of male weaponry in a harem-defence polygynous insect, the mountain stone weta *Hemideina maori* (Orthoptera: Anostostomatidae). *New Zealand Journal of Zoology* 28:109–117.
- McCambridge, J. E., C. J. Painting, L. A. Walker, and G. I. Holwell. 2019. Weapon allometry and phenotypic correlation in the New Zealand sheetweb spider *Cambridgea plagiata*. *Biological Journal of the Linnean Society* 126:349–359.
- Miller, K. B., and Q. D. Wheeler. 2005. Asymmetrical male mandibular horns and mating behavior in *Agathidium Panzer* (Coleoptera: Leiodidae). *Journal of Natural History* 39:779–792.
- Miyatake, T. 1997. Functional morphology of the hind legs as weapons for male contests in *Leptoglossus australis* (Heteroptera: Coreidae). *Journal of Insect Behavior* 10:727–735.
- Muramatsu, D., and T. Koga. 2016. Fighting with an unreliable weapon: opponent choice and risk avoidance in fiddler crab contests. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 70:713–724.
- O'Brien, D. M., R. P. Boisseau, M. Duell, E. McCullough, E. C. Powell, U. Somjee, S. Solie, scle mass drives cost in sexually selected arthropod weapons. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286:20191063.
- Palaoro, A. V, M. M. Dalosto, J. R. Costa, and S. Santos. 2014. Freshwater decapod (*Aegla longirostri*) uses a mixed assessment strategy to resolve contests. *Animal Behaviour* 95:71–79.
- Peiró, D. F., J. Antonio Baeza, and F. L. Mantelatto. 2013. Host-use pattern and sexual dimorphism reveals the mating system of the symbiotic pea crab *Austinixa aidae* (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 93:715–723.
- Rink, A. N., R. Altwegg, S. Edwards, R. C. K. Bowie, and J. F. Colville. 2019. Contest dynamics and assessment strategies in combatant monkey beetles (Scarabaeidae: Hopliini). *Behavioral Ecology* 30:713–723.

- Rojas, R., M. C. Morales, M. M. Rivadeneira, and M. Thiel. 2012. Male morphotypes in the Andean river shrimp *Cryphiops caementarius* (Decapoda: Caridea): morphology, coloration and injuries. *Journal of Zoology* 288:21–32.
- Sneddon, L. U., F. A. Huntingford, and A. C. Taylor. 1997. Weapon size versus body size as a predictor of winning in fights between shore crabs, *Carcinus maenas* (L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41:237–242.
- Tedore, C., and S. Johnsen. 2012. Weaponry, color, and contest success in the jumping spider *Lyssomanes viridis*. *Behavioural Processes* 89:203–211.
- Wasik, B. R., D. J. Rose, and A. P. Moczek. 2010. Beetle horns are regulated by the Hox gene, *Sex combs reduced*, in a species- and sex-specific manner. *Evolution & Development* 12:353–362.
- Wofford, S. J., R. L. Earley, and P. A. Moore. 2015. Evidence for assessment disappears in mixed-sex contests of the crayfish, *Orconectes virilis*. *Behaviour* 152:995–1018.
- Yasuda, C. I., and T. Koga. 2016. Importance of weapon size in all stages of male–male contests in the hermit crab *Pagurus minutus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 70:2175–2183.
- Yasuda, C. I., K. Matsuo, and S. Wada. 2014. Rapid regeneration of the major cheliped in relation to its function in male-male contests in the hermit crab *Pagurus middendorffii*. *Plankton and Benthos Research* 9:122–131.
- Yasuda, C. I., M. Otda, R. Nakano, Y. Takiya, and T. Koga. 2017. Seasonal change in sexual size dimorphism of the major cheliped in the hermit crab *Pagurus minutus*. *Ecological Research* 32:347–357.
- Yoshino, K., T. Koga, and S. Oki. 2011. Chelipeds are the real weapon: cheliped size is a more effective determinant than body size in male-male competition for mates in a hermit crab. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:1825–1832.
- Zatz, C., R. M. Werneck, R. Macías-Ordóñez, and G. Machado. 2011. Alternative mating tactics in dimorphic males of the harvestman *Longiperna concolor* (Arachnida: Opiliones). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:995–1005.