

Universidade Federal de São Carlos
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia
e Recursos Naturais

Gabrielle Cristina Pestana

**Seleção sexual e a ordem Odonata: uma abordagem teórica e
experimental**

São Carlos
2020

Universidade Federal de São Carlos
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia
e Recursos Naturais

Gabrielle Cristina Pestana

Seleção sexual e a ordem Odonata: uma abordagem teórica e experimental

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de MESTRA em ECOLOGIA, área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Rhainer Guillermo Nascimento Ferreira

São Carlos
2020



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Defesa de Dissertação de Mestrado da candidata Gabrielle Cristina Pestana, realizada em 10/09/2020.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Rhainer Guillermo Nascimento Ferreira (UFSCar)

Prof. Dr. Mercival Roberto Francisco (UFSCar)

Prof. Dr. Adolfo Cordero Rivera (UVigo)

Prof. Dr. Diogo Silva Vilela (UFV)

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

O Relatório de Defesa assinado pelos membros da Comissão Julgadora encontra-se arquivado junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais.

Dedico este trabalho à minha filha Sophia, pela companhia ao longo desses anos de mestrado e por, embora tão pequena, me ensinar tanto sobre a vida.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, por sempre me apoiarem nas minhas decisões e por todo empenho e dedicação que tornaram possível minha formação acadêmica;

Ao Prof. Dr. Rhainer Guillermo Ferreira, pela oportunidade e orientação ao longo desses anos;

Aos membros das bancas de qualificação e defesa, pela disponibilidade em participar e contribuir para com o presente trabalho;

Ao Erick, pelo apoio e parceria em todas as etapas deste mestrado, por todas as discussões científicas e conhecimento compartilhado;

Aos meus sogros, Selma e Messias, por todo tempo dedicado cuidando da minha filha para que eu pudesse desenvolver este trabalho;

Aos amigos que caminham ao meu lado, dividindo momentos, reflexões, angústias e conquistas, perto ou longe, toda minha gratidão por fazerem parte da minha vida;

Aos colegas de laboratório, gratidão pela companhia ao longo dessa caminhada e por dividirem tantos momentos que levarei por toda vida;

Aos colegas Guilherme e Rodrigo pela parceria durante a execução do terceiro capítulo desta dissertação;

Ao Prof. Dr. Leandro Brasil, pela parceria na elaboração do segundo capítulo desta dissertação;

À Profa. Dra. Marisa Fernandes e o técnico Gustavo Oda, (Laboratório de Zoofisiologia e Bioquímica Comparativa - Departamento de Ciências Fisiológicas), à Profa. Dra. Maria da Graça Melão (Laboratório de Plâncton – Departamento de Hidrobiologia) e ao Prof. Dr. Hugo Sarmiento (Laboratório de Biodiversidade e Processos Microbianos – Departamento de Hidrobiologia) por abrirem as portas do laboratório para a realização de análises deste trabalho;

Aos secretários do Programa de Pós-Graduação, João e Roseli, por toda atenção e esclarecimentos;

Ao PPGERN, pelo acolhimento e oportunidade;

À FAPESP (processo 2016/12004-9) pelo financiamento;

Ao CNPQ (processo 132011/2018-2) pela bolsa de estudos.

“[...] –Tenho mais do que preciso – disse ela ao se sentar. – Aqui tenho paz.
– Por causa do silêncio?
– Não. Porque estou exatamente onde deveria estar e fazendo exatamente o que deveria fazer. Isso é paz. [...]”

Trecho retirado do livro “Pax”, de Sara Pennypacker

RESUMO

A teoria da Seleção Sexual foi proposta por Darwin em 1871 e, desde então, têm sido amplamente discutida e testada em diversos grupos taxonômicos. Hipóteses complementares à teoria foram formuladas por diferentes estudiosos da área a fim de entender sobre os mecanismos e processos evolutivos relacionados aos caracteres sexuais secundários e comportamentos reprodutivos. Insetos da ordem Odonata, também conhecidos como libélulas e donzelinhas, são utilizados como modelos de estudo devido à presença de padrões de coloração no corpo e asas que atuam como ornamentos sexuais e à diversidade de comportamentos relacionados à reprodução. Assim, estudos sobre a utilização dos traços sexuais antes e após a cópula, em diferentes sistemas de acasalamento, são realizados com diferentes espécies deste grupo. Neste contexto, a presente dissertação é focada em modelos evolutivos da Seleção Sexual em odonatos como modelos de estudo. A primeira parte contém dois capítulos, sendo o primeiro uma revisão sobre os mecanismos, custos e algumas hipóteses referentes à Seleção Sexual, relacionadas principalmente com a presença e função do ornamento sexual em machos; e o segundo capítulo uma análise cienciométrica acerca dos trabalhos publicados sobre a função dos ornamentos sexuais presentes nos machos e as diferentes estratégias da competição espermática em odonatos. Os resultados da análise cienciométrica mostraram uma diferença nos enfoque de estudos em estratégias pré e pós-copulatórias, em relação aos anos em que há maior número de publicações com estes temas, países onde os trabalhos foram desenvolvidos, espécies analisadas e principais autores. Na segunda parte desta dissertação, um estudo observacional foi realizado a fim de analisar a relação entre os traços sexuais pré- e pós-copulatórios, testando duas hipóteses: o jogo da competição espermática, que propõe um *trade-off* entre ornamentos sexuais e traços do ejaculado dos machos; e o fenótipo ligado à fertilidade, que prediz que o ornamento sexual possui relação positiva com a fertilidade do indivíduo. Para isso, foram analisadas a proporção da mancha alar, a viabilidade espermática, o número total de espermatozoides, a massa muscular, reservas de gordura (*i.e.*, energia) e tamanho corporal em duas espécies do gênero *Hetaerina*: *H. longipes* e *H. rosea*. Os resultados obtidos sugerem que ambas as hipóteses podem ser corroboradas, uma vez que machos de *H. longipes*, apresentaram um *trade-off* entre os traços avaliados, enquanto machos de *H. rosea* apresentaram uma relação positiva entre esses traços.

Palavras-chave: Comportamento. Ornamento sexual. Pigmentação alar. *Hetaerina*. Ecologia.

ABSTRACT

Sexual Selection theory was proposed by Darwin in 1871 and, thenceforth, has been widely discussed and tested in several taxonomic groups. Complementary hypotheses were formulated by different researchers aiming to understand the mechanisms and evolutionary processes related to sexual secondary characters and reproductive behaviors. Insects of the order Odonata, also known as dragonflies and damselflies, are used as models due to the presence of coloring patterns on the body and wings that act as sexual ornaments, and the diversity of behaviors related to reproduction. Thus, studies on the use of sexual traits before and after copulation, in different mating systems, are carried out with different species in this group. In this context, the present dissertation is focused in evolutionary models of sexual selection in odonates as study models. The first part contains two chapters: the first is a review of the mechanisms, costs and some hypotheses related to sexual selection, mainly related to the presence and function of sexual ornaments in males; and the second chapter, a scientometric analysis of published studies on the role of male sexual ornamentation and the different sperm competition strategies. The results of the scientometric analysis showed a difference in pre- and post-mating studies, in relation to the years in which there is a greatest number of publications with these themes, countries where the studies were developed, species analyzed and main authors. In the second part of this dissertation an observational study was carried out in order to verify the relationship between pre- and post-mating sexual traits, analyzing wing pigmentation proportion, sperm viability, total number of sperm, muscle mass, fat reserve and body size in two species: *H. longipes* and *H. rosea*. The results were discussed based on two hypotheses of sexual selection: the sperm competition game, which proposes a trade-off between sexual traits; and the fertility-linked phenotype, which predicts that the male sexual ornament co-vary with the individual's fertility. The results obtained suggest that both hypotheses can be corroborated, since males of *H. longipes*, presented a trade-off between the traits evaluated, while males of *H. rosea* presented a positive relationship between these traits.

Keywords: Behavior. Sexual ornamentation. Wing pigmentation. *Hetaerina*. Ecology.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Etapas do comportamento reprodutivo na ordem Odonata: a) Formação de tandem pré-cópula; b) translocação espermática; c) cópula e d) oviposição. Fotos de Adolfo Cordero-Rivera.	18
Figura 2. A) Macho da espécie <i>Hetaerina longipes</i> ; B) Cópula de <i>H. longipes</i> . Fotos de Gabrielle Pestana.	18
Figure 3. Fluxogram about methodology steps; a) The role of male ornamentation; b) sperm competition strategies.	38
Figure 4: Number of articles published in each year about the role of male ornamentation (A) and the sperm competition strategies (B).	39
Figure 5: Total number of articles published about the role of male ornamentation (A) and the sperm competition strategies (B); the intersection shows the article that addresses both subject areas.	39
Figure 6: Number of articles published by country focused on the role of male ornamentation. Blue bars represent the articles produced by authors located in a single Country; red bars represent the articles produced in international partnership.	40
Figure 7: Number of articles published by country focused on the sperm competition strategies. Blue bars represent the articles produced by authors located in a single Country; red bars represent the articles produced in international partnership.	40
Figure 8: Average total citations by year of publication about the role of male ornamentation (A) and the sperm competition strategies (B).	41
Figure 9: Total number of sampling effort in each Country that resulted in publications focused on the role of male ornamentation (A) and the sperm competition strategies (B). Grey color illustrates the Countries in which samples were taken and boxes show the total number of samplings achieved in each Country partitioned by Continent.	44
Figure 10: Odonate families used to access information about the role of male ornamentation (A) and the sperm competition strategies (B).	45
Figure 11: (A) Studied behaviour strategies that are related to the role of male ornamentation; (B) Studied behaviour strategies that are related to the sperm competition strategies.	45
Figure 12. Sperm stained with the live/dead sperm viability kit under a fluorescence microscope with excitation filters at 470-490nm. Living sperm were stained in green and dead sperm were stained in red.	54
Figure 13. Digital pictures of A) <i>Hetaerina longipes</i> wings; and B) <i>Hetaerina rosea</i> wings.	55

Figura 14. Effect sizes for <i>H. longipes</i> of fat reserves, muscle mass, wing pigmentation (proportion) and body size on male fertility: (a) total number of sperm and (b) sperm viability. Positive or negative effects results deviate from zero. Results are shown as parameter estimates with lower and upper limits of 95% credible intervals.....	56
Figure 15. Effect sizes for <i>H. rosea</i> of fat reserves, muscle mass, wing pigmentation (proportion) and body size on male fertility: (a) total number of sperm and (b) sperm viability. Positive or negative effects results deviate from zero. Results are shown as parameter estimates with lower and upper limits of 95% credible intervals.....	57
Figure S1: A network map about co-citations in the role of male ornamentation. Nodes represent articles and lines citation between them. In this analysis were included all articles cited by the filtered articles.	47
Figure S2: A network map about co-citations in sperm competition strategies. Nodes represent articles and lines citation between them. In this analysis were included all articles cited by the filtered articles.	48

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Alguns mecanismos da seleção sexual e as estratégias envolvidas na aquisição de cópulas. Adaptado de Anderson e Iwasa (1996).	22
Tabela 2. Breve descrição de algumas hipóteses relacionadas à seleção sexual, propostas por diferentes autores.....	26
Table 3: The 10 most cited articles about the role of male ornamentation.	42
Table 4: The 10 most cited articles about the sperm competition strategies.	43
Table S1: The most active authors and the number of publications about the role of male ornamentation (left) and sperm competition strategies (right).	49

LISTA DE SIGLAS E ABREVIACÕES

Seleção sexual

ICHH - Hipótese da desvantagem imunológica

Metodologia

GLMM – Modelos mistos generalizados

Institucional

CNPQ – Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico

FAPESP – Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo

SUMÁRIO

Prólogo	12
Introdução Geral	15
Parte 1: Revisão bibliográfica e Análise cienciométrica	20
Capítulo I - Seleção sexual: uma breve revisão.	21
Introdução.....	21
A seleção sexual e os seus mecanismos	21
Hipóteses sobre mecanismos da Seleção Sexual.....	26
Conclusão	33
Capítulo II - What do we know about Sexual Selection in Odonata? A scientometric study.	34
Abstract	34
Introduction	35
Material and Methods.....	37
Results	38
Discussion	45
Conclusion.....	47
Acknowledgments	47
Supplementary material.....	47
Parte 2: Estudo de campo	50
Capítulo III - The relationship between ornament size and sperm production in two rubyspot damselflies: trade-off or phenotype-linked fertility?	51
Abstract	51
Introduction	52
Material and methods	53
Results	56
Discussion	57
Conclusion.....	59
Acknowledgments	59
Considerações finais	60
Referências	62

Prólogo

Sobre maternidade e ciência.

O início do meu mestrado foi também o início da minha aventura pela maternidade. Eu me tornei mãe 22 dias após me tornar, oficialmente, aluna de pós-graduação. Porém, a complicada jornada de uma futura mãe na carreira científica começou alguns meses antes. Após ser aprovada em dois programas de pós-graduação, me encontrei perante uma problemática para a matrícula em um destes. O fato de eu estar me tornando mãe e ter, por direito, a licença maternidade e a prorrogação do prazo de finalização do mestrado, parecia prejudicar o programa e por isso, eu não era muito bem-vinda ali. Deixo de lado todas as burocracias que me foram explicadas pelo coordenador do primeiro programa para ressaltar a alegria ao ser recebida com toda atenção e preocupação pelo coordenador e secretários do segundo, o Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN). Prontamente, me foi passado todo protocolo que eu deveria cumprir após o nascimento da minha filha para garantir minha licença maternidade. Enfim, minha filha nasceu e, durante quatro meses, eu estive, em tempo integral, na tarefa de (aprender a ser) mãe. Imersa num mundo de fraldas, leite e cuidados, retornar às tarefas exigidas pela pós-graduação foi uma luta diária que durou mais de um ano. Trabalhos se tornaram atrasados, oportunidade de viagens de coleta perdidas, os artigos mais complicados e não tão interessantes quando a maior preocupação do dia era em relação à febre da madrugada ou a falta de apetite do bebê. A ciência é algo que se faz com a mente, corpo e alma, e todos estavam fortemente conectados àquele serzinho que dependia tanto de mim. Por muito tempo me questionei se seguir na pós-graduação, naquele momento da minha vida, tinha sido uma boa escolha. Critiquei-me por não conseguir “dar conta” de tudo que precisava fazer, entre as disciplinas e os artigos que deveria escrever. No início, acreditei que após os quatro meses de licença conseguiria retomar normalmente as atividades do laboratório, mas a verdade é que minha licença durou muito mais que isso. Só após o primeiro ano de vida da minha filha é que consegui começar a reorganizar minha vida, conciliando ciência e maternidade. Aos poucos, dia após dia, fui retornando às atividades, reorganizando as ideias e voltando à antiga rotina. Aos poucos, as coisas ficaram mais fáceis e, também, mais leves. Aprendi a dividir minha mente entre as discussões científicas e as preocupações da maternidade. Aos poucos as coisas tomaram um caminho, não o mesmo caminho que trilhei quando ainda estava na iniciação científica, mas um renovado, com novos obstáculos e novas perspectivas. E esse novo caminho fez crescer ainda mais a paixão que eu tinha pela ciência e pela minha área de pesquisa. Talvez, por valorizar mais cada momento e oportunidade de trabalho, que se tornaram mais escassos após a maternidade, ou por saber que esses momentos precisavam

valer a pena, pois me afastavam da minha filha. E, nessa loucura que é a vida quando se tem um filho (em meio a uma pandemia que potencializou todo o caos do dia-a-dia), que cada parte desse trabalho foi sendo construído. E em cada linha aqui escrita, não existe somente o trabalho e estudo de uma pós-graduanda, mas contém cada hora dedicada aos cuidados e criação da minha filha, o tempo de todas as pessoas, fossem amigos, familiares, colegas de trabalho, que se dispuseram e ajudaram de alguma forma, todas as horas de trabalho e estudo abdicadas pelo pai da minha filha e toda paixão de uma futura cientista.

Introdução Geral

Na natureza, encontramos uma grande diversidade de formas e cores. Em cada espécie, observamos diferenças morfológicas que nos intrigam e nos fazem questionar por que elas existem e como evoluíram. Assim, durante séculos, filósofos e cientistas buscaram explicar os padrões observáveis na natureza através de teorias e hipóteses.

A teoria da Seleção Sexual (DARWIN, 1871) foi a primeira proposta para explicar o processo pelo qual diversas características evoluíram. Deste modo, a teoria busca uma resposta para a existência desses traços que não apresentariam uma finalidade funcional em relação à sobrevivência. Através de observações empíricas, questionamentos foram surgindo acerca da presença de caracteres morfológicos em apenas um sexo, que não estariam relacionadas a atividades como forrageio, defesa contra predadores ou diretamente ligados à reprodução, como órgãos reprodutores. Estes traços, então, foram denominados caracteres sexuais secundários, e estariam vinculados às vantagens na aquisição de um parceiro reprodutivo e um sucesso reprodutivo diferenciado (ANDERSSON, 1994; DARWIN, 1871).

Os caracteres sexuais secundários, ou traços sexuais, podem ser observados em indivíduos de várias espécies, desde invertebrados até mamíferos (*e.g.* LOYAU; GOMEZ; MOUREAU; THÉRY *et al.*, 2007; MALO; ROLDAN; GARDE; SOLER *et al.*, 2005; PETRIE; TIM; CAROLYN, 1991; SCHULTZ; FINCKE, 2009; WEISS, 2006). Estes traços podem ser estruturas utilizadas em disputas, (conhecidos como armamentos; *e.g.* KELLY, 2006) ou relacionados à atração de parceiros reprodutivos, (conhecidos como ornamentos; *e.g.* PETRIE; HALLIDAY, 1994; PETRIE; TIM; CAROLYN, 1991). Também podem ser padrões geométricos e de coloração encontrados no abdômen e patas, como em machos de aranha-pavão (*e.g.* GIRARD; KASUMOVIC; ELIAS, 2011), nas penas, como os machos de pássaro azul da montanha (*e.g.* BALENGER; JOHNSON; MASTERS, 2009) ou presente nas asas de insetos, como ocorre em várias espécies da ordem Odonata (*e.g.* GUILLERMO-FERREIRA, RHAINER; GORB, STANISLAV N; APPEL, ESTHER; KOVALEV, ALEXANDER *et al.*, 2015; SIVA-JOTHY, M. T., 1999).

A ordem Odonata exhibe uma imensa diversidade dentre os insetos aquáticos, sendo conhecidos como libélulas ou donzelinhas. Os organismos dessa ordem são anfibióticos, ou seja, possuem sua fase larval aquática, e quando adultos, se tornam alados (CORBET, 1999). Dentro desta ordem são classificadas três subordens: Zygoptera, Anisoptera e Anisozygoptera, onde estão distribuídas 39 famílias (PAULSON; SCHORR, 2020). Por se

tratar de um grupo com grande abundância de seus representantes e um padrão de coloração diverso e exuberante, uma gama de estudos comportamentais tem sido realizada demonstrando a utilização da coloração em mecanismos de reprodução como disputas intrasexuais (GUILLERMO-FERREIRA; DEL-CLARO, 2011; GUILLERMO-FERREIRA, RHAINER; GORB, STANISLAV N; APPEL, ESTHER; KOVALEV, ALEXANDER *et al.*, 2015) escolha de parceiros pelas fêmeas (SIVA-JOTHY, M., 1999) e reconhecimento sexual (GUILLERMO-FERREIRA, RHAINER; GORB, STANISLAV N; APPEL, ESTHER; KOVALEV, ALEXANDER *et al.*, 2015; SCHULTZ; FINCKE, 2009).

O comportamento reprodutivo dos odonatos pode ser brevemente resumido nas etapas descritas a seguir: (i) em uma primeira etapa, ocorre o encontro e reconhecimento intra e intersexual, podendo haver interações agonísticas (agressivas) e comportamentos de cortejo; (ii) a etapa seguinte consiste no processo de acasalamento, desde a formação de tandem, até a cópula; e, por último, (iii) ocorre, então, a etapa de oviposição (Figura 1; CORBET, 1999). Além disso, esses insetos apresentam um comportamento exclusivo de translocação espermática, ou seja, os machos transferem seus espermatozoides dos testículos para a vesícula seminal nos primeiros segmentos abdominais antes, durante ou após a cópula, de onde serão transferidos para a fêmea durante o acasalamento (RIVAS-TORRES; OUTOMURO; LORENZO-CARBALLA; CORDERO-RIVERA, 2019). Cada uma das etapas reprodutivas é composta por uma gama de comportamentos que podem ou não envolver a utilização do ornamento sexual, como disputas territoriais, seleção de parceiros e displays de cortejo, os quais podem variar de acordo com a espécie.



Figura 1. Etapas do comportamento reprodutivo na ordem Odonata: a) Formação de tandem pré-cópula; b) translocação espermática; c) cópula e d) oviposição. Fotos de Adolfo Cordero-Rivera.

Dentre as espécies mais utilizadas em estudos de seleção sexual, estão aquelas pertencentes à família Calopterygidae (Odonata: Zygoptera). Seus representantes possuem ampla distribuição, sendo ausentes apenas na Austrália e Nova Zelândia (CÓRDOBA-AGUILAR; CORDERO-RIVERA, 2005). Dentre os gêneros presentes nesta família, machos de *Hetaerina* Hagen em Selys, 1853 são amplamente utilizados como modelos de estudo em Seleção Sexual, principalmente por sua característica comportamental de territorialidade, onde os machos lutam em disputas aéreas em perseguição mútua em círculos, disputando um território (CÓRDOBA-AGUILAR; CORDERO-RIVERA, 2005). Os machos deste gênero possuem uma mancha vermelha na base da asa (Figura 2), por isso, também são conhecidos como *rubyspots* ('manchas rubi').



Figura 2. A) Macho da espécie *Hetaerina longipes*; B) Cópula de *H. longipes*. Fotos de Gabrielle Pestana.

Diante do exposto, a presente Dissertação teve por objetivo: (i) apresentar uma revisão sobre os mecanismos e hipóteses relacionados à teoria da Seleção Sexual; (ii) realizar uma análise cienciométrica dos trabalhos publicados sobre Seleção Sexual em libélulas; (iii) testar hipóteses sobre a Seleção Sexual em duas espécies de *Hetaerina*, *H. longipes* Hagen em Selys, 1853 e *H. rosea* Selys, 1853. Duas hipóteses foram testadas sobre a relação entre os traços sexuais pré- e pós-copulatórios, as quais predizem um *trade-off* (PARKER, 1990) e uma associação positiva (SHELDON, 1994) entre esses traços.

Parte 1:
Revisão bibliográfica e Análise cienciométrica

Capítulo I - Seleção sexual: uma breve revisão.

“Since in such cases the males have acquired their present structure, not from being better fitted to survive in the struggle for existence, but from having gained an advantage over other males, and from having transmitted this advantage to their male offspring alone, Sexual Selection must here have come into action.

Trecho retirado do livro “The descents of man and the Selection in Relation to Sex” de Charles Darwin (1871)

Introdução

O termo seleção sexual foi definido por Darwin, em 1871, em seu livro “*The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*”, como um processo evolutivo que seleciona características morfológicas (caracteres sexuais secundários) e comportamentais que garantem vantagens ao indivíduo num contexto de competição por parceiros e/ou escolha diferenciada de um sexo por parceiros do sexo oposto. Portanto, a seleção sexual consiste no sucesso reprodutivo diferenciado que surge a partir de competições intra e intersexual (ANDERSSON, 1994; DARWIN, 1871).

Na competição intrasexual, indivíduos do mesmo sexo competem por um recurso: a oportunidade de acasalamento (ANDERSSON, 1994). Essas disputas podem ocorrer de forma direta, como por exemplo, o caso de dois machos lutando por uma fêmea, ou indireta quando há disputa por algum outro recurso importante para a reprodução (*e.g.*, sítio de oviposição para as fêmeas). Por outro lado, a competição intersexual consiste na escolha por parceiros reprodutivos e na disputa gerada por conflitos de interesse entre os diferentes sexos. Em ambos os casos, são observados diferentes mecanismos que envolvem estratégias da competição sexual, onde são utilizados os caracteres sexuais secundários.

Esses mecanismos e suas estratégias têm sido estudados em diferentes táxons e são amplamente discutidos por diversos pesquisadores da área, acerca de seus custos e vantagens (ANDERSSON; IWASA, 1996; ANDERSSON; SIMMONS, 2006). Desde então, hipóteses sobre a Seleção Sexual têm sido propostas com a finalidade de explicar a existência dessas características morfológicas selecionadas (*e.g.* FISHER, 1930; PARKER, 1970; ZAHAVI, 1991). Posto isto, este primeiro capítulo tem por objetivo discutir alguns mecanismos e hipóteses numa breve revisão sobre a teoria da Seleção Sexual e os estudos realizados.

A seleção sexual e os seus mecanismos

No contexto das disputas intra e intersexuais, diferentes mecanismos são utilizados a fim de garantir e ampliar a possibilidade de cópulas, maximizando o fitness do indivíduo

(Tabela 1). Esses mecanismos envolvem estratégias que variam de espécie para espécie, desde disputas intrasexuais, que podem ocorrer com a utilização de “armamentos” como garras e chifres, até a tentativa de atração do parceiro utilizando cores e movimentos, num comportamento denominado cortejo. Um exemplo clássico da literatura é a exibição da cauda por pavões machos, onde tanto o comportamento de exibição quanto a característica morfológica (cauda com padrões geométricos e de coloração) estão envolvidos em um display de cortejo, sendo substrato para a ação da seleção sexual através do mecanismo de escolha do parceiro (PETRIE; HALLIDAY, 1994; PETRIE; TIM; CAROLYN, 1991).

A seleção de parceiros pode ocorrer por ambos os sexos, como o exemplo da escolha de fêmeas por machos de uma espécie de lagartos na qual foi observada uma maior interação dos machos, na época reprodutiva, com fêmeas que apresentaram coloração alaranjada mais escura (WEISS, 2002). Todavia, encontramos uma gama maior de estudos sobre a escolha de machos pelas fêmeas. Em aves (BENNETT; CUTHILL; PARTRIDGE; MAIER, 1996) e mamíferos (WAITT; GERALD; LITTLE; KRAISELBURD, 2006) foi demonstrada esta escolha influenciada por características individuais de machos, como reflexão ultravioleta e coloração da face, respectivamente.

Tabela 1. Alguns mecanismos da seleção sexual e as estratégias envolvidas na aquisição de cópulas. Adaptado de Anderson e Iwasa (1996).

Mecanismos	Estratégias
<i>Scrambles</i>	Comportamento de pesquisa antecipada e localização rápida dos parceiros reprodutivos; Presença de órgãos sensoriais e locomotores bem desenvolvidos.
Resistência competitiva	Comportamento de atividade reprodutiva prolongada durante toda a temporada.
Disputas	Presença de traços fisiológicos que aumentam o sucesso em disputas, como tamanho grande, força, armamento, agilidade ou sinais de ameaça; Presença de táticas alternativas de acasalamento evitando competições.
Escolha de parceiros	Presença de características comportamentais e morfológicas que atraem e estimulam os parceiros; Comportamento de oferta de alimentos, territórios, locais de nidificação ou outros recursos necessários para reprodução.
Coerção	Presença de adaptações morfológicas e outras adaptações para cópula forçada.
Competição espermática	Comportamento de guarda do parceiro, isolamento, cópulas frequentes, produção de plugues de acasalamento, entre outros; Investimento em traços de qualidade e quantidade espermática.

O mecanismo da Seleção Sexual baseado na escolha do parceiro através de caracteres sexuais secundários pode gerar benefícios diretos e indiretos, envolvendo o caractere em questão (ANDERSSON; SIMMONS, 2006). Assim, a fêmea pode escolher um parceiro cuja elaboração do ornamento sexual esteja relacionada com benefícios imediatos, como cuidado parental ou defesa de um bom território (ANDERSSON; SIMMONS, 2006; JONES; RATTERMAN, 2009; MØLLER; JENNIONS, 2001). Por outro lado, essa escolha pode estar relacionada a benefícios indiretos, não imediatos, que podem ser geneticamente adquiridos para a prole (JONES; RATTERMAN, 2009; ROWE; HOULE, 1996). Neste contexto, diversas hipóteses foram propostas com o objetivo de explicar como esses benefícios seriam adquiridos pelas fêmeas (ver Box 1).

Box 1. Algumas hipóteses sobre os benefícios diretos e indiretos do mecanismo de escolha de parceiros

Benefícios diretos

Hipótese dos efeitos fenotípicos diretos: A preferência da fêmea por um caractere envolverá a relação direta desse fenótipo com a capacidade do macho de prover benefícios materiais a ela, como território de alta qualidade, alimento ou proteção; ou a relação entre a manutenção do caractere e os custos impostos ao indivíduo que o carrega (ANDERSSON; SIMMONS, 2006; HOLLAND; RICE, 1998).

Benefícios indiretos

Hipótese do filho sexy: Fêmeas escolherão preferencialmente os machos mais atraentes, considerando que essa característica será herdada, aumentando o sucesso reprodutivo da prole. Ou seja, os filhos também serão atraentes e terão maior acesso a cópulas, visto que a preferência pelo caractere atrativo também será geneticamente transmitida (FISHER, 1930; FISHER, 1915).

Hipótese dos mecanismos indicadores: A escolha da fêmea baseada em um caractere do macho acontecerá devido aos benefícios genéticos adquiridos. Ou seja, visto que os “bons genes” dos machos não podem ser acessados, os caracteres fenotípicos serão avaliados como um reflexo direto da qualidade genética do indivíduo (IWASA; POMIANKOWSKI; NEE, 1991; ROWE; HOULE, 1996).

Essas hipóteses se baseiam, principalmente, em exemplos empíricos da escolha de machos pelas fêmeas através dos ornamentos, como padrões de coloração. No entanto, a escolha pelo parceiro reprodutivo também pode ocorrer por outros instrumentos de oferta, como alimentos e territórios para reprodução (KELLY, 2006; STEELE, 1986; VAN BUSKIRK, 1986). Em odonatos, por exemplo, a disputa de territórios é um mecanismo utilizado pelos machos para terem acesso a cópulas. Assim, machos que defendem o melhor território teriam acesso a um número maior de cópulas (GUILLERMO-FERREIRA, R.; GORB, S. N.; APPEL, E.; KOVALEV, A. *et al.*, 2015).

Deste modo, adentramos outro mecanismo da Seleção Sexual através das disputas intrasexuais. Vencer uma disputa pode representar um maior sucesso de acasalamento, entretanto, existe um custo em termos de gasto energético e danos físicos. Então, como

decidir quando e com quem brigar? Estudos recentes demonstraram a utilização de diferentes estratégias de avaliação em diferentes *taxa* (e.g. GUILLERMO-FERREIRA, RHAINER; GORB, STANISLAV N; APPEL, ESTHER; KOVALEV, ALEXANDER *et al.*, 2015; TEDORE; JOHNSEN, 2015; TIBBETTS; DALE, 2004; YASUDA; TAKESHITA; WADA, 2012), no qual o indivíduo pode ser capaz somente de se avaliar. (*self assessment*, e.g. MARDEN; WAAGE, 1990), de avaliar apenas o seu oponente (*opponent-only assessment*, e.g. ELWOOD; ARNOTT, 2012) ou de exercer ambas as avaliações, de si e do seu oponente (*mutual assessment*, e.g. ARNOTT; ELWOOD, 2009; ELWOOD; ARNOTT, 2012). Essas avaliações ocorrem através do RHP (*resource holding power*; “poder de defesa do recurso”), que é a medida da habilidade absoluta de disputa de um indivíduo, utilizado como ferramenta na decisão de disputas através de características morfológicas, como tamanho corporal, armamentos (chifres e garras) ou ornamentos sexuais (PARKER, 1974). Em Odonata, uma relação entre o vencedor das disputas territoriais com a elaboração do ornamento sexual foi observada em machos da espécie *Tigriagrion aurantinigrum* (VILELA; TOSTA; RODRIGUES; DEL-CLARO *et al.*, 2017).

Outros estudos corroboram esses resultados em diferentes espécies, onde os machos vencedores e defensores dos melhores territórios possuíam maior pigmentação alar, mostrando a relação entre o RHP e o ornamento sexual (GUILLERMO-FERREIRA; BISPO; APPEL; KOVALEV *et al.*, 2019; GUILLERMO-FERREIRA, RHAINER; GORB, STANISLAV N; APPEL, ESTHER; KOVALEV, ALEXANDER *et al.*, 2015). Assim, o ornamento sexual pode ser um importante indicador da fisiologia do indivíduo (e.g. imunidade, fertilidade, reservas de gordura e massa muscular), podendo ser interpretados como sinais honestos de sua qualidade (ZAHAVI, 1975). No entanto, a elaboração e manutenção desses ornamentos podem apresentar custos ao indivíduo (ver Box 2).

Box 2. Os custos da seleção sexual

A elaboração e manutenção dos ornamentos sexuais como sinais para comunicação animal podem gerar custos ao indivíduo, que podem ser classificados em custos ecológicos, custos fisiológicos e custos sociais (revisado por WEBSTER; LIGON; LEIGHTON, 2018).

Custos sociais

Os ornamentos sexuais podem atuar na comunicação animal como sinais visuais, transmitindo informações em contextos intra – e intersexuais. Esses ornamentos podem ter um baixo custo de produção, no entanto, os custos da sinalização podem ser dependentes do receptor e em situações de excessiva sinalização (sinal desonesto) respostas de maior agressão podem ocorrer pelos conspecíficos (TIBBETTS; DALE, 2004).

Custos fisiológicos

Quando a elaboração e manutenção dos ornamentos sexuais requerem um alto gasto energético do indivíduo, os custos da ornamentação podem ser fisiológicos. Assim, a produção do sinal pode ter efeitos pleiotrópicos com outros processos fisiológicos (WITTKOPP; BELDADE, 2009) ou apresentar *trade-offs* devido à alocação diferencial de energia em um ou outro componente biológico do indivíduo (SIMMONS; LÜPOLD; FITZPATRICK, 2017).

Custos ecológicos

Considerando que muitos ornamentos se caracterizam por uma coloração vistosa ou estruturas que tornam o indivíduo maior, o risco de predação pode aumentar devido a maior visibilidade do indivíduo. Assim, custos relacionados à sobrevivência podem existir (DARWIN, 1871) e podem ser classificados como custos ecológicos (e.g. KUCHTA; SVENSSON, 2014).

Outros atributos morfológicos, além de ornamentos e armamentos, também são importantes para garantir o acesso a cópulas e um *fitness* diferenciado. Órgãos sensoriais bem desenvolvidos são extensamente utilizados em espécies que apresentam mecanismo de “Scramble”, o qual se baseia na busca ativa do parceiro reprodutivo. Por exemplo, vespas da espécie *Nenka viduat*, apresentam esse comportamento reprodutivo e os machos utilizam pistas químicas para encontrar as fêmeas (BENEITEZ; ASÍS; TORMOS; POLIDORI, 2013; VANDERSAL-JENSEN; CREWS; GILLESPIE, 2016). Ademais, adaptações morfológicas para aquisição de cópulas forçadas também são encontradas, como no caso da espécie de besouro *Khepher platynotus*, onde machos apresentam comportamento coercitivo (SATO; HIRAMATSU, 1993).

Embora muitos mecanismos descritos ocorram com a finalidade de aquisição de cópulas, a seleção sexual também pode atuar após o encontro do parceiro reprodutivo, em espécies poligâmicas. Neste sentido, estratégias pós-copulatórias podem ser observadas, como a remoção de esperma rival do trato reprodutivo da fêmea (e.g. CORDERO-RIVERA, A., 2016) ou um maior investimento na produção espermática a fim de garantir a fertilização dos óvulos (e.g. EVANS; PIEROTTI; PILASTRO, 2003). Essas estratégias, que envolvem o mecanismo de competição espermática, podem ser encontradas em diferentes espécies (PARKER, 1970). Por exemplo, em uma espécie de peixes da família Poecillidae, machos sob

maior risco de competição espermática alocam mais esperma para cada evento de acasalamento do que machos sob menor risco (EVANS; PIEROTTI; PILASTRO, 2003). Em ciclídeos, o comprimento do espermatozoide foi associado ao risco de competição espermática. Assim, machos em situação de maior risco produziam um espermatozoide maior (BALSHINE; LEACH; NEAT; WERNER *et al.*, 2001).

Hipóteses sobre mecanismos da Seleção Sexual

Diversas hipóteses foram propostas a fim de complementar a teoria da Seleção Sexual, numa tentativa de explicar os padrões empíricos que a envolvem. Neste tópico, serão apresentadas algumas das hipóteses relacionadas a este tema (Tabela 2) e estudadas em diversos grupos taxonômicos.

Tabela 2. Breve descrição de algumas hipóteses relacionadas à seleção sexual, propostas por diferentes autores.

Hipótese	Descrição
Princípio de Bateman (BATEMAN, 1948)	A força de seleção sexual aumenta de acordo com o gradiente de Bateman: o número de descendentes aumenta com o aumento do número de cópulas.
Hipótese <i>Runaway</i> (FISHER, 1930)	Ornamentos exagerados existem com base na preferência das fêmeas, na hereditariedade e nos custos envolvendo a produção e manutenção desses traços.
Hipótese do sinal honesto <i>Handicap principle</i> (ZAHAVI, 1975)	Seleção do ornamento é sinalizador honesto da qualidade fisiológica e morfológica do indivíduo, devido ao alto custo gerado pela produção e manutenção do sinal.
Hipótese da Imunocompetência <i>Immunocompetence handicap</i> (FOLSTAD; KARTER, 1992)	Há um <i>trade-off</i> entre os ornamentos sexuais e a imunidade, devido ao alto custo de produção e manutenção de ambos.
Jogo da competição espermática <i>Sperm competition game</i> (PARKER, 1970)	Seleção sexual atua sobre traços pós-copulatórios em espécies poligâmicas, onde ocorre a competição espermática e os machos necessitam de diferentes estratégias para maximizar o <i>fitness</i> .
Hipótese do fenótipo ligado à fertilidade (SHELDON, 1994)	Ornamento sexual é um sinal honesto da fertilidade do macho.

Princípio de Bateman

Para entendermos melhor porque a seleção sexual, na maioria das espécies, é mais forte nos machos, BATEMAN (1948) propôs uma hipótese que relaciona a força da seleção sexual com o número de descendentes e cópulas, a partir de um experimento realizado com

Drosophila melanogaster. Assim, a força de seleção sexual aumenta de acordo com o gradiente de Bateman, quanto maior o número de cópulas, maior o número de descendentes. Considerando que os machos são capazes de produzir um número maior de gametas com menor recurso energético em relação às fêmeas, estes então, seriam capazes de acasalar mais vezes e terem assim, um número maior de descendentes.

Todavia, existem controvérsias acerca do princípio proposto. Atualmente, discute-se que a Seleção Sexual pode agir de modo a tornar flexíveis as decisões de acasalamento, independente do sexo do indivíduo, ajustando estas decisões de acordo com o momento, restrições sociais ou ecológicas (AH-KINGA, 2011). Assim, estudos foram realizados mostrando que a seleção sexual também pode atuar sobre fêmeas. Por exemplo, na espécie de lagarto *Acanthodactylus erythrurusna*, machos escolhem as fêmeas baseando-se na coloração vermelha presente na cauda (BELLIURE; FRESNILLO; CUERVO, 2018). Além disso, em outra espécie de lagarto *Sceloporus virgatus*, foi observado que a coloração alaranjada das fêmeas, utilizada também na atração de parceiros, é um sinal honesto da qualidade fenotípica do indivíduo, em termos de tamanho corporal e massa de ovos (WEISS, 2006).

Recentemente, foi publicado um artigo de revisão sobre o modelo proposto por Bateman, relatando a trajetória histórica desse trabalho e mostrando que o trabalho só foi consistentemente investigado após muitos anos de sua publicação (HOQUET, 2020). Além disso, devido às críticas acumuladas a esta hipótese, hoje alguns pesquisadores da área consideram seu modelo teoricamente defeituoso, em oposição a outros que consideram Bateman um dos fundadores da ecologia comportamental (HOQUET, 2020).

Fisher e a hipótese Runaway

Considerando que o *fitness* de um organismo não é garantido apenas pela quantidade de prole que este produz, mas também pela qualidade dessa prole no âmbito de sobrevivência e reprodução, a escolha pelo melhor parceiro sexual se torna necessária a fim de garantir o sucesso reprodutivo. Deste modo, as condições de escolha do parceiro sexual podem seguir duas premissas (Fisher, 1930): i) Aceitar um parceiro reprodutivo significa negar outros possíveis parceiros; ii) A rejeição de um parceiro reprodutivo será sempre seguida pela disponibilidade de obter outros parceiros, sendo a disponibilidade de parceiros sempre alta, assim a probabilidade de não haver parceiros reprodutivos será muito menor do que a possível vantagem adquirida na escolha de um (bom) parceiro reprodutivo. No entanto, como essa escolha ocorre, no que ela se baseia e quais os custos e vantagens adquiridos é algo que tem sido muito discutido.

Assim, a hipótese de Fisher traz um olhar genético sobre as questões da escolha e as vantagens vinculadas a esta, visto que as características paternas selecionadas serão herdadas pela prole, assim como a preferência por elas, que serão herança materna. Aqui, duas condições devem ser elencadas: o custo de sobrevivência do macho aumenta quanto mais extremo for o traço sexual secundário; e a escolha de preferência desses traços pela fêmea também tem um custo de sobrevivência que pode estar relacionado ao risco de predação, restrição de tempo ou algum fator relacionado ao comportamento de acasalamento (POMIANKOWSKI; IWASA, 1998). Para que uma mudança evolutiva seja atribuída pela seleção sexual deve existir preferência sexual por pelo menos um dos sexos, e essa preferência deve conferir vantagens (Fisher, 1930). Ou seja, deve haver uma preferência por algum caractere morfológico (ornamento) e este deve atribuir ao indivíduo alguma vantagem, além da atração de cópulas. Assim, o ornamento deve atuar como uma “propaganda de guerra” (FISHER, 1930).

A hipótese *runaway* proposta em seu livro “*The genetical theory of natural selection*” (1930) prediz, que o desenvolvimento do ornamento e a preferência por parte do sexo oposto devem avançar juntos, num processo descontrolado, até o surgimento de uma contra seleção, favorecendo indivíduos menos ornamentados, e levando a um equilíbrio. Assim, os traços ornamentais vão se tornando exagerados conforme a preferência das fêmeas por estes traços aumenta, sendo limitado pelos custos envolvendo a seleção natural. Sob a teoria proposta por Fisher, outros autores propuseram um modelo na intenção de complementá-la. O modelo de Pomiankowski e Iwasa (1998) tenta explicar dois mecanismos sobre como a hipótese *runaway* pode gerar diversidade de traços sexuais. Primeiramente, através da evolução de um equilíbrio estável onde, no pico deste equilíbrio, a diminuição da preferência exagerada das fêmeas segue de acordo com os custos e benefícios dessa escolha. E a evolução cíclica, que pressupõe um equilíbrio semiestável da preferência exagerada da fêmea, onde essa preferência diminui de acordo com os custos da escolha. A preferência das fêmeas por traços exagerados tende a diminuir conforme haja um balanço entre a seleção sexual e a seleção natural sobre o ornamento do macho (POMIANKOWSKI; IWASA, 1998). Em outras palavras, quanto maior o custo de sobrevivência sobre o traço sexual exagerado, devido à força de seleção natural, menor será a preferência das fêmeas por este, visto que existe uma correlação genética entre os traços apresentados pelo parental e a prole.

A hipótese de Fisher consegue explicar o custo e a preferência envolvendo ornamentos extravagantes para atração de cópulas, mas não explica porque esses ornamentos funcionariam como forma de intimidar o rival (ZAHAVI, 1991). Neste sentido, a teoria de

Zahavi surge como forma de complementar a existência de traços ornamentais sob o olhar da competição intrasexual.

Zahavi e a hipótese do sinal honesto

Os traços conspícuos apresentados por indivíduos de diversas espécies foram tratados por Zahavi (1975) como sinais que podem ser utilizados para a comunicação animal, os quais transmitem informações para indivíduos intra e interespecíficos. Por exemplo, a pigmentação alar em machos de *Mnesarete pudica* (Zygoptera, Calopterygidae) pode ser utilizada como ferramenta de avaliação do rival em disputas territoriais (GUILLERMO-FERREIRA, RHAINER; GORB, STANISLAV N; APPEL, ESTHER; KOVALEV, ALEXANDER *et al.*, 2015). Assim, ZAHAVI (1991) argumenta ser mais relevante utilizar o termo seleção do sinal em contrapartida à seleção sexual, por ser mais importante analisar os mecanismos de seleção dos traços (ou sinais) que se diferem dos outros traços do animal. Para o autor, o sinal é o denominador comum entre disputas intraespecíficas e atração de cópulas. No entanto, a elaboração destes traços teria um custo (ecológico, fisiológico ou social), tornando-se assim um sinal honesto da qualidade do macho, visto que nem todo macho teria condições de arcar com esse custo para produzir um bom sinal (ZAHAVI, 1975).

Neste sentido, produzir um ornamento elaborado pode aumentar o *fitness* do indivíduo, garantindo vantagens num contexto intra- e intersexual, através das disputas por parceiros ou aquisição de bens de oferta ou através da escolha direta pelo parceiro reprodutivo. Por exemplo, em pavões o aumento do brilho e do contraste na coloração das penas presentes nas caudas dos machos foi relacionado com o sucesso de acasalamento, ou seja, machos com penas mais brilhantes e com maior contraste das cores eram mais escolhidos pelas fêmeas como parceiros reprodutivos (LOYAU; GOMEZ; MOUREAU; THÉRY *et al.*, 2007). Todavia, a manutenção do ornamento pode ser custosa ao indivíduo, como foi demonstrado em um trabalho realizado com machos ornamentados de nove espécies de aves e machos não ornamentados de outras nove espécies, onde o tempo de cuidado com as penas foi mensurado e observou-se um maior tempo gasto pelos machos ornamentados (WALTHER; CLAYTON, 2005). A hipótese do sinal honesto tem sido utilizada ao longo de décadas para explicar a existência de ornamentos sexuais e sua finalidade no contexto da reprodução. No entanto, um artigo recente trouxe duras críticas ao trabalho de Zahavi, considerando-o uma hipótese errônea e alegando a necessidade de uma reinterpretação da mesma (PENN; SZÁMADÓ, 2020).

Neste contexto, Zahavi propõe que um ornamento bem elaborado sinalizaria uma boa condição genética a qual seria transmitida para a prole (ZAHAVI, 1975). Assim como um ornamento menos elaborado sinalizaria uma condição ruim, como exemplo, uma baixa imunidade (FOLSTAD; KARTER, 1992; ZAHAVI, 1975). Todavia, sinais denominados desonestos podem ocorrer. Nestes casos, o indivíduo apresentaria um ornamento excessivamente elaborado sem ter condições para arcar com seus custos e respostas mais agressivas por parte de outros machos podem ocorrer como mecanismo para evitar a desonestidade (*e.g.* TIBBETTS; DALE, 2004; WEBSTER; LIGON; LEIGHTON, 2018).

A hipótese da desvantagem imunológica de Folstad e Karter

Segundo a hipótese do sinal honesto, as fêmeas se utilizam dos caracteres sexuais secundários dos machos como mecanismo de acessar sua qualidade genética, e assim garantir os “melhores genes” para a prole considerando que machos com ornamentos mais elaborados também possuiriam melhores condições genéticas (IWASA; POMIANKOWSKI; NEE, 1991; ROWE; HOULE, 1996; ZAHAVI, 1975). No entanto, a produção desses traços sexuais secundários pode estar relacionada à produção hormonal. Assim, a hipótese de FOLSTAD e KARTER (1992) propõe que um hormônio sexual (*e.g.* testosterona em vertebrados ou hormônio juvenil em insetos) está vinculado a produção de ornamentos exuberantes, ao mesmo tempo em que exerce uma função imunossupressora, gerando um mecanismo de *trade-off* entre o desenvolvimento de traços sexuais e traços fisiológicos.

A hipótese da desvantagem imunológica (*Immunocompetence Handicap Hypothesis*, ICHH) discute as vantagens e custos relacionados à produção do ornamento sexual (FOLSTAD; KARTER, 1992). Se de um lado, machos mais ornamentados atraem maior número de cópulas, estes também teriam uma redução na capacidade imunológica, devido à alta produção do hormônio sexual, estando mais suscetíveis a parasitas. Portanto, apenas machos que possuem uma resistência genética, conseguiriam arcar com os custos de produzir um bom ornamento e sobreviver à infestação de parasitas. Deste modo, o sinal avaliado pelas fêmeas seria a elaboração do ornamento sexual, que sinalizaria a resistência genética a parasitas, envolvendo como custo a supressão do sistema imune (FOLSTAD; KARTER, 1992). Esta hipótese foi testada em diversos grupos taxonômicos. Por exemplo, em répteis, aves e mamíferos esta hipótese foi testada correlacionando-a com a produção de testosterona, visto que este hormônio é dito imunossupressor e afeta a eficiência do sistema imunológico, ao mesmo tempo em que está relacionado com a produção de caracteres sexuais secundários (Roberts *et al.*, 2004).

Em insetos, um estudo realizado com grilos machos da espécie *Gryllus campestris* Linnaeus 1758, demonstrou que o custo na produção de caracteres sexuais secundários pode ser um indicador honesto da qualidade e saúde do macho (JACOT; SCHEUBER; BRINKHOF, 2004). Em machos de Mandarin foi demonstrado que a manipulação da dieta de carotenóides (elemento utilizado na produção do ornamento sexual) conferiu mudanças nas células mediadoras do sistema imune e da atratividade sexual (Blount et al. 2003), evidenciando uma relação entre a alimentação, produção de caracteres sexuais secundários e sistema imune. Para a ordem Odonata, KOSKIMÄKI; RANTALA; TASKINEN; TYNKKYNEN *et al.* (2004) analisaram a relação entre competição e a qualidade do macho, em termos de defesa imune. A hipótese de ICHH também foi testada em machos da espécie *Hetaerina americana* Fabricius 1798, através da manipulação de hormônios e infecções em indivíduos *in situ* e em laboratório e o estudo indicou que o aumento nos níveis hormonais afeta sua taxa de sobrevivência (GONZALEZ-TOKMAN; MUNGUIA-STEYER; GONZALEZ-SANTOYO; BAENA-DIAZ *et al.*, 2012). Além disso, em duas espécies do gênero *Calopteryx*, a produção do hormônio juvenil foi relacionada com a redução da reserva de gorduras, enquanto proporcionou o aumento da pigmentação alar (CONTRERAS-GARDUNO; CÓRDOBA-AGUILAR; AZPILICUETA-AMORÍN; CORDERO-RIVERA, 2011).

Parker e o jogo da competição espermática

A competição espermática foi definida por PARKER (1970) como uma competição entre espermatozoides de dois ou mais machos pela fertilização dos óvulos, em um sistema de acasalamento poligâmico. Neste contexto, a seleção sexual pode agir após o acasalamento selecionando adaptações vantajosas na disputa espermática, sendo que o macho capaz de evitar ou reduzir essa competição obterá uma vantagem em relação a outros machos (PARKER, 1970). Dois grupos de adaptações são propostos por PARKER (1970): 1. pré-adaptações a altos níveis de competição espermática, onde o autor discute sobre a receptividade e os órgãos de armazenamento de esperma das fêmeas, além da longevidade, utilização e desperdício de esperma e também a estratégia de remoção de esperma rival; e 2. adaptações sexualmente selecionadas que reduzem a competição espermática, incluindo estratégias como *plugs* de acasalamento, cópulas prolongadas e o comportamento de guarda da fêmea. Em insetos, foram observadas estratégias da competição espermática em diferentes ordens, como Odonata (WAAGE, 1979), Coleoptera (HOTZY; ARNQVIST, 2009) e Orthoptera (SIMMONS; DENHOLM; JACKSON; LEVY *et al.*, 2007).

O fator mais importante como regulador da intensidade da competição espermática seria a receptividade da fêmea, visto que esta pode copular com um ou mais machos (PARKER, 1970). Outras adaptações favoreceriam um macho em detrimento de outro, como a maior longevidade espermática e uma maior capacidade de remoção de esperma rival. Por outro lado, evitar que a fêmea copule com outros machos, produzindo *plugs* ou guardando a parceira durante a oviposição, reduziria a competição espermática e aumentaria a possibilidade de gerar descendentes, garantindo um maior *fitness*. Assim, a competição espermática se torna um jogo, onde a melhor estratégia utilizada dependerá daquela utilizada pelo competidor rival (PARKER, 1990).

Considerando que o investimento em traços espermáticos pode ser custoso, um modelo complementar ao jogo da competição espermática foi proposto por PARKER (1990), o qual prediz um *trade-off* entre traços pré-copulatórios (relacionados a aquisição de fêmeas, como ornamentos e armamentos) e traços pós-copulatórios (relacionados a quantidade ou qualidade do ejaculado). Ou seja, tendo o indivíduo um estoque limitado de energia e um alto custo na produção tanto do ornamento como do ejaculado, o investimento em um desses componentes biológicos implica em um baixo investimento no outro. Este modelo foi testado em sapos (LÜPOLD; JIN; LIAO, 2017), grilos (FISHER; RODRÍGUEZ-MUÑOZ; TREGENZA, 2016) e besouros (DICKINSON, 1995) onde observou-se a presença de um *trade-off* entre traços pré- e pós-copulatórios. No entanto, uma correlação positiva entre esses traços também foi observada em outros estudos (LOCATELLO; RASOTTO; EVANS; PILASTRO, 2006; MALO; ROLDAN; GARDE; SOLER *et al.*, 2005).

Sheldon e a hipótese da fertilidade ligada ao fenótipo

A relação entre os traços ornamentais e os traços relacionados à fertilidade foi discutida por SHELDON (1994), o qual argumenta haver uma correlação positiva entre esses caracteres. Baseando-se no sistema de acasalamento em aves, o autor discute uma possível vantagem evolutiva para a cópula extra-par em espécies monogâmicas. Assim, a busca por outras cópulas sem a formação de pares estaria relacionada à garantia de fertilidade do macho e, conseqüentemente, da obtenção de uma prole. Visto que a fertilidade do macho não pode ser acessada pela fêmea, a elaboração do ornamento sexual seria um correspondente honesto desta.

Essa hipótese foi extrapolada para outros grupos taxonômicos e o ornamento sexual interpretado como um sinal honesto da condição fértil de um macho, mesmo em espécies poligâmicas. Considerando que a busca por um parceiro reprodutivo pode ser custosa para a

fêmea, em termos de energia e tempo, além da maior exposição a predadores durante a cópula (POMIANKOWSKI; IWASA, 1998) a garantia do acasalamento com machos férteis pode ser economicamente vantajosa. Diversos trabalhos têm sido realizados baseados na hipótese de Sheldon, como em peixes (LOCATELLO; RASOTTO; EVANS; PILASTRO, 2006) e cervos (MALO; ROLDAN; GARDE; SOLER *et al.*, 2005).

Conclusão

Desde a publicação de Darwin sobre a Seleção Sexual, várias hipóteses foram propostas a fim de complementar esta teoria. Assim, durante décadas, a Seleção Sexual tem sido amplamente estudada em diferentes grupos taxonômicos e diversos trabalhos são realizados testando suas hipóteses. Trata-se de um tema amplo e complexo, assim, nesta revisão são abordados alguns mecanismos e hipóteses relacionados ao tema, com ênfase na função dos traços sexuais e nos custos em relação à elaboração e manutenção destes.

Capítulo II - What do we know about Sexual Selection in Odonata? A scientometric study.

Manuscript under preparation to be submitted to International Journal of Odonatology

Abstract

The study of sexual selection dates back to the publication of Darwin's ideas, and since that, has been developed to understand how sexual traits are used to favor individual fitness. In the last decades, studies had demonstrated a relationship between mating success and ornaments, as the production of these ornamentation traits may be costly. Males of the order Odonata have a vast range of behaviors and ornaments related to sexual contests and have been used as models in sexual selection. In this study, we conducted a scientometric analysis to assess the state of art of studies on sexual selection of odonate species, especially concerning the role of male ornamentation (pre-mating studies) and sperm competition strategies (post-mating studies). We found 51 articles focused on sexual ornamentation and 34 about sperm competition. Only one of these addressed both themes, and even this one did not use an integrative approach, considering the relationship between pre- and post-mating traits. It is also remarkable the preference for using Calopterygid species to access pre-mating studies and Libellulid for post-mating studies. These preferences sound to be related to characteristics like presence of ornamentations and territoriality, further, large body size, variation, and complexity of sperm removal structures, respectively. For the post-copulatory traits, sperm removal is greatly addressed, but few other strategies, like the investment in sperm quality and quantity, are investigated. Finally, we demonstrate that is necessary to conduct studies focused in addressing the relationship between pre- and post- mating sexual traits.

Keywords: sexual ornamentation, sperm competition, Zygoptera, Anisoptera.

Introduction

Since Darwin's publication on Sexual Selection (1871), several studies have been developed to understand how sexual traits are used to favor individual fitness. Sexual ornamentation may be found in many animal species in which males exhibit colorful conspicuous traits that play a role in animal communication, acting as visual signals (ANDERSSON, 1994; OSORIO; VOROBYEV, 2008). These ornaments also may function as honest signal, transmitting information about bearer morphological and physiological quality (ZAHAVI, 1975). Although production of these ornamentation traits may be costly, some studies have demonstrated a direct relationship with mating success and ornaments elaborated (ANDERSSON, 1994).

Previous studies about the role of male ornamentation in peacock are the classic example in sexual selection about ornamentation function (PETRIE; HALLIDAY, 1994; PETRIE; TIM; CAROLYN, 1991). These studies demonstrated a correlation between elaboration of eyespots in the peacock tail and mating success under female choice. Besides that, studies were conducted with different taxonomic groups in this area, for instance, reproductive success was associated with color pattern in fishes and mammals (BAKKER; MUNDWILER, 1994; WAITT; GERALD; LITTLE; KRAISELBURD, 2006). For insects, the same results were observed in butterflies, in which females prefer colorful males (KEMP, 2007; ROBERTSON; MONTEIRO, 2005).

Males of Odonata, in some species, may exhibit coloration patterns on body and wings that may operate in premating displays, such as mate choice and contest resolution. In this sense, odonates have been used as models for studies on sexual selection, showing the use of sexual ornaments in intra and intersexual contexts over the decades. For instance, in territorial species, ornaments may be used as a rival assessment tool in male-male competition (GUILLERMO-FERREIRA, R.; GORB, S. N.; APPEL, E.; KOVALEV, A. *et al.*, 2015) and dispute decisions (PESTANA; CAROMANO; FERREIRA, 2018). These ornaments may also be related to contest outcome, *e.g.*, *Tigriagrion aurantinigrum* Calvert (Zygoptera: Coenagrionidae) and *Chalcopteryx scintillans* McLachlan (Zygoptera: Polythoridae), wherein winners had increased pteridine based pigmentation (GUILLERMO-FERREIRA; BISPO; APPEL; KOVALEV *et al.*, 2019; VILELA; TOSTA; RODRIGUES; DEL-CLARO *et al.*, 2017). On the other hand, in species where males do not exhibit territorial behavior, color patterns can also behave as visual signals. A previous study showed that warning cues by conspicuous coloration in males of *Nehalennia irene* (Hagen) (Zygoptera: Coenagrionidae)

signal their unprofitability to other males and avoid male harassment (BEATTY; ANDRÉS; SHERRATT, 2015). Moreover, such coloration patterns can also be indicators of sexual maturity (GUILLERMO-FERREIRA; THEREZIO; GEHLEN; BISPO *et al.*, 2014).

Regarding intersexual interactions, ornamentation may act in sexual recognition and mate choice. In *Coenagrion puella* (Linnaeus 1758), body coloration play a role as visual cues to mate recognition (GORB, 1998) and a previous study showed female mate preference based on males' pigmentation in *Calopteryx xanthostoma* Charpentier 1825, in which females avoid to mate with less pigmented males (SIVA-JOTHY, M. T., 1999). In some cases, males may use courtship display wherein wing pigmentation is exhibited in a series of wing's movements to attract females (ORR, 1996; THOMPSON, 1990). In both intra- and intersexual contexts, the use of ornaments as visual signals may be related to possible positive relationship with individual's quality (ZAHAVI, 1975). In this sense, ornaments may act as honest signal about male's physiological and morphological traits as demonstrated to body size, parasite resistance, oxidative stress defenses and other traits (MARTINEZ-LENDECH; GOLAB; OSORIO-BERISTAIN; CONTRERAS-GARDUNO, 2018; SARFATY; PRUETT-JONES, 2010; SIVA-JOTHY, 2000).

Sexual traits may be selected to favor reproductive partner acquisition, as ornamentation, or after that. In species where females mate with more than one male, sperm from different males may compete for ova fertilization – known as sperm competition – and competitors need to evolve adaptations to avoid or reduce this conflict (PARKER, 1970). Several studies have been reported the existence of adaptation to sperm competition, like sperm displacement or more investment in sperm quality or quantity (BALSHINE; LEACH; NEAT; WERNER *et al.*, 2001; CORDERO-RIVERA, A., 2016; EVANS; PIEROTTI; PILASTRO, 2003). In Odonata, rival's sperm removals mechanisms are considered in the context of sperm competition strategy (WAAGE, 1979). Moreover, sperm repositioning and the investment in sperm quantity and quality were reported (CORDERO; SANTOLAMAZZA-CARBONE; UTZERI, 1995; NAKAHARA; TSUBAKI, 2008; SIVA-JOTHY; TSUBAKI, 1994). Previous studies suggest a relationship between pre- and post-mating sexual traits such as ornaments and sperm quality, in which a positive correlation or a trade-off may be found (PARKER; LESSELLS; SIMMONS, 2013; SHELDON, 1994).

In this sense, our study aims to investigate the researches related to sexual selection in Odonata species, about the role of male ornamentation and sperm competition strategies. To discuss the accumulated knowledge and existing gaps in this field a scientometric analysis was carried out and the following questions were elucidated: How many articles were

published about the role of male's ornamentation?; How many articles were published about sperm competition strategies?; What are the most relevant studies in this area?; Where are the countries with most scientific production in these themes?; What do we know about ornamentation function in males of Odonata?; What do we know about strategies of sperm competition in Odonata?; What are the most used Odonata families in these studies?.

Material and Methods

To analyze the available literature on sexual selection in Odonata, the data were collected from two databases: Web of Knowledge (Thomson-Reuters) and Scopus (Elsevier). To access data, the following terms were used, present in title, abstract and/or keywords: "sexual selection" OR "mating system*" OR "reproductive behavior" OR "mate choice" OR "female choice" OR "female preference" OR "territoriality" OR "male-male" OR agonistic OR contest* OR fight OR aggressive OR courtship AND "secondary sexual character*" OR "sexual ornamentation" OR ornament* OR pigmentation OR "sexually selected character*" OR coloration OR spot AND odonat* OR dragonfl* OR damselfl* OR zygoptera OR anisoptera, to the first step; "Sperm competition" OR "Sperm removal" OR "Sperm quality" OR "Sperm viability" AND odonat* OR dragonfl* OR damselfl* OR Zygoptera OR Anisoptera, to the second step. Only articles in English published until 2019 were considered and review studies were excluded.

We conducted a criteria analysis (Fig. 3) that consisted in reading all the recovered articles to check each study aim and filtering to select only those that had focused in (i) the role of male ornamentation in different contexts and, (ii) adaptations in sperm competition. After that, we compiled information about authors, name of journal, year of publication, number of citations, country where data was collected, and study species. The selected articles were organized according to their aims by interaction types (intrasexual, intersexual, physiological or/and morphological) and sperm competition strategies (according to adaptation investigated in the article such as sperm removal, sperm quality or quantity). The interaction types were classified according to the following criteria: 1. Intersexual interaction: studies about the role of male ornamentation in male-female contexts; 2. Intrasexual interaction: studies about the role of male ornamentation in male-male contexts; 3. Physiological interaction: studies about the relationship between male ornamentation and physiological traits such as immunity, parasite resistance, survival, and hormones; and 4. Morphological interaction: studies about the relationship between male ornamentation and

others morphological traits such as body mass, body size and fat reserve. Data were analyzed using the *Bibliometrix* package (ARIA; CUCCURULLO, 2017), in R environment (R. CORE TEAM, 2019)

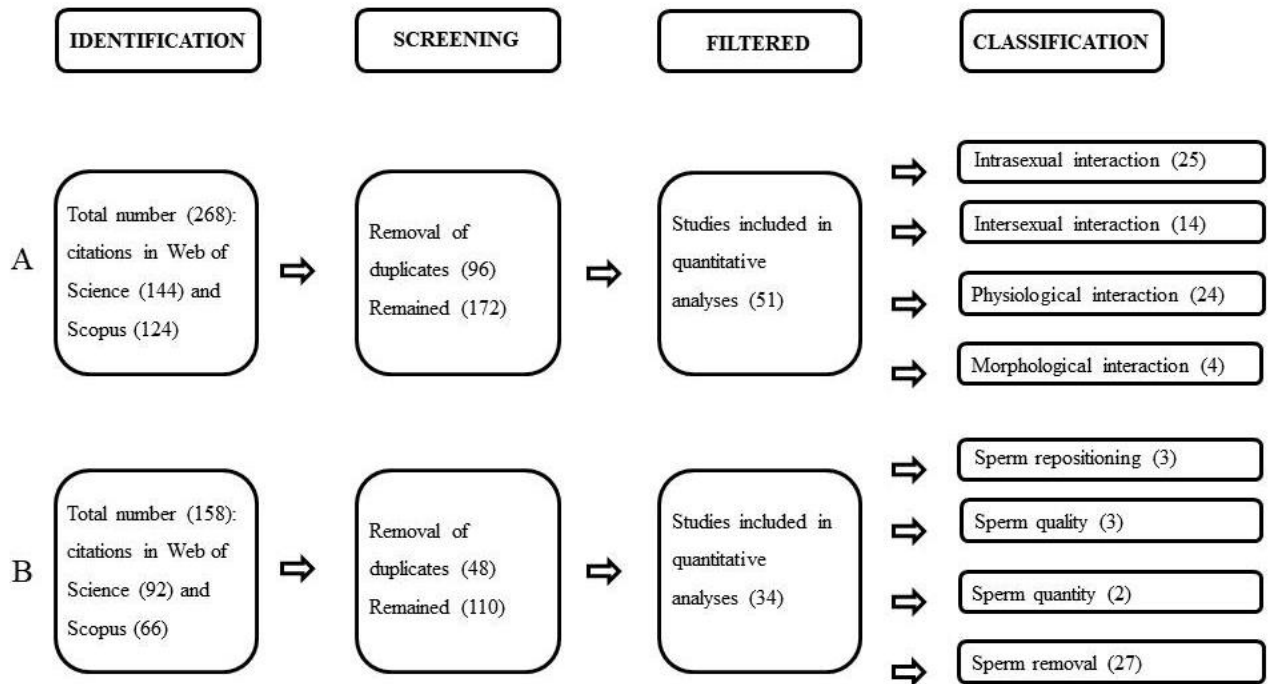


Figure 3. Fluxogram about methodology steps; a) The role of male ornamentation; b) sperm competition strategies.

Results

The search of studies concerning the role of male ornamentation on sexual selection of Odonata returned 172 articles, from these 51 articles were filtered through the criteria analysis to the final table. We also found 110 articles focused on sperm competition strategies, which were filtered into 34 studies. The role of male ornamentation covered a shorter timespan if compared with sperm competition strategies (29 years versus 39 years), but the stronger research interest on this subject in the last two decades made it the most studied theme (Fig. 4). Despite the great interest on these two themes, the role of interaction between them has not received much attention over the past decades, and only one article addresses both subjects (Fig. 5).

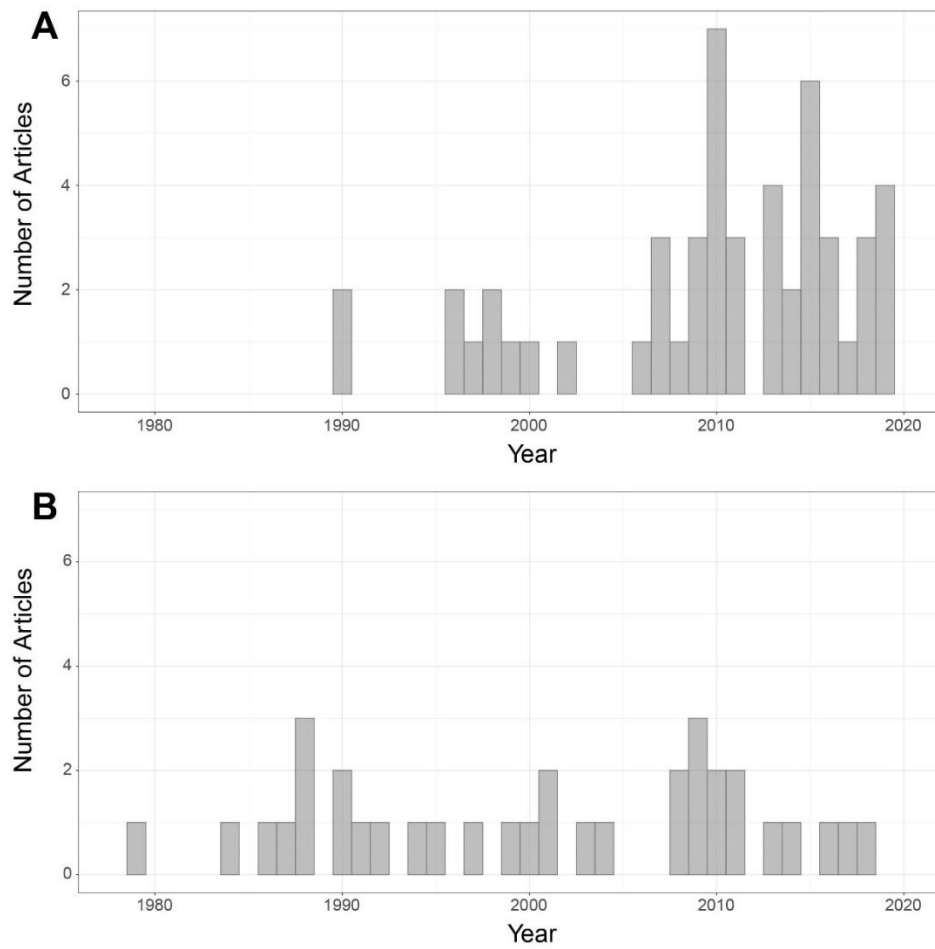


Figure 4: Number of articles published in each year about the role of male ornamentation (A) and the sperm competition strategies (B).

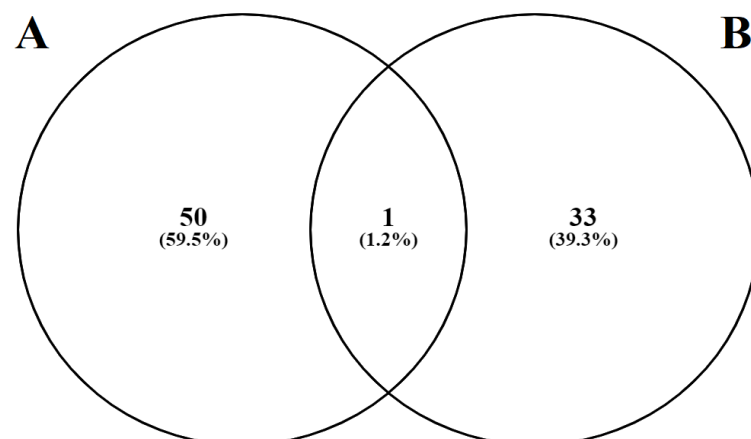


Figure 5: Total number of articles published about the role of male ornamentation (A) and the sperm competition strategies (B); the intersection shows the article that addresses both subject areas.

Concerning the publication efforts, Mexico have the most active research group focused in understand the role of male ornamentation; names as Alex Córdoba-Aguilar, Jorge Contreras-Garduño and Martin Serrano-Meneses are common in dozens of articles (Tab. S1) and the Country stands out when we look at studies done by researchers from one single country and in international partnerships (Fig. 6). Another group whose work stands out is led by Rhainer Guillermo-Ferreira, who places Brazil among the most active countries in this study subject. In the opposite way, ‘sperm competition strategies’ is a subject greatly studied by Adolfo Cordero-Rivera’s group, located in Spain (Tab. S1), while the most active group comes from Japan (Fig. 7). Other different characteristic of this area of study is the low number of articles produced in international partnership (Fig. 7). Finally, United Kingdom and United States emerge as countries that have great number of studies in both subjects (Fig. 6 and 7).

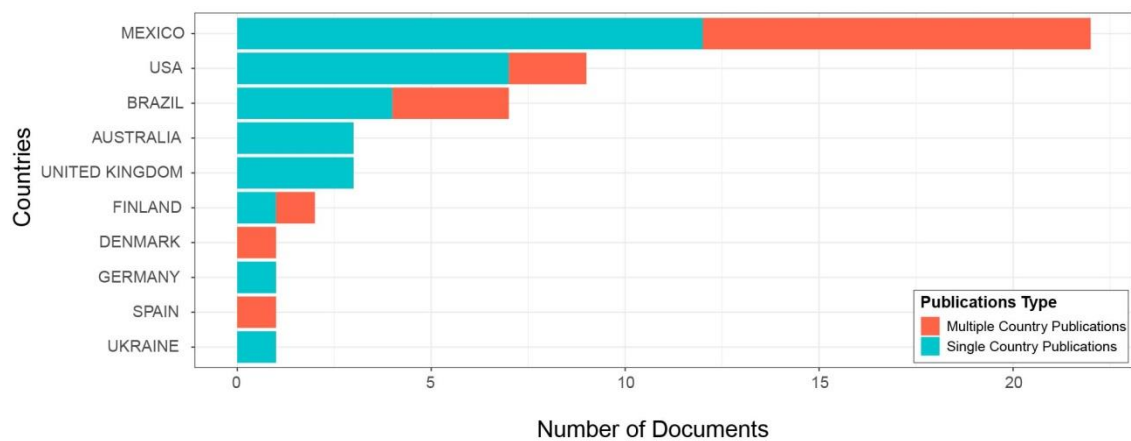


Figure 6: Number of articles published by country focused on the role of male ornamentation. Blue bars represent the articles produced by authors located in a single Country; red bars represent the articles produced in international partnership.

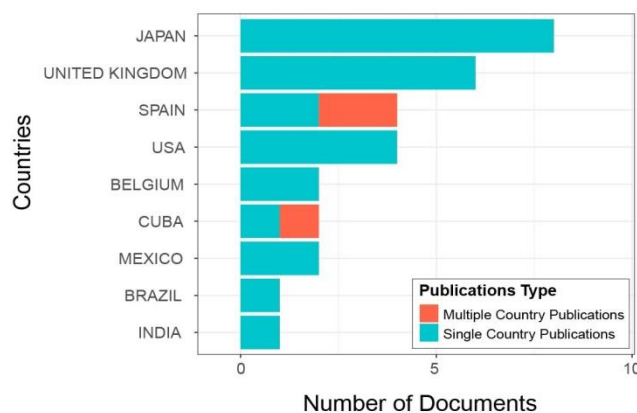


Figure 7: Number of articles published by country focused on the sperm competition strategies. Blue bars represent the articles produced by authors located in a single Country; red bars represent the articles produced in international partnership.

The citations in both areas are mostly headed by classical studies. The 10 most cited articles in both subjects were produced before the 2010's (Tab. 3 and 4). The total citations show that the role of male ornamentations presented a more equitable distribution of citations; while sperm competition strategies have their citations mostly concentrated in one article (Fig. 8). A network analysis also highlighted these characteristics; while the role of ornamentation presented a more complex structure and diverse articles as important nodes (Fig. S1), the sperm competition showed a clear division between older articles, published in the 1980's and newer articles, published in the 1990's and 2000's linked by WAAGE (1979), the first published and most cited article from this subject area (Fig. S2).

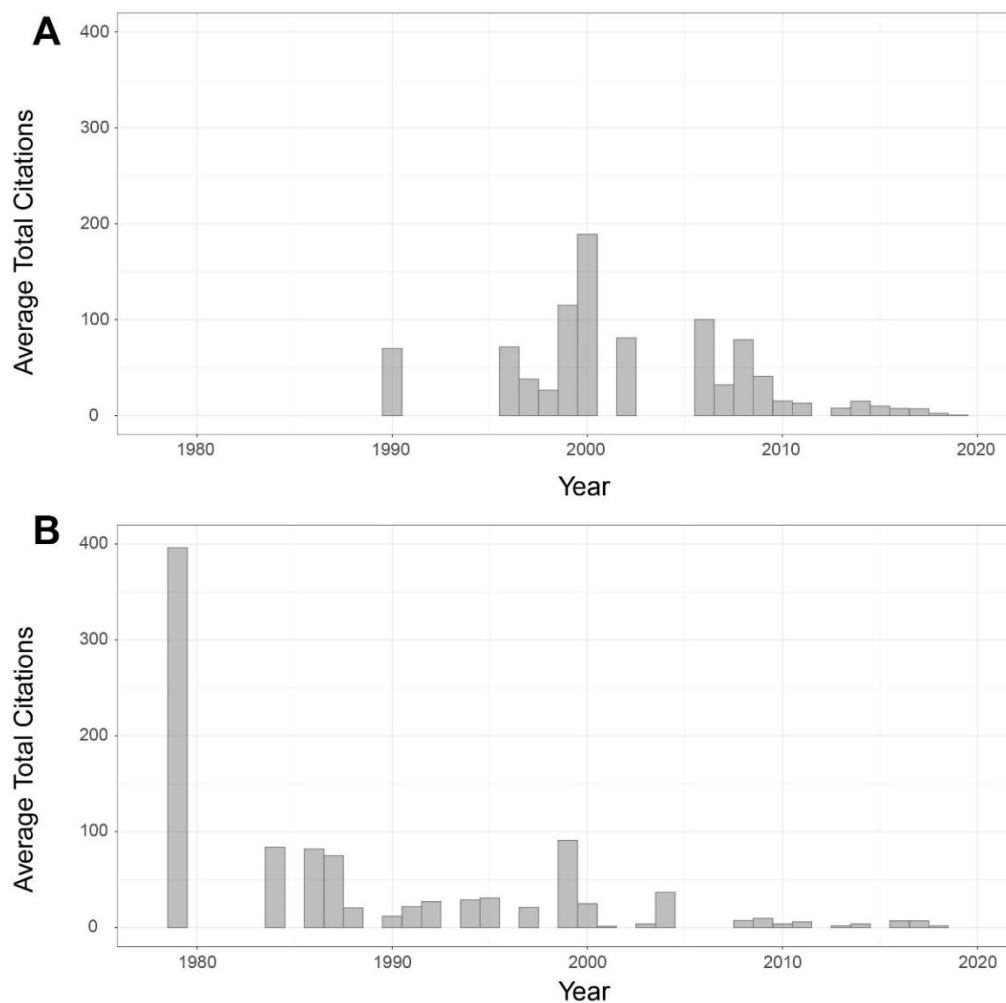


Figure 8: Average total citations by year of publication about the role of male ornamentation (A) and the sperm competition strategies (B).

Table 3: The 10 most cited articles about the role of male ornamentation.

Article Name	Reference	Journal	Citations	Citations per Year
A mechanistic link between parasite resistance and expression of a sexually selected trait in a damselfly	Siva-Jothy, 2000	Proceedings of The Royal Society B-Biological Sciences	189	9.0
The evolution of sexual dimorphism by sexual selection: the separate effects of intrasexual selection and intersexual selection	Moore, 1990	Evolution	131	4.23
Intrasexual competition alone favors a sexually dimorphic ornament in the rubyspot damselfly <i>Hetaerina americana</i>	Grether, 1996	Evolution	124	4.96
Male wing pigmentation may affect reproductive success via female choice in a calopterygid damselfly (Zygoptera)	Siva-Jothy, 1999	Behaviour	115	5.23
Wing pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in males of the rubyspot damselfly, <i>Hetaerina Americana</i>	Contreras-Garduno <i>et al.</i> , 2006	Journal of Ethology	100	6.67
Wing pigmentation in territorial male damselflies, <i>Calopteryx haemorrhoidalis</i> : a possible relation to sexual selection	Cordoba-Aguilar, 2002	Animal Behaviour	81	4.26
The size of the red wing spot of the American rubyspot as a heightened condition-dependent ornament	Contreras-Garduno <i>et al.</i> , 2008	Behavioral Ecology	79	6.08
The expression of a sexually selected trait correlates with different immune defense components and survival. in males of the American rubyspot	Contreras-Garduno <i>et al.</i> , 2007	Journal of Insect Physiology	58	4.14
Structural colours create a flashing cue for sexual recognition and male quality in a Neotropical giant damselfly	Schultz <i>et al.</i> , 2009	Functional Ecology	49	4.08
Territorial behaviour and immunity are mediated by juvenile hormone: The physiological basis of honest signalling?	Contreras-Garduno <i>et al.</i> , 2009	Functional Ecology	41	3.42

Table 4: The 10 most cited articles about the sperm competition strategies.

Article Name	Reference	Journal	Citations	Citations per Year
Dual function of the damselfly penis - sperm removal and transfer	Waage, 1979	Science	396	9.429
Male copulatory sensory stimulation induces female ejection of rival sperm in a damselfly	Cordoba-Aguilar, 1999	Proceedings of The Royal Society B-Biological Sciences	91	4.136
Sperm competition in the damselfly <i>Enallagma hageni</i> Walsh (odonata, coenagrionidae) - benefits of multiple mating to males and females	Fincke, 1984	Behavioral Ecology and Sociobiology	84	2.270
Evidence for widespread sperm displacement ability among Zygoptera (Odonata) and the means for predicting its presence	Waage, 1986	Biological Journal of the Linnean Society	82	2.343
Variation in copulation duration and the resultant degree of sperm removal in <i>Orthetrum cancellatum</i> (L.) (Libellulidae, Odonata)	Siva-Jothy, 1987	Behavioral Ecology and Sociobiology	75	2.206
Postmating sexual selection: Allopatric evolution of sperm competition mechanisms and genital morphology in calopterygid damselflies (Insecta : Odonata)	Cordero-Rivera <i>et al.</i> , 2004	Evolution	37	2.176
Male disturbance, repeated insemination and sperm competition in the damselfly <i>coenagrion scitulum</i> (Zygoptera, coenagrionidae)	Cordero-Rivera <i>et al.</i> , 1995	Animal Behaviour	31	1.192
Sperm "repositioning" in <i>Crocothemis erythraea</i> , a Libellulid dragonfly with a brief copulation	Siva-Jothy, 1988	Journal of Insect Behavior	30	0.909
Sperm competition and sperm precedence in the dragonfly <i>Nanophya pygmaea</i>	Siva-Jothy & Tsubaki, 1994	Physiological Entomology	29	1.074
Direct and indirect estimates of sperm precedence and displacement in the dragonfly <i>Sympetrum danae</i> (Odonata: Libellulidae)	Michiels & Dhondt, 1988	Behavioral Ecology and Sociobiology	27	0.931

Both study subjects are broadly studied around the world. For the role of ornamentation, samples were taken from Americas, Europe, Oceania and Africa (Fig. 9a), while sperm competition strategies were already tested in organisms from Americas, Europe, Asia and Oceania (Fig. 9b). It is important to highlight that all studies focused in the role of male ornamentation provided information about the study sampling location, while four articles focused in sperm competition strategies did not provided this information. Regarding the role of male ornamentation, the most studied organisms belong the Zygoptera, mainly the Calopterygidae family (44 times) and followed by Chlorocyphidae (12) and Coenagrionidae (8); Among the Anisoptera, Libellulidae (8) (Fig. 10a) was the most studied organism. For

sperm competition strategies, organisms from the Anisoptera suborder, mainly Libellulidae family, were mostly studied (107 times), followed by the Zygopteran families Coenagrionidae (26) and Calopterygidae (13) (Fig. 10b). Concerning the interaction types, the most studied was related to intraspecific interaction (25 times), followed by physiological (24), interspecific interaction (14) and morphological (4) (Fig. 11a), and, for sperm competition strategies, the most accessed strategies were sperm removal (27 times), sperm quantity (3), sperm repositioning (3) and sperm quality (2) (Fig. 11b).

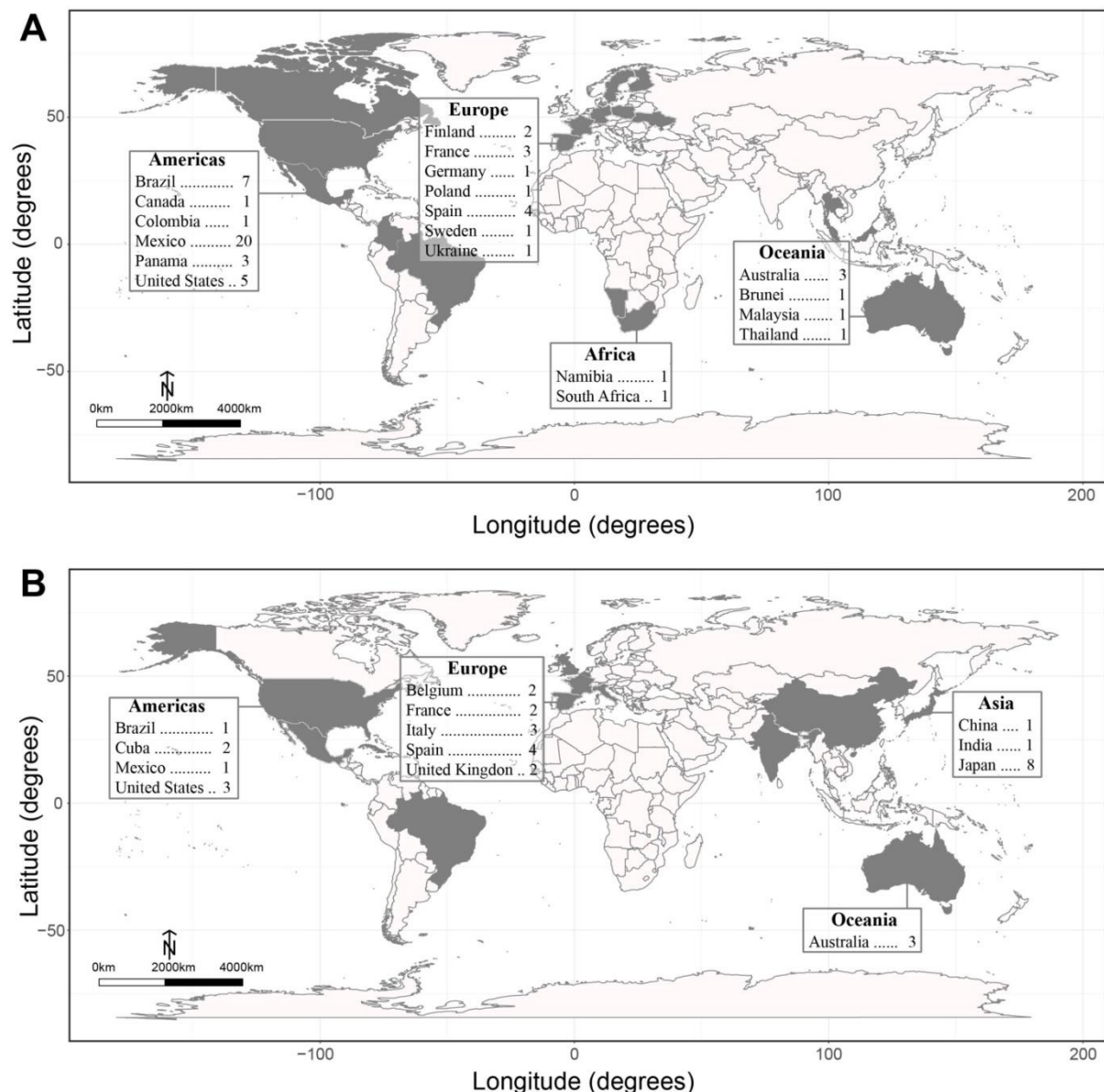


Figure 9: Total number of sampling effort in each Country that resulted in publications focused on the role of male ornamentation (A) and the sperm competition strategies (B). Grey color illustrates the Countries in which samples were taken and boxes show the total number of samplings achieved in each Country partitioned by Continent.

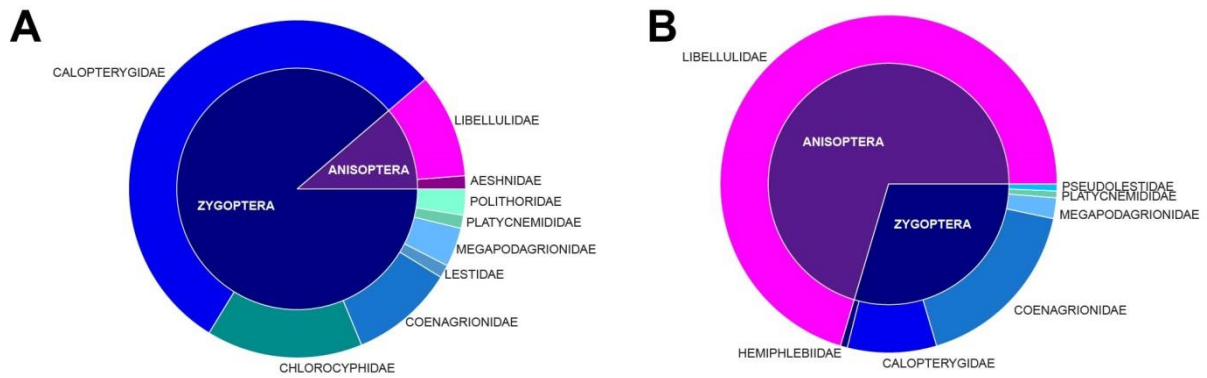


Figure 10: Odonate families used to access information about the role of male ornamentation (A) and the sperm competition strategies (B).

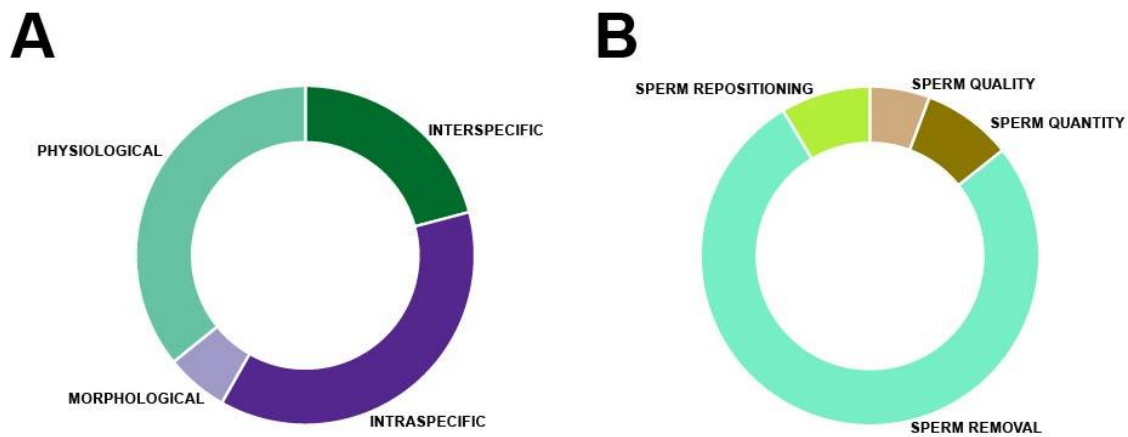


Figure 11: (A) Studied behaviour strategies that are related to the role of male ornamentation; (B) Studied behaviour strategies that are related to the sperm competition strategies.

Discussion

Studies on the role of male ornamentation and sperm competition strategies using Odonata as study model have been developed, in the entire world. In Mexico, a strong research group is responsible for a higher number of studies about sexual ornamentation, authoring some of the most cited pre-mating traits studies in damselflies. The larger production of pre-mating researches is recent. Despite this, most cited articles are the classical (older studies). Studies about male ornamentation has more international partnership and all selected studies were interconnected in the co-citations network, what may occur due to a scientific globalization that make easy to researchers to contact each other and access the articles. In other way, studies about sperm competition strategies are older, and consequently, with less international partnership. These studies are interconnected by co-citations network

with a central article, which is the most important post-mating study, about the first evidence of sperm removal strategy in Odonata (WAAGE, 1979). After that, others studies were conducted about the mechanism of rival's sperm removal in different species (CORDERO-RIVERA, 2016; MILLER, 1990; WAAGE, 1986).

Odonata is a very specious group with distinct characteristic according to suborder. Adults of Zygoptera are more fragile-looking and generally smaller, while anisopterans are more robust, larger, more agile and faster in the air, what place them among the most difficult insect to collect (HECKMAN, 2006; 2008). Besides that, our search also found differences in study categories for either group. Zygopterans are most used in pre-mating studies, mainly Calopterygidae members, known for territoriality (CÓRDOBA-AGUILAR; CORDERO-RIVERA, 2005) and the presence of wing spot, that play a role in male-male contest and female choice (CORDOBA-AGUILAR; RAIHANI; SERRANO-MENESES; CONTRERAS-GARDUNO, 2009; GUILLERMO-FERREIRA, R.; GORB, S. N.; APPEL, E.; KOVALEV, A. *et al.*, 2015; SIVA-JOTHY, M. T., 1999). In contrast, anisopterans are the most used insects in studies about post-mating traits, mainly species of Libellulidae, what may occurs due to the larger body size, variation and complexity of structures linked to sperm removal (ARTISS, 2001; MILLER, 1991; WAAGE, 1986). The major part of studies about sperm competition in Odonata regards the sperm removal and evidences the necessity of researches concerning others strategies, such as investment in sperm traits (sperm quantity or quality) for a better understanding of these in a group that presents a strong sperm competition pressure.

Insects of the order Odonata are used as models in different study areas, mainly in ecological, behavioral and taxonomic approaches (MIGUEL; CALVÃO; VITAL; JÜEN, 2017). Regarding to sexual selection, we found a great number of studies about the role of male's ornamentation and sperm competition strategies. However, our search returned only one paper in both steps, the role of male's sexual ornamentation and sperm competition. The referred study showed the use of male's wing pigmentation in courtship displays to attract females and the mechanism of rival's sperm removal in a species of Protoneuridae, *Nososticta kulumburu* (THOMPSON, 1990). This is a complete study on reproductive behavior, but not integrative, as the relationship of pre- and post-copulatory traits was not considered. Other studies also discussed these behaviors separately (*e.g. Hetaerina americana*; (CORDOBA-AGUILAR, 2009; CORDOBA-AGUILAR; RAIHANI; SERRANO-MENESES; CONTRERAS-GARDUNO, 2009). In the sense of integrating pre- and post-mating studies, we did not find studies about the relationship between sexual ornamentation and sperm

competition traits, such as sperm quality and quantity. Two hypotheses suggest a positive and negative relationship between these traits. The sperm competition game model predict a trade-off between ornamentation and sperm traits (PARKER, 1990), on the other hand phenotype-linked fertility hypotheses suggest that sexual ornamentation co-vary with functional fertility (SHELDON, 1994). Therefore, studies about these hypotheses are important to elucidate the relationship between pre- and post-mating traits in Odonata, in order to understand how sexual selection acts after and before mating.

Conclusion

A general view on sexual selection in Odonata was presented here. In conclusion, studies addressing the relationship between pre- and post-mating sexual traits are necessary in order to understand how Odonata species invest in different biological traits when sexual selection acts after and before mating.

Acknowledgments

This work was supported by CNPq (grant number 132011/2018-2).

Supplementary material

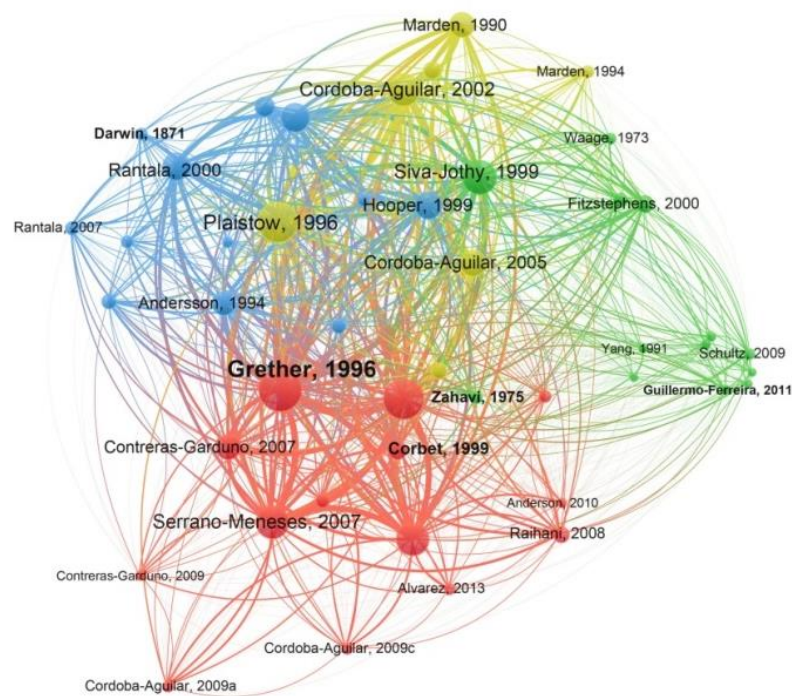


Figure S1: A network map about co-citations in the role of male ornamentation. Nodes represent articles and lines citation between them. In this analysis were included all articles cited by the filtered articles.

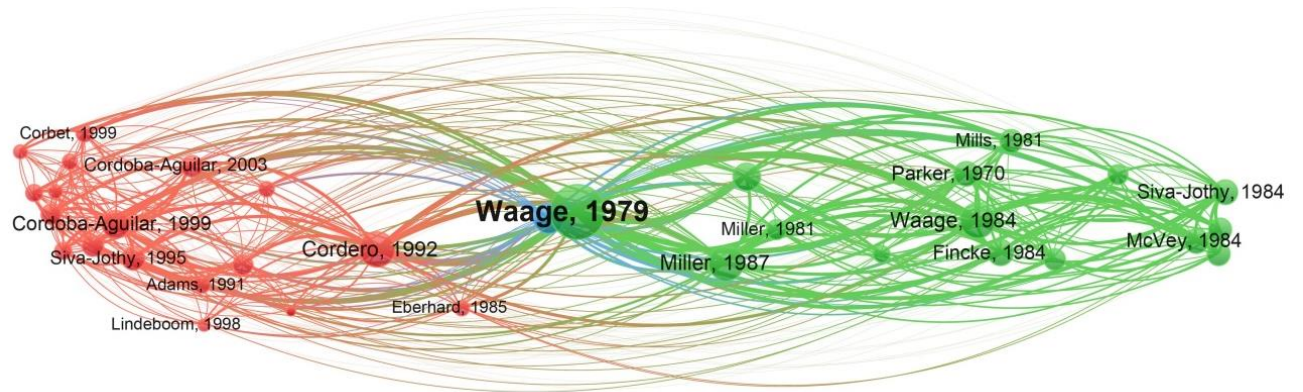


Figure S2: A network map about co-citations in sperm competition strategies. Nodes represent articles and lines citation between them. In this analysis were included all articles cited by the filtered articles.

Table S1: The most active authors and the number of publications about the role of male ornamentation (left) and sperm competition strategies (right).

The role of male ornamentation		Sperm competition strategies	
Authors	Articles	Authors	Articles
CORDOBA-AGUILAR A	18	CORDERO.RIVERA.A	6
CONTRERAS-GARDUNO J	10	CORDOBA.AGUILAR.A	4
GUILLERMO-FERREIRA R	6	HAYASHI.F	3
SERRANO-MENESES M	5	TAJIMA.Y	3
BISPO P	4	TSUCHIYA.K	3
GONZALEZ-SANTOYO I	4	WATANABE.M	3
GONZALEZ-TOKMAN D	4	MICHIELS.N	2
GORB S	4	MILLER.P	2
LANZ-MENDOZA H	4	SIVAJOTHY.M	2
MUNGUIA-STEYER R	4	THOMPSON.D	2

Parte 2:
Estudo de campo

Capítulo III - The relationship between ornament size and sperm production in two rubyspot damselflies: trade-off or phenotype-linked fertility?

Manuscript under preparation to be submitted to Behavioral ecology

Abstract

Sexual selection favors the emergence of characters involved in pre- and post-mating success, such as sexual ornaments and sperm viability or quantity. However, these traits are costly and males need to choose where to invest. Therefore, a trade-off may exist between secondary sexual characters and ejaculate quality, as predicted by the sperm competition game model. On the other hand, a positive relationship between these traits may be explained by phenotype-linked fertility hypothesis. Here, we analyzed the relationship between sexual ornaments, sperm viability/quantity and other traits such as body size, muscle mass and fat reserves in two species of the genus *Hetaerina*. Our results showed a positive effect between wing pigmentation and total number of sperm for *H. rosea*. A trade-off between these traits was observed for *H. longipes*, furthermore, a trade-off between fat reserves and total number of sperm was found for *H. rosea*. For other traits, no significant effect was found with total sperm number nor viability. We suggest that our results may be explained by Sheldon's hypothesis on positive association between male phenotypic traits and fertility and by sperm competition game model on trade-off between pre- and post-mating traits.

Keywords: sperm competition, dragonfly, insects, behavior, fertility.

Introduction

Sexual selection may involve evolutionary processes that favor the selection of morphological traits, acting as sexual ornamentation (*e.g.* coloration patterns) or weapons (*e.g.* antlers and horns) (DARWIN, 1871). These sexual traits may function as visual signals for animal communication and usually transmit honest information about the individual quality during intra- and intersexual interactions (ANDERSSON, 1994; OSORIO; VOROBYEV, 2008; ZAHAVI, 1975).

Colorful sexual ornaments are widespread in animal taxa and play multiple roles in intra- and intersexual communication. For instance, males of some Calopterygidae damselflies (Odonata) exhibit conspicuous wing pigmentation, used by territorial males to assess the opponent quality (GUILLERMO-FERREIRA, RHAINER; GORB, STANISLAV N; APPEL, ESTHER; KOVALEV, ALEXANDER *et al.*, 2015; PESTANA; CAROMANO; FERREIRA, 2018) and to define the winner of a contest (CÓRDOBA-AGUILAR, 2002; GREYER, 1996; GUILLERMO-FERREIRA; DEL-CLARO, 2011). Wing pigmentation may also act as sexual ornaments to attract females that exert mate choice (SIVA-JOTHY, M. T., 1999). Hence, males with more elaborated ornaments are able to secure access to females and show increased mating success (GREYER, 1996; SIVA-JOTHY, M., 1999). However, mating success do not necessarily correlates with reproductive success. Considering that odonate females are usually polyandric (*i.e.*, they may copulate with several males before laying eggs) and that males are able to remove rival sperm from female sperm storage organs (CORDERO-RIVERA; ANDRÉS; CÓRDOBA-AGUILAR; UTZERI, 2004; WAAGE, 1979), sperm competition affects male fitness in such a way that it drives the evolution of adaptations and strategies that influence ejaculate size and quality (PARKER, 1970).

The sperm competition game model (PARKER, 1990) predicts a trade-off between pre- and post-mating traits, such as ornaments and sperm production or quality. Because elaborated ornaments and sperm production are costly, males should invest in one or another trait depending on their benefits (PARKER; LESSELLS; SIMMONS, 2013). Previous studies have been demonstrated a trade-off between pre- and post-mating traits in vertebrates and invertebrates. For instance, there may be a negative association between jaw muscle and sperm length in lizards (BLENGINI; NARETTO; CARDOZO; GIOJALAS *et al.*, 2016). For insects, the same negative relationship was found for crickets, regarding male weight and sperm quality (KLAUS; FITZSIMMONS; PITCHER; BERTRAM, 2011). In this sense, males that invest more in traits and strategies for mate acquisition tend to have a lower investment in sperm traits.

In contrast, there may be a positive relationship between secondary sexual characters and sperm quality. Such relationship was observed in guppies, wherein males that present larger areas of body pigmentation also produced faster and more viable sperm (LOCATELLO; RASOTTO; EVANS; PILASTRO, 2006). Moreover, in Iberian red deer, a positive relationship was found between pre- (antlers size and complexity) and post-copulatory traits (testes size and sperm velocity) (MALO; ROLDAN; GARDE; SOLER *et al.*, 2005). These results may be explained by the Sheldon's phenotype-linked fertility hypothesis, which predicts that male phenotypic traits co-vary with functional fertility (SHELDON, 1994). Thus, ornamentation may be interpreted as honest signals of male fertility to females that are expected to avoid infertile mating (SHELDON, 1994).

Here, we addressed whether there is a significant relationship between pre- and post-mating traits (*i.e.*, sexual ornament and sperm viability/ number) in two rubyspot damselflies: *Hetaerina longipes* Hagen in Selys, 1853 and *H. rosea* Selys, 1853 (Odonata, Calopterygidae). Calopterygid damselflies have been widely used as models for sexual selection studies due to their complex fighting and courtship behaviors that are influenced by male wing pigmentation (CÓRDOBA-AGUILAR; CORDERO-RIVERA, 2005). Especially in *Hetaerina* damselflies, wing pigmentation has been shown to be under sexual selection and highly dependent on male physiological conditions (*i.e.*, energy reserves, flight muscles and immunocompetence, CONTRERAS-GARDUÑO; CANALES-LAZCANO e CÓRDOBA-AGUILAR (2006)). Therefore, we aimed at testing if males follow the sperm competition game model (PARKER, 1990) or the phenotype-linked fertility hypothesis (SHELDON, 1994). For this, we analyzed the relationship between wing pigmentation, sperm viability, total number of sperm and other confounding physiological traits, such as muscle mass, fat reserves and body size (which may also correlate with male quality) (CONTRERAS-GARDUÑO; CANALES-LAZCANO; CÓRDOBA-AGUILAR, 2006).

Material and methods

Fieldwork was carried out in February 2018, June and October to December 2019, between 10:00 and 15:00h in a Neotropical Savannah area (-21.982949, -47.874595) and Monjolinho river (-21.986053, -47.877517) at Federal University of São Carlos, and the Botanical Garden of São Carlos, SP, Brazil (-21.987732, -47.874548). A total of 46 males of *H. longipes* and 44 males of *H. rosea* were collected using an entomological net and transported to the laboratory in plastic vials. Only mature males were collected, following the

wing stiffness and coloration criteria commonly used for *Hetaerina* damselflies, (CÓRDOBA-AGUILAR, 1994; GUILLERMO-FERREIRA, RHAINER; GORB, STANISLAV N; APPEL, ESTHER; KOVALEV, ALEXANDER *et al.*, 2015; PESTANA; CAROMANO; FERREIRA, 2018) excluding males that were too young (with soft wings and smoky spot coloration) and too old (with stiff and yellowish wings). All individuals were measured using a digital calliper (0.01mm) from the tip of the head to the end of the abdomen (excluding cerci).

Sperm viability and quantity

Prior to experimental manipulation, all males were anaesthetized by cooling for one minute. The animals were dissected to extract the spermatoc vesicles at eighth segment and inserted in 10 microliters of physiological solution for insects (Grace's buffer, Sigma Aldrich). Fertility was measured by applying a Sperm Viability Kit (Sigma Aldrich) to sperm suspension. Subsequently, the solution was inserted into a Neubauer chamber (hemocytometer) and observed under a fluorescence microscope (BX61) with excitation filters at 470-490nm, using cellSens™ microscope imaging software standard. Live and dead sperm were stained in green and red, respectively. This experimental protocol was validated by de Souza *et al.* (2020). Sperm viability was calculated for each male in 12 fields of view and was expressed by the proportion of life/dead spermatozoa. Total number of sperm was calculated for total sperm (live and dead) in 12 fields of view (TSUCHIYA; HAYASHI, 2010).

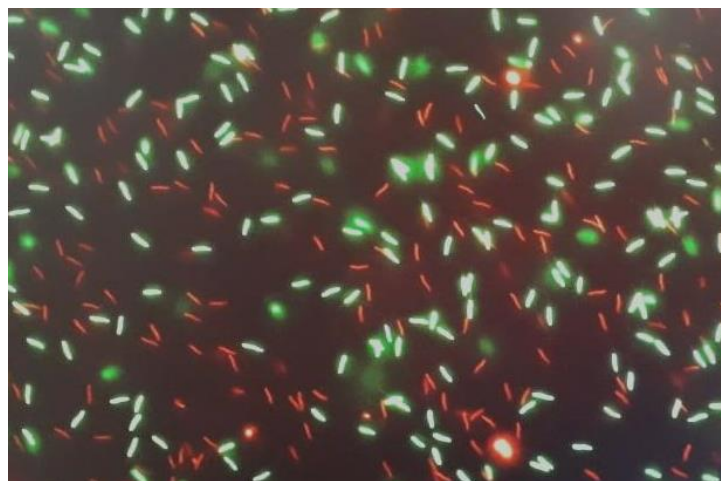


Figure 12. Sperm stained with the live/dead sperm viability kit under a fluorescence microscope with excitation filters at 470-490nm. Living sperm were stained in green and dead sperm were stained in red.

Muscle mass and Fat reserves

Male thorax was removed and kept in 45°C for 48 hours to obtain dry material. Then, samples were weighed on a precision scale (Mettler Toledo, 0.0001g). The thoraxes were then treated with chloroform for 24 hours, dried for two hours and weighed to obtain the body fat weight (MARDEN; WAAGE, 1990). Finally, the samples were kept in KOH (Potassium Hydroxide) for 24 hours, dried for at least four hours and weighed to obtain muscle mass (MARDEN; ROLLINS, 1994).

Wing pigmentation

Wing pigmentation was measured by removing hindwings and forewings of all insects and taking digital pictures with a Canon EOS 70D digital camera with a macro lens (Fig. 13). The proportion of wing pigmentation was analyzed using Adobe Photoshop Extended CS3® by dividing the pigmented area by the total area of the wing. The average value for all four wings was used for each individual (GUILLERMO-FERREIRA, RHAINER; GORB, STANISLAV N; APPEL, ESTHER; KOVALEV, ALEXANDER *et al.*, 2015).

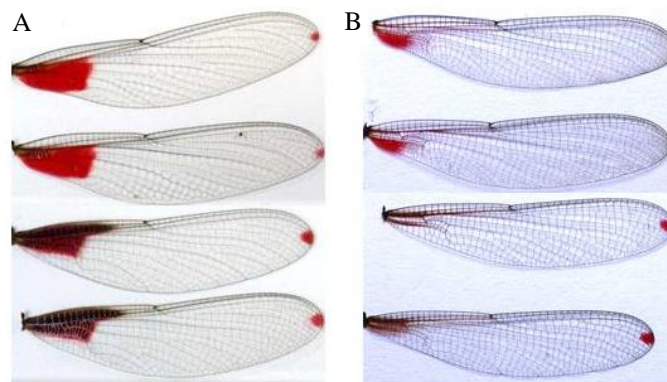


Figure 13. Digital pictures of A) *Hetaerina longipes* wings; and B) *Hetaerina rosea* wings.

Statistical Analyses

We performed a Bayesian GLMM (Generalized linear mixed model) analysis to assess the effects of male physiological traits (wing pigmentation, body size, muscle mass and fat reserves) on our dependent variables (total number of sperm and sperm viability), considering site and day as random factors. Since we only collected *H. longipes* in one site, the random factor “site” was not considered when analyzing males of this species. Models were built separately for each species, using a Poisson distribution for total sperm number and a Beta

distribution for sperm viability (a proportion of live sperm, ranging from 0 to 1). We also built Linear Models to show the relationship between predictor variables. Analyzes were made in R environment (R. CORE TEAM, 2019) using the *brms* package (BÜRKNER, 2017; 2018). Figures were made using *ggplot2* (WICKHAM, 2016) and *forestplot* (GORDON; LUMLEY, 2020) packages.

Results

Results revealed a negative effect of wing pigmentation on total number of sperm in *H. longipes* (Fig. 14a), while no effect was obtained for muscle mass, fat reserves and body size (Fig. 14a). No effect of all predictor variables on sperm viability were found for *H. longipes* males (Fig. 14b).

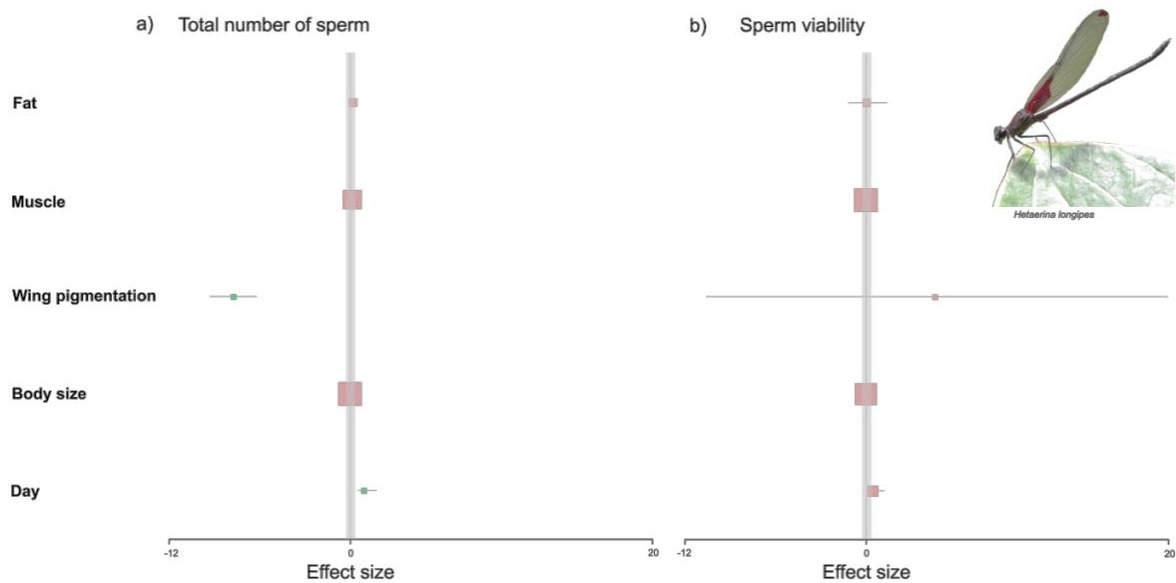


Figura 14. Effect sizes for *H. longipes* of fat reserves, muscle mass, wing pigmentation (proportion) and body size on male fertility: (a) total number of sperm and (b) sperm viability. Positive or negative effects results deviate from zero. Results are shown as parameter estimates with lower and upper limits of 95% credible intervals.

Wing pigmentation had a positive effect on total number of sperm in *H. rosea* (Fig. 15a). A negative effect of fat reserves on total number of sperm was also observed for males of this species (Fig. 15a). Muscle mass and body size had not effect on sperm viability. For *H. rosea* males sperm viability, no effects of evaluated traits was observed (Figure 15b).

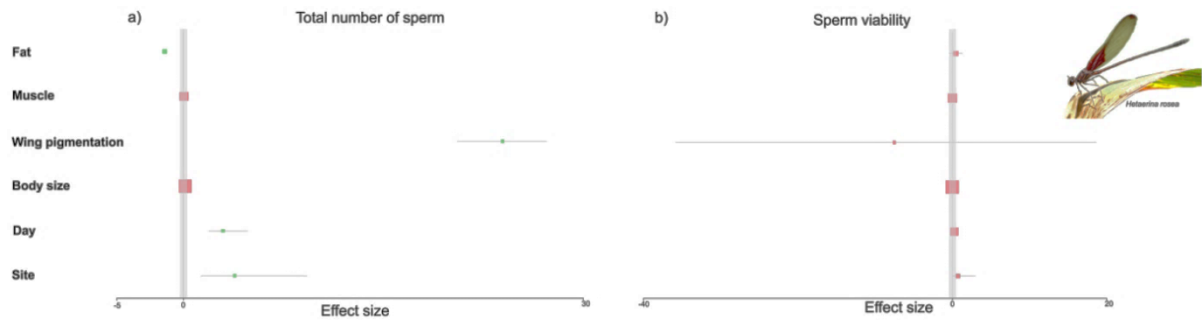


Figure 15. Effect sizes for *H. rosea* of fat reserves, muscle mass, wing pigmentation (proportion) and body size on male fertility: (a) total number of sperm and (b) sperm viability. Positive or negative effects results deviate from zero. Results are shown as parameter estimates with lower and upper limits of 95% credible intervals.

Wing pigmentation showed a positive relationship with body size (Linear Model, $t = 3.789$, $p = 0.0004$), but no relationship with fat content (Linear Model, $t = -0.829$, $p = 0.411$) and muscle mass (Linear Model, $t = 0.377$, $p = 0.708$) in *H. longipes*. For *H. rosea* males, wing pigmentation showed no relationship with body size (Linear Model, $t = -0.801$, $p = 0.428$), fat content (Linear Model, $t = 0.209$, $p = 0.835$) and muscle mass (Linear Model, $t = -0.384$, $p = 0.703$).

Discussion

Our results suggest that both hypotheses (trade-off and positive association between traits) can be corroborated, depending on the studied species. We found a trade-off between sperm numbers and ornament size in *H. longipes*, and a positive relationship between these traits in *H. rosea*. For the other parameters evaluated, the absence of any effect on total number of sperm may suggest that these traits are independent factors.

The trade-off between wing pigmentation and sperm quantity in *H. longipes* may be explained by an energetic differential investment in both traits, following the model proposed by PARKER (1990). Therefore, males that invested more in sperm production would have fewer energetic resources to invest in ornament production. According to PARKER; LESSELLS e SIMMONS (2013), two premises may explain the results found: first, increases in expenditure on premating traits increase mating success (e.g. CÓRDOBA-AGUILAR, 2002; GUILLERMO-FERREIRA, R.; GORB, S. N.; APPEL, E.; KOVALEV, A. *et al.*, 2015b; SIVA-JOTHY, M., 1999); and second, males may trade expenditure on winning contests and the expenditure on ejaculate quality or size associated with social dominance (e.g. PIZZARI; CORNWALLIS; FROMAN, 2007; TAMARA MONTROSE; EDWIN HARRIS; MOORE; MOORE, 2008) or genetic basis (e.g. BROOKS, 2000; EVANS, 2010).

Furthermore, investment in other strategies for mate acquisition may be responsible for a decrease in expenditure on ornament production and increase in expenditure on sperm production (*e.g.* LOCATELLO; POLI; RASOTTO, 2013). A previous study demonstrated that male guppies that invest more in sperm production use alternative mating tactics, such as forced mating (CATTELAN; EVANS; PILASTRO; GASPARINI, 2016). On the other hand, territoriality behavior may also influence reproductive strategies. *Hetaerina* males may exhibit territorial and non-territorial strategies (*e.g.* CONTRERAS-GARDUÑO; CANALES-LAZCANO; CÓRDOBA-AGUILAR, 2006; GUILLERMO-FERREIRA; DEL-CLARO, 2011), in this sense, these behaviors may contribute to two reproductive strategies. First, territorial males may invest in larger red spots for acquiring mates - considering a relationship between wing pigmentation and winning contests (*e.g.* (CÓRDOBA-AGUILAR, 2002; GUILLERMO-FERREIRA; DEL-CLARO, 2011; GUILLERMO-FERREIRA, R.; GORB, S. N.; APPEL, E.; KOVALEV, A. *et al.*, 2015b); and second, non-territorial males may invest in sperm production for sperm competition (*e.g.* LOCATELLO; POLI; RASOTTO, 2013).

Besides Parker's model of a trade-off between pre- and post- mating traits, some studies showed that there might be a positive relationship between ornament elaboration and sperm quality (LOCATELLO; RASOTTO; EVANS; PILASTRO, 2006; MALO; ROLDAN; GARDE; SOLER *et al.*, 2005). These studies are in accordance with our results for *H. rosea*. Therefore, a possible explanation lies on the phenotype-linked fertility hypothesis (SHELDON, 1994), which suggests that male phenotypic traits co-vary with functional fertility. In this sense, a positive association between a male phenotypic trait (wing pigmentation) and fertility (sperm quantity) may indicate an honest signal to females, as a way to avoid infertile copulations. If we consider the costs involved in mate choice for females, such as predation risk (POMIANKOWSKI; IWASA, 1998), the choice of fertile males may guarantee reproductive success and also decrease these costs. Our study also unraveled a trade-off between total number of sperm and fat reserves for *H. rosea*. Fat reserves may be associated with flying activity, mainly during male-male contest. (CONTRERAS-GARDUÑO; CANALES-LAZCANO; CÓRDOBA-AGUILAR, 2006). Therefore, we suggest a possible indirect negative effect between flight performance in contests and ejaculates.

Wing pigmentation is a sexual ornament found in several odonate species. In *Hetaerina*, this ornamentation pattern is characterized by red wing spots, however, in other genus, wing pigmentation can be more elaborated, such as in *Mnesarete* (SVENSSON; WALLER, 2013). More elaborated ornaments may be more costly and, in this case, a trade-off between pre- and

post-mating sexual traits may exist, following the model proposed by PARKER (1990). Finally, a positive association between body size and wing pigmentation in *H. longipes* may indicate an honest signal in male-male contests, whereas body size may be related with male physiological quality (PLAISTOW; SIVA-JOTHY, 1996).

Conclusion

In a recent review SIMMONS; LÜPOLD e FITZPATRICK (2017) showed that empirical support for pre- and post-mating trade-offs are scarce and most studies on life-history, ecological and mating-system are necessary to better understand the evolutionary relationships between sperm traits and male secondary sexual characters (weaponry and ornaments). Here, a trade-off and a positive association between pre-and post-mating traits were found, suggesting different reproductive strategies in two species of *Hetaerina* damselflies. Therefore, we conclude that both hypotheses (Parker's and Sheldon's models) may explain the mechanisms about the relationship between pre- and post-mating traits, depending on the species involved. Here, we add evidence to the literature on relationship between pre- and post-mating traits. Future studies should address a possible influence of alternative mating tactics, (i.e., territorial, nonterritorial and switcher males; RAIHANI; SERRANO-MENESES; CORDOBA-AGUILAR, 2008) on this context.

Acknowledgments

This work was supported by CNPq (grant number 132011/2018-2) and FAPESP (grant number 2016/12004-9).

Considerações finais

A teoria da seleção sexual (DARWIN, 1871) têm sido intensamente estudada desde sua proposição. Inúmeras hipóteses foram propostas objetivando complementar lacunas existentes sobre o processo evolutivo proposto pela teoria. Autores como Ronald Fisher, Amotz Zahavi e Geoff Parker trouxeram luz ao propor modelos sobre a atuação da seleção sexual antes e após o acasalamento, assim como a função e seleção dos ornamentos sexuais. Neste sentido, suportes empíricos para tais modelos foram observados em diferentes taxa, incluindo insetos da ordem Odonata.

Libélulas são carismáticos insetos que devido sua variedade de comportamento reprodutivo e ornamentação se tornaram excelentes modelos para estudos da seleção sexual. Dentro da ordem, duas famílias se destacam nos estudos sobre traços pré- e pós-copulatórios: Calopterygidae e Libellulidae, como mostrado na análise cienciométrica deste trabalho. Embora muitos estudos com libélulas tenham sido encontrados sobre a função do ornamento sexual em machos e as adaptações da competição espermática, pouco se conhece sobre a relação dos traços envolvidos nestes dois contextos.

Duas hipóteses propostas por PARKER (1990) e SHELDON (1994) sugerem relações opostas entre traços ornamentais e espermáticos. De um lado, temos evidências de um *trade-off* entre esses traços, enquanto do outro lado, temos exemplos de uma relação positiva, sendo o ornamento sexual um potencial sinalizador da fertilidade do macho. Assim, neste trabalho, essas duas hipóteses foram testadas e corroboradas em duas espécies da família Calopterygidae, *Hetaerina rosea* e *Hetaerina longipes*, sendo o primeiro estudo realizado sobre a relação de traços pré- e pós-copulatórios em Odonata.

Neste contexto, este estudo colaborou acrescentando em literatura evidências sobre a relação entre os traços sexuais utilizados antes e após o acasalamento e, também, ressaltando o uso de insetos da ordem Odonata como bons modelos de estudo na área de seleção sexual. Com este trabalho, proponho outros estudos para a área, considerando os sistemas de acasalamento, assim como elaboração dos traços sexuais em diferentes espécies, para investigar as relações entre os traços ornamentais e as estratégias da competição espermática.

Referências

- AH-KINGA, M. Commentary on Invited Review. **context**, 45, p. 831-837, 2011.
- ANDERSSON, M.; IWASA, Y. Sexual selection. **Trends in ecology & evolution**, 11, n. 2, p. 53-58, 1996.
- ANDERSSON, M.; SIMMONS, L. W. Sexual selection and mate choice. **Trends Ecol Evol**, 21, n. 6, p. 296-302, Jun 2006.
- ANDERSSON, M. B. **Sexual selection**. Princeton University Press, 1994. 0691000573.
- ARIA, M.; CUCCURULLO, C. bibliometrix: An R-tool for comprehensive science mapping analysis. **Journal of informetrics**, 11, n. 4, p. 959-975, 2017.
- ARNOTT, G.; ELWOOD, R. W. Assessment of fighting ability in animal contests. **Animal Behaviour**, 77, n. 5, p. 991-1004, 2009.
- ARTISS, T. Structure and function of male genitalia in *Libellula*, *Ladona* and *Plathemis* (Anisoptera: Libellulidae). **Odonatologica**, 30, n. 1, p. 13-27, 2001.
- BAKKER, T. C.; MUNDWILER, B. Female mate choice and male red coloration in a natural three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) population. **Behavioral Ecology**, 5, n. 1, p. 74-80, 1994.
- BALENGER, S. L.; JOHNSON, L. S.; MASTERS, B. S. Sexual selection in a socially monogamous bird: male color predicts paternity success in the mountain bluebird, *Sialia currucoides*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 63, n. 3, p. 403, 2009.
- BALSHINE, S.; LEACH, B. J.; NEAT, F.; WERNER, N. Y. *et al.* Sperm size of African cichlids in relation to sperm competition. **Behavioral Ecology**, 12, n. 6, p. 726-731, 2001.
- BATEMAN, A. J. Intra-sexual selection in *Drosophila*. **Heredity**, 2, n. 3, p. 349-368, 1948.
- BEATTY, C. D.; ANDRÉS, J. A.; SHERRATT, T. N. Conspicuous coloration in males of the damselfly *Nehalennia irene* (Zygoptera: Coenagrionidae): do males signal their unprofitability to other males? **Plos one**, 10, n. 11, p. e0142684, 2015.
- BELLIURE, J.; FRESNILLO, B.; CUERVO, J. J. Male mate choice based on female coloration in a lizard: the role of a juvenile trait. **Behavioral ecology**, 29, n. 3, p. 543-552, 2018.
- BENEITEZ, A.; ASÍS, J. D.; TORMOS, J.; POLIDORI, C. Scramble competition by males of the velvet ant *Nemka viduata* (Hymenoptera: Mutillidae). **Behaviour**, 150, n. 1, p. 23-37, 2013.
- BENNETT, A. T.; CUTHILL, I. C.; PARTRIDGE, J. C.; MAIER, E. J. Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. **Nature**, 380, n. 6573, p. 433-435, 1996.
- BLENGINI, C. S.; NARETTO, S.; CARDOZO, G.; GIOJALAS, L. C. *et al.* Relationship between pre-and post-copulatory traits in *Salvator rufescens* (Squamata: Teiidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, 119, n. 4, p. 932-942, 2016.

BROOKS, R. Negative genetic correlation between male sexual attractiveness and survival. **Nature**, 406, n. 6791, p. 67, 2000.

BÜRKNER, P.-C. brms: An R Package for Bayesian Multilevel Models Using Stan. **Journal of Statistical Software**, 80, n. 1, p. 1-28, 2017.

BÜRKNER, P.-C. Advanced Bayesian Multilevel Modeling with the R Package brms. **The R Journal**, 10, n. 1, p. 395-411, 2018. <http://doi.org/10.32614/RJ-2018-017>.

CATTELAN, S.; EVANS, J. P.; PILASTRO, A.; GASPARINI, C. The effect of sperm production and mate availability on patterns of alternative mating tactics in the guppy. **Animal behaviour**, 112, p. 105-110, 2016.

CONTRERAS-GARDUÑO, J.; CANALES-LAZCANO, J.; CÓRDOBA-AGUILAR, A. Wing pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in males of the rubyspot damselfly, *Hetaerina americana*. **Journal of Ethology**, 24, n. 2, p. 165-173, 2006.

CONTRERAS-GARDUNO, J.; CÓRDOBA-AGUILAR, A.; AZPILICUETA-AMORÍN, M.; CORDERO-RIVERA, A. Juvenile hormone favors sexually-selected traits but impairs fat reserves and abdomen mass in males and females. **Evolutionary Ecology**, 25, n. 4, p. 845-856, 2011.

CORBET, P. S. **Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata**. Harley books, 1999. 094658964X.

CORDERO-RIVERA, A. Sperm removal during copulation confirmed in the oldest extant damselfly, *Hemiphysalia mirabilis*. **PeerJ**, 4, p. e2077, 2016.

CORDERO-RIVERA, A.; ANDRÉS, J.; CÓRDOBA-AGUILAR, A.; UTZERI, C. Postmating sexual selection: allopatric evolution of sperm competition mechanisms and genital morphology in calopterygid damselflies (Insecta: Odonata). **Evolution**, 58, n. 2, p. 349-359, 2004.

CORDERO, A.; SANTOLAMAZZA-CARBONE, S.; UTZERI, C. Male disturbance, repeated insemination and sperm competition in the damselfly *Coenagrion scitulum* (Zygoptera: Coenagrionidae). **Animal Behaviour**, 49, n. 2, p. 437-449, 1995.

CÓRDOBA-AGUILAR, A. Seasonal variation in genital and body size, sperm displacement ability, female mating rate, and male harassment in two calopterygid damselflies (Odonata: Calopterygidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, 96, n. 4, p. 815-829, 2009.

CÓRDOBA-AGUILAR, A. Male substrate use in relation to age and size in *Hetaerina cruentata* (Rambur) (Zygoptera: Calopterygidae). **Odonatologica**, 23, n. 4, p. 399-403, 1994.

CÓRDOBA-AGUILAR, A. Wing pigmentation in territorial male damselflies, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. **Animal Behaviour**, 63, n. 4, p. 759-766, 2002.

CÓRDOBA-AGUILAR, A.; CORDERO-RIVERA, A. Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): status of knowledge and research perspectives. **Neotropical Entomology**, 34, n. 6, p. 861-879, 2005.

CÓRDOBA-AGUILAR, A.; RAIHANI, G.; SERRANO-MENESES, M. A.; CONTRERAS-GARDUNO, J. The lek mating system of Hetaerina damselflies (Insecta: Calopterygidae). **Behaviour**, 146, p. 189-207, 2009.

DARWIN, C. 1871 The descent of man, and selection in relation to sex. **London: Murray**, 415, 1871.

DE SOUZA, A. R.; SANTOS, E. F.; NASCIMENTO, F. S. D.; STANYON, R. *et al.* Sexually dimorphic traits and male fertility in a paper wasp. **Biological Journal of the Linnean Society**, 2020.

DICKINSON, J. L. Trade-offs between postcopulatory riding and mate location in the blue milkweed beetle. **Behavioral Ecology**, 6, n. 3, p. 280-286, 1995.

ELWOOD, R. W.; ARNOTT, G. Understanding how animals fight with Lloyd Morgan's canon. **Animal Behaviour**, 84, n. 5, p. 1095-1102, 2012.

EVANS, J. P. Quantitative genetic evidence that males trade attractiveness for ejaculate quality in guppies. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 277, n. 1697, p. 3195-3201, 2010.

EVANS, J. P.; PIEROTTI, M.; PILASTRO, A. Male mating behavior and ejaculate expenditure under sperm competition risk in the eastern mosquitofish. **Behavioral Ecology**, 14, n. 2, p. 268-273, 2003.

FISHER, D. N.; RODRÍGUEZ-MUÑOZ, R.; TREGENZA, T. Comparing pre-and post-copulatory mate competition using social network analysis in wild crickets. **Behavioral Ecology**, 27, n. 3, p. 912-919, 2016.

FISHER, R. The genetical theory of natural selection. 1930.

FISHER, R. A. The evolution of sexual preference. **The Eugenics Review**, 7, n. 3, p. 184, 1915.

FOLSTAD, I.; KARTER, A. J. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. **The American Naturalist**, 139, n. 3, p. 603-622, 1992.

GIRARD, M. B.; KASUMOVIC, M. M.; ELIAS, D. O. Multi-modal courtship in the peacock spider, *Maratus volans* (OP-Cambridge, 1874). **PLoS One**, 6, n. 9, p. e25390, 2011.

GONZALEZ-TOKMAN, D. M.; MUNGUIA-STEYER, R.; GONZALEZ-SANTOYO, I.; BAENA-DIAZ, F. S. *et al.* SUPPORT FOR THE IMMUNOCOMPETENCE HANDICAP HYPOTHESIS IN THE WILD: HORMONAL MANIPULATION DECREASES SURVIVAL IN SICK DAMSELFLIES. **Evolution**, 66, n. 10, p. 3294-3301, 2012.

GORB, S. Visual cues in mate recognition by males of the damselfly, *Coenagrion puella* (L.)(Odonata: Coenagrionidae). **Journal of Insect Behavior**, 11, n. 1, p. 73-92, 1998.

GORDON, M.; LUMLEY, T. forestplot: Advanced Forest Plot Using grid Graphics. 2020.

GRETHER, G. F. Intrasexual competition alone favors a sexually dimorphic ornament in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. **Evolution**, 50, n. 5, p. 1949-1957, 1996.

GUILLERMO-FERREIRA, R.; BISPO, P. C.; APPEL, E.; KOVALEV, A. *et al.* Structural coloration predicts the outcome of male contests in the Amazonian damselfly *Chalcopteryx scintillans* (Odonata: Polythoridae). **Arthropod Structure & Development**, 53, 2019.

GUILLERMO-FERREIRA, R.; DEL-CLARO, K. Resource defense polygyny by *Hetaerina rosea* Selys (Odonata: Calopterygidae): influence of age and wing pigmentation. **Neotropical entomology**, 40, n. 1, p. 78-84, 2011.

GUILLERMO-FERREIRA, R.; GORB, S. N.; APPEL, E.; KOVALEV, A. *et al.* Variable assessment of wing colouration in aerial contests of the red-winged damselfly *Mnesarete pudica* (Zygoptera, Calopterygidae). **The Science of Nature**, 102, n. 3-4, p. 13, 2015.

GUILLERMO-FERREIRA, R.; THEREZIO, E. M.; GEHLEN, M. H.; BISPO, P. C. *et al.* The Role of Wing Pigmentation, UV and Fluorescence as Signals in a Neotropical Damselfly. **Journal of Insect Behavior**, 27, n. 1, p. 67-80, 2014.

HECKMAN, C. W. Encyclopedia of South American aquatic insects: Odonata-Anisoptera: illustrated keys to known families, genera, and species in South America. **Springer Science & Business Media**, 2006.

HECKMAN, C. W. Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Odonata-Zygoptera: Illustrated Keys to Known Families, Genera, and Species in South America. **Springer Science & Business Media**, 2008.

HOLLAND, B.; RICE, W. R. Perspective: chase-away sexual selection: antagonistic seduction versus resistance. **Evolution**, 52, n. 1, p. 1-7, 1998.

HOQUET, T. Bateman (1948): rise and fall of a paradigm? **Animal Behaviour**, 2020.

HOTZY, C.; ARNQVIST, G. Sperm competition favors harmful males in seed beetles. **Current Biology**, 19, n. 5, p. 404-407, 2009.

IWASA, Y.; POMIANKOWSKI, A.; NEE, S. The evolution of costly mate preferences II. The "handicap" principle. **Evolution**, 45, n. 6, p. 1431-1442, 1991.

JACOT, A.; SCHEUBER, H.; BRINKHOF, M. W. Costs of an induced immune response on sexual display and longevity in field crickets. **Evolution**, 58, n. 10, p. 2280-2286, 2004.

JONES, A. G.; RATTERMAN, N. L. Mate choice and sexual selection: what have we learned since Darwin? **Proc Natl Acad Sci U S A**, 106 Suppl 1, p. 10001-10008, Jun 16 2009.

- KELLY, C. D. The relationship between resource control, association with females and male weapon size in a male dominance insect. **Ethology**, 112, n. 4, p. 362-369, 2006.
- KEMP, D. J. Female butterflies prefer males bearing bright iridescent ornamentation. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 274, n. 1613, p. 1043-1047, 2007.
- KLAUS, S. P.; FITZSIMMONS, L. P.; PITCHER, T. E.; BERTRAM, S. M. Song and sperm in crickets: a trade-off between pre-and post-copulatory traits or phenotype-linked fertility? **Ethology**, 117, n. 2, p. 154-162, 2011.
- KOSKIMÄKI, J.; RANTALA, M. J.; TASKINEN, J.; TYNKKYNEN, K. *et al.* Immunocompetence and resource holding potential in the damselfly, *Calopteryx virgo* L. **Behavioral Ecology**, 15, n. 1, p. 169-173, 2004.
- KUCHTA, S. R.; SVENSSON, E. I. Predator-mediated natural selection on the wings of the damselfly *Calopteryx splendens*: differences in selection among trait types. **The American Naturalist**, 184, n. 1, p. 91-109, 2014.
- LOCATELLO, L.; POLI, F.; RASOTTO, M. B. Tactic-specific differences in seminal fluid influence sperm performance. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 280, n. 1755, p. 20122891, 2013.
- LOCATELLO, L.; RASOTTO, M.; EVANS, J.; PILASTRO, A. Colourful male guppies produce faster and more viable sperm. **Journal of evolutionary biology**, 19, n. 5, p. 1595-1602, 2006.
- LOYAU, A.; GOMEZ, D.; MOUREAU, B.; THÉRY, M. *et al.* Iridescent structurally based coloration of eyespots correlates with mating success in the peacock. **Behavioral Ecology**, 18, n. 6, p. 1123-1131, 2007.
- LÜPOLD, S.; JIN, L.; LIAO, W. B. Population density and structure drive differential investment in pre-and postmating sexual traits in frogs. **Evolution**, 71, n. 6, p. 1686-1699, 2017.
- MALO, A. F.; ROLDAN, E. R.; GARDE, J.; SOLER, A. J. *et al.* Antlers honestly advertise sperm production and quality. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 272, n. 1559, p. 149-157, 2005.
- MARDEN, J. H.; ROLLINS, R. A. Assessment of energy reserves by damselflies engaged in aerial contests for mating territories. **Animal Behaviour**, 48, n. 5, p. 1023-1030, 1994.
- MARDEN, J. H.; WAAGE, J. K. Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. **Animal Behaviour**, 39, n. 5, p. 954-959, 1990.
- MARTINEZ-LENDECH, N.; GOLAB, M. J.; OSORIO-BERISTAIN, M.; CONTRERAS-GARDUNO, J. Sexual signals reveal males' oxidative stress defences: Testing this hypothesis in an invertebrate. **Functional Ecology**, 32, n. 4, p. 937-947, 2018.

- MIGUEL, T. B.; CALVÃO, L. B.; VITAL, M. V. C.; JUEN, L. A scientometric study of the order Odonata with special attention to Brazil. **International Journal of Odonatology**, 20, n. 1, p. 27-42, 2017.
- MILLER, P. Mechanisms of sperm removal and sperm transfer in *Orthetrum coerulescens* (Fabricius)(Odonata: Libellulidae). **Physiological entomology**, 15, n. 2, p. 199-209, 1990.
- MILLER, P. The structure and function of the genitalia in the Libellulidae (Odonata). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 102, n. 1, p. 43-73, 1991.
- MØLLER, A.; JENNIONS, M. How important are direct fitness benefits of sexual selection? **Naturwissenschaften**, 88, n. 10, p. 401-415, 2001.
- NAKAHARA, M.; TSUBAKI, Y. Sperm mortality, insemination and fertilization in the damselfly *Ischnura senegalensis*: comparisons between wild and inbred populations. **Journal of ethology**, 26, n. 1, p. 145-151, 2008.
- ORR, A. Territorial and courtship displays in Bornean Chlorocyphidae (Zygoptera). **Odonatologica**, 25, n. 2, p. 119-141, 1996.
- OSORIO, D.; VOROBYEV, M. A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. **Vision research**, 48, n. 20, p. 2042-2051, 2008.
- PARKER, G. A. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. **Biological Reviews**, 45, n. 4, p. 525-567, 1970.
- PARKER, G. A. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. **Journal of theoretical Biology**, 47, n. 1, p. 223-243, 1974.
- PARKER, G. A. Sperm competition games: raffles and roles. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, 242, n. 1304, p. 120-126, 1990.
- PARKER, G. A.; LESSELLS, C. M.; SIMMONS, L. W. Sperm competition games: a general model for precopulatory male–male competition. **Evolution: International Journal of Organic Evolution**, 67, n. 1, p. 95-109, 2013.
- PAULSON, D.; SCHORR. World Odonata List. **University of Puget Sound, Slater Museum of Natural History**. 2020. Disponível em <https://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/world-odonata-list2/> Acesso em: 25.set.2020
- PENN, D. J.; SZÁMADÓ, S. The Handicap Principle: how an erroneous hypothesis became a scientific principle. **Biological Reviews**, 95, n. 1, p. 267-290, 2020.
- PESTANA, G. C.; CAROMANO, T. G.; FERREIRA, R. G. Sexual ornamentation triggers rival aggressiveness in the Neotropical damselfly *Hetaerina longipes* (Odonata: Calopterygidae). **Odonatologica**, 47, n. 1-2, p. 121, 2018.

- PETRIE, M.; HALLIDAY, T. Experimental and natural changes in the peacock's (*Pavo cristatus*) train can affect mating success. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 35, n. 3, p. 213-217, 1994.
- PETRIE, M.; TIM, H.; CAROLYN, S. Peahens prefer peacocks with elaborate trains. **Animal Behaviour**, 41, n. 2, p. 323-331, 1991.
- PIZZARI, T.; CORNWALLIS, C. K.; FROMAN, D. P. Social competitiveness associated with rapid fluctuations in sperm quality in male fowl. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 274, n. 1611, p. 853-860, 2007.
- PLAISTOW, S.; SIVA-JOTHY, M. T. Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, 263, n. 1374, p. 1233-1239, 1996.
- POMIANKOWSKI, A.; IWASA, Y. Runaway ornament diversity caused by Fisherian sexual selection. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 95, n. 9, p. 5106-5111, 1998.
- R. CORE TEAM. R: A Language and Environment for Statistical Computing. 2019.
- RAIHANI, G.; SERRANO-MENESES, M. A.; CORDOBA-AGUILAR, A. Male mating tactics in the American rubyspot damselfly: territoriality, nonterritoriality and switching behaviour. **Animal Behaviour**, 75, p. 1851-1860, 2008.
- RIVAS-TORRES, A.; OUTOMURO, D.; LORENZO-CARBALLA, M. O.; CORDERO-RIVERA, A. The evolution and diversity of intra-male sperm translocation in Odonata: a unique behaviour in animals. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 73, n. 5, p. 9, 2019.
- ROBERTSON, K. A.; MONTEIRO, A. Female *Bicyclus anynana* butterflies choose males on the basis of their dorsal UV-reflective eyespot pupils. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 272, n. 1572, p. 1541-1546, 2005.
- ROWE, L.; HOULE, D. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, 263, n. 1375, p. 1415-1421, 1996.
- SARFATY, A.; PRUETT-JONES, S. Coloration indicates body size in *Calopteryx maculata* (Odonata: Calopterygidae). **International Journal of Odonatology**, 13, n. 2, p. 167-180, 2010.
- SATO, H.; HIRAMATSU, K. MATING-BEHAVIOR AND SEXUAL SELECTION IN THE AFRICAN BALL-ROLLING SCARAB *KHEPHER-PLATYNOTUS* (BATES) (COLEOPTERA, SCARABAEIDAE). **Journal of Natural History**, 27, n. 3, p. 657-668, 1993.
- SCHULTZ, T. D.; FINCKE, O. M. Structural colours create a flashing cue for sexual recognition and male quality in a Neotropical giant damselfly. **Functional Ecology**, 23, n. 4, p. 724-732, 2009.

- SHELDON, B. C. Male phenotype, fertility, and the pursuit of extra-pair copulations by female birds. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, 257, n. 1348, p. 25-30, 1994.
- SIMMONS, L. W.; DENHOLM, A.; JACKSON, C.; LEVY, E. *et al.* Male crickets adjust ejaculate quality with both risk and intensity of sperm competition. **Biology Letters**, 3, n. 5, p. 520-522, 2007.
- SIMMONS, L. W.; LÜPOLD, S.; FITZPATRICK, J. L. Evolutionary trade-off between secondary sexual traits and ejaculates. **Trends in ecology & evolution**, 32, n. 12, p. 964-976, 2017.
- SIVA-JOTHY, M. Male wing pigmentation may affect reproductive success via female choice in a calopterygid damselfly (Zygoptera). **Behaviour**, 136, n. 10-11, p. 1365-1377, 1999.
- SIVA-JOTHY, M. T.; TSUBAKI, Y. Sperm competition and sperm precedence in the dragonfly *Nanophya pygmaea*. **Physiological Entomology**, 19, n. 4, p. 363-366, 1994.
- SIVA-JOTHY, M. T. A mechanistic link between parasite resistance and expression of a sexually selected trait in a damselfly. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, 267, n. 1461, p. 2523-2527, 2000.
- STEELE, R. H. Courtship feeding in *Drosophila subobscura*. II. Courtship feeding by males influences female mate choice. **Animal Behaviour**, 34, n. 4, p. 1099-1108, 1986.
- SVENSSON, E. I.; WALLER, J. T. Ecology and sexual selection: evolution of wing pigmentation in calopterygid damselflies in relation to latitude, sexual dimorphism, and speciation. **The American Naturalist**, 182, n. 5, p. E174-E195, 2013.
- TAMARA MONTROSE, V.; EDWIN HARRIS, W.; MOORE, A.; MOORE, P. Sperm competition within a dominance hierarchy: investment in social status vs. investment in ejaculates. **Journal of evolutionary biology**, 21, n. 5, p. 1290-1296, 2008.
- TEDORE, C.; JOHNSEN, S. Visual mutual assessment of size in male *Lyssomanes viridis* jumping spider contests. **Behavioral Ecology**, 26, n. 2, p. 510-518, 2015.
- THOMPSON, D. J. On the biology of the damselfly *Nososticta kalumburu* Watson & Theischinger (Zygoptera: Protoneuridae). **Biological Journal of the Linnean Society**, 40, n. 4, p. 347-356, 1990.
- TIBBETTS, E. A.; DALE, J. A socially enforced signal of quality in a paper wasp. **Nature**, 432, n. 7014, p. 218-222, 2004.
- TSUCHIYA, K.; HAYASHI, F. Factors affecting sperm quality before and after mating of calopterygid damselflies. **PloS one**, 5, n. 3, p. e9904, 2010.
- VAN BUSKIRK, J. Establishment and organization of territories in the dragonfly *Sympetrum rubicundulum* (Odonata: Libellulidae). **Animal behaviour**, 34, n. 6, p. 1781-1790, 1986.

- VANDERSAL-JENSEN, N. D.; CREWS, S. C.; GILLESPIE, R. G. Is love in the air or at first sight? Mate finding cues used by sympatric male velvet ants (Hymenoptera: Mutillidae). **Invertebrate Biology**, 135, n. 3, p. 200-210, 2016.
- VILELA, D. S.; TOSTA, T. A.; RODRIGUES, R. R.; DEL-CLARO, K. *et al.* Colours of war: visual signals may influence the outcome of territorial contests in the tiger damselfly, *Tigriagrion aurantinigrum*. **Biological Journal of the Linnean Society**, 121, n. 4, p. 786-795, 2017.
- WAAGE, J. Sperm displacement by two libellulid dragonflies with disparate copulation durations (Anisoptera). **Odonatologica**, 15, n. 4, p. 429-444, 1986.
- WAAGE, J. K. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. **Science**, 203, n. 4383, p. 916-918, 1979.
- WAAGE, J. K. Evidence for widespread sperm displacement ability among Zygoptera (Odonata) and the means for predicting its presence. **Biological Journal of the Linnean Society**, 28, n. 3, p. 285-300, 1986.
- WAITT, C.; GERALD, M. S.; LITTLE, A. C.; KRAISELBURD, E. Selective attention toward female secondary sexual color in male rhesus macaques. **American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists**, 68, n. 7, p. 738-744, 2006.
- WALTHER, B. A.; CLAYTON, D. H. Elaborate ornaments are costly to maintain: evidence for high maintenance handicaps. **Behavioral Ecology**, 16, n. 1, p. 89-95, 2005.
- WEBSTER, M. S.; LIGON, R. A.; LEIGHTON, G. M. Social costs are an underappreciated force for honest signalling in animal aggregations. **Animal Behaviour**, 143, p. 167-176, 2018.
- WEISS, S. L. Reproductive signals of female lizards: pattern of trait expression and male response. **Ethology**, 108, n. 9, p. 793-813, 2002.
- WEISS, S. L. Female-specific color is a signal of quality in the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*). **Behavioral Ecology**, 17, n. 5, p. 726-732, 2006.
- WICKHAM, H. **ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis**. Springer-Verlag New York, 2016.
- WITTKOPP, P. J.; BELDADE, P., Development and evolution of insect pigmentation: genetic mechanisms and the potential consequences of pleiotropy. **Elsevier**. 65-71, 2009.
- YASUDA, C.; TAKESHITA, F.; WADA, S. Assessment strategy in male–male contests of the hermit crab *Pagurus middendorffii*. **Animal Behaviour**, 84, n. 2, p. 385-390, 2012.
- ZAHAVI, A. Mate selection—a selection for a handicap. **Journal of theoretical Biology**, 53, n. 1, p. 205-214, 1975.

ZAHAVI, A. On the definition of sexual selection, Fisher's model, and the evolution of waste and of signals in general. **Animal Behaviour**, 1991.