

Universidade Federal de Juiz de Fora  
Pós-Graduação em Ciências Biológicas  
Mestrado em Biodiversidade e Conservação da Natureza

Angie Zuleidi Amezquita Mayorquin

**Análise da personalidade entre machos e fêmeas da vespa social *Polistes  
versicolor* (Olivier, 1791)**

Juiz de Fora  
2020

Angie Zuleidi Amezquita Mayorquin

**Análise da personalidade entre machos e fêmeas da vespa social *Polistes  
versicolor* (Olivier, 1791)**

Dissertação apresentada ao Colegiado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza, área de concentração em comportamento, ecologia e sistemática da Universidade Federal de Juiz de Fora como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Conservação da Natureza.

Orientador: Prof. Dr. Fabio Prezoto

Juiz de Fora

2020

Ficha catalográfica elaborada através do programa de geração automática da Biblioteca Universitária da UFJF, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Mayorquin, Angie Zuleidi.

Análise da personalidade entre machos e fêmeas da vespa social *Polistes versicolor* (Olivier, 1791) / Angie Zuleidi Mayorquin. -- 2020. 32 f.

Orientador: Fabio Prezoto

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas: Comportamento Animal, 2020.

1. Síndromes comportamentais. 2. vespa de papel. 3. ousadia. I. Prezoto, Fabio , orient. II. Título.

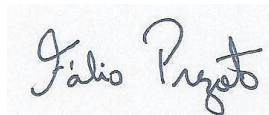
Angie Zuleidi Amezquita Mayorquin

**Análise da personalidade entre machos e fêmeas da vespa social *Polistes  
versicolor* (Olivier, 1791)**

Dissertação apresentada ao Colegiado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza, área de concentração em comportamento, ecologia e sistemática da Universidade Federal de Juiz de Fora como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Conservação da Natureza.

Aprovada em 15 de Abril de 2020

BANCA EXAMINADORA



---

Prof. Dr. Fabio Prezoto (Orientador)  
Universidade Federal de Juiz de Fora

---

Prof<sup>ª</sup>. Dra. Mariana Monteiro  
Faculdade Pitagoras

---

Prof. Dr. Bruno Barbosa  
Universidade Federal de Juiz de Fora

A minha família que sempre acredito em mim, me apoio tanto emocional como financeiramente, fazendo possível outro passo no meu caminho, quero vocês, isto é, por vocês e para vocês.

## **AGRADECIMENTOS**

A meus pais pelo apoio constante, pelas forças que deram para mim nos momentos mais difíceis nestes dois anos, dando um abraço no meu coração desde a tela do celular. Por sempre acreditar em mim, espero deixar eles muito orgulhosos e continuar este caminho honrando-os, este mestrado é dedicado para eles.

A meus irmãos, sempre lembro de vocês e sei que vão ser muito grandes nas suas vidas, estou muito orgulhosa de vocês.

A meu orientador por aceitar este novo reto de ter uma estrangeira como sua orientada, por me apoiar, me guiar nas distintas tentativas de projetos e nas diferentes fases deste mestrado, principalmente por ser muito amável e fazer muito mais leve minha moradia em este outro país.

A professora Aline por nos dar uma grande guia neste novo assunto para nós, a personalidade, saindo de sua zona de conforto e se arriscando a estudar isto em vespas.

Aos colegas de laboratório, pela amabilidade.

A Elisa, por me dar uma guia no começo da minha moradia em Brasil.

A Samuel por este último ano, com que pude compartilhar mis angústias do mestrado e nossos gostos pelas vespas e as abelhas.

Aos meus colegas de mestrado, por ser tão legais, adorei conhecer vocês, por tanta amabilidade e alegria.

A Antônio por me ajudar, ser meu amigo e me chamar em vários roles, foi uma grande ajuda ao estar morando em outro país. Todo o melhor para vc.

A Wladimir e Edilsa, pelo papo de cada tarde acompanhado de café e pão com manteiga, pela amabilidade em todos estes dois anos, por ser meus pais adotivos brasileiros, me ensinar português, se preocupar e me ajudar em cada momento, são uns ótimos pais de estrangeiros.

A Marcos, a luz que apareceu no final deste caminho que faz meus dias mais leves e mais interessantes, vou te lembrar por sempre.

A família de Marcos, por me acolher tão amavelmente nestes últimos meses e fazer me sentir como outro membro da família, por me alimentar, e me fazer sentir como outra filha mais. Ficarei sempre agradecida.

Aos professores por todas as coisas aprendidas.

As secretarias da Pós-graduação pela grande ajuda e amabilidade quando precisava.

A coordenação da pós-graduação.

A Diretoria de Relações Internacionais pela ajuda diligente no processo de visto.

A UFJF e o Brasil pela oportunidade para fazer meu mestrado.

Aos órgãos financiadores do projeto, FAPEMIG.

## SUMARIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>7</b>
<b>2</b>	<b>REVISÃO DE LITERATURA.....</b>	<b>9</b>
2.1	PERSONALIDADE EM VESPAS.....	9
2.2	DIFERENCIAS EM PERSONALIDADE ENTRE FÊMEAS E MACHOS....	10
2.3	MACHOS EM INSETOS SOCIAIS.....	11
<b>3</b>	<b>ANÁLISE DA PERSONALIDADE ENTRE MACHOS E FÊMEAS DA</b>	
	<b>VESPA SOCIAL <i>Polistes versicolor</i> (OLIVIER, 1791) .....</b>	<b>13</b>
	<b>REFERENCIAS.....</b>	<b>29</b>



## 1 INTRODUÇÃO GERAL

As diferenças comportamentais individuais em animais (personalidade) são estáveis no tempo e estão correlacionadas ao longo do tempo e contextos, o que indica uma alta estruturação. Também é comum em populações e acontece em diversas espécies animais. Estas características foram as que levaram a personalidade de ser só ruído em estudos passados a ser um dos pontos de foco nos últimos dez anos (DALL; HOUSTON; MCNAMARA, 2004; WOLF; WEISSING, 2012).

A personalidade e as síndromes comportamentais (dois ou mais comportamentos correlacionados ao longo de contextos) estão relacionados com a mortalidade e a fecundidade dos indivíduos, estas, características importantes no fitness. Sendo de grande importância no estudo das diferenças comportamentais individuais em áreas como a ecologia, etologia e evolução (JANDT et al., 2014; SIH; BELL; JOHNSON, 2004; WOLF; WEISSING, 2012).

*Polistes* é um gênero de vespas eusociais primitivas, consideradas como um modelo ideal para abordar perguntas fundamentais sobre a evolução e mantimento do comportamento de dominação em animais e também na avaliação de predições teóricas da evolução social (JANDT; TIBBETTS; TOTH, 2014). Por esta razão é de importância o entendimento da sua evolução e de cada uma das características que estão relacionadas com seu fitness, como a personalidade.

Os machos em insetos sociais são pouco estudados, sendo as fêmeas o foco principal nos estudos em himenópteros sociais, já que realizam a maioria dos trabalhos na colônia. Apesar disso, os machos passam uma parte de seu genoma a seguinte geração, fazendo importante também o estudo de suas características de história de vida como sobrevivência e reprodução, e traços relacionados que ajudem entender suas pressões de seleção, como a personalidade (ALCOCK et al., 1978; BEANI et al., 2014).

Neste trabalho se avaliou a personalidade, síndrome comportamentais e diferenças entre machos e fêmeas da vespa eusocial primitiva *Polistes versicolor* (Olivier, 1791) o que ajudará a um maior entendimento das diferenças em constância e variação de tipos de personalidade em machos e fêmeas, ajudado entender também os possíveis mecanismos detrás da seleção dos diferentes tipos de personalidade, como é

mostrado em outros trabalhos (DAHLBOM et al., 2011). Também traz conhecimento da até agora desconhecida personalidade em machos em insetos sociais.

## 2 REVISÃO DE LITERATURA

A personalidade tem tomado o interesse dos pesquisadores nos últimos anos, devido a sua baixa plasticidade em indivíduos, sua distribuição não aleatória em populações, e suas possíveis consequências evolutivas, o que faz dele de um tema excelente de pesquisa em vespas sociais.

### 2.1 PERSONALIDADE EM VESPAS

A personalidade, diferenças individuais em comportamentos consistentes através do tempo e de contextos, e a síndrome comportamental, dois ou mais comportamentos consistentes e/ou correlacionados através de várias situações. Frequentemente se distribuem de maneira não aleatória, o que indicaria que está baixo forças de seleção e tem consequências ecológicas e evolutivas. Estas diferenças evolutivas podem influenciar em como as populações respondem às mudanças, por isto é de grande importância a compreensão dos mecanismos que fazem que a variação se mantenha, e como estas interatuam com outros traços que poderiam ser selecionados em conjunto mantendo a diversidade (DALL; HOUSTON; MCNAMARA, 2004). Tem sido estudados várias dimensões do comportamento que podem influir no fitness dos indivíduos numa população, entre estas, a agressividade, a exploração e a ousadia ou timidez, as mais estudadas. Onde indivíduos que são constantemente mais ousados numa população, em ambientes seguros com poucas ameaças, serão favorecidos ao chegar primeiro ao lugar de alimentação e a copula com uma fêmea, mas não serão avantajados em ambientes de perigo, já que possivelmente serão os primeiros a mercê dum predador (JANDT et al., 2014).

Os trabalhos em personalidade em vespas sociais são poucos. Um dos primeiros foi o de WRIGHT *et al.* (2017), o qual mediu a ousadia, agressividade e exploração de 32 vespas fundadoras de *Polistes metricus* Say 1831, comparando estes traços de personalidade com características que podem ajudar no fitness da colônia. Encontrando que as vespas fundadoras mais ousadas, permaneciam mais tempo no ninho fazendo guardiã, produziam mais obreiras e estas, ao mesmo tempo, tendiam permanecer mais tempo no ninho ante uma ameaça. As menos exploradoras produzem colônias que podem responder melhor a encontros com predadores. Mostrando como a personalidade individual das vespas fundadoras pode modelar a

personalidade da futura colônia. O estudo de WRIGHT *et al.* (2018) centrou-se nas diferenças comportamentais individuais e nas suas correlações em vespas fundadoras de *P. metricus*, medindo ousadia, agressividade, exploração e atividade, encontrando evidencia de variação em personalidade e síndromes comportamentais, embora alguns destes traços não tenham se medido em testes separados, podendo dar dados defeituosos.

WRIGHT *et al.*, (2019a), examinou se as diferenças individuais ou o número de fundadoras influenciam a história de vida relacionada com produtividade da colônia. Encontrando que as colônias mais produtivas estavam mais relacionadas com o número de fundadoras do que com a ousadia da fundadora. Posteriormente se encontrou que vespas fundadoras mais ousadas e grandes davam lugar a colônias maiores em condições de campo (WRIGHT *et al.*, 2019b). Finalmente se avalio a competência de rejeitar ovos externos, encontrando que em *Polistes dominula* (Christ 1791) relacionava-se com a ousadia e a baixa capacidade de resposta olfativa, mas em *P. metricus* foi relacionado com uma alta aptidão olfativa (WRIGHT *et al.*, 2019c).

## 2.2 DIFERENCIAS EM PERSONALIDADE ENTRE FÊMEAS E MACHOS

As fêmeas e machos estão sob distintas pressões de seleção, devido a que seus roles ecológicos são distintos. Por exemplo, na ave *Parus major* (Linnaeus 1758), os machos se vêm maiormente afetados pela competência de território e as fêmeas pelo do alimento. As fêmeas com exploração mais rápida, caracterizadas também por uma alta agressividade, sobrevivem melhor em anos fracos devido a que são melhores competidoras na hora de obter recursos. Ao contrário dos machos, onde indivíduos mais lentos e menos agressivos melhoram seu fitness em anos pobres, devido a que tem muito mais território livre e pouca competência, e indivíduos mais agressivos poderiam ser agressivos demais na hora da copula sendo desvantajoso (DINGEMANSE *et al.*, 2004).

Em vários animais tem se encontrado diferencias entre sexos na personalidade e na sua consistência. Na ave *Taeniopygia guttata* (Vieillot, 1817), os machos foram mais consistentemente exploratórios do que as fêmeas, e mais consistentes em contextos sociais e não sociais, e também se observo que os dois sexos influenciavam do mesmo jeito na personalidade de seus companheiros (SCHUETT; DALL, 2009). No

lagarto *Sceloporus aeneus* Wiegmann 1828, fêmeas e machos tiveram personalidades diferentes na temporada de reprodução, sendo os machos muito mais ativos e ousados do que as fêmeas, as quais tenderam ser mais cautelosas, a agressividade foi similar entre sexos, e as fêmeas tiveram mais consistência no comportamento (RANGEL-PATIÑO et al., 2018).

### 2.3 MACHOS EM INSETOS SOCIAIS

A eusociabilidade em insetos, caracterizada pelo cuidado parental das crias, a sobreposição de gerações e a presença de castas reprodutivas, é executada exclusivamente pelo sexo feminino, característica proveniente de suas antecessoras, fêmeas solitárias, as quais também são as encarregadas do cuidado parental da prole. As fêmeas reprodutivas e machos emergem na cima ou ao final do desenvolvimento das colônias, as fêmeas saem do ninho para se acasalar e posteriormente começar outro ninho, mas o macho morre depois do primeiro acasalamento (BEANI et al., 2014). Fazendo que se perda o interesse geral na pesquisa dos machos.

Os machos em insetos sociais têm variedade de estratégias que podem ser utilizadas para encontrar fêmeas para uma copula sucedida, este seria um dos fatores que favoreceria à variabilidade de personalidade. ALCOCK *et al.* (1978) descreveu algumas destas estratégias baseado em observações por acaso de variados machos em insetos sociais, estas se classificam basicamente em dois, busca passiva e ativa. A busca passiva de fêmeas, realizaram-se em áreas perto de ninhos, aguardando a emergência das fêmeas para tentativas de copulas, em alguns casos observaram-se copulas com fêmeas irmãs no ninho (GIANNOTTI, 2004; SINZATO; PREZOTO; DEL-CLARO, 2003), outro estudo mostra que o interesse sexual do macho pelas fêmeas não foi afetado pelo parentesco com elas (DE SOUZA et al., 2017a). Outra forma de busca passiva, é a marcação de landmarks visíveis e/ou cheirosos de feromonas que poderão atrair a fêmea, colocados em áreas abertas e próximas a lugares de forrageio, para posteriormente ficar aguardando pela chegada de alguma fêmea. A busca ativa se realiza nas zonas de forrageio das fêmeas, buscando em flores e plantas onde possivelmente encontrarão uma fêmea para copular (ALCOCK et al., 1978).

Para o acasalamento onde os machos desempenham um papel importante, eles precisam de habilidades cognitivas e estratégias alternativas, as quais é resultado de

diferentes forças seletivas como seleção individual, de parentesco, grupal e sexual, atuando entre espécies e em fêmeas e machos, sendo de grande importância seu estudo (BEANI et al., 2014). Algumas destas habilidades tem se encontrado em machos de vespas sociais, por exemplo, machos de *Polistes fuscatus* (Fabricius, 1793) tinham uma capacidade de aprendizado igual do que as fêmeas, mas isto era utilizado em aptidões cognitivas específicas, como aprendizagem de cores (DESJARDINS; TIBBETTS, 2018).

Em *Vespa velutina nigrithorax* Buysson 1905, os machos são atraídos para fêmeas maiores e com maior armazenamento de gordura, diferenciando deste jeito, fêmeas reprodutivas, das obreiras e as não reprodutivas (CAPPA et al., 2018), isto suportado pelo estudo em *P. dominula* onde os machos preferiam vespas reprodutivas do que fêmeas da casta obreira (CAPPA et al., 2013). Os machos *P. fuscatus* e *P. metricus* conseguiam diferenciar as fêmeas da sua espécie das de outra espécie, apesar de que tiveram 10% de tentos de copula com fêmeas da espécie contrária (MILLER et al., 2018). Em *P. dominula* os machos avaliaram através de marcas de qualidade (manchas regulares e irregulares) a capacidade de luta e assim deste jeito agrediam ao oponente, mostrando as diferentes habilidades que tem que desenvolver os machos na hora da competência (DE SOUZA et al., 2017).

Uma grande dificuldade para o estudo dos machos em vespas sociais é o pouco tempo que os machos permanecem no ninho antes de sair na busca de uma fêmea, em vespas registrou-se para *Polistes lanio lanio* (Fabricius, 1775) uma média de 10,5 dias de permanência no ninho (GIANNOTTI; MACHADO, 1994) e *Polistes ferreri* Saussure 1853 esteve  $8 \pm 3$  dias (SINZATO et al., 2003). Se especula que este tempo o utilizam para amadurecer seu sistema reprodutor, e para aprender onde ficam os sítios de forrageio das fêmeas, o que utilizaram posteriormente para a busca duma copula (GIANNOTTI, 2004). Somado a isto em zonas tropicais a produção de machos é assíncrono permitindo que uma boa parte do ano esteja-se produzindo machos para a copula (GIANNOTTI; MACHADO, 1994), fazendo-se também mais difícil seu encontro.

### **3 ANÁLISE DA PERSONALIDADE ENTRE MACHOS E FÊMEAS DA VESPA SOCIAL *Polistes versicolor* (OLIVIER, 1791)**

Angie Zuleidi Mayorquin<sup>1</sup>, Fabio Prezoto<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratório de Ecologia Comportamental e Bioacústica- LABEC, Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, Brazil

Corresponding author: Angie Zuleidi Mayorquin - [azamezquitam@unal.edu.co](mailto:azamezquitam@unal.edu.co)

### 3.1 RESUMO

Neste trabalho se avaliaram as diferenças individuais comportamentais consistentes numa população (personalidade animal), a presença de síndromes comportamentais (dois ou mais comportamentos correlacionados), estes, traços de relevância evolutiva, relacionados com sobrevivência e reprodução características de importância para o fitness do indivíduo; e por último estudamos as diferenças comportamentais entre machos (N=17) e fêmeas (N=13) na vespa eusocial primitiva *Polistes versicolor*. Fizemos três testes com quatro repetições, dois avaliando ousadia, observando a resposta comportamental individual frente a um modelo de potencial predador (PP) e outro frente a um objeto Novo (ON); e o último avaliando exploração numa arena labirinto. Uma análise de repetitividade mostrou que, os testes de ousadia (ON) e o de exploração tiveram consistência. A análise de componentes principais mostrou diferenças comportamentais individuais nos dois testes de ousadias e no de exploração. Teve correlação entre as duas medições de ousadia (PP e ON); e entre a ousadia (ON) e a exploração, apresentando síndromes comportamentais. As fêmeas foram em média mais ousadas e exploradoras do que os machos, mas não tiveram diferença significativa com eles, possivelmente pela alta variação nos tipos de personalidade dos machos. Registrou-se a defecação das vespas nos testes, sendo as fêmeas as que mais defecaram e ao mesmo tempo, estas defecações se correlacionaram com as duas medidas de ousadia. A defecação poderia cumprir funções de defesa, alarme ou mesmo uma resposta de estresse ante um perigo, características importantes na vida de insetos sociais, e onde as fêmeas de himenóptera tem o papel principal. Este estudo marca um precedente no estudo de personalidade nos machos de himenópteros sociais, mostrando a presença de diferenças individuais que poderiam ter consequências nas estratégias de busca de fêmeas, êxito reprodutivo e na sua sobrevivência. Por outro lado, a alta variação de tipos de personalidades em machos, comparado com as fêmeas, mostra a diferença de pressões de seleção natural sob as quais estão submetidos os dois.

**Palavras chave:** síndrome comportamental, ousadia, exploração, diferenças individuais, temperamento



### 3.2 ABSTRACT

In this work, the individual behavioral differences consistent in a population (animal personality) were evaluated, the presence of behavioral syndromes (two or more correlated behaviors), these, traits of evolutionary relevance, related to survival and reproduction characteristics of importance for the individual's fitness; and finally, we studied the behavioral differences between males (N = 17) and females (N = 13) in the primitive eusocial wasp *Polistes versicolor*. We performed three tests with four repetitions, two assessing daring, observing the individual behavioral response against a model of potential predator (PP) and another against a New object (ON); and the last one evaluating exploration in a labyrinth arena. A repeatability analysis showed that the daring tests (ON) and the exploration tests were consistent. The principal component analysis showed individual behavioral differences in the two daring tests and in the exploration tests. There was a correlation between the two daring measurements (PP and ON); and between daring (ON) and exploration, presenting behavioral syndromes. Females were, on average, more daring and exploratory than males, but there was no significant difference with them, possibly due to the high variation in male personality types. Wasp defecation was recorded in the tests, with females the ones that defecated the most and, at the same time, these defecations correlated with the two daring measures. Defecation could fulfill functions of defense, alarm or even a stress response in the face of danger, important characteristics in the life of social insects, and where the hymenoptera females have the main role. This study sets a precedent in the study of personality in the males of social hymenopterans, showing the presence of individual differences that could have consequences in the strategies of searching for females, reproductive success and in their survival. On the other hand, the high variation in personality types in males, compared to females, shows the difference in natural selection pressures under which the two are subject.

**Key words:** behavioral syndrome, boldness, exploration, individual differences, temperament

### 3.3 INTRODUÇÃO

Acreditava-se que o comportamento individual de uma população tivesse alta plasticidade e quando eles enfrentam uma nova situação ou ambiente, o indivíduo podia se comportar quase aleatoriamente. Esta ideia mudou e de grande interesse nos últimos anos, sabendo a presença de plasticidades limitadas em indivíduos de uma população, exibindo consistentemente um comportamento diferenciado (personalidade) ou dois, ou mais comportamentos diferentes correlacionados (síndromes comportamentais), em variados contextos através do tempo (JANDT et al., 2014; SIH; BELL; JOHNSON, 2004).

O estudo da personalidade ajuda a desentranhar a composição e dinâmicas dos diferentes categorias de diferenças comportamentais individuais numa população e suas consequências evolutivas e ecológicas (DALL; HOUSTON; MCNAMARA, 2004; SIH; BELL; JOHNSON, 2004). Os indivíduos são encaixados num ranking entre personalidades lentas (reativos) e rápidas (proativos), onde indivíduos proativos tendem ser mais ousados, agressivos, ativos e exploratórios, lhes permitindo uma vantagem no acesso ao alimento e na competência sexual, mas, ao mesmo tempo, ficam mais detectáveis aos predadores, possibilitando a indivíduos mais reativos se expressar (RÉALE et al., 2010). Na aranha *Pardosa milvina* (Hentz, 1844) uma composição de categorias de personalidades (ativos e sedentários) mais heterogênea na população, faz que tenham vantagem sobre populações mais homogêneas em situações de pouca abundância de presas (ROYAUTÉ; PRUITT, 2015). O que mostra como as pressões de seleção mantém a variabilidade de categorias de personalidade nas populações.

Machos e fêmeas são diferentes em variados aspectos, sua morfologia, fisiologia, cognição e comportamento, mas também seus roles ecológicos, estratégias reprodutivas e pressões de seleção são distintas (DESJARDINS; TIBBETTS, 2018; LANDE, 1980). Em insetos sociais as fêmeas são olhadas como indivíduos trabalhadores, altamente organizados e de grande cognição, ao contraste do macho que é visto só como “contêineres voadores de esperma”, “pequenas máquinas de acasalamento”, entre outras (BEANI et al., 2014; CAPPA et al., 2013; TSUJI, 1996). Longe disso em vespas, os machos têm uma capacidade similar de aprendizagem as fêmeas (DESJARDINS; TIBBETTS, 2018) , uma preferência por fêmeas maiores e de

maior armazenamento de gordura, e uma forte predileção para fêmeas reprodutivas do que obreiras, independentemente da idade ou sua saúde. Isto mostra sua capacidade de discernimento e economia de energia para aumentar seu sucesso na cópula (CAPPA *et al.*, 2013; 2018).

Apesar da importância da variação individual do comportamento para o fitness e a adaptação, a personalidade em insetos sociais ainda é uma área por explorar, enquanto ao estabelecimento de metodologias e os mecanismos baixo a manutenção da variação na população. O que ajudaria decifrar a evolução de vespas primitivamente sociais e possivelmente da eusociabilidade em insetos (JANDT *et al.*, 2014; PINTER-WOLLMAN, 2012). Em vespas têm se encontrado que as rainhas de *Polistes dominulus* (Christ, 1791) tem diferenças em personalidade, e também expressam síndromes comportamentais (WRIGHT *et al.*, 2018). Este é o primeiro estudo que avalia a personalidade e síndromes comportamentais em machos de vespas sociais e em fêmeas na etapa reprodutiva da colônia numa espécie de zonas tropicais. Por isto avaliaremos em *Polistes versicolor*: 1, os traços de personalidade através do tempo (repetitividade); 2, os traços de personalidade através de contextos; 3, a presença de síndromes comportamentais; 4, as diferenças entre machos e fêmeas.

### 3.4 METODOLOGIA

#### 3.4.1 Área de estudo e manutenção

Uma colônia em post-emergencia de *P. versicolor* com 21 machos e 13 fêmeas foi coletada no campus da Universidade Federal de Juiz de Fora - Juiz de Fora – Brasil (21°46'28.9"S, 43°22'13.8"W), área semiurbana, na temporada fria/seca de 2019 no mês de maio nas horas da manhã (7:00 a.m.) hora onde a maioria, se não todas as vespas estão no ninho, a colônia encontrava-se em fase com machos a última do ninho antes de se dispersar. Depois da coleta foram transportadas até o laboratório e deixadas num pote retangular (10 Litros) até abandonar o ninho e fazerem aglomerados (Figura 1A), típico comportamento nesta fase (BRITO *et al.*, 2017; GOBBI; NOLL; PENNA, 2006). Para a marcação utilizou-se seis cores de tinta Acrilica Fosca, em variadas combinações, no tórax e nas asas dando uma identidade

individual (DE SOUZA et al., 2012). As vespas foram anestesiadas em geladeira para este procedimento.

Foram mantidas em gaiolas de 15 cm de diâmetro por 14,8cm de altura, adequados com janelas permitindo a ventilação, com água, mel e sem proteína, já que este último é só utilizado para alimentação de larvas (Figura 1B). O transporte das vespas para arena foi realizado mediante fototropismo, deixando que a vespa caminhará sozinha a outro pote individualizando-a de suas companheiras e colocando-a dentro da arena, diminuindo qualquer dano ou perturbação maior pela manipulação.

### **3.4.2 Coleta de dados**

A análise realizou-se a 29 vespas, já que 4 machos e uma fêmea morreram no corrido das filmagens. Realizam-se quatro repetições de três testes, potencial predador (PP), objeto novo (ON) e campo aberto (CA), detalhados mais adiante, com um tempo de intervalo máximo de 55 dias entre a primeira e a última repetição. As filmagens comportamentais foram feitas entre as 9:00 e as 18:00 horas, no interior de um miniestúdio fotográfico de dimensões 32cm x 23cm x 40 cm, com luz branca, e um buraco na tampa de três centímetros de diâmetro para a filmagem dos testes, diminuindo a perturbação pelo observador e a luz exterior. Pegavam-se as vespas aleatoriamente para realizar os três testes intercaladamente, deixando as vespas já testadas em potes separados correspondente ao teste realizado pela vespa, posteriormente eram feitos os testes faltantes para cada grupo de vespas. A totalidade das filmagens de cada repetição durou entre três ou quatro dias. As arenas eram limpas com álcool a 70% depois de cada teste individual.

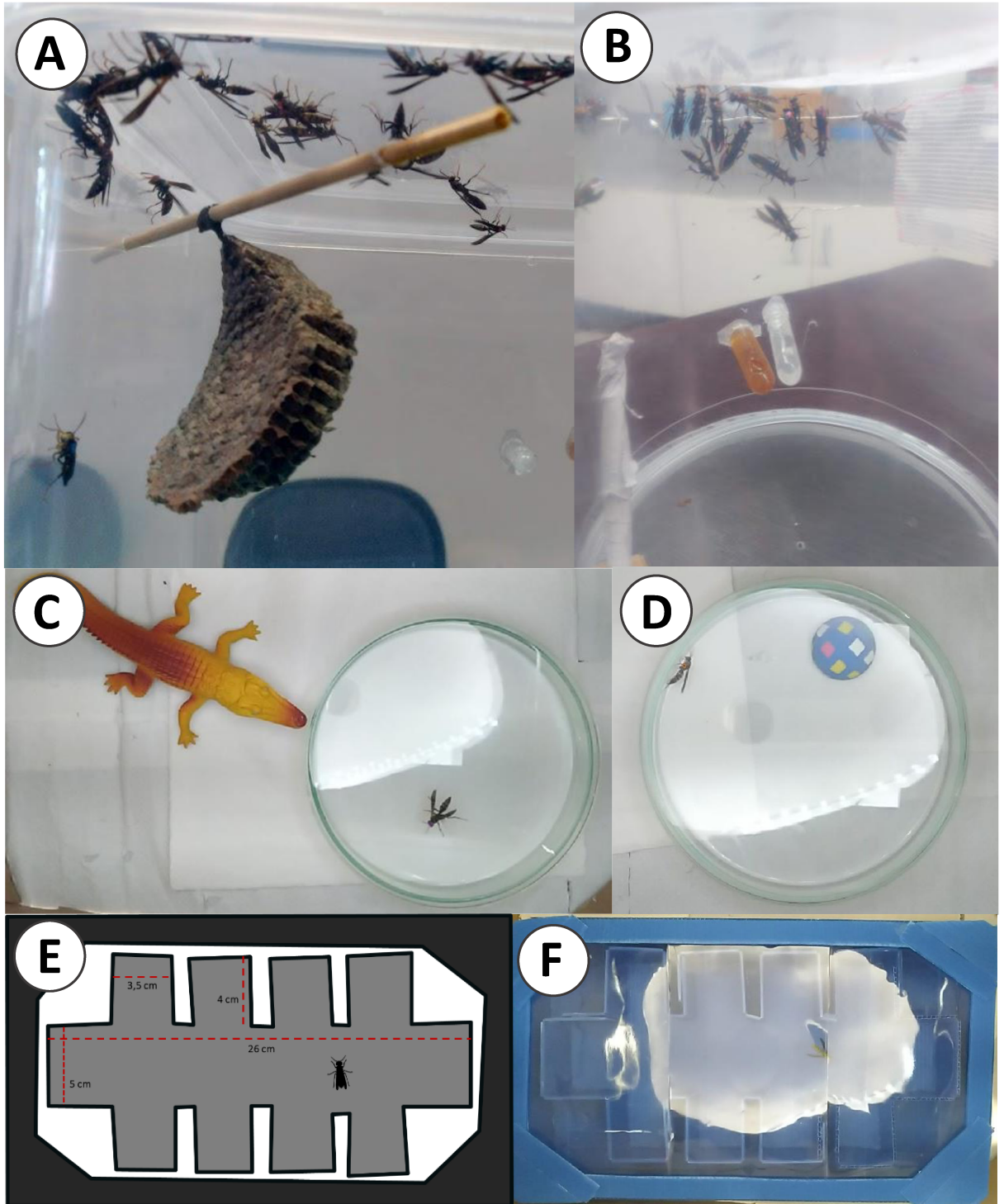
3.4.2.1 Potencial predador (PP): colocou-se a vespa na arena (placa de Petri de vidro, 14,5 cm de diâmetro), habituou-se por dois minutos e meio, pondo imediatamente depois o estímulo na parte de fora da arena para 5 minutos mais de filmagem. Este teste avalia a ousadia dos indivíduos com um *dummie* como potencial predador metodologia já utilizada em outros trabalhos, em peixes: (PIYAPONG *et al.*, 2010), pássaros: (HARRIS *et al.*, 2019; NÁCAROVÁ *et al.*, 2018). O estímulo utilizado neste trabalho foi um réptil de brinquedo de plástico (15 cm x 2 cm) (Figura 1C), conhecidos predadores de insetos. Contaram-se as abordagens feitas pela vespa à zona (radio de 2,5 cm) onde a cabeça do estímulo tocava a arena, variável de ousadia, foi medido

o tempo que ficava imóvel (s), o tempo que ficava parada fazendo autolimpeza (s) e o número de vezes que agitava as asas.

3.4.2.2 Objeto novo (ON): utilizou-se uma arena igual e realizou-se o mesmo procedimento do teste de PP. Avaliando a ousadia também, utilizou-se um objeto novo para o inseto, como tem sido utilizado em outros trabalhos (peixes: DAHLBOM *et al.*, 2011; FROST *et al.*, 2007; SUNDSTRÖM *et al.*, 2004; mamíferos: DERANGO *et al.*, 2019; FINKEMEIER *et al.*, 2019; JOLLY *et al.*, 2019). Aqui utilizamos a metade duma bola saltitante (27mm de diâmetro) de variados cores (Figura 1D) como estímulo. Abrindo rapidamente a arena, depois do tempo de habituação, se colocava a bola na margem interior da arena, deixando mais espaço livre para mobilidade e interação da vespa com o estímulo. Se tomaram as mesmas medidas do teste PP, com diferencia das abordagens, as quais eram tomadas a um centímetro do estímulo.

3.4.2.3 Campo aberto (CA): A vespa colocou-se no centro da tampa transparente de uma arena retangular (31 cm x 10 cm x 4 cm) de plástico corrugado azul (Figura 1E e 1F), fechando rapidamente a arena e colocando logo dentro do miniestudio para a filmagem de cinco minutos. Esta arena apresentava dez compartimentos (medidas apresentadas na Figura 1E), permitindo a medição da exploração livre das vespas (DESJARDINS; TIBBETTS, 2018). Contaram-se as vezes que a vespa entrou nos quartos, tomando esta como uma medida de que tão exploradora é a vespa. Tomou-se também o tempo que a vespa ficava imóvel (s), e o tempo que ficava parada fazendo autolimpeza (s).

A toma de dados das filmagens realizou-se mediante fotogramas a cada segundo no software Reconstruct versão 1.1.0,0 (FIALA, 2005), este software permite o desenho das zonas de importância para coleta de dados e a contagem dos segundos que demorava algum comportamento (fotogramas). Registrou-se no fim de cada teste individual se a vespa tinha defecado, deixando na arena uma substância líquida de cor transparente a cor café, somando o número de defecações feitas no corrido do experimento.



**Figura 1. Manutenção e testes, A.** Abandono do ninho e comportamento de aglomeração, **B.** Pote de manutenção, com janelas de ventilação e fornecimento de mel e água, **C.** Arena do teste de Potencial Predador com estímulo de um brinquedo de plástico com forma de réptil, **D.** Arena do teste de Objeto Novo, com bola saltitante colorida como estímulo **E.** Medidas da arena do teste de Campo Aberto **F.** Arena do teste de Campo Aberto.

### 3.4.3 Análise estadístico

As análises se realizaram em R, versão 3.6.2. (R CORE TEAM, 2019). Uma Análise de Componentes Principais (ACP) e de correlações exploratório foi feito na primeira repetição para determinar as variáveis que serão medidas nas outras repetições. Uma fêmea que morreu na última repetição de exploração foi inclusa no ACP feito para traços de personalidade de PP e ON, mas não foi inserido nas seguintes análises.

3.4.3.1 Repetibilidade, esta foi medida com a função *rpt* do pacote de R, *rptR* (STOFFEL; NAKAGAWA; SCHIELZETH, 2017) em cada teste para observar a constância dos dados (característica importante na personalidade) nas quatro repetições, as variáveis repostas, foram as variáveis escolhidas para cada teste e a variável aleatória foi a vespa, fazendo a análise com 1000 repetições. Posteriormente se realizou esta mesma análise para fêmeas e machos separadamente.

3.4.3.2 Traços de personalidade, com o pacote de R, *vegan* (OKSANEN et al., 2019), se realizou um ACP para cada uma das repetições dos testes PP, ON e CA, onde as variáveis com carga meia maior do primeiro componente determinaram o traço de personalidade de cada teste e, o primeiro eixo do primeiro componente, a posição de cada vespa nesse traço de personalidade (por exemplo, mais ousado ou menos ousado). No teste PP e ON, as aproximações ao estímulo, o número de agitações de asas, o tempo imóvel e de autolimpeza, foram as variáveis utilizadas para o PCA individuais. Finalmente no CA, as entradas nos quartos, o tempo imóvel e de autolimpeza, se utilizaram para a análise.

3.4.3.3 Síndromes comportamentais, multiplicaram-se por -1 os eixos que estiveram invertidos (p. ex. valores negativos para indivíduos mais ousados). Se cálculo o rango percentil de cada indivíduo com os valores dos eixos nas repetições de cada teste, homogeneizando as repetições para posteriormente calcular a média de estas. Calculando a matriz de correlação de Pearson das médias dos rangos percentis das vespas nos três testes com a função *chart.Correlation* do pacote *PerformanceAnalytics* de R (PETERSON et al., 2018), para observar se tinham síndromes comportamentais. Adicionalmente se fez outra matriz de correlações adicionando o número de defecações totais individuais nas arenas, tanto as defecações no tempo de habituação, como em presença do estímulo.

3.4.3.4 Diferencia entre fêmeas e machos, se fez uma análise de teste T com os rangos percentis com o pacote *sciplot* de R (MORALES, 2017), observando as possíveis diferenças entre fêmeas e machos em cada teste. Um teste de Wilcoxon realizou-se para ver a diferença entre fêmeas e macho na frequência de defecação nas arenas dos diferentes testes.

### 3.5 RESULTADOS

**3.5.1 Repetibilidade**, encontrou-se consistência nas repetições dos dados do teste ON ( $R = 0,356$ ,  $p = 3.61E-05$ ) e CA ( $R = 0,275$ ,  $p = 0,001$ ), a diferença do teste PP ( $R = 0,122$ ,  $p = 0,111$ ) onde não encontramos consistência significativa. Mostrando que as vespas foram mais constantes comportamentalmente num campo aberto sem estímulo e na sua resposta frente a um objeto novo abstrato do que frente a um objeto com forma de potencial predador. Por último observou-se um comportamento mais constante nos machos nos testes de PP (fêmea:  $R = 0,070$ ,  $p = 0,340$ ; macho:  $R = 0,153$ ,  $p = 0,112$ ) e ON (fêmea:  $R = 0,29$ ,  $p = 0,018$ ; macho:  $R = 0,364$ ,  $p = 0,0008$ ), enquanto em CA (fêmea:  $R = 0,289$ ,  $p = 0,019$ ; macho:  $R = 0,267$ ,  $p = 0,010$ ) a diferença entre machos e fêmeas não foi tão evidente.

**3.5.2 Traços de personalidade**, o primeiro componente dos ACP de cada repetição, utilizados para as análises de traços de personalidade e síndromes comportamentais, apresentam de 41% a 66% de importância em cada análise (Tabela 1). O traço de personalidade do teste PP, foi de ousadia frente a um estímulo em forma de potencial predador (PP), sendo os indivíduos mais ousados os que faziam mais abordagens ao estímulo, os que menos tempo levam em fazer a primeira abordagem e os que ficavam menos tempo imóveis. No teste de ON, o traço de personalidade predominante foi ousadia frente a um objeto novo (ON), onde os indivíduos mais ousados são os indivíduos que fazem mais abordagens no objeto novo, levam menos tempo em fazer a primeira abordagem e ficam menos tempo imóveis. Exploração (CA) foi o traço de personalidade obtido no teste de campo aberto (CA), sendo os indivíduos que entraram na maior quantidade de quartos os mais exploradores (Tabela 1).



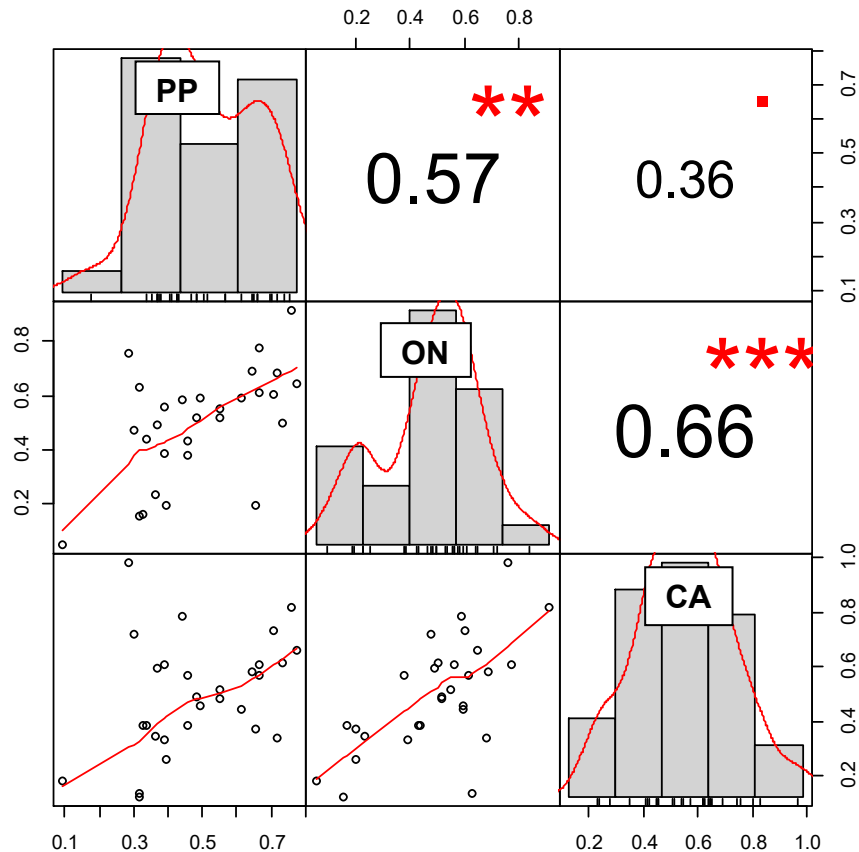
	Repetição 1	Repetição 2	Repetição 3	Repetição 4	Média
Proporção de variância PP (%)	51	57	57	52	
PP: Batimento de asas	0,353	0,428	0,368	0,173	0,330
PP: Tempo imóvel	<b>-0,526</b>	<b>-0,532</b>	<b>-0,468</b>	<b>-0,528</b>	<b>-0,513</b>
PP: Tempo autolimpeza	NA	0,298	-0,278	-0,346	-0,081
PP: Latência	<b>-0,524</b>	<b>-0,478</b>	<b>-0,538</b>	<b>-0,536</b>	<b>-0,519</b>
PP: Abordagens	<b>0,562</b>	<b>0,465</b>	<b>0,528</b>	<b>0,534</b>	<b>0,522</b>
Proporção de variância ON (%)	45	50	41	47	
ON: Batimento de asas	0,233	0,229	0,328	0,255	0,261
ON: Tempo imóvel	<b>-0,588</b>	<b>-0,597</b>	<b>-0,542</b>	<b>-0,581</b>	<b>-0,577</b>
ON: Tempo autolimpeza	0,132	NA	NA	NA	0,033
ON: Latência	<b>-0,551</b>	<b>-0,561</b>	<b>-0,531</b>	<b>-0,542</b>	<b>-0,546</b>
ON: Abordagens	<b>0,527</b>	<b>0,522</b>	<b>0,561</b>	<b>0,551</b>	<b>0,540</b>
Proporção de variância CA (%)	57	57	66	50	
CA: Tempo imóvel	0,584	0,663	0,598	0,237	0,520
CA: Tempo autolimpeza	0,361	0,212	0,552	0,659	0,446
CA: Entrada em quartos	<b>-0,727</b>	<b>-0,718</b>	<b>-0,581</b>	<b>-0,714</b>	<b>-0,685</b>

**Tabela 1** Proporção de variância e cargas das variáveis do primeiro componente das análises de ACP dos três testes nas quatro repetições. Em negrito as variáveis com a meia maior, utilizadas para determinar cada traço de personalidade. PP: Teste de Potencial Predador, ON: Teste de Objeto Novo, CA: Teste de Campo Aberto.

**3.5.3 Síndromes comportamentais**, a matriz de correlações entre traços de personalidade (Gráfica 1) mostrou que as vespas mais ousadas frente a um potencial predador (PP) são também mais ousadas frente a um objeto novo (ON) apresentando um coeficiente de correlação grande e significativo. Por outro lado, as vespas mais exploradoras (CA) foram as mais ousadas frente a um objeto novo (ON) tem uma associação grande significativa, ao contrário do que aconteceu com vespas ousadas frente a um potencial predador, as quais tiveram uma associação média não significativa (PP) com vespas exploradoras (CA).

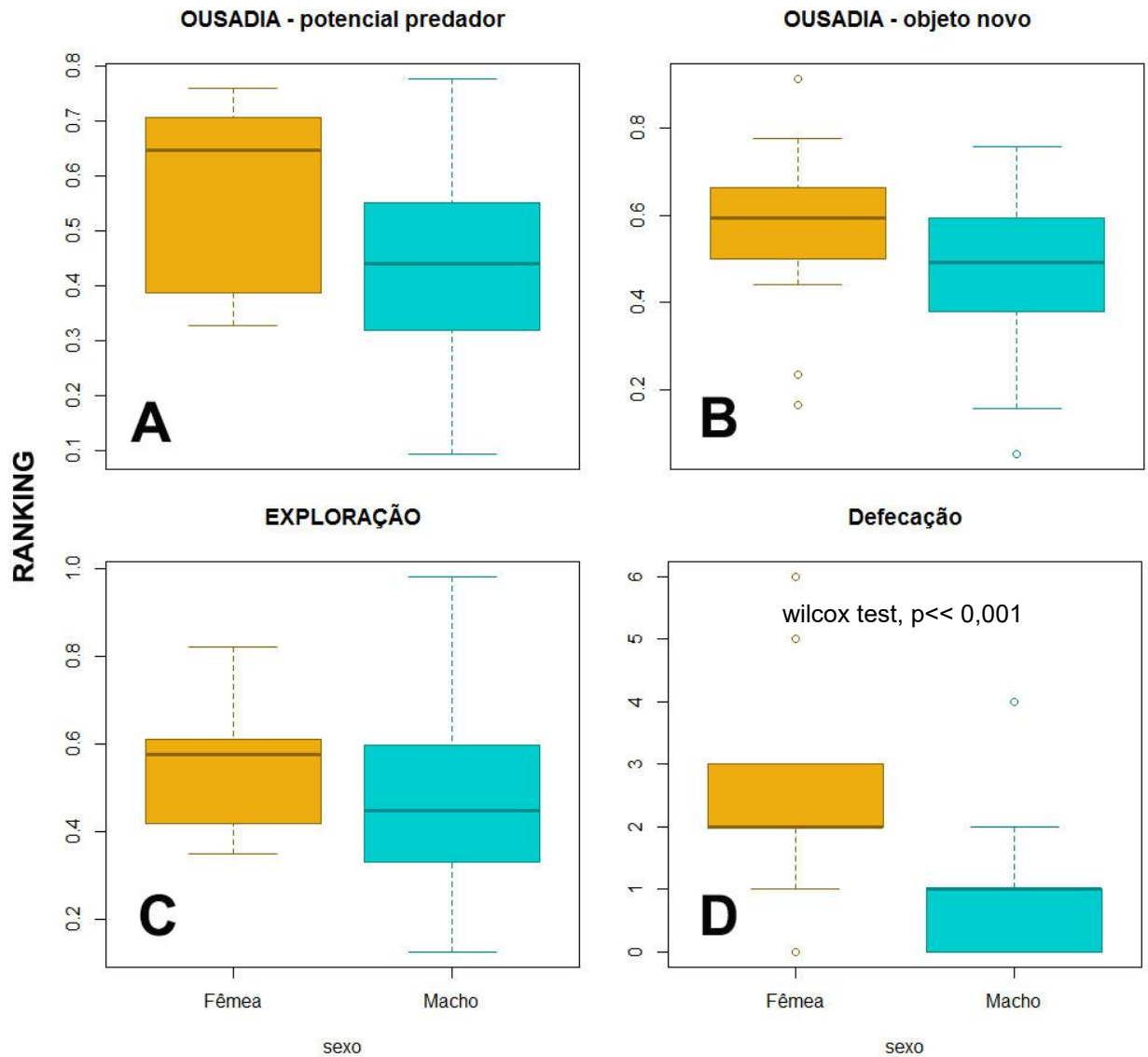
A defecação das vespas nas arenas teve uma associação média significativa com a ousadia frente a um potencial predador (PP) (Spearman=0,42,  $p < 0,01$ ) e a ousadia

frente a um objeto novo (ON) (Spearman=0,40,  $p < 0,01$ ), não teve associação com o traço de exploração (CA) (Spearman=0,31,  $p > 0,05$ ).



**Gráfica 1.** Matriz de correlações de Pearson entre traços de personalidade. Traços de personalidade; PP, ousadia frente a um estímulo em forma de potencial predador; ON, ousadia frente a um objeto novo; CA, exploração. Significância: “\*\*\*\*” = 0, “\*\*\*” = 0,001, “.” = 0,050.

**3.5.4 Diferencias entre machos e fêmeas**, em média as fêmeas foram mais ousadas frente a um potencial predador, e um objeto novo e mais exploradoras, mas estas diferencias com os machos não foram estatisticamente significativas (Gráfica 2), muito possivelmente pela alta variação de traços de personalidade dos machos. Encontraram-se diferencias significativas nas defecações entre fêmeas e machos, sendo as fêmeas as que defecaram em mais número de testes (wilcox test,  $p < 0,001$ , gráfica 2).



**Gráfica 2. Diferencia entre fêmeas e machos. A, B e C.** Diferenças entre fêmeas e machos no ranking dos três traços de personalidade através de teste t. **A.** Ousadia frente a um estímulo em forma de potencial predador (PP),  $t=1,64$ ,  $p=0,11$ ; **B.** Ousadia frente a um objeto novo (ON),  $t=1,22$ ,  $p=0,23$ ; **C.** Exploração (CA),  $t=1,18$ ,  $p=0,24$ . **D.** Diferenças entre fêmeas e machos na frequência de defecações nas arenas dos testes, através do teste de Wilcoxon.

### 3.6 DISCUSSÃO

Encontramos evidencia de personalidade e síndromes comportamentais em fêmeas, como já tinha sido encontrado em outros estudos com vespas (WRIGHT et al., 2017, 2018, 2019c, 2019a), e em machos, sendo este o primeiro trabalho que avalia a personalidade em machos de vespas sociais. Os machos em insetos sociais são pouco estudados, possivelmente por sua curta estadia no ninho depois de emergência e o pouco tempo de vida. Em *P. versicolor* estes demoram em média oito dias na colônia antes de abandoná-la para começar a busca de fêmeas para a copula (SINZATO; PREZOTO; DEL-CLARO, 2003), nesta etapa, a de reprodução, serão de vital importância características como a ousadia e a exploração, traços de personalidade avaliadas neste trabalho. Encontram-se indivíduos mais ousados (frente a um modelo de potencial predador e um objeto novo) e/ou mais exploradores do que outros, sendo estas diferenças em personalidade uma vantagem para uma futura copula, mas também a variação destas diferenças comportamentais individuais ajudarão num maior sucesso da colônia, já que indivíduos mais tímidos podem ser desvantajados em situações de alta predação e os mais ousados possivelmente serão dos primeiros que cheguem nas fêmeas (JANDT et al., 2014; SIH; BELL; JOHNSON, 2004).

A personalidade já tem sido estudada em vespas sociais (WRIGHT et al., 2017, 2018, 2019a, 2019c), a ousadia, tem sido medida com diferentes metodologias, mediante punções constantes em vespas até obrigá-las a abandonar o ninho, sendo as vespas mais ousadas as que mais tempo ficam no ninho, mas isto pode ser altamente influenciado pelo custo-benefício do desenvolvimento do ninho no momento do teste e a hierarquia da vespa (WRIGHT et al., 2018). Outro teste feito para avaliar a ousadia foi a latência para se alimentar frente a uma vespa rival, o qual dependendo da espécie pode ser influenciado pelo reconhecimento individual em vespas (TIBBETTS, 2002), ou pelo tamanho da vespa *dumie* utilizada (WRIGHT et al., 2018).

A análise dos traços de personalidade, a diferença de outros trabalhos feitos em vespas, no caso da ousadia se mediu com diferentes variáveis resposta ao estímulo (abordagens, tempo imóvel, latência, autolimpeza e batida de asas), e não com uma variável só (WRIGHT et al., 2017; 2018). No planejamento do projeto se planejou a utilização de tempo imóvel como uma variável de atividade, mas esta variável

relacionou-se com a latência e com as abordagens ao estímulo, variáveis de ousadia (Tabela 2, traço de personalidade PP e ON), interpretando esta variável de tempo imóvel como uma resposta ao estímulo, e não como um traço de personalidade independente, recomendação feita por CARTER *et al.* (2013), a qual ajudaria também a dar um maior peso de explicação no traço de personalidade de ousadia. Esta variável de tempo imóvel também esteve relacionada com o número de entradas nos quartos no traço eCA, fortalecendo assim a ideia de que não é uma variável confiável como traço de personalidade independente. Recomenda-se medir independentemente, já seja em outro teste, ou enquanto a vespa está no ninho com as outras vespas.

A repetitividade dos dados teve valores baixos mas significativos nos testes de ON e CA, e não significativos em PP, teorizamos que os valores baixos possam ser pelo tempo entre as repetições, algumas de até quase dois meses entre a primeira e a última repetição, o qual é um tempo relevante na vida dum inseto, sendo a repetitividade maior enquanto o tempo é mais curto entre repetições (SMITH; BLUMSTEIN, 2008).

WRIGHT *et al.* (2018) encontrou síndromes comportamentais entre agressividade-ousadia, e exploração-atividade, este último síndrome não confirmado, já que as medições foram tomadas no mesmo teste dando correlações mais altas do poderiam ser em realidade. Neste trabalho encontrou-se a síndrome comportamental PP - ON e eCA - ON, contrário ao encontrado por WRIGHT *et al.* (2018), o qual não teve correlação neste último síndrome. Especulamos que a ousadia frente a um objeto novo (ON), está mais relacionada com uma característica de curiosidade do indivíduo, ao contrário de PP a qual está relacionada mais a uma reação de perigo ou defesa, o que explicaria a não correlação entre exploração CA e PP em nosso estudo e também no trabalho de WRIGHT *et al.* (2018), onde as variáveis de ousadia estavam mais relacionadas com a defesa da colônia e a latência de alimentação frente a uma vespa externa, usualmente sinal de perigo.

Em mamíferos a defecação é utilizada para medir medo ou ansiedade, produzidos pelo stress (HENDERSON *et al.*, 2004; ORTET; IBÁÑEZ, 1999; VAN DIJKEN *et al.*, 1992), em insetos, como defesa (WEISS, 2006). Neste trabalho se encontrou uma correlação moderada e significativa entre defecação e os dois traços de ousadia, o

qual poderia indicar que a defecação é uma resposta defensiva ante uma possível situação de perigo ou estresse a um ambiente novo, também se encontrou que a fêmea defecou mais frequentemente do que o macho, possivelmente elas são muito mais susceptíveis ao estresse ou também pode ser um sinal de alarme para as outras vespas, precisa-se mais estudos sobre a razão deste comportamento.

A média de ousadia em PP e ON, e o traço de exploração CA foram maiores em fêmeas, provavelmente pelas diferentes atividades que tem que realizar, como a busca de alimento, de materiais, a construção do ninho, a defesa do ninho, atividades não elaboradas pelo macho. Apesar disto as diferenças entre fêmeas e machos não foram significativas, pensamos que este resultado se deve a que os machos tiveram uma maior variação nos seus traços de personalidade do que as fêmeas (Gráfica 2). Hipostenizamos que esta alta variação pode trazer vantagens para os machos e maior sucesso na colônia, já que a variabilidade nos traços de personalidade também poderia trazer variadas estratégias para a copula com fêmeas. Indivíduos menos ousados, poderiam tentar copular com fêmeas irmãs, comportamento já observado em machos (GIANNOTTI, 2004; SINZATO; PREZOTO; DEL-CLARO, 2003), e os mais ousados sairiam em busca das fêmeas externas, assim aumentariam as possibilidades de copula e em consequência, seu fitness.

### 3.7 CONCLUSÃO

Este é o primeiro trabalho que avalia e encontra diferenças de personalidade e síndromes comportamentais em machos de insetos sociais. Não encontramos diferenças significativas nos traços de personalidade entre machos e fêmeas, mostrando que os machos em insetos sociais não são indivíduos tão simples como se pensa. Isto ajuda entender como é a distribuição e constância da personalidade em machos e fêmeas, características importantes no entendimento tanto, do papel da personalidade na seleção natural, como, nos mecanismos diferenciais de seleção de cada sexo. O fato de ser um estudo numa vespa eusocial primitiva como *P. versicolor* poderia dar uma luz no entendimento da evolução da sociabilidade em insetos.

## REFERÊNCIAS

- ALCOCK, J. et al. The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 64, n. 4, p. 293–326, 1978.
- BEANI, L. et al. The trap of sex in social insects: From the female to the male perspective. **Neuroscience and Biobehavioral Reviews**, 2014.
- BRITO, J. H. S. et al. Linear alkanes and reproductive status of polistes versicolor (Hymenoptera: Vespidae) females in winter aggregates. **Sociobiology**, v. 64, n. 3, p. 327–333, 2017.
- CAPPA, F. et al. Males do not like the working class: Male sexual preference and recognition of functional castes in a primitively eusocial wasp. **Animal Behaviour**, v. 86, n. 4, p. 801–810, 2013.
- CAPPA, F. et al. Female body size, weight and fat storage rather than nestmateship determine male attraction in the invasive yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax*. **Ethology Ecology & Evolution**, v. 00, n. 00, p. 1–13, 2018.
- CARTER, A. J. et al. Animal personality: What are behavioural ecologists measuring? **Biological Reviews**, v. 88, n. 2, p. 465–475, 2013.
- DAHLBOM, S. J. et al. Boldness predicts social status in zebrafish (*Danio rerio*). **PLoS ONE**, v. 6, n. 8, p. 2–8, 2011.
- DALL, S. R. X.; HOUSTON, A. I.; MCNAMARA, J. M. The behavioural ecology of personality: Consistent individual differences from an adaptive perspective. **Ecology Letters**, v. 7, n. 8, p. 734–739, 2004.
- DE SOUZA, A. R. et al. Paint marking social wasps: An evaluation of behavioral effects and toxicity. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 144, n. 2, p. 244–247, 2012.
- DE SOUZA, A. R. et al. No Evidence of Intersexual Kin Recognition by Males of the Neotropical Paper Wasp *Polistes versicolor*. **Journal of Insect Behavior**, v. 30, n. 2, p. 180–187, 2017a.
- DE SOUZA, A. R. et al. The leks of *Polistes dominula* paper wasps: tiny abdominal spots play a critical role in male attacks toward potential rivals. **Ethology Ecology and Evolution**, v. 29, n. 4, p. 410–419, 2017b.
- DERANGO, E. J. et al. Intrinsic and maternal traits influence personality during early life in Galápagos sea lion, *Zalophus wollebaeki*, pups. **Animal Behaviour**, v. 154, p. 111–120, ago. 2019.
- DESJARDINS, N.; TIBBETTS, E. A. Sex differences in face but not colour learning in *Polistes fuscatus* paper wasps. **Animal Behaviour**, v. 140, p. 1–6, 2018.
- DINGEMANSE, N. J. et al. Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. **Proceedings of the Royal Society B: Biological**

**Sciences**, v. 271, n. 1541, p. 847–852, 2004.

FIALA JC. Reconstruct: a free editor for serial section microscopy. **J Microscopy**, v. 218, p. 52–61, 2005.

FINKEMEIER, M.-A. et al. Assessment of personality types in Nigerian dwarf goats (*Capra hircus*) and cross-context correlations to behavioural and physiological responses. **Applied Animal Behaviour Science**, v. 217, p. 28–35, ago. 2019.

FROST, A. J. et al. Plasticity in animal personality traits: Does prior experience alter the degree of boldness? **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 274, n. 1608, p. 333–339, 2007.

GIANNOTTI, E. Male behavior in colonies of the social wasp *Polistes lanio* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, v. 43, n. 3, p. 551–555, 2004.

GIANNOTTI, E.; MACHADO, V. L. L. Colonial phenology of *Polistes lanio lanio* (Fabricius, 1775)(Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, 1994.

GOBBI, N.; NOLL, F. B.; PENNA, M. A. H. “Winter” aggregations, colony cycle, and seasonal phenotypic change in the paper wasp *Polistes versicolor* in subtropical Brazil. **Naturwissenschaften**, v. 93, n. 10, p. 487–494, 2006.

HARRIS, S. M. et al. Personality predicts foraging site fidelity and trip repeatability in a marine predator. **Journal of Animal Ecology**, v. 89, n. 1, p. 68–79, 2019.

HENDERSON, N. D. et al. QTL Analysis of Multiple Behavioral Measures of Anxiety in Mice. **Behavior Genetics**, v. 34, n. 3, p. 267–293, maio 2004.

JANDT, J. M. et al. Behavioural syndromes and social insects: Personality at multiple levels. **Biological Reviews**, v. 89, n. 1, p. 48–67, 2014.

JANDT, J. M.; TIBBETTS, E. A.; TOTH, A. L. *Polistes* paper wasps: A model genus for the study of social dominance hierarchies. **Insectes Sociaux**, v. 61, n. 1, p. 11–27, 2014.

JOLLY, C. J. et al. Bias averted: personality may not influence trappability. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 73, n. 9, p. 129, 21 set. 2019.

LANDE, R. Sexual Dimorphism, Sexual Selection, and Adaptation in Polygenic Characters. **Evolution**, v. 34, n. 2, p. 292, 1980.

MILLER, S. E. et al. Strong , but incomplete , mate choice discrimination between two closely related species of paper wasp. **Biological Journal of the Linnean Society**, p. 1–9, 2018.

MORALES, M. **sciplot: Scientific Graphing Functions for Factorial Designs**, 2017. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=sciplot>>

NÁCAROVÁ, J.; VESELÝ, P.; FUCHS, R. Effect of the exploratory behaviour on a bird's ability to categorize a predator. **Behavioural Processes**, v. 151, p. 89–95, jun.



2018.

OKSANEN, J. et al. **vegan: Community Ecology Package**, 2019. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=vegan>>

ORTET, G.; IBÁÑEZ, M. I. Open-field exploration and emotional reactivity in mice. **Psicothema**, v. 11, n. 1, p. 75–81, 1999.

PETERSON, B. G. et al. **Package ‘PerformanceAnalytics’**R Team Cooperation, , 2018.

PINTER-WOLLMAN, N. Personality in social insects: How does worker personality determine colony personality? **Current Zoology**, v. 58, n. 4, p. 580–588, 2012.

PIYAPONG, C. et al. Sex matters: A social context to boldness in guppies (*Poecilia reticulata*). **Behavioral Ecology**, v. 21, n. 1, p. 3–8, 2010.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**Vienna, AustriaR Foundation for Statistical Computing, , 2019.

RANGEL-PATIÑO, C. et al. Personality and its variation between sexes in the black-bellied bunchgrass lizard *Sceloporus aeneus* during the breeding season. **Ethology**, v. 124, n. 11, p. 796–803, 2018.

RÉALE, D. et al. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, n. 1560, p. 4051–4063, 2010.

ROYAUTÉ, R.; PRUITT, J. N. Varying predator personalities generates contrasting prey communities in an agroecosystem. **Ecology**, v. 96, n. 11, p. 2902–2911, 2015.

SCHUETT, W.; DALL, S. R. X. Sex differences, social context and personality in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. **Animal Behaviour**, v. 77, n. 5, p. 1041–1050, 2009.

SIH, A.; BELL, A.; JOHNSON, J. C. Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 19, n. 7, p. 372–378, 2004.

SINZATO, D.; PREZOTO, F.; DEL-CLARO, K. The role of males in a neotropical paper wasp, *Polistes ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **Revista Brasileira de Zociências**, v. 5, n. 1, p. 89–100, 2003.

SMITH, B. R.; BLUMSTEIN, D. T. Fitness consequences of personality: A meta-analysis. **Behavioral Ecology**, v. 19, n. 2, p. 448–455, 2008.

STOFFEL, M. A.; NAKAGAWA, S.; SCHIELZETH, H. rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 8, n. 11, p. 1639–1644, nov. 2017.

SUNDSTRÖM, L. F. et al. Hatchery selection promotes boldness in newly hatched brown trout (*Salmo trutta*): implications for dominance. **Behavioral Ecology**, v. 15, n.

2, p. 192–198, mar. 2004.

TIBBETTS, E. A. Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus*. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 269, n. 1499, p. 1423–1428, 22 jul. 2002.

TSUJI, K. Queen-male conflict over sperm use in social insects. **Trends in ecology & evolution**, v. 11, n. 12, p. 490, 1996.

VAN DIJKEN, H. H. et al. Characterization of stress-induced long-term behavioural changes in rats: Evidence in favor of anxiety. **Physiology & Behavior**, v. 52, n. 5, p. 945–951, nov. 1992.

WEISS, M. R. Defecation Behavior and Ecology of Insects. **Annual Review of Entomology**, v. 51, n. 1, p. 635–661, 2006.

WOLF, M.; WEISSING, F. J. Animal personalities: Consequences for ecology and evolution. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 27, n. 8, p. 452–461, 2012.

WRIGHT, C. M. et al. Queen personality type predicts nest-guarding behaviour, colony size and the subsequent collective aggressiveness of the colony. **Animal Behaviour**, v. 124, p. 7–13, 2017.

WRIGHT, C. M. et al. *Polistes metricus* queens exhibit personality variation and behavioral syndromes. **Current Zoology**, v. 64, n. 1, p. 45–52, 2018.

WRIGHT, C. M. et al. Foundress number, but not queen size or boldness, predicts colony life-history in wild paper wasps. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 128, n. 1, p. 20–29, 2019a.

WRIGHT, C. M. et al. Individual variation in queen morphology and behavior predicts colony performance in the wild. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 73, n. 9, 2019b.

WRIGHT, C. M. et al. Egg discrimination is mediated by individual differences in queen olfactory responsiveness and boldness. **Behavioral Ecology**, v. 30, n. 5, p. 1306–1313, 2019c.