UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

"Análise de redes de dominância e regulação da atividade colonial em *Mischocyttarus metathoracicus* (Hymenoptera; Vespidae)"

Wilson França de Oliveira Neto

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Entomologia.

Ribeirão Preto - SP

(2021)

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

"Análise de redes de dominância e regulação da atividade colonial em *Mischocyttarus metathoracicus* (Hymenoptera; Vespidae)"

Wilson França de Oliveira Neto

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Entomologia.

Orientador: Prof. Fábio Santos do Nascimento

Ribeirão Preto - SP

(2021)

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Neto, Wilson França de Oliveira

Análise de redes de dominância e regulação da atividade colonial em *Mischocyttarus metathoracicus* (Hymenoptera; Vespidae) Ribeirão Preto, 2021.

56 p. : il. ; 30 cm

Dissertação de Mestrado, apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia de Ribeirão Preto – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Entomologia.

Orientador: Nascimento, Fábio Santos do.

1. Hierarquias de dominância. 2. Vespas eussociais. 3. Dominância reprodutiva. 4. Análise de redes sociais. 5. *Mischocyttarus*

Agradecimentos:

Primeiramente agradeço a minha Família.

Ao meu Pai trabalhador destemido e implacável.

A minha Mãe por ser a alma mais amorosa que conheço.

A Gabi minha eterna pequena pirralha parceira para toda a vida.

Ao meu tio Bubu, nosso companheiro alegre e cheio de pureza.

A minha Vó, mulher admirável, guerreira e conquistadora. Me criou e me ensinou muitas coisas, sempre apoiou minhas decisões e sempre esteve ao meu lado. Foi uma perda inesperada e dolorosa ao longo dessa trajetória acadêmica, mas agradeço por todo o amparo e sabedoria que sempre me foi dado.

Agradeço a todos da minha família, com igual importância, por mesmo frente a situações difíceis como temos passado durante essa fase Pandêmica terem me dado todo o suporte necessário.

Agradeço também aos docentes, funcionários e colegas do nosso departamento que muito contribuiu e me proporcionou oportunidades de crescimento e amadurecimento em minha profissão. Agradeço também à USP por proporcionar experiências incríveis ao longo de todos esses anos.

Agradeço também aos companheiros de laboratório os quais me ajudaram quando me introduzi naquele novo ambiente e me auxiliaram com o desenvolvimento do meu trabalho. Em especial, dedico um agradecimento ao André, pós-doutorando do laboratório que tive a oportunidade de poder trabalhar junto em campo, em discussões de

hipóteses e em todo o processo científico. Sou grato pela paciência, pelos bons momentos, pelos choques de realidade e por todos os ensinamentos.

Agradeço também ao orientador Fábio que me deu a oportunidade e todo suporte necessário para desenvolver meu projeto, sendo sempre compreensível e disponível para me ajudar. Tenho muita consideração e sou realmente muito grato.

Por fim gradeço também a FAPESP (Processo 2019/08029-4, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo), à CAPES, ao CNPQ e ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia da USP de Ribeirão preto por todo o apoio e suporte no desenvolvimento do meu projeto. As opiniões, hipóteses e conclusões ou recomendações expressas neste material são de responsabilidade do(s) autor(es) e não necessariamente refletem a visão da FAPESP.

Resumo:

Hierarquias de dominância são um tipo de estratégia evolutivamente estável presente em diversos sistemas sociais que regula a organização e o desempenho de atividades coletivas. Insetos sociais são excelentes modelos para investigar estrutura e dinâmica das interações sociais. Em vespas da subfamília Polistinae esse tipo de interação envolve comportamentos de dominância e subordinação que, por sua vez, determinam a divisão do trabalho reprodutivo. No entanto, a estrutura de hierarquias de dominância pode variar entre as espécies. *Mischocyttarus metathoracicus* é uma espécie neotropical cuja organização social permanece pouco investigada. Dessa forma, utilizando como modelo de estudo a espécie *M. metathoracicus* e ferramentas fornecidas pela análise de redes sociais (SNA) o trabalho se propôs investigar de que forma características morfofisiológicas estão associadas à dominância reprodutiva e social (1), verificar se há participação dos machos na hierarquia de dominância (2), compreender a dinâmica de interações no contexto das relações de dominância e sua estrutura hierárquica resultante (3). Nossos resultados apontam que *M. metathoracicus* possui um sistema reprodutivo e social associados à idade e desenvolvimento ovariano, mas não ao tamanho corporal. Fêmeas mais velhas e com ovários desenvolvidos são mais agressivas, ocupam o topo da hierarquia de dominância e apresentam maiores chances de dominarem a reprodução (IO). Fêmeas inseminadas não ovipositoras (INO), apresentam ovários desenvolvidos, variam em idade, e ocupam posições logo abaixo da mais dominante na hierarquia. As mais subordinadas são fêmeas mais novas, não reprodutivas (NINO). Os machos também integram a hierarquia de dominância e direcionam igualmente suas agressões a fêmeas INO e NINO. A dinâmica de interações entre os indivíduos é mais flexível entre rankings adjacentes sugerindo que há uma ascensão linear do status de dominância social. A estrutura hierárquica é bastante assimétrica e transitiva, e sua topologia varia entre quase-linear e totalmente linear. O trabalho traz contribuições para o estudo de hierarquias de dominância e informações sobre a biologia social de um grupo de vespas neotropicais extremamente diverso que posteriormente podem ser utilizadas em comparações entre outras espécies e grupos com sistemas semelhantes.

Palavras-Chave: Hierarquias de dominância; Vespas eussociais, Dominância reprodutiva; Análise de redes sociais; Mischocyttarus

Abstract:

Dominance hierarchies are an evolutionarily stable strategy present in various social systems that regulate the organization and performance of collective activities. Social insects are model systems to investigate social interactions. Dominance hierarchies are widespread across animal taxa. In primitively eusocial paper wasps, this type of social interaction often involves aggressive dominance and subordination behaviors that ultimately affect the partitioning of reproduction, foraging and nest defense among colony mates. However, the structure of dominance hierarchies can vary across species. *Mischocyttarus metathoracicus* is a Neotropical species whose social organization remains poorly investigated. Using tools provided by social network analysis (SNA) and M. metathoracicus as model organism system the work proposed to investigate how morphophysiological characteristics are associated with reproductive and social dominance (1), verify if there is participation of males in the dominance hierarchy (2), understand the dynamics of interactions in the context of dominance relationships and their resulting hierarchical structure (3). Results show that M. metathoracicus has a reproductive and social system associated with age and ovarian development, but not with body size. Older females with developed ovaries are more aggressive, occupy the top of the dominance hierarchy and are more likely to dominate reproduction (IO). Non-egg-layer inseminated females (INO) have developed ovaries, vary in age, and occupy positions just below the most dominant in the hierarchy. The most subordinate females are younger and non-reproductive (NINO). Males are also part of the dominance hierarchy and equally direct their aggression towards INO and NINO females. The dynamics of interactions between individuals is more flexible between adjacent rankings suggesting that there is a linear rise in social dominance status. The hierarchical structure is quite asymmetric and transitive, and its topology varies from quasi-linear to totally linear. The work brings contributions to the study of dominance hierarchies and information about the social biology of an extremely diverse group of Neotropical wasps that can later be used in comparisons between other species and groups with similar systems.

Key-words: Dominance hierarchies; Eusocial wasps, Reproductive dominance; Social network analysis; *Mischocyttarus*

Sumário

1. Introdução 9
1.1.Redes de Interação 9
1.2. Hierarquias de dominância 10
1.3. Vespas sociais 11
1.4. Organização Social e dominância reprodutiva 13
1.5. Machos em vespas eussociais 15

2. Objetivos 17

3. Metodologia 18
3.1. Local, material de estudo e coleta de dados 18
3.2. Análises morfofisiológicas 19
3.3. Análises comportamentais 22
3.4. Estrutura hierárquica 24
3.5. Análises estatísticas 26

4. Resultados 28
4.1. Status reprodutivo 28
4.2. Dominância Social 31
4.3. Estrutura Hierárquica 37

5. Discussão 40

6. Conclusão 45

7. Bibliografia 46

1. Introdução

1.1. Redes de Interações

Animais sociais desenvolveram um sistema complexo de coordenação do comportamento em grupo que permite sua coexistência e favorece sua sobrevivência. Interações sociais podem ser meios de transferir informações e modular o comportamento, e a estrutura de organização do grupo emerge dos padrões de interações estabelecidos entre os indivíduos (HINDE, 1976; WATTS & STROGATZ, 1998). Estudar a estrutura e dinâmica de uma rede de interações sociais é de interesse fundamental em muitos processos biológicos, ecológicos e evolutivos, podendo revelar padrões de mudanças ao longo do tempo, como essas mudanças se relacionam ao fluxo de informação entre os parceiros sociais e qual a importância dos papéis individuais na manutenção do grupo (CANTOR et al., 2012; CHARBONNEAU, et al., 2013).

A Análise de Redes Sociais (SNA – *Social Network Analysis*) é um método que possibilita investigar os padrões de interações sociais e possui um longo e abrangente histórico de aplicações em áreas como a sociologia humana (MILGRAM, 1967), no estudo de transmissões de doenças (ALTIZIER et al, 2003), para a rede mundial de computadores (SMITH et al, 1997;) ou web (WWW – *World Wide Web*), redes neurais e inteligência artificial (WHITE, 1989; AHAN et al, 2018). A SNA passou a ser aplicada também aos estudos do comportamento animal, trazendo novas perspectivas acerca do comportamento social de diversos grupos animais, investigando aspectos como: ontogenia social (TURNER, 2018), efeitos do tamanho do grupo na dinâmica de interações e na estrutura social (MALDONADO-CHAPARRO et al, 2015), padrões de regulação da distribuição de recursos (GREENWALD et al., 2015), padrões de associações espaciais (WHITEHEAD, 2008) e hierarquias de dominância (TINDO & DEJEAN, 2000; DEY et al., 2013).

De acordo com a teoria matemática dos grafos (RUOHONEN, 2013) a SNA utiliza parâmetros como vértices, vínculos e grafos. Vértices são entidades sociais (indivíduos ou grupos). Vínculos (ou arestas) são relações, associações ou interações entre dois ou mais vértices (agressão, por exemplo), às quais possuem peso, direção e/ou significado. Grafos correspondem a representação gráfica de um dado conjunto de vértices e vínculos (HANNEMAN & RIDDLE, 2005). Além disso, a SNA utiliza vários outros parâmetros relacionados às interações, como indicadoras de centralidade

(KLEINBERG, 1999; SAXENA et al, 2017), fluxo (BORGATTI, 2005), densidade (WATTS & STROGATZ, 1998), associação (WHITEHEAD, 1999) e também a distância média entre os componentes da rede (FARINE, 2015). A SNA proporciona também diferentes tipos de modelagem (espaço-temporal, etc) para teste de hipóteses sobre dinâmica e estrutura sociais (WHITEHEAD, 1995; KADANOFF et al, 2002; BLONDER et al, 2012).

1.2. Hierarquias de Dominância

Uma das formas de organização social mais bem estudadas são as relações hierárquicas de dominância e subordinação. Existem diversos trabalhos com mamíferos (BERMAN, 1982; WRIGHT et al., 2019), aves (ALLEE et al, 1955; HOBSON et al., 2014; HOBSON et al., 2015), lagartos (BROWN & LATTANZIO, 2018), peixes (DEY et al, 2013), insetos sociais (WEST-EBERHARD, 1986; MONNIN & PETERS, 1999; JANDT et al, 2014) e sobre ferramentas e metodologias próprias para o estudo da estrutura e dinâmica de hierarquias (DEVRIES, 1995; BAYLY et al., 2006; SHIZUKA & MCDONALD, 2012; HOBSON et al., 2021). As relações de dominância e subordinação são estabelecidas a partir da interação de dois indivíduos, sendo a agressividade o comportamento mais comum dessas interações sociais. Hierarquias são propriedades que emergem da dinâmica social de um grupo expressando um fenótipo coletivo, a estrutura do grupo. Os estudos de hierarquias são úteis para descrever os padrões de interações dos indivíduos e como isso leva o grupo a uma estabilidade social. Hierarquias de dominância também são comumente associadas a características individuais como idade, tamanho corporal, experiência e personalidade que podem ser determinantes para o sucesso reprodutivo, divisão de tarefas e sobrevivência dos membros que vivem em sociedade (WITTING & BOESCH, 2003; CLUTTON-BROCK & HUCHARD, 2013; CLUTTON-BROCK, 2017).

Em geral, podem ser reconhecidas diferentes topologias nas hierarquias de dominância. Por exemplo, uma hierarquia pode ser completamente linear, onde cada membro do grupo ocupa um rank único, sendo completamente subordinado à indivíduos com posição superior, e completamente dominante à indivíduos com rank inferior (A>B>C>D). Hierarquias lineares caracterizam-se também por apresentarem uma baixa proporção de reversões (indivíduo A agride indivíduo B, mas indivíduo B também agride indivíduo A) (HINDE, 1978; CHASE, 1982; CHASE & SEITZ, 2011). Por outro lado, quando existe alta proporção de reversões e de tríades cíclicas de interações (= alta

proporção de empates, indivíduos ocupam o mesmo rank), a hierarquia de dominância é não-linear. Nesses casos, um único indivíduo pode dominar todos os membros do grupo enquanto esses demais membros do grupo expressam o mesmo status de dominância, caracterizando uma hierarquia despótica (A>B=C=D) (VEHRENCAMP, 1983). Alternativamente, mais de um indivíduo (com ranks similares ou idênticos) podem ocupar o topo da hierarquia e dominar os demais membros do grupo, enquanto os demais membros do grupo expressam o status de dominância inferior e similar entre si, caracterizando uma hierarquia de dominância compartilhada (A=B>C=D=E) (SASAKI et al., 2016). Por fim, há a configuração de topologia piramidal que se caracteriza por ser linear, porém estratificada (A>B=C>D=E=F), onde muitos indivíduos ocupam estratos sociais com o mesmo status de dominância (NORSCIA & PALAGI, 2015). Apesar destas definições, os padrões de interações podem variar em uma mesma espécie, entre espécies e em decorrência do tempo e disposições espaciais (SHIZUKA & JOHNSON, 2020; HOBSON et al., 2021).

1.3. Vespas Sociais

Os insetos eussociais, com destaque aos himenópteros sociais (formigas, abelhas e vespas) exibem sobreposição de gerações, cuidado colaborativo com a prole, divisão reprodutiva do trabalho e diversos comportamentos coletivos de resolução de problemas frente a uma enorme variedade de restrições ambientais (WILSON, 1971). Tais características surgiram independentemente na história evolutiva do táxon e proporcionaram diferentes padrões de comunicação e organização de tarefas (compartilhamento de recursos) cuja a estrutura e dinâmica resultam em redes que nos informam sobre como determinados comportamentos coletivos foram desenvolvidos e o quão eficiente são, tornando-os excelentes modelos para o estudo do comportamento social (CHARBONNEAU et al., 2013).

A Subfamília Polistinae (Vespidae) apresenta distribuição cosmopolita, no entanto, em regiões Neotropicais, como o Brasil, há uma maior concentração de diversidade e endemismo. Contabilizando 26 gêneros e mais de 900 espécies da fauna mundial, o Brasil compreende cerca de um terço das espécies (304 spp.) e 22 gêneros deste grupo (CARPENTER & MARQUES, 2001). O grupo está representado por quatro tribos: os Epiponini, Ropalidini, Polistini e Mischocyttarini. As três últimas tribos apresentam fundação independente e Epiponini incluem espécies de fundação por enxameamento (JEANNE, 1991). As tribos Polistini, Ropalidini e Mischocyttarini são

caracterizadas por iniciarem a construção do ninho por uma ou algumas fêmeas reprodutivamente viáveis (fundação independente), construírem ninhos abertos sem envelope, disputarem pela dominância reprodutiva no estágio inicial da colônia, organizarem-se socialmente em uma hierarquia regulada por interações agonísticas, desempenharem o aprovisionamento progressivo dos imaturos cooperativamente e após a eclosão dos primeiros adultos (pós-emergência) a rainha restringir-se principalmente à produção de ovos (WEST-EBERHARD, 1969).

Entre as espécies da subfamília Polistinae o gênero *Mischocyttarus* é um dos maiores táxons de vespas eussociais com castas totipotentes, consistindo em 245 espécies e de distribuição predominantemente neotropical (SILVEIRA, 2008). Apesar da grande diversidade de espécies conhecidas o conhecimento sobre suas particularidades biológicas e comportamentais ainda é pouco se comparado aos grupos temperados como os gêneros *Polistes* (GADAGKAR, 2020) e *Ropalidia* (JANDT et al., 2014). Existem estudos sobre o gênero *Mischocyttarus* quanto a história natural de algumas espécies (*M. drewseni* – JEANNE, 1972; ; *M. extinctus* – RAPOSO-FILHO, 1981; *M. atramentarius* – SILVA, 1984; *M. labiatus* - LITTE, 1981; *M. mastigophorus* - O'DONNELL, 1998a-1998b; *M. cassununga* – PREZOTO et al, 2004; *M. cerberus* – TOGNI & GIANNOTTI, 2008; *M. nomurae* - ROCHA & GIANNOTTI, 2016; *M. iheringi* – BARBOSA et al., 2016), constatações em levantamentos (SOUZA et al., 2015), taxonomia (SILVEIRA 2019), ciclo colonial (*M. cerberus* – GIANNOTTI, 1998; *M. mexicanus* - GUNNELS, 2007; *M. cearenses* - ROCHA et al., 2007; *M. consimilis* - MICHELUTTI et al., 2013), ecologia química (*M. consimilis* - NEVES et al., 2012; CUNHA et al., 2017) e alguns estudos experimentais (HUNT, 1988; COSTA-FILHO et al., 2011; MORA-KEPFER, 2014), mas este é um grupo ainda com muito a ser explorado.

Várias espécies do gênero são comumente encontradas em ambientes urbanos, com uma elevada densidade e pequena flutuação populacional ao longo do ano (GIANNOTTI, 1998; ROCHA et al., 2007). Devido à suas características básicas que proporcionam fácil observação e manipulação (poucos indivíduos e ninhos não envelopados), *Mischocyttarus* se mostra como um excelente modelo de investigação do comportamento social. Estudos investigando os padrões de comportamentos e interações envolvidas na estruturação e dinamismo da hierarquia de dominância, regulação do comportamento integrado e desempenho de atividades intracoloniais ainda necessitam ser delineados em espécies de *Mischocyttarus*. Para tais investigações o uso de SNA parece

extremamente viável e promissora, e ainda são muito poucos os trabalhos utilizando tal abordagem para investigar o comportamento social em vespas (*Polistes* - VALVERDE et al., 2006; *Ropalidia* - NAUG, 2009; NANDI et al., 2014; FIOCCA et al., 2020) e até mesmo em outros insetos sociais (PINTER-WOLLMAN et al, 2013).

1.4. Organização social e dominância reprodutiva

A estrutura social de vespas da subfamília Polistinae é estabelecida por meio de uma hierarquia de dominância e subordinação, e a dominante reprodutiva é, em muitas espécies, determinada pelo nível de agressividade em suas interações com outros indivíduos em determinado estágio de desenvolvimento da colônia (GADAGKAR, 1980; WHEELER, 1986). Alguns trabalhos apontam que a estrutura hierárquica em espécies de vespas da subfamília Polistinae são completamente lineares (*Polistes* - PARDI, 1948; HUGHES et al., 1987; TIBBETTS, 2002; GRAZINOLI et al., 2010; *Mischocyttarus* – NODA et al., 2001; OLIVEIRA et al., 2012), enquanto que outros reconhecem que a hierarquia de algumas espécies podem ser quase-lineares ou despóticas (*Polistes* - WEST-EBERHARD, 1986; *Mischocyttarus* - O'DONNELL, 1998a; *Ropalidia* - CHANDRASHEKARA & GADAGKAR, 1990). Ainda são poucos os trabalhos que se propuseram a investigar aspectos topológicos da hierarquia de dominância em vespas eussociais (TINDO & DEJEAN, 2000; SUMANA & GADAGKAR, 2001), e para melhor definir a estrutura de uma hierarquia de dominância é necessário compreender a assimetria dessas relações entre as diferentes classes de indivíduos (gêneros e castas).

A totipotência das castas reprodutivas em vespas eussociais permite que uma colônia tenha múltiplas fêmeas inseminadas e com ovários desenvolvidos. A disputa pela dominância reprodutiva é determinada não somente pela sucessão dos conflitos entre os indivíduos, como também é influenciada por características individuais morfofisiológicas, como maturidade ovariana, idade e tamanho corporal (WEST-EBERHARD, 1978; NOLL & WENZEL, 2008). Em alguns grupos as fêmeas aptas a reproduzir (maioria inseminadas e com ovários bem desenvolvidos) ocupam as posições mais altas da hierarquia social, são mais velhas e dominantes sob fêmeas mais novas (*P. exclamans* – STRASSMANN & MEYER, 1983; *P. instabilis* – HUGHES & STRASSMANN, 1988). Considera-se, que, as agressões serem predominantemente direcionadas das mais velhas para as mais novas está relacionado a uma estratégia de controle reprodutivo, no qual fêmeas mais velhas suprimem comportamentalmente

mudanças fisiológicas necessárias para atingir a capacidade reprodutiva (TAYLOR et al., 2020).

Existem casos, como é reportado para *Ropalidia marginata*, em que a fêmea reprodutora não é a mais agressiva da colônia, ocupando rankings hierárquicos entre 4º e 5º lugar (SUMANA & GADAGKAR, 2001). Nesta espécie a dominância reprodutiva é controlada por mediadores químicos, as fêmeas ovipositoras são dóceis e as interações agressivas atuam principalmente como reguladores de atividade colonial (PRENMATH et al., 1996; GADAGKAR, 2009). No entanto, durante o período de fundação da colônia e em situações de perda eventual da dominante, a dinâmica das interações agressivas se intensifica, a disputa pela dominância passa a ocorrer entre algumas fêmeas e por um curto período os indivíduos se organizam linearmente em uma hierarquia (SUMANA & GADGAKAR, 2001). As fêmeas que alcançam a dominância reprodutiva além de ter o melhor desempenho em agressão durante esse período, são aquelas que, independentemente da idade ou ranking hierárquico, apresenta capacidade de produção de níveis apropriados de feromônios de controle (DESHPANDE et al., 2006).

Entre diferentes grupos de animais sociais é comum que o tamanho corporal em conflitos agressivos favoreça indivíduos maiores em relação aos menores (WRIGHT et al., 2019). Em vespas eussociais esta relação é pouco presente (*P. exclamans* – STRASSMANN & MEYER, 1983; *P. ferreri* – SOARES et al., 2014; *P. dominula* – TAYLOR et al., 2020; *M. cassununga* – MURAKAMI et al., 2009). Existem casos, como reportado para *P. instabilis*, em que fêmeas menores chegam a ser dominantes em relação a fêmeas maiores. Isso se deve ao fato de que existe uma variação em tamanho corporal relacionado a períodos do ano, e as fêmeas maiores são produzidas em períodos em que a dominância da colônia já fora estabelecida (*P. instabilis* – HUGHES & STRASSMANN, 1988). Em menor frequência, espécies do gênero *Belanogaster* (PARDI & MARINO PICCIOLI, 1981), *P. gallicus* (TURILLAZI & PARDI, 1977) e *M. consimilis* (MONTAGNA & ANTONIALLI-JÚNIOR, 2016) são exemplo em que a estrutura da hierarquia de dominância está sujeita a influência do tamanho corporal, no qual fêmeas maiores são mais dominantes e aptas a reproduzir.

1.5. Machos de vespas eussociais

Em *Mischocyttarus* a maioria das espécies estudadas apresentam múltiplas fêmeas inseminadas e mais de uma fêmea com ovários desenvolvidos na colônia, um sistema de dominância reprodutiva de gerontocracia, poucas diferenças morfológicas externas, sobretudo quanto ao tamanho corporal e uma hierarquia de dominância associada à dominância reprodutiva com apenas uma fêmea reprodutora ocupando o topo da hierarquia (LITTE, 1981; SILVA, 1984; TOGNI & GIANNOTTI, 2008). Machos em insetos eussociais costumam ter um papel meramente reprodutivo em que estes pouco ou quase nada contribuem para manutenção das tarefas intracoloniais tampouco engajam em interações sociais (CAMERON, 1986; SOUTHON, 2018). Em vespas eussociais os machos permanecem pouco tempo dentro da colônia e são frequentemente agredidos pelas fêmeas como forma de incentivar sua partida (SOUTHON et al., 2020). No entanto, um caso excepcional foi constatado em machos de *M. mastigophorus* que apresentam uma alta longevidade, são agressivos e integram a hierarquia de dominância juntamente às fêmeas (O'DONNELL, 1999).

Nesta espécie, os machos permanecem na colônia por um período prolongado relacionado ao tempo de maturação reprodutiva, e estão constantemente agredindo as fêmeas, em especial fêmeas com ovários desenvolvidos (O'DONNELL et al., 2021). As fêmeas dominantes centralizam a distribuição de alimentos trazidos à colônia e acredita-se que este seja o motivo por serem mais frequentemente agredidas pelos machos. Entre as fêmeas as interações agressivas são motivadas pelo controle da dominância reprodutiva e como canal de comunicação das necessidades da colônia. Sugere-se, então, que a participação dos machos na hierarquia de dominância em *M. mastigophorus* seja motivada pela obtenção de recursos compartilhados na colônia e consequente enriquecimento nutritivo para desempenho de suas funções reprodutivas (MOLINA & O'DONNELL, 2009).

Para avançarmos na compreensão da dinâmica e estrutura hierárquica das relações de dominância em *Mischocyttarus* é essencial compreender de que forma as diferenças de atributos físicos e fisiológicos entre as fêmeas estão associados à agressividade e seus status de dominância social. Como é conhecido que machos também podem integrar a hierarquia de dominância para compreender a estrutura social é necessário verificar seu papel na colônia e sua função no contexto das interações agressivas. Assim, para este trabalho, elegemos a espécie *M. metathoracicus* como objeto de estudo, devido sua ampla

ocorrência no campus de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, e por ser uma espécie com biologia e comportamento ainda pouco conhecidos. Neste trabalho, foi proposto a utilização de ferramentas de SNA para o estudo de diversos aspectos do comportamento social e biologia do gênero *Mischocyttarus*, desde investigar de que formas as características morfofisiológicas de fêmeas influenciam no status de dominância reprodutiva, como a dominância social e reprodutiva estão relacionadas, se há participação de machos na hierarquia de dominância e como estes estão inseridos e, por fim, como se caracteriza a estrutura social da espécie.

2. Objetivos:

O trabalho tem como objetivo caracterizar a hierarquia de dominância em *M. metathoracicus*, compreender a dinâmica de interações entre os indivíduos e de que forma características individuais estão associadas a dominância reprodutiva e social. Assim, foi proposto:

1. Investigar se características morfofisiológicas individuais como idade, tamanho corporal e desenvolvimento ovariano estão associadas ao status reprodutivo e status de dominância.
2. Compreender a dinâmica de interações entre machos e fêmeas e como machos estão inseridos na hierarquia de dominância
3. Caracterizar a estrutura hierárquica das relações de dominância e subordinação

3. Metodologia

3.1. Local, Material de estudo e coleta de dados

O trabalho foi realizado na Universidade de São Paulo (USP), campus de Ribeirão Preto (21º 10' 39" S; 47º 48' 37" O). A espécie utilizada como modelo de estudo é *Mischocyttarus metathoracicus* (de Saussure, 1854; Polistinae; Mischocyttarinii) (Figura 1). Ao longo de todo o projeto foram estudados diferentes subgrupos de colônias. Foi feito um censo populacional, encontradas 50 colônias em pós emergência (pré e pós macho) com média de 9 (±3) indivíduos por colônia (máximo de 21 e mínimo de 2 indivíduos) as quais foram utilizadas para averiguar a proporção de machos e fêmeas. Destas 50 colônias, uma subamostra de 14 colônias foi utilizada para coleta de material biológico e análises de características morfofisiológicas. Uma segunda subamostra com 12 colônias foi incluída para coleta de dados comportamentais e suas respectivas análises. Por fim, duas subamostras (N = 7, N = 5) desse subconjunto de 12 colônias foi utilizada para correlações entre sexo, status reprodutivo e comportamento social.

Figura 1. Imagens de colônias de *Mischocyttarus metathoracicus* fotografadas em campo. A direita uma colônia com fêmeas e machos e a esquerda uma fêmea exercendo um comportamento de dominância (montar) sob a outra. Autoria da foto: Wilson F.

A busca ativa por colônias para o censo populacional foi realizada constantemente durante o período de 2019 e 2021. Para aumentar as chances de todos os indivíduos ativos na colônia estarem presentes, as contagens do número de machos e fêmeas foram feitas no início da manhã (7:00 – 9:00 h). As observações e coleta de dados comportamentais foram auxiliadas por vídeo-filmagens utilizando câmeras digitais Panasonic modelo SDR H100 e modelo Ag Ac8. Os indivíduos adultos presentes na colônia receberam marcações

individuais na região torácica, abdominal ou alar, com tinta de aeromodelismo, atóxica e de secagem rápida, para identificação dos mesmos, 24 horas antes do início das filmagens (DESOUZA, 2012). No dia anterior as filmagens, foram removidos entre 4 ou 5 ovos dos ninhos para aumentar as chances de observar o comportamento de oviposição. Para a coleta de dados comportamentais cada colônia foi filmada, em campo, por 1 dia (Início 8:00 h) durante 8 horas (± 2 h/dia). Ao fim das filmagens todos os indivíduos foram coletados na madrugada seguinte (6:00) para dissecções e análises posteriores das condições reprodutivas.

3.3. Análises morfofisiológicas

Foram coletadas 14 colônias, somando um total de 26 machos e 135 fêmeas coletadas para verificar características físicas e fisiológicas como tamanho corporal, idade relativa, status reprodutivo e como estas se relacionam. Todas as estruturas foram observadas, dissecadas e fotografadas com o auxílio de um estéreo microscópio Leica LMT260 XY.

Para inferir diferenças no tamanho corporal foi adotado como medida a largura da cabeça (TURILLAZZI, 1980). Os indivíduos eram fotografados e depois a largura da cabeça era medida a partir das fotos utilizando o software ImageJ c.148 (SCHNEIDER et al. 2012). A idade relativa foi verificada em estéreo microscópio identificando o grau de pigmentação do apódema transverso do quinto esternito gastral, como proposto por Richards (1971) e West-Eberhard (1978). Os indivíduos foram classificados em quatro categorias de idade relativa de acordo com o progressivo grau de pigmentação dos esternitos: translúcido (1), Marrom-Claro (2), Marrom escuro (3) e Preto (4). Quanto mais escura a pigmentação do apódema mais velho sugere ser os indivíduos (Figura 2).

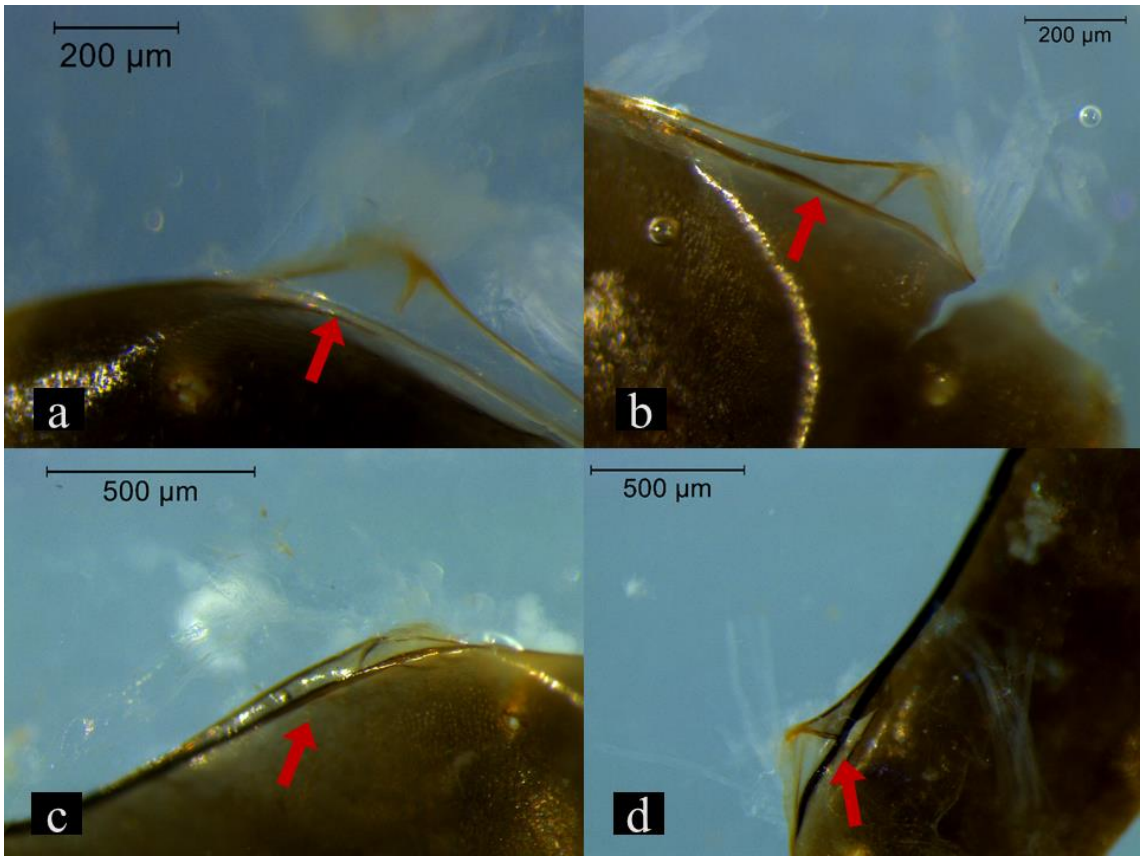


Figura 2. Imagem contendo os quatro níveis de pigmentação do apódema transverso do quinto esternito gastral em *M. metathoracicus.* As setas vermelhas apontam o apódema transverso. a) Translúcido; b) Marrom-claro; c) Marrom-escuro; d) Preto. Autoria da foto: Wilson F.

O status reprodutivo das fêmeas foi verificado quanto ao nível de desenvolvimento ovariano, conteúdo da espermateca e pelo comportamento de oviposição. O conteúdo da espermetaca foi verificado através da visualização de transparência da mesma em estéreo microscópio, como método de discriminação entre fêmeas inseminadas e não inseminadas (NODA et al., 2005). A identificação do nível de desenvolvimento ovariano foi feita por meio de um Índice de Desenvolvimento Ovariano baseado no comprimento médio dos maiores ovócitos (CMO) de cada ovário (O'DONNELL et al., 2021). Indivíduos com ovários não ativados (filamentosos) foram considerados com valor igual a 0. Os ovários foram fotografados no estéreo microscópio e também foram medidos utilizando as ferramentas fornecidas pelo software ImageJ c.148 (Figura 3).

Como parâmetro de avaliação do status de dominância reprodutiva, foram criadas categorias de status reprodutivo que incluísse as condições de inseminação e oviposição. A primeira categoria inclui fêmeas inseminadas e ovipositoras (IO), a segunda fêmeas

inseminadas, mas não ovipositoras (INO) e a terceira fêmeas não inseminadas e não ovipositoras (NINO). Apesar de existir dependência significativa entre status de inseminação e oviposição (Fisher $\chi^2_{(1)} = 35{,}15$; $p < 0{,}001$) as proporções entre fêmeas inseminadas foi de aproximadamente 50% ovipositoras e não ovipositoras. Fêmeas inseminadas já apresentam condições para reprodução sexuada, então, mesmo que não tenha sido registrado comportamento de oviposição para elas, são indivíduos com potencial de ocuparem a dominância reprodutiva, e por isso foram criadas 3 categorias. Para comparações do status hierárquico de dominância social entre fêmeas e machos, as três categorias e o gênero masculino foram unidas em uma única variável de sexo e status reprodutivo.

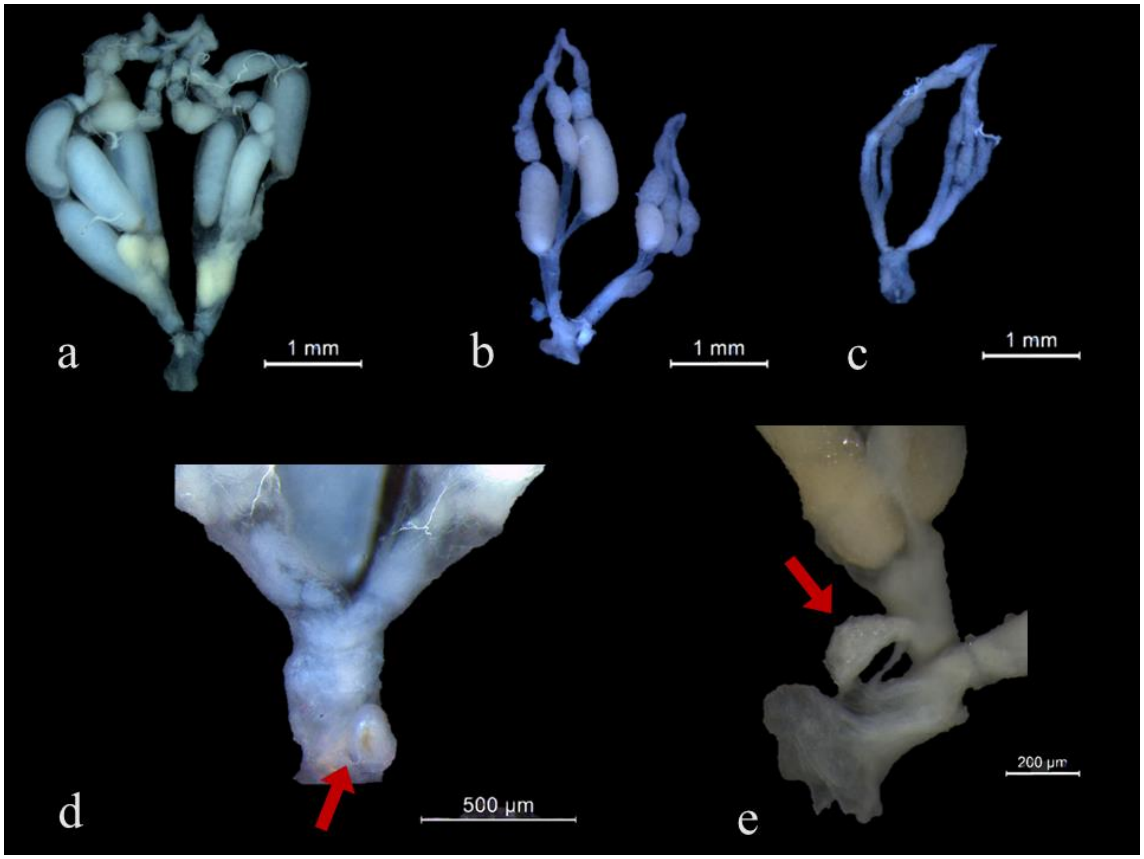


Figura 3. Imagens de diferentes níveis de desenvolvimento ovarino (a-c). Abaixo imagens da espermateca inseminada (d) e não inseminada (e). A espertameteca está apontada pela seta vermelha. Autoria da foto: Wilson F.

3.3. Análises comportamentais

De acordo com as definições utilizadas por Pardi (1948), Jeanne (1972), West-Eberhard (1986) e Noda (2001) todos os comportamentos agonísticos, sendo estes os comportamentos de aproximação, perseguição, agarrar, morder, montar, montar e antenar, foram identificados para fêmeas e machos e registrados em modo *"ad libitum"* (ALTMANN, 1974). Os comportamentos agonísticos foram quantificados em frequência absoluta, organizados em matrizes de dominância e colunas de vencedores e perdedores seguindo a ordem de ocorrência dos conflitos (Figura 2).

Considerando que hierarquias de dominância configuram redes de interações, utilizando ferramentas fornecidas pela Análise de Redes Sociais ('*Social Network Analysis*' - SNA) foram construídas uma rede por colônia para visualização e interpretação inicial dos padrões de interações. As redes de interação foram construídas utilizando o pacote Igraph v.1.2.4.1 (CSARDI & NEPUSZ, 2018) no ambiente de programação R v.3.6.1. Em um primeiro momento focamos em medidas que acessem informações sobre os indivíduos, a nível dos vértices, e depois aspectos mais globais da estrutura hierárquica.

Para cada indivíduo foi medido o número de companheiros de ninho com que este interagiu assim como o número de interações que foram realizadas. Essas medidas são conhecidas como grau ('*Degree*') e peso ('*Weighted Degree*') de interações do vértice e são classificadas de acordo com sua direção, ou seja, número de agressores e/ ou agressões recebidas ('*In-Degree*' e '*Weighted In-Degree*') e/ ou número de agredidos ou agressões realizadas ('*Out-Degree*' e '*Weighted Out-Degree*').

Baseadas nessas medidas foram construídos dois índices que reflitissem o poder de agressão dos indivíduos, um quanto ao número de indivíduos que este agride (Índice de Agressão) e o outro quanto ao número de interações agressivas realizadas pelo indivíduo (Índice de Força). Ambos os índices são calculados da seguinte forma:

$$\text{Índice de Agressão(ou Força)} = \frac{\text{Nº de Indivíduos Agredidos (ou Peso das Agressões realizadas)}}{\text{Nº de Indivíduos Agredidos (ou Peso das Agressões Realizadas)} + \text{Nº de Indivíduos Agressores (ou Peso das Agressões Recebidas)}}$$

Por fim, foi calculado um terceiro índice que reflitisse o status de dominância social. Além do grau e peso da interação, o Sistema de Avaliação Elo (‘*Elo Ratings*’) utiliza a ordem em que os conflitos ocorreram incluindo os efeitos de vitória e derrotas (‘*Winner-Loser Effects*’) que são cruciais ao se inferir uma hierarquia (ELO, 1978). Os rankings hierárquicos foram definidos utilizando o método ‘Elo Ratings’ Randomizado (SÁNCHEZ-TÓJAR et al., 2017).

Utilizando colunas de vencedores e perdedores com os conflitos ordenados temporalmente na sequência de ocorrência, o método traça a trajetória da sequência de conflitos amostrada para cada indivíduo utilizando um modelo de pontuação de acordo com a sucessão dos conflitos. Em seguida gera simulações aleatórias da sequência de conflitos, suas respectivas trajetórias e pontuações simuladas, e, por fim, rankings médios com seus desvios que refletem a ordem hierárquica (Figura 4). Os Elo Rankings foram calculados utilizando uma constante de escala K = 200 e 1000 randomizações.

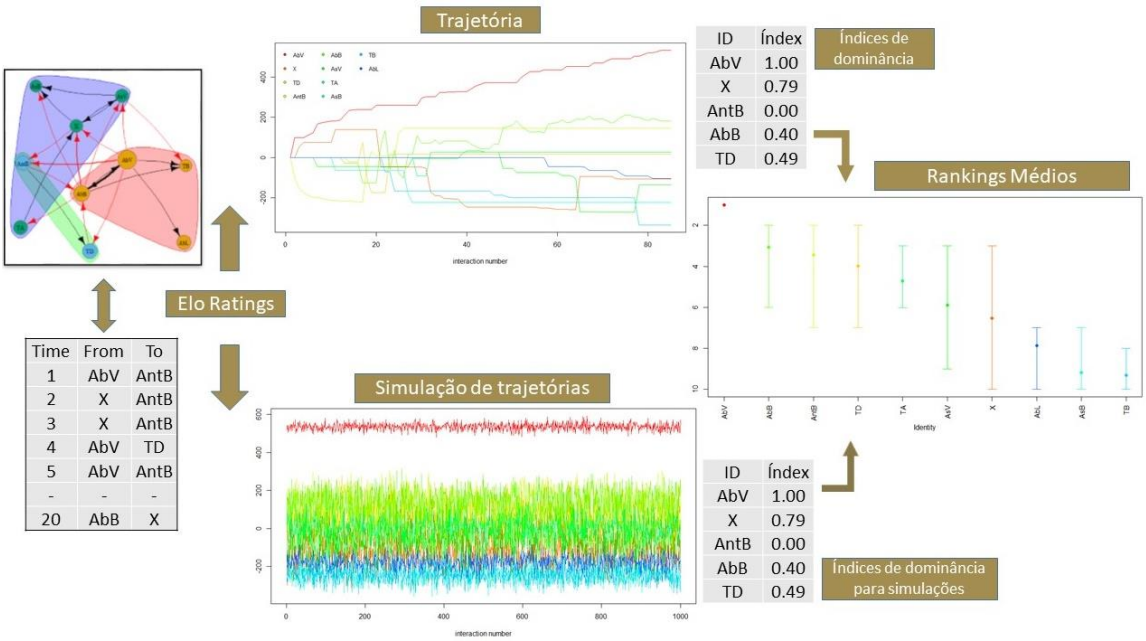


Figura 4. Modelo esquemático representando a criação de posições hierárquicas com rankings médios e seus desvios através do Método Elo Ratings. Os valores e identidades presentes nas tabelas são meramente ilustrativas.

3.4. Estrutura Hierárquica

Para a caracterização da estrutura hierárquica, conhecer seu grau de linearidade é essencial. Utilizando as matrizes de interações foram calculadas as métricas que indicam as propriedades de uma hierarquia: a Consistência direcional (DC), a proporção de tríades transitivas (Pt) e o índice de transitividade triangular (Ttri). A Consistência Direcional (Figura 5) é uma métrica que indica o grau de assimetria de uma rede de interações, ou seja, se há um vetor de maior predominância no qual as interações estão direcionadas.

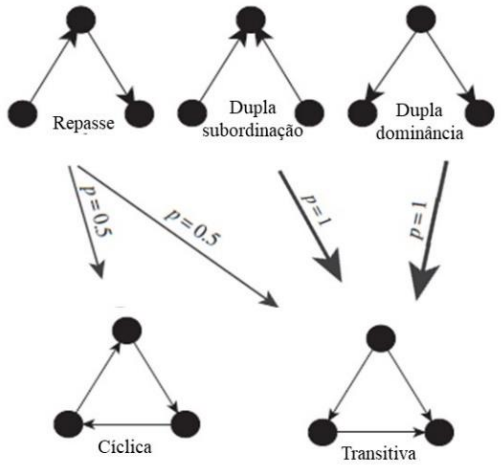
$$\mathrm{DC} = \frac{(H-L)}{(H+L)} = \frac{\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=i+1}^{n}\left|x_{ij}-x_{ji}\right|}{N};$$

$$N = \sum_{i=1}^{n}\sum_{\substack{j=1\\ j\neq i}}^{n} x_{ij};\ 0 \leq \mathrm{DC} \leq 1,$$

Figura 5. Modelo matemático de Consistência Direcional (Leiva et al., 2008)

O modelo utilizado para calcular DC consiste numa razão entre a diferença das interações na direção mais frequente (H) com as interações na direção menos frequente (L) pelo número total de interações (N). Para todas as redes os valores de DC calculados foram comparados a um modelo nulo com 2000 randomizações, aleatorizando a direção das interações entre os pares (LEIVA et al., 2008) utilizando o pacote compete v01 (CURLEY, 2016) no ambiente de programação R v.3.5.1.

As métricas de transitividade Pt e Ttri também são indicadores de linearidade da hierarquia. A partir de uma análise de *motifs* (subunidade morfológica que compõe uma rede de interações), Ttri utiliza-se da proporção de tríades transitivas e cíclicas presentes numa rede de interações para avaliar a inclinação linear que o grau de assimetria das tríades confere a estrutura hierárquica (Figura 6).



$$P_t = \frac{N_{\text{transitive}}}{N_{\text{transitive}} + N_{\text{cycle}}}$$

$$t_{\text{tri}} = 4(P_t - 0.75)$$

Figura 6. Principais configurações de *motifs* e suas respectivas probabilidades de resultarem em tríades cíclicas ou transitivas que virão a compor a estrutura final da rede de interações. A direita o modelo utilizado para se calcular o Índice de Transitividade Triangular. Imagem adaptada de Shizuka & McDonald (2015).

Assim, foram calculados seus valores utilizando uma abordagem condicional de gráficos uniformes, em que as matrizes de dominância com o peso das interações são convertidas em matrizes binárias de vitórias (1) e derrotas (0) excluindo as díades mútuas. Os valores calculados para Ttri foram comparados a um modelo nulo com 2000 randomizações em que as direções das interações em cada tríade são alteradas, gerando diferentes frequências de *motifs* e consequentemente diferentes configurações de hierarquias com o mesmo tamanho e quantidade de interações da dos dados originais (SHIZUKA &MCDONALD, 2012). DC, Pt e Ttri foram calculadas utilizando o Pacote EloRatings v.0.46.11 (NEUMANN et al., 2011) no ambiente de programação R v.3.6.1.

O grau de robustez da hierarquia gerada pelo Elo ratings e o grau de inclinação da mesma ainda é testada por um teste de Incerteza e Repetitividade (SÁNCHEZ-TÓJAR et al., 2017*)*. A incerteza dos rankings é testada pela correlação entre o número de interações observadas e o grau de dispersão das interações entre os indivíduos, e o Índice de Repetitividade confere um parâmetro capaz de diferenciar topologicamente a hierarquia em não existente/muito achatada ($35 \leq$ F - *Flat* < 70), intermediária ($70 \leq$ I < 90) ou muito inclinada (S – *Steep* ≥ 90). Por fim, para compreender a influência da dinâmica de interações na estrutura hierárquica, para cada colônia, foi calculada a probabilidade de vitória do adversário com maior ranking de acordo com a diferença de ranking entre os

envolvidos no conflito. Estas análises foram todas realizadas utilizando o pacote aniDom v.0.1.4 (SÁNCHEZ-TÓJAR, 2017) no ambiente de programação R v.3.6.1.

3.5. Análises estatísticas

Os dados foram utilizados para testar os efeitos de características morfofisiológicas de fêmeas sobre a dominância reprodutiva e social e também verificar se o status de dominância reprodutiva está relacionado à dominância social. Foram também feitas análises para compreender como os machos estão inseridos no contexto social de agressões e como está estruturada a hierarquia das relações dominância. Todos os testes estatísticos foram realizados no ambiente de programação R v4.0.4.

Para avaliar os efeitos de características morfofisiológicas individuais sobre o status de dominância reprodutiva foi realizada uma Regressão Logística Multinomial (R Package nnet v. 7.3-16. VENABLES & RIPLEY, 2002) utilizando como variável dependente o Status de Dominância Reprodutiva (Categorias: "IO", "INO", "NINO") e variáveis independentes a Largura da Cabeça (mm), Comprimento Médio dos Oócitos (mm) e Idade Relativa. A categoria de referência da variável dependente foi "NINO". De forma semelhante para avaliar os efeitos destas características sobre o status de dominância social foi realizada uma Regressão Linear Múltipla onde os valores de Elo ('Elo Scores' - preditores dos rankings hierárquicos) foram considerados como variável dependente e o tamanho corporal e a interação entre Índice de Desenvolvimento Ovariano e Idade Relativa como variáveis independentes.

Para melhor compreender o papel dos machos e as diferenças entre fêmeas nas interações sociais de dominância foi analisado o desempenho de cada categoria quanto ao número de indivíduos agredidos e o número de agressores aos quais foram submetidos, ao número de agressões realizadas e recebidas e quanto ao engajamento total de interações na hierarquia. Como os dados para cada uma destas variáveis são dados numéricos de contagem foi utilizado um Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) com função de ligação logarítimica negativa binomial (R Package lme4 v1.1-26; BATES et al., 2015). A identidade das colônias foi incluída como variável aleatória e as categorias de sexo e status reprodutivo como variável independente. A categoria 'Macho' foi utilizada como categoria de referência do modelo. Para acessar a diferença comportamental entre cada categoria fora utilizado os valores estatísticos do teste de razão por verossimilhança (LR) e seus respectivos intervalos de confiança (I.C.). Os valores β para categoria 'Machos'

foi convertida a zero como referência para comparações com as demais categorias do modelo.

As diferenças entre as categorias de status reprodutivo e sexo quanto ao Índice de Agressão, Índice de Força das interações e os Elo Rankings foram testadas utilizando um Modelo Linear Generalizado (GLM), com a identidade das colônias como variável aleatória, as categorias de sexo e status reprodutivo como variável preditora. Em seguida foi realizado um teste post-hoc de 'Tukey' para testar a diferença entre cada categoria. Utilizando um GLM semelhante ao anterior, foi testado se o número de agressões é significativamente diferente das interações entre cada categoria. A categoria de referência da variável independente utilizada foram as interações entre fêmeas IO e INO. Por fim, a dinâmica de interações que estrutura a hierarquia de dominância foi analisada pela probabilidade de vitória do indivíduo de maior ranking de acordo com a diferença de rankings entre os adversários utilizando uma Regressão Polinomial com Efeitos Mistos. As colônias (n = 12) foram utilizadas como variável aleatória e o número de interações para cada diferença de ranking como fator ponderador do modelo.

4. Resultados

O censo populacional nos forneceu um cenário amostral em que a proporção média de machos por colônia de *M. metathoracicus* desta população corresponde a 26% do total de indivíduos, sendo que o número máximo de machos encontrados em uma colônia foi de 5 indivíduos (N = 26 colônias). Do conjunto de 14 colônias coletadas para observação de características morfofisiológicas de 125 fêmeas 38% estavam inseminadas o que corresponde a uma média de 3 fêmeas desta categoria por colônia. Dentre as fêmeas inseminadas, 45% destas foram observadas ovipositando, o que, em média, equivale a 2 fêmeas reprodutoras ativas por colônia.

4.1. Status reprodutivo

A Regressão Logística Multinomial para testar os efeitos das características morfofisiológicas sobre o status de dominância reprodutiva obteve uma acurácia de 73 % (I.C. – 95%: [0,64;0,80]; Valor-P[Acc > NIR] < 0,05). Os efeitos foram significativos para a Idade Relativa (Wald = 12.491; df = 2; p < 0,05) e o CMO (Wald = 46,304; df = 2; p < 0,001). Os efeitos da Largura da Cabeça não foram significativos. Os valores referentes aos coeficientes estimados, erros padrões dos coeficientes, os valores estatísticos de *z* e seu *p* de significância estão reportados na Tabela 1.

O modelo constatou que para fêmeas IO em relação a categoria de referência existe uma associação positiva significativa tanto para a idade relativa quanto para o CMO. O modelo prediz que para cada aumento de uma unidade de idade relativa há um aumento de 1,47 vezes a probabilidade do indivíduo ser uma fêmea IO em relação a ser uma fêmea NINO enquanto mantém todas as outras variáveis na constate do modelo. Para cada aumento unitário do CMO há um aumento de 4,54 vezes a probabilidade de o indivíduo ser uma fêmea IO em relação a ser uma fêmea NINO enquanto mantém as demais variáveis na constate do modelo.

Tabela 1. A tabela a baixo está reportando os Coeficientes estimados pelo Modelo, seus respectivos erros padrões, e os valores estatísticos e significância do teste Z.

Inseminada Ovipositora	**Coeficiente Estimado**	**Erro padrão**	**Valor-Z**	**Pr(>|Z|)**
Intercepto	-26,1664	14,3661	-1,8214	0,06854
CMO	4,5416	1,05659	4,2984	> 0,001 ***
Idade Relativa	1,4690	0,5048	2,9100	0,00207 **
Largura da Cabeça	5,9203	5,1937	1,1399	0,2543
Inseminada Não Ovipositora	**Coeficiente Estimado**	**Erro padrão**	**Valor-Z**	**Pr(>|Z|)**
Intercepto	-20,4868	10,4972	-1,9517	0,0509
CMO	2,8780	0,6488	4,4358	> 0,001 ***
Idade Relativa	0,2715	0,2650	1,0247	0,3055
Largura da Cabeça	6,1506	3,8706	1,5891	0,1120

Para as fêmeas INO em relação a categoria de referência, o modelo constatou que existe uma associação positiva significativa somente para o CMO. O modelo prediz que para cada aumento unitário do CMO há um aumento de 2,87 vezes a probabilidade de o indivíduo ser uma fêmea INO em relação a ser uma fêmea NINO enquanto mantém as demais variáveis na constate do modelo.

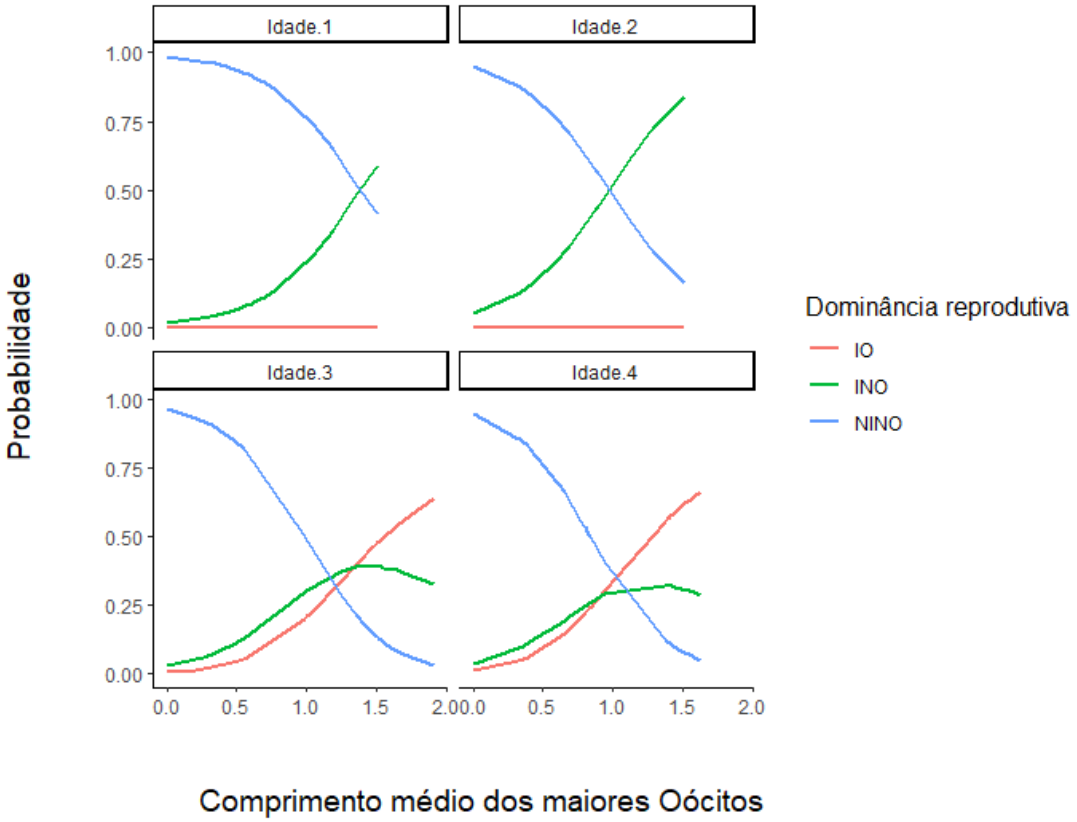


Figura 7. Representação gráfica do Modelo de Regressão Multinomial dos efeitos de características morfofisiológicas sobre o status de dominância reprodutiva. Cada gráfico está representando a probabilidade de uma categoria de status de dominância reprodutiva de acordo com o Comprimento Médio dos Ovócitos (CMO) por intervalo de idade relativa (1, 2,3,4). As categorias de Status de Dominância reprodutiva são 1) Fêmeas Inseminadas e Ovipositoras; 2) Fêmeas Inseminadas não Ovipositoras e 3) Fêmeas não Inseminadas e não Ovipositoras.

O modelo mostra que existe uma relação clara entre idade das fêmeas, o nível de maturidade reprodutiva e se está apta a ocupar ou não a dominância reprodutiva. Entre as fêmeas mais jovens, classificadas em 1 e 2 das categorias de Idade Relativa, o modelo não prevê chances de estas serem ovipositoras e que predomina fêmeas não inseminadas e não ovipositoras com ovários pouco desenvolvidos e fêmeas inseminadas mas não ovipositoras com ovários bem desenvolvidos. Quanto as fêmeas mais velhas, aquelas classificadas em 3 e 4 das categorias de idade relativa, o modelo prevê que existem fêmeas de todas as categorias. Para aquelas que possuem pequenos ovócitos, predominam fêmeas que não estão inseminadas e que não ovipositam e para as fêmeas mais velhas com grandes ovócitos, o modelo prevê que, predominantemente, estão inseminadas e as chances de serem ovipositoras são maiores ainda (Figura 7).

4.2. Dominância Social

Com a finalidade de investigar se características morfofisiológicas individuais das fêmeas estão diretamente associadas ao status na hierarquia de dominância social, utilizamos dados provindos de 7 colônias. O modelo de Regressão Linear Múltipla mostrou que o comprimento médio dos ovócitos (CMO) é a característica mais fortemente relacionada ao status na hierarquia de dominância ($t = 3.96$; $p < 0,001$). A interação idade relativa e status reprodutivo também apresentou valores significantes ($t = 2,468$; $p < 0,01$), sugerindo que a interação possui efeito sobre o status de dominância na hierarquia social da colônia (Figura 8).

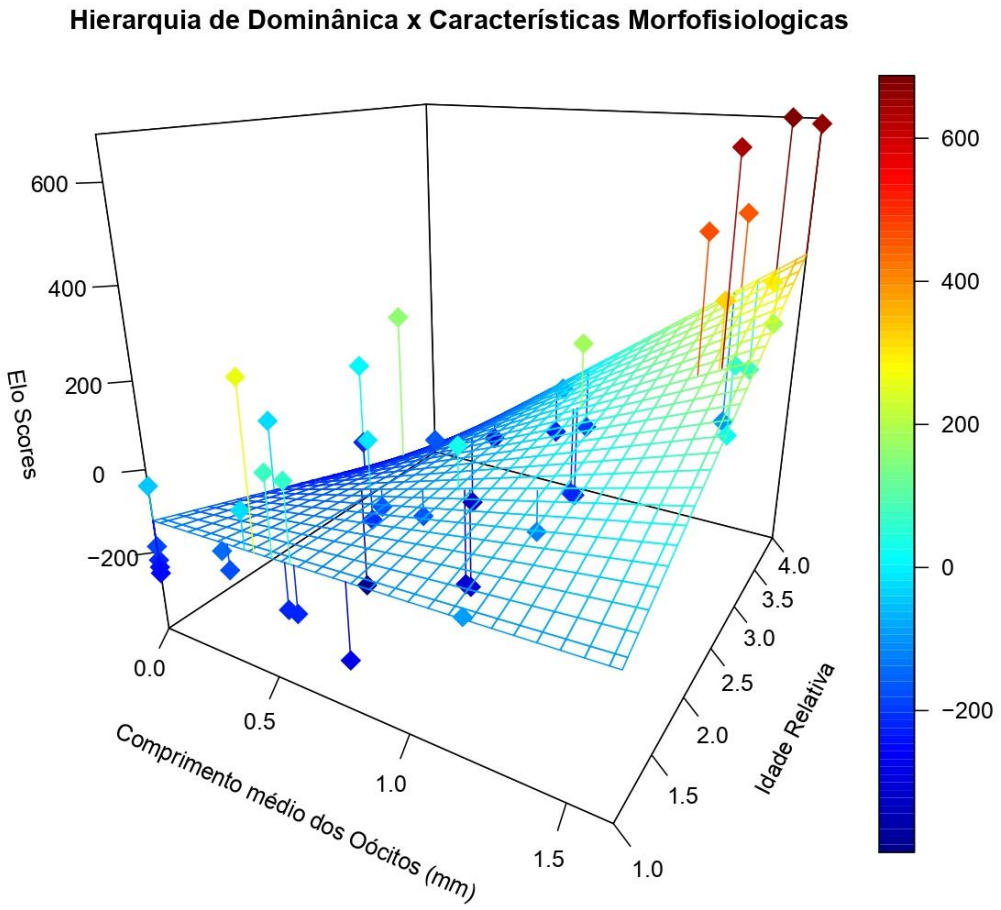


Figura 8. Modelo esquemático representando as relações lineares entre características individuais e posição hierárquica. No eixo y temos os valores de Elo que determinam as posições hierárquicas. No eixo x o comprimento médio dos oócitos em milímetros. No eixo z a idade relativa. A barra de cores está na mesma escala que os valores de Elo, indicando a posição dos indivíduos hierarquia.

Em nenhum dos modelos os efeitos do tamanho corporal sobre o status na hierarquia de dominância foi significativo. A idade relativa sem estar em interação com o grau de desenvolvimento ovariano também não teve efeito significativo em nenhum dos modelos. O melhor modelo segundo o algoritmo de comparação passo a passo do AIC foi o modelo contendo como variáveis independentes a idade relativa, o status reprodutivo e a interação de ambas as variáveis (AIC = 527,3). Semelhante aos resultados encontrados na Regressão Logística Multinomial para se testar os efeitos das características morfofisiológicas de fêmeas sob o status reprodutivo, vimos que fêmeas mais velhas e com ovócitos grandes, ocupam posições superiores na hierarquia de dominância. Portanto, os resultados a seguir trazem esclarecimentos quanto à relação entre status de dominância reprodutiva e status de dominância social.

Para as análises de status de dominância social foram utilizadas 5 colônias com machos e fêmeas ativos. Foi avaliado o desempenho de cada categoria de sexo e status reprodutivo quanto a cada aspecto das interações sociais de agressão. O grau das interações reflete as diferenças individuais quanto ao número de parceiros estabelecidos na rede de dominância. Quanto ao número de indivíduos agredidos as categorias de fêmeas e machos diferem significativamente (LR Chisq = 40,45; df = 3; $p < 0,001$). O número de indivíduos agredidos entre machos e fêmeas INO não foram diferentes, sendo significativamente menor do que o de fêmeas IO e maior que de NINO (Figura 9 - a). As categorias também foram significativamente diferentes quanto ao número de parceiros agressores (LR Chisq = 11,94; df = 3; $p < 0,01$). O número de indivíduos que agridem machos não difere significativamente do de fêmeas IO, sendo ambos significativamente menores do que o número de agressores que fêmeas INO e NINO possuem (Figura 9 - b).

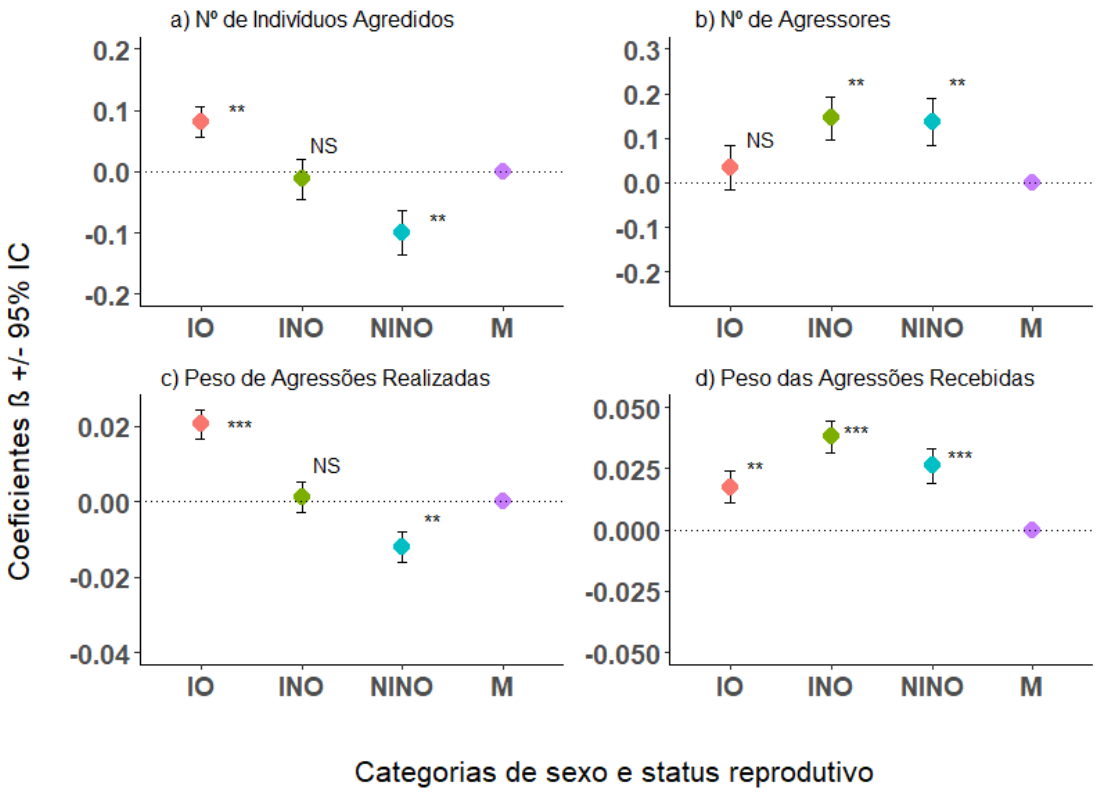


Figura 9. Representação gráfica das diferenças entre as categorias de sexo e status reprodutivo quanto aos tipos de interações sociais. No eixo y estão representados os valores de B do Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) e seu Intervalo de Confiança (I.C.) para cada categoria de sexo e status reprodutivo representadas no eixo x. Às imagens **a)** e **b)** apresenta as diferenças entre as categorias de sexo e status reprodutivo para Nº de indivíduos agredidos e Nº de indivíduos agressores com que cada categoria interage. As imagens **c)** e **d)** apresenta as diferenças entre as categorias de sexo e status reprodutivo para Nº total de agressões realizadas e Nº total de agressões recebidas. Categorias Sexo e Status Reprodutivo: **M** = Machos; **IO** = Fêmeas Inseminadas Ovipositoras; **INO** = Fêmeas Inseminadas Não Ovipositoras; **NINO** = Fêmeas Não Inseminadas e Não Ovipositoras.

O peso das interações analisado reflete a relação do número de interações entre os indivíduos. Para o número de agressões realizadas as categorias diferiram significativamente (LR Chisq = 79,21; df = 3; p < 0,001). O número de interações agressivas realizadas por machos não diferiu do número de interações de fêmeas INO, mas são significativamente menores que de fêmeas IO e maiores que de fêmeas NINO (Figura 9 - c).

As categorias também diferiram significativamente quanto ao número de agressões recebidas (LR Chisq = 33,30; df = 3; p < 0,001). O número de agressões que

machos recebem foi significativamente menor que o número de agressões que todas as fêmeas recebem, sendo eles os menos agredidos dessa rede de interação (Figura 9 - d). Somando o número de agressões realizadas e recebidas as fêmeas IO e INO são protagonistas quanto o número total de interações das relações de dominância (Figura 10), diferindo significativamente de machos e fêmeas NINO que apresentam baixo engajamento (LR Chisq = 54,10; df = 3; p < 0,001).

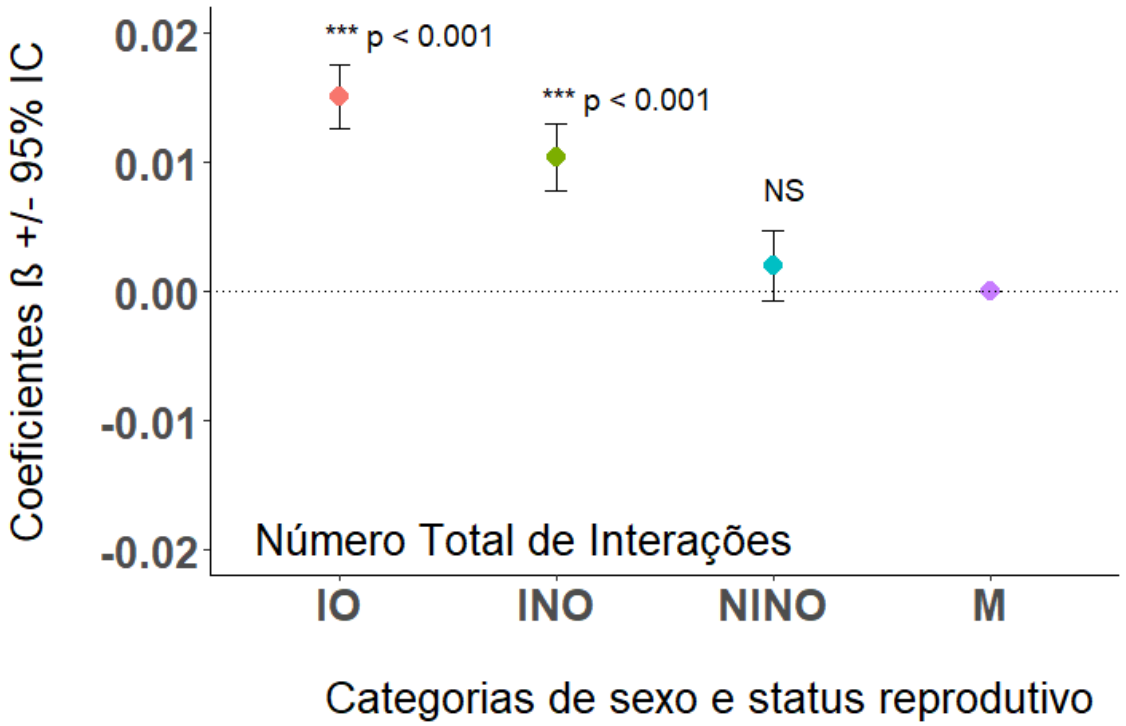


Figura 10. Representação gráfica das diferenças entre as categorias de sexo e status reprodutivo quanto ao número total de interações sociais. No eixo y estão representados os valores de B do Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) e seu Intervalo de Confiança (I.C.) para cada categoria de sexo e status reprodutivo representadas no eixo x. Categorias Sexo e Status Reprodutivo: **M** = Machos; **IO** = Fêmeas Inseminadas Ovipositoras; **INO** = Fêmeas Inseminadas Não Ovipositoras; **NINO** = Fêmeas Não Inseminadas e Não Ovipositoras

As categorias de sexo e status reprodutivo diferiram quanto aos Índice de Agressão (F=8,96; df = 3; p < 0.001) e Índice de Força (F=25,60; df = 3; p < 0,001). Para o Índice de Agressão, as análises post-hoc mostram que Machos são significativamente diferentes de fêmeas NINO, mas não de fêmeas IO e INO, indicando que as proporções

do número de indivíduos agredidos por machos são semelhantes à de fêmeas IO e INO e maiores que de NINO (Figura 9). Quanto ao Índice de Força os machos diferem significativamente de fêmeas INO e NINO, indicando que as proporções de agressões dos machos é semelhante à de fêmeas IO e maiores que de fêmeas INO e NINO. Os machos também diferem das categorias de fêmeas quanto aos postos ocupados na hierarquia de dominância (F=17,52; df = 3; p < 0,001). As análises post-hoc indicam que fêmeas IO ocupam as maiores posições na hierarquia, machos são significativamente diferentes apenas de fêmeas NINO e ocupam posições hierárquicas intermediárias entre fêmeas IO e INO (Figura 11).

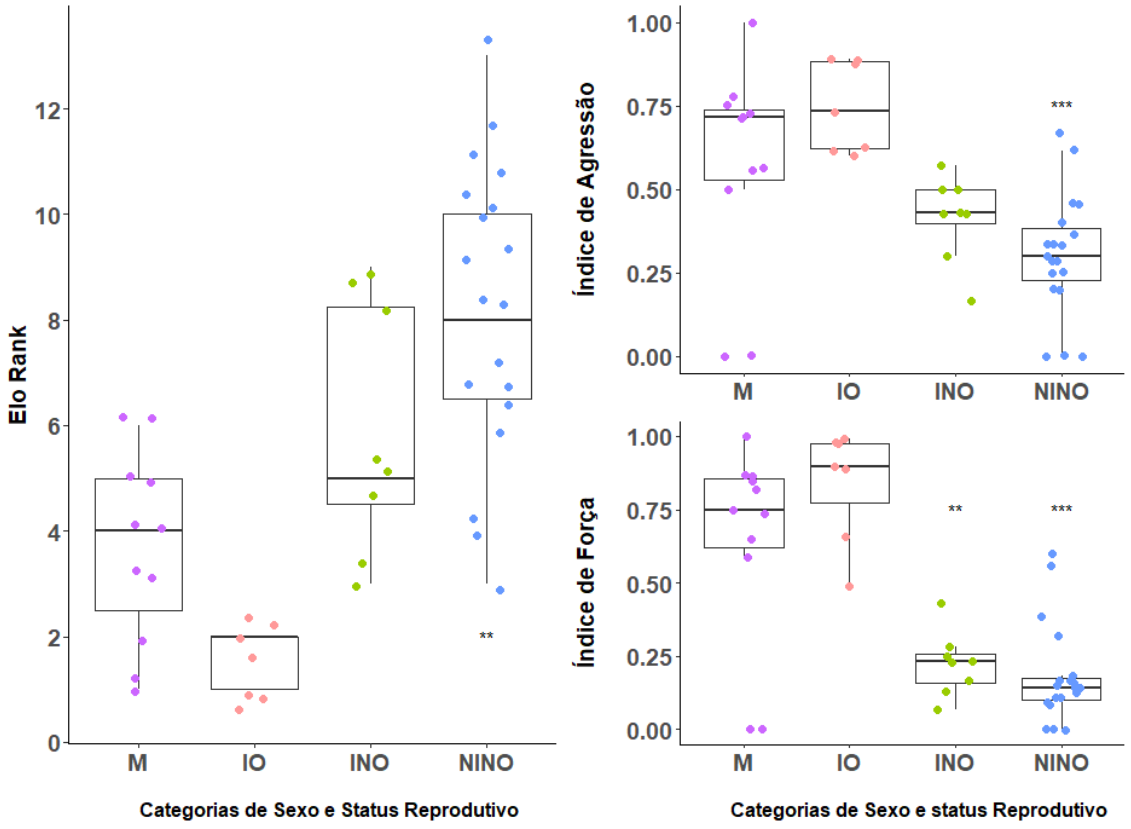


Figura 11. Representação gráfica da relação entre as categorias de sexo e status reprodutivo com o status de dominância social. À esquerda temos a relação entre as categorias de sexo e status reprodutivo no eixo x e as posições hierárquicas criadas pelo sistema de Elo no eixo y, enquanto que à direita temos o Índice de Agressão e o Índice de Força nos eixos y. Categorias Sexo e Status Reprodutivao: **M** = Machos; **IO** = Fêmeas Inseminadas Ovipositoras; **INO** = Fêmeas Inseminadas Não Ovipositoras; **NINO** = Fêmeas Não Inseminadas e Não Ovipositoras

A análises das interações entre as categorias de sexo e status reprodutivo mostrou que as interações entre fêmeas IO e INO são significativamente diferentes e maiores que todas as demais (F = 146,19; df = 15; $p < 0,001$). O maior número de agressões registrado para todas as colônias foi de fêmeas IO para fêmeas INO, seguido de IO para NINO, IO para IO e INO para INO. Exceto quanto ás agressões de machos para fêmeas IO, o número de agressões de machos para as outras fêmeas foram significativamente maior que todas as interações desempenhadas por fêmeas INO e NINO. Em comparação às interações apenas entre machos, o número de agressões de machos para cada categoria de fêmea foi significativamente maior que o de machos para machos (Figura 12). Entre as diferentes classes de fêmeas agredidas pelos machos, as fêmeas INO e NINO foram agredidas igualmente.

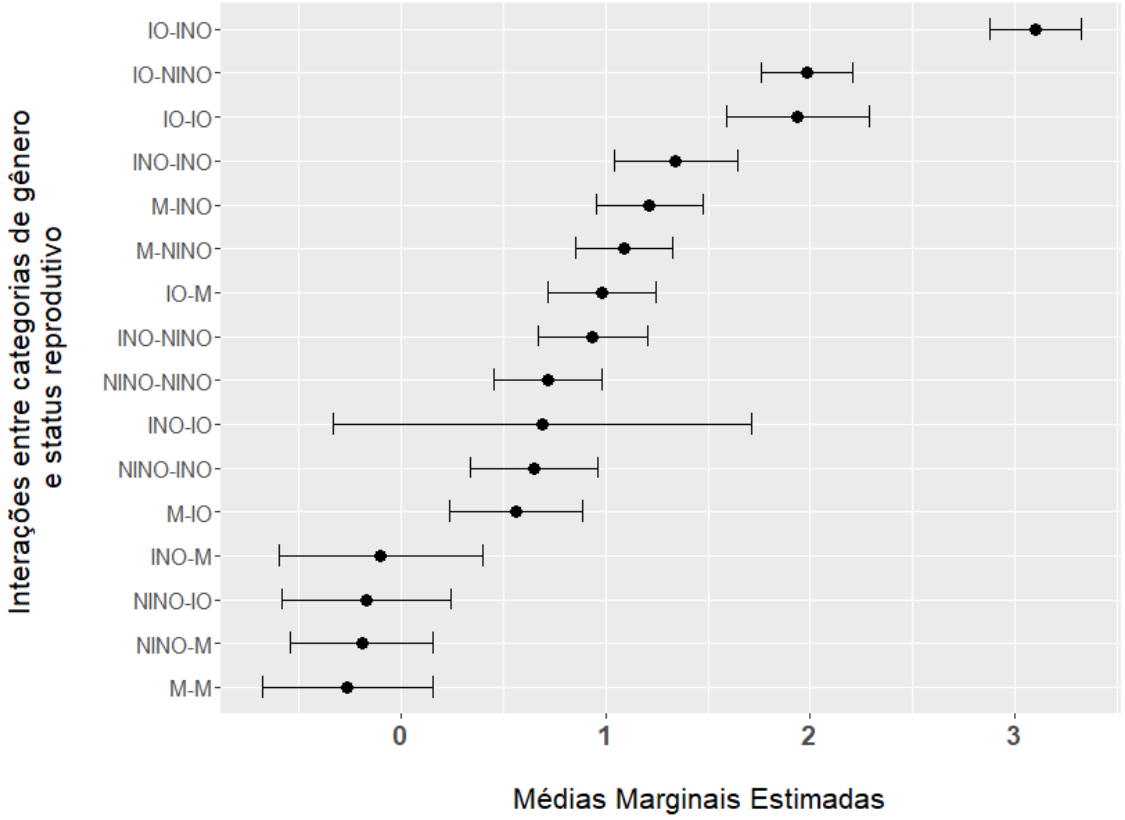


Figura 12. Diferença das Médias Marginais Estimadas das interações entre cada categoria de sexo e status reprodutivo geradas a partir do GLM para número de agressões por cada categoria. Categorias Sexo e Status Reprodutivao: **M** = Machos; **IO** = Fêmeas Inseminadas Ovipositoras; **INO** = Fêmeas Inseminadas Não Ovipositoras; **NINO** = Fêmeas Não Inseminadas e Não Ovipositoras

4.3. Estrutura Hierárquica

A estrutura hierárquica das relações de dominância foi caracterizada quanto aos valores de Consistência Direcional (DC), Índice de Transitividade Triangular (Ttri) e Grau de Repetitividade. Quanto ao grau de assimetria das interações verificamos um quadro geral com elevada e significativa consistência direcional (Média DC = 79,35%; p << 0.001; Tabela 1). Os parâmetros de interpretação dos valores de DC correspondem a DC = 0 onde as interações são completamente simétricas, e DC = 1, as interações são completamente assimétricas. Na figura 13.a. a rede de dominância está representada ilustrando a assimetria das relações para uma das colônias (N13).

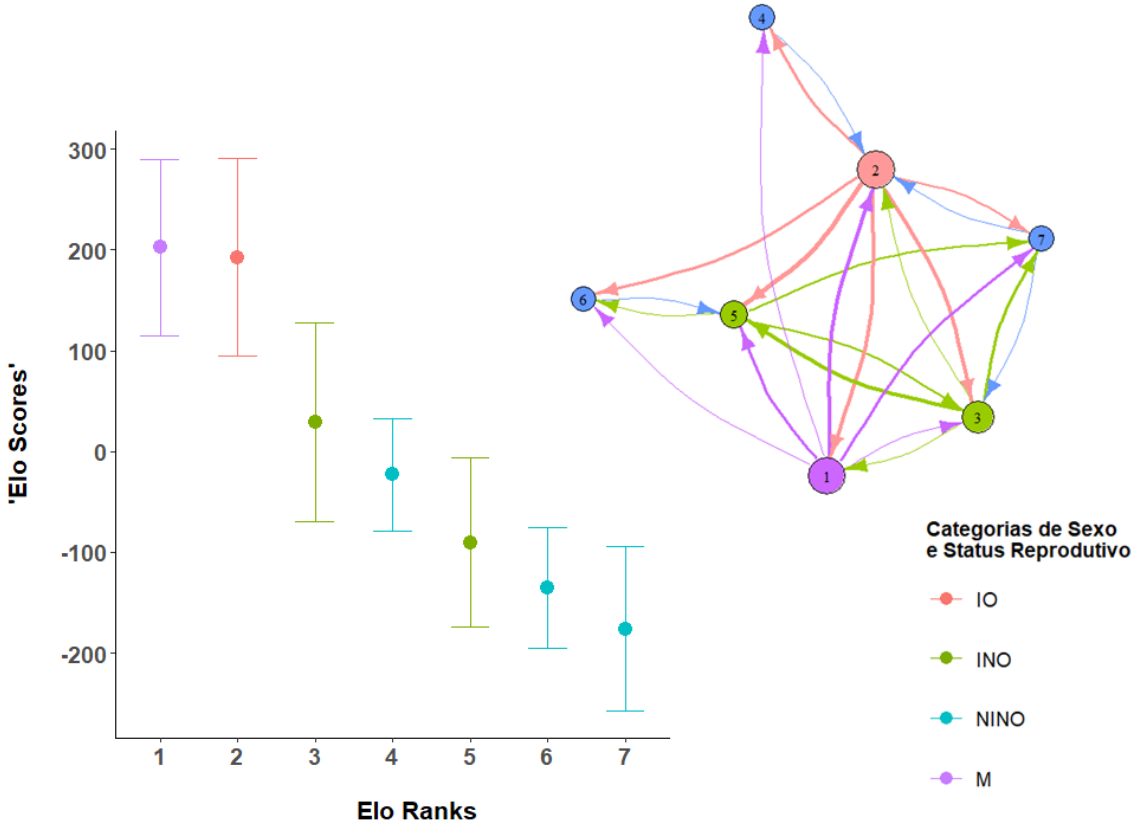


Figura 13. Representação gráfica das interações sociais e rankings hierárquicos para cada categoria de sexo e status reprodutivo da colônia 13. Na rede de interação os tamanhos dos vértices são correspondentes aos respectivos valores individuais para o índice de força. A espessura os vínculos correspondem ao peso da agressão. As cores de cada interação corresponde à cor do vértice indicando quem realizou a interação.

Quanto à transitividade das interações, a Proporção de Tríades Transitivas (Pt) e o Índice de Transitividade Triangular (Ttri) foram predominantemente altos. Os parâmetros de interpretação dos valores de Pt e Ttri correspondem a: Pt ou Ttri = 0, então

as configurações de tríades são todas cíclicas, e para Pt e Ttri = 1, todas as tríades são transitivas. Comparando os dados ao modelo nulo nem todas as colônias apresentaram valores significativos (Tabela 2). O Elevado número de tríades transitivas nos indica uma estrutura hierárquica cujo os indivíduos tendem a estar ordenados linearmente.

Tabela 2. Propriedades estruturais das redes de dominância incluindo interações entre machos e fêmeas. DC – Consistência Direcional; Pt – Proporção de Tríades Transitivas; Ttri – Índice de Transitividade Triangular; p-value – Valor de 'p' para significância em relação ao modelo nulo.

Colônia	*N3*	*N4*	*N5*	*N6*	*N7*	*N10*	*N11*	*N13*	*N15*	*N17*	*N19*	*G8*
Nº Indivíduos	13	14	10	8	7	7	11	7	11	12	9	13
Nº de Machos	3	3	4	0	0	0	0	1	4	3	2	1
DC	0,86	0,80	0,54	0,91	0,82	0,42	0,94	0,59	0,85	0,92	0,96	0,92
DC p-value	10^{-4}	10^{-4}	10^{-4}	10^{-4}	10^{-4}	10^{-4}	10^{-4}	10^{-4}	10^{-4}	10^{-4}	10^{-4}	10^{-4}
Pt	0,94	1,00	1,00	1	0,90	1,00	1,00	1,00	0,92	1,00	1,00	0,97
Ttri	0,76	1,00	1,00	1	0,62	1,00	1,00	1,00	0,69	1,00	1,00	0,90
Ttri p-value	0,12	0,01	0,20	0,01	0,09	0,03	0,07	0,46	0,03	0,03	0,01	0,01
Repetitividade	0,91	0,84	0,84	0,94	0,85	0,83	0,97	0,66	0,88	0,88	0,97	0,91
Topologia	S	I	I	S	I	I	S	F	I	I	S	S

Os valores do Índice de Repetitividade (Tabela 2) fornecem parâmetros sobre a inclinação da estrutura hierárquica, ou seja, quanto maior o grau de repetitividade mais inclinada e linear é a hierarquia. Os parâmetros dos valores do Índice tomaram como referência o valor de 0,7 como divisor entre uma hierarquia muito achatada para não existente e uma hierarquia quase linear para completamente linear. Hierarquias cujos valores de repetitividade estão acima de 0,9 indicam uma elevada inclinação linear, enquanto aquelas que apresentaram um valor de repetitividade entre 0,7 e 0,9 indicam que possuem um leve achatamento da inclinação hierárquica (Quase-linear). Por fim, valores entre 0,35 até 0,7 indicam uma hierarquia extremamente achatada e incerta (SÁNCHEZ-TÓJAR, 2017). Nossos resultados mostraram que as colônias estudadas são predominantemente quase-linear e altamente lineares (Tabela 2).

A probabilidade de vitórias do indivíduo com maior ranking em cada conflito foi calculada considerando os efeitos do número de observações utilizadas nas análises e o grau de dispersão das interações entre os indivíduos. A Regressão Polinomial utilizada para testar a probabilidade do maior ranking obter vitória no conflito de acordo com a diferença de ranking entre os pares indica que para cada aumento unitário na diferença de

ranking entre os adversários a probabilidade de vitória do adversário com maior ranking aumenta seguindo uma função de grau 3 (R^2c = 39%; F = 19,98; p < 0,001). É valido destacar que mesmo que exista um aumento da probabilidade de vitórias de acordo com o distanciamento do ranking entre os adversários, a probabilidade de vitória do adversário com maior ranking, independente da diferença de ranking, estão todas acima de 75% de chance de vitória (Figura 14). Apesar da análise comparativa indicar como melhor modelo de previsão a função polinomial de grau 2, para o cenário amostral, de colônias com até 12 indivíduos no máximo, uma função de grau 3 melhor define a progressão de probabilidade de vitórias. As previsões geradas pela função de grau 2 começa a diminuir a probabilidade de vitória do maior ranking a partir de 10 de diferença de ranking entre os adversários á probabilidades de vitória a baixo de 40%, o que não corresponde às condições dessa hierarquia de dominância.

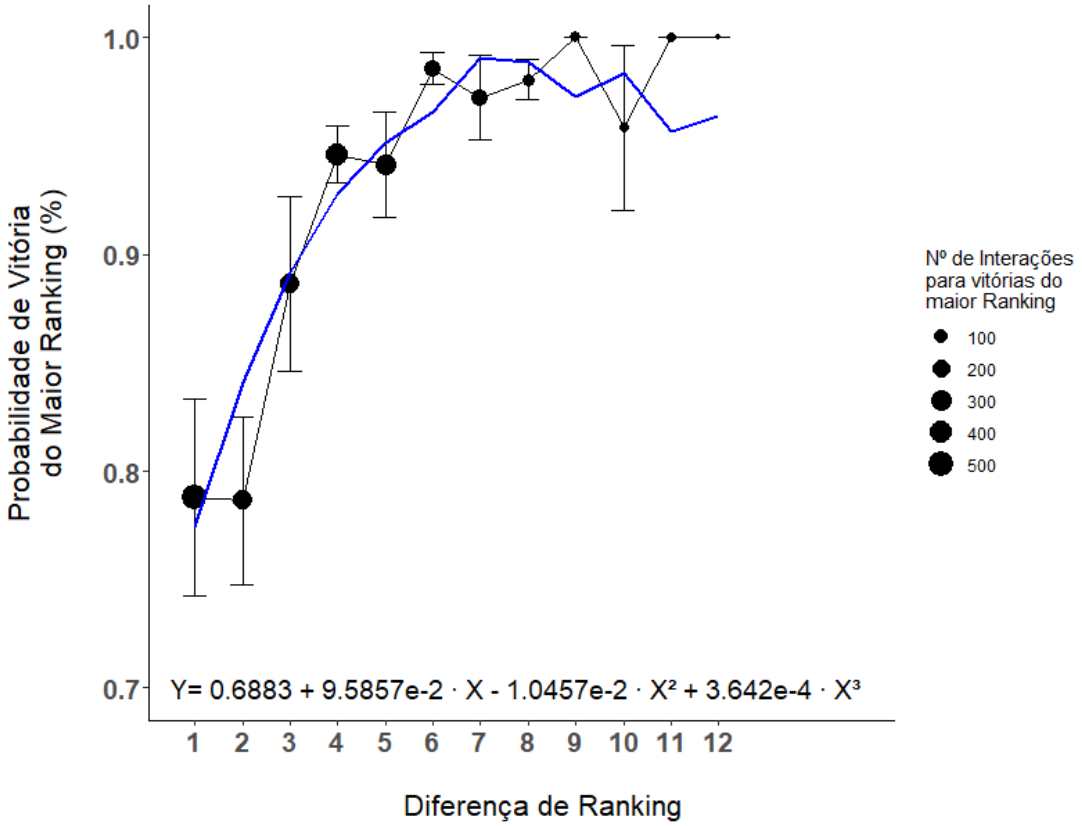


Figura 14. Relação da probabilidade de vitórias do indivíduo que ocupa maior posição hierárquica em um conflito de acordo com a diferença de ranking entre os adversários. Em azul a linha de progressão correspondente à função polinomial de terceiro grau.

5. Discussão

Até o momento aspectos básicos sobre a biologia e comportamento de *M. metathoracicus* eram desconhecidos. Os resultados nos trouxeram as primeiras informações sobre o sistema reprodutivo adotado pela espécie, de que forma esse sistema está associado a organização social e como é estruturada a hierarquia de dominância entre os indivíduos de acordo com a dinâmica de interação entre os pares e as diferenças entre casta e gênero. As colônias são constituídas por múltiplas fêmeas inseminadas, com ovário desenvolvido e em algumas colônias com mais de uma ovipositora. O status reprodutivo foi classificado em três categorias de acordo com o status de inseminação e oviposição. A primeira delas inclui fêmeas inseminadas e que foram observadas ovipositando na colônia (IO), a segunda fêmeas inseminadas, mas que não foram observadas ovipositando (INO) e, por fim, fêmeas não inseminadas nem ovipositoras (NINO).

Nossos resultados mostram que o padrão de associação das condições morfofisiológicas ao status de dominância social e reprodutiva em *M. metathoracicus* é semelhante à de outras espécies do gênero já conhecidas (*M. mexicanus* – LITTE, 1977; *M. labiatus* – LITTE, 1981; *M. cerberus* - NODA et al., 2001; *M. cassununga* – MURAKAMI & SHIMA, 2006; MURAKAMI et al., 2009) e também de sistemas sociais semelhantes como espécies do gênero *Polistes* (*P. ferreri* – SOARES et al., 2014; *P. dominula* – TAYLOR et al., 2020) e da subfamília Stenogastrinae (*Liostenogaster flavolineata* – SUMNER et al., 2001). Tanto o status social quanto o controle da reprodução apresenta relações significativas com a idade e o desenvolvimento ovariano, mas não com o tamanho. As dominantes reprodutivas (IO), são protagonistas das interações sociais, agredindo o maior número de indivíduos, desempenhando o maior número de agressões na colônia e sendo as menos agredidas. A maioria das suas agressões são direcionadas para fêmeas que na hierarquia de dominância estão posicionadas logo abaixo. Estas fêmeas, variam em idade, estão aptas a reproduzir (INO), são as mais agredidas da colônia, mas não desempenham poucas agressões. A maioria das agressões de fêmeas INO são direcionadas às fêmeas não reprodutivas das colônias (NINO). As fêmeas NINO são predominantemente mais jovens, não estão com os ovários ativados, são menos agressivas e são agredidas tanto quanto suas principais agressoras.

Fêmeas mais jovens costumam interagir pouco na colônia, e menos ainda agredir outros indivíduos (CECÍLIO et al., 2016), e esse pode ser um dos motivos de fêmeas NINO ocuparem posições hierárquicas inferiores e apresentarem valores baixos para os índices de Força e Agressão. Outra explicação, no caso destas apresentarem idades intermediárias ou já serem mais velhas (de acordo com a idade relativa) é que elas devem passar mais tempo forrageando do que fêmeas aptas a reprodução que permanecem na colônia disputando pela oportunidade de reproduzirem (*M. mastigophorus* – O'DONNELL, 1998a; *M. latior* – CECÍLIO et al., 2016). Nossos resultados mostraram que a maioria das interações são protagonizadas por fêmeas ativas (IO) e potencialmente reprodutivas (INO). O maior número de agressões partir das dominantes reprodutivas em direção aquelas que são aptas a reprodução pode estar relacionada com um mecanismo de supressão da reprodução (LIEBIG et al., 2005). Apesar do controle da reprodução ser mantido por apenas uma ou duas fêmeas, como já mostrado em outras espécies, pode ser vantajoso ter múltiplas fêmeas aptas a reproduzir na colônia frente a eventuais perdas da dominante reprodutiva, pois assim a substituição pode acontecer de forma mais rápida e não prejudicar a colônia (SUMNER et al., 2001; MURAKAMI et al., 2009). As fêmeas ocupando as posições mais altas na hierarquia são as mais aptas a reproduzir, no entanto, ainda é necessário investigar se estas são as próximas da fila a obterem o controle da reprodução na colônia.

Os machos também integram a hierarquia de dominância. A participação ativa de machos na organização social e divisão de tarefas é um fenômeno pouco comum entre insetos sociais. O primeiro registro de vespas sociais em que os machos participam ativamente da dinâmica social, agredindo fêmeas e integrando a hierarquia de dominância social foi em *M. mastigophorus*, e, até o momento, o único (O'DONNELL, 1999; MOLINA & O'DONNELL, 2009). Apesar do estudo de O'Donnell et al. (2021) com *M. mastigophorus* utilizar somente o desenvolvimento ovariano como parâmetro de dominância reprodutiva, desconsiderando o status de inseminação e oviposição, nossos resultados mostram muitas semelhanças quanto ao comportamento de machos e sua integração na hierarquia de dominância. A separação de fêmeas com ovários desenvolvidos em duas categorias, IO e INO, nos permitiu acessar um detalhamento maior quanto ao status de dominância entre os gêneros e as diferentes classes de fêmeas. Assim como o encontrado para *M. mastigophorus*, os machos raramente são alvos de agressões, e o número de agressões e de indivíduos agredidos são maiores que o de fêmeas

com ovários pequenos. Quanto ao engajamento total nas interações agonísticas, os machos são pouco ativos se comparados as fêmeas dominantes, apresentando um engajamento semelhante ao de fêmeas com ovários pouco desenvolvidos (O'DONNELL et al., 2021).

A principal diferença encontrada entre *M. metathoracicus* e *M. mastigophorus*, que são até o momento as únicas espécies que temos conhecimentos dos machos serem agressivos para com as fêmeas e integrarem a hierarquia de dominância, é que em *M. metathoracicus* os machos não estão no topo da hierarquia, mas compartilham do status de dominância social com fêmeas com ovários desenvolvidos e aptas a reproduzir (IO e INO). Sugere-se que *M. mastigophorus* direcione suas agressões às fêmeas com ovários desenvolvidos na tentativa de obter recurso, pois estas recebem a maior parte dos alimentos trazido pelas forrageadoras. Em *M. metathoracicus* apesar de suas agressões serem mais frequentes às fêmeas INO e NINO ao invés das IO, ambas as classes de fêmeas estão envolvidas no compartilhamento de recursos dentro da colônia, INO por ser dominante e possivelmente solicitar com maior frequência e fêmeas NINO por possivelmente desempenharem função de forrageadoras. A associação entre status de dominância social e maior controle sobre os recursos trazidos à colônia ainda não foi verificado para espécie, mas em *Mischocyttarus* fêmeas reprodutoras utilizam de uma maior quantidade de nutrientes para manutenção de suas necessidades fisiológicas obtendo-os por meio das relações de dominância e subordinação (FIOCCA et al., 2020). Portanto, é possível que o padrão seja semelhante em *M. metathoracicus* corroborando a motivação por trás do engajamento de machos na organização social.

Quanto à estrutura hierárquica das relações de dominância, as métricas utilizadas para caracterização estrutural das redes de interação nos indicam que as interações são altamente assimétricas (Consistência Direcional – DC), transitivas (Índice de Transitividade Triangular – Ttri) e a estrutura possui elevada inclinação (Índice de Repetitividade > 0.70). De acordo com o Índice de repetitividade, a grande maioria das colônias são topologicamente classificadas em altamente linear (5 colônias) e quase-lineares (6 colônias). Como visto entre as categorias de sexo e status reprodutivo há uma assimetria de interações agressivas na qual as agressões partem predominantemente de fêmeas IO. O ordenamento hierárquico entre as categorias de sexo e status reprodutivo também está linearmente estabelecido, com fêmeas IO no topo, machos e fêmeas INO em posições intermediárias e nas últimas posições da hierarquia fêmeas NINO. Há poucas

reversões quanto as interações entre as categorias de status reprodutivo, (ex.: Agressões de IO para INO são maiores que de INO para IO, e agressões de INO para NINO são maiores que de NINO para INO), corroborando uma relação entre a transitividade e linearidade das relações de dominância com uma divisão assimétrica do trabalho reprodutivo entre as fêmeas (Figura 10).

O compartilhamento de status de dominância entre fêmeas INO e machos pode ser interpretado como o fator de influência para a estrutura não ser totalmente linear e sim quase-linear. As motivações por trás das agressões desempenhadas por machos diferem da de fêmeas. Se considerarmos que as relações de dominância estão em contextos diferentes para machos (obtenção de recurso) e fêmeas (Divisão do trabalho reprodutivo) é possível que fêmeas IO e machos, como classes dominantes, possuem pesos diferentes sobre seus subordinados, e que o peso de suas agressões pode alterar a linearidade da estrutura hierárquica de totalmente linear para quase linear. Além disso, não só o número de machos presentes na colônia pode influenciar a topologia da hierarquia de dominância como também a idade visto que machos jovens não interagem tanto em seus primeiros dias de vida e podem ser classificados em posições inferiores na hierarquia (MOLINA & O'DONNELL, 2009). Para compreendermos, em particular, a influência de machos sobre a topologia da hierarquia de dominância, testes controlando a idade dos machos e remoção dos mesmos devem ser considerados para estudos futuros.

A fim de investigar de que forma a dinâmica de interações entre os indivíduos influência a estrutura da hierarquia, verificamos também o padrão existente na probabilidade de vitórias do indivíduo de maior ranking de acordo com a diferença de ranking entre os adversários e constatamos que apesar da probabilidade de vitória pelo indivíduo de maior ranking ser maior que 75%, independente da diferença do ranking, esta aumenta com a distância entre as posições hierárquicas dos adversários. Quanto menor for a diferença de ranking entre os adversários em conflito na colônia existe uma menor chance daquele com maior status de dominância perder o conflito. Isso indica que existe uma flexibilidade maior das posições hierárquica entre os rankings adjacentes, ou seja, indivíduos com status de dominância semelhantes estão mais aptos a mudarem sua posição hierárquica um com outro.

Quanto ao modelo de previsão para estimar a probabilidade de vitórias do indivíduo de maior ranking de acordo com a diferença de ranking entre os adversários existem alguns pontos a serem considerados. A probabilidade de vitórias do indivíduo de

maior ranking de acordo com a diferença de ranking entre os adversários parece ter uma relação com o número de indivíduos que compõe a hierarquia, e esta não foi considerada nas análises. O modelo baseado em uma função polinomial quadrática é o que melhor prediz segundo os valores de poder estatísticos. No entanto, quanto maior o número de indivíduos na colônia maior a diferença de rankings entre os adversários, e para valores maiores do que 10 esse modelo passa a gerar probabilidades de vitórias do maior ranking muito baixas, o que não corresponde à realidade dos conflitos para essa espécie. As colônias em pós-emergência pós-macho de *M. metathoracicus* variam de 2 a 25 indivíduos e em nossas amostras, as maiores colônias apresentavam 14 indivíduos. Apesar de indivíduos dominantes interagir pouco com indivíduos no fim da hierarquia quando a colônia é grande (NAUG, 2009), as chances de uma dominante vencer um conflito devem ser muito maiores do que perder para um subordinado de rankings inferiores. Por esse motivo, o modelo de grau 3, que também teve valores estatisticamente significativos, foi escolhido como curva preditiva da relação entre probabilidade de vitórias do maior ranking e diferença de ranking entre os adversários, pois com o aumento da diferença de ranking (acima de 10), a probabilidade de vitórias aumenta ao invés de diminuir drasticamente. A relação entre tamanho da colônia e dinâmica e estrutura da hierarquia de dominância ainda precisa ser investigada para podermos compreender melhor esse padrão de interação entre os indivíduos.

A maioria das agressões partem das fêmeas aptas a reprodução e apesar dos machos apresentarem status de dominância alto eles não participam da luta pela dominância reprodutiva. Assim, podemos considerar a possibilidade de que a maior flexibilidade entre indivíduos com rankings adjacentes reflete uma constante tentativa de garantir maior status de dominância e estar entre aquelas que possivelmente assumiria a dominância reprodutiva quando a atual reprodutora morrer, visto que a divisão do trabalho reprodutivo estar submetido à dominância social. Fanelli et al. (2008) sugere que sistemas com baixa assimetria do controle reprodutivo (ou seja, maior flexibilização de reprodução de subordinadas) estão associados a elevados níveis de agressão partindo de fêmeas logo a baixo da dominante reprodutiva. Em *M. metathoracicus* existe uma linearidade quanto ao grau de agressividade entre as classes reprodutivas de fêmeas, sugerindo que há um controle assimétrico da reprodução neste sistema e que uma flexibilização reprodutiva ocorre somente entre aquelas com maior status de dominância.

Conclusão

Este trabalho se propôs a trazer informações iniciais sobre Mischocyttarus metathoracicus, uma espécie de vespa eussocial bastante comum em ambientes urbanos. Foi explorado diversos aspectos da biologia comportamental da espécie, como biologia reprodutiva e sistema de organização social utilizando ferramentas inovadoras. Foi possível acessar informações bastante detalhadas e robustas sobre a dinâmica e estrutura das relações de dominância em *M. metathoracicus*. As relações de dominância e subordinação configura uma estrutura hierárquica altamente linear, com a divisão do trabalho reprodutivo dependente da idade e status de dominância social. A competição por status de dominância ocorre de forma mais direta entre indivíduos com status semelhantes e a disputa reprodutiva fica entre as fêmeas mais velhas, com ovários desenvolvidos ocupando rankings hierárquicos superiores. Além disso, os machos também integram a hierarquia de dominância compartilhando status de dominância junto ás fêmeas aptas à reprodução. Os resultados obtidos neste trabalho trazem contribuições para o estudo de hierarquias de dominância e informações sobre a biologia social de um grupo de vespas neotropicais extremamente diverso e estas informações podem ser utilizadas para futuras comparações de cunho evolutivo.

Bibliografia:

ALLEE, W. C., FOREMAN, D., BANKS, E. M., & HOLABIRD, C. H. (1955). Effects of an androgen on dominance and subordinance in six common breeds of *Gallus gallus*. ***Physiological Zoology***, *28*(2), 89-115.

AHAN, M. R., ROHMETRA, H., MUNGAD, A., (2018). Social Network Analysis using Data Segmentation and Neural Networks. International Research Journal of Engineering and Thechnology (IRJET). Vol. 05. Issue: 06.

ALTIZIER, S., NUNN, C. L., THRALL, P. H., GITTLEMAN, J. L., ANTONOVICS, J., CUNNINGHAM, A. A., ... & POSS, M. (2003). Social organization and parasite risk in mammals: integrating theory and empirical studies. ***Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics***, *34*(1), 517-547.

ALTMANN, Jeanne. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour**, v. 49, n. 3-4, p. 227-266, 1974.

BARBOSA, B. C., DIAS, M. L., VIEIRA, K. M., & PREZOTO, F. (2016). Cryptic nest of *Mischocyttarus iheringi* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) with description of camouflage. ***Florida Entomologist***, *99*(1), 135-139.

BATES, Douglas et al. Package 'lme4'. **Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version**, v. 1, n. 6, 2011.

BAYLY, K. L., EVANS, C. S., & TAYLOR, A. (2006). Measuring social structure: a comparison of eight dominance indices. ***Behavioural Processes***, *73*(1), 1-12.

BERMAN, C. M. (1982). The ontogeny of social relationships with group companions among free-ranging infant rhesus monkeys I. Social networks and differentiation. ***Animal Behaviour***, *30*(1), 149-162.

BLONDER, B., WEY, T. W., DORNHAUS, A., JAMES, R., & SIH, A. (2012). Temporal dynamics and network analysis. ***Methods in Ecology and Evolution***, *3*(6), 958-972.

BORGATTI, S. P. (2005). Centrality and network flow. ***Social networks***, *27*(1), 55-71.

BROWN, D. M., & LATTTANZIO, M. S. (2018). Resource variability and the collapse of a dominance hierarchy in a colour polymorphic species. ***Behaviour***, *155*(6), 443-463.

CAMERON, Sydney A. Brood care by males of Polistes major (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 59, n. 1, p. 183-185, 1986.

CANTOR, M., WEDEKIN, L. L., GUIMARAES, P. R., DAURA-JORGE, F. G., ROSSI-SANTOS, M. R., & SIMOES-LOPES, P. C. (2012). Disentangling social networks from spatiotemporal dynamics: the temporal structure of a dolphin society. ***Animal Behaviour***, *84*(3), 641-651.

CARPENTER, J. M., & MARQUES, O. M. (2001). **Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil.** *Universidade Federal da Bahia, Departamento de Fitotecnia, Bahia, CD-ROM, 147p.*

CHANDRASHEKARA, K., & GADAGKAR, R. (1990). Evolution of eusociality: Lessons from social organization in *Ropalidia marginata* (Lep.)(Hymenoptera: Vespidae).

CHARBONNEAU, D., BLONDER, B., & DORNHAUS, A. (2013). Social insects: a model system for network dynamics. In ***Temporal networks*** (pp. 217-244). Springer, Berlin, Heidelberg.

CHASE, I. D. (1982). Dynamics of hierarchy formation: the sequential development of dominance relationships. ***Behaviour***, 218-240.

CHASE, I. D., & SEITZ, K. (2011). Self-structuring properties of dominance hierarchies: a new perspective. In ***Advances in genetics*** (Vol. 75, pp. 51-81). Academic Press.

CLUTTON-BROCK, Timothy Hugh; HUCHARD, Elise. Social competition and selection in males and females. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 368, n. 1631, p. 20130074, 2013.

CLUTTON-BROCK, Tim. Reproductive competition and sexual selection. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 372, n. 1729, p. 20160310, 2017.

COSTA-FILHO, C., SHIMA, S. N., DESUÓ, I. C., & MURAKAMI, A. S. N., (2011). The effects of the social hierarchy destabilization on the foraging activity of eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus* styx Richards, 1940 (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). ***Psyche: A Journal of Entomology***, *2011*.

CUNHA, D. A. S., MENEZES, R. S. T., COSTA, M. A., LIMA, S. M., ANDRADE, L. H. C., & ANTONIALLI-JR, W. F. (2017). Integrated analyses of cuticular hydrocarbons, chromosome and mtDNA in the Neotropical social wasp *Mischocyttarus consimilis* Zikán (Hymenoptera, Vespidae). ***Neotropical entomology***, *46*(6), 642-648.

CURLEY, J. P. compete: Analyzing Social Hierarchies: **R package version** 0.1. 2016.

CSARDI, G., & NEPUSZ, T. (2018). The igraph software package for complex network research. **InterJ Complex Syst**. 2006; 1695.

DE VRIES, H. (1995). An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. ***Animal Behaviour***, *50*(5), 1375-1389.

DESHPANDE, Sujata A. et al. Wasp who would be queen: a comparative study of two primitively eusocial species. **Current Science**, p. 332-336, 2006.

DEY, C. J., REDDON, A. R., O'CONNOR, C. M., & BALSHINE, S. (2013). Network structure is related to social conflict in a cooperatively breeding fish. ***Animal Behaviour***, *85*(2), 395-402.

ELO, Arpad E. **The rating of chessplayers, past and present**. Arco Pub., 1978.

FARINE, D. R. (2015). Proximity as a proxy for interactions: issues of scale in social network analysis. ***Animal Behaviour***, (104), e1-e5.

FANELLI, D.; BOOMSMA, J. J.; TURILLAZZI, S. Subordinate wasps are more aggressive in colonies with low reproductive skew. **Animal Behaviour**, v. 75, n. 3, p. 879-886, 2008.

FIOCCA, Katherine et al. Effects of nutritional physiology on reproductive caste in a eusocial tropical paper wasp (*Mischocyttarus pallidipectus*). In: **Entomology 2019**. ESA, 2019.

GADAGKAR, R. (1980). Dominance hierarchy and division of labour in the social wasp, *Ropalidida marginata* (Lep.)(Hymenoptera: Vespidae). ***Current Science***, *49*(20), 772-775.

GADAGKAR, Raghavendra; GADAGKAR, Raghavendra. **The social biology of *Ropalidia marginata*: toward understanding the evolution of eusociality**. Harvard University Press, 2009.

GADAGKAR, R. (2021). **Foreword-Encyclopedia of Social Insects**. Springer Nature.

GIANNOTTI, E. (1998). The colony cycle of the social wasp, *Mischocyttarus cerberus* styx Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae). ***Revista Brasileira de Entomologia***, *41*(2-4), 217-224.

GRAZINOLI, D. J., DE SOUZA, A. R., & PREZOTO, F. (2010). Dominance hierarchy and division of work in colonies of *Polistes simillimus* (Hymenoptera, Vespidae). ***Sociobiology***, *56*(2), 507-514.

GREENWALD, E., SEGRE, E., & FEINERMAN, O. (2015). Ant trophallactic networks: simultaneous measurement of interaction patterns and food dissemination. ***Scientific reports***, *5*, 12496.

GUNNELS, IV, C. W. (2007). Seasonally variable eusocially selected traits in the paper wasp, *Mischocyttarus mexicanus*. ***Ethology***, *113*(7), 648-660.

HANNEMAN, R. A., & RIDDLE, M. (2005). **Introduction to social network methods**.

HINDE, Robert A. On describing relationships. **Journal of child psychology and psychiatry**, v. 17, n. 1, p. 1-19, 1976.

HINDE, R. A. Dominance and role—two concepts with dual meanings. **Journal of Social and Biological Structures**, v. 1, n. 1, p. 27-38, 1978.

HOBSON, Elizabeth A.; AVERY, Michael L.; WRIGHT, Timothy F. The socioecology of Monk Parakeets: Insights into parrot social complexity. **The Auk: Ornithological Advances**, v. 131, n. 4, p. 756-775, 2014.

HOBSON, Elizabeth A. et al. The effect of social context and social scale on the perception of relationships in monk parakeets. **Current Zoology**, v. 61, n. 1, p. 55-69, 2015.

HOBSON, Elizabeth A.; MØNSTER, Dan; DEDEO, Simon. Aggression heuristics underlie animal dominance hierarchies and provide evidence of group-level social information. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 118, n. 10, 2021.

HUNT, J. H. (1988). Lobe erection behavior and its possible social role in larvae of *Mischocyttarus* paper wasps. ***Journal of insect behavior***, *1*(4), 379-386.

HUGHES, C. R., BECK, M. O., & STRASSMANN, J. E. (1987). Queen succession in the social wasp, Polistes annularis. ***Ethology***, *76*(2), 124-132.

HUGHES, Colin R.; STRASSMANN, Joan E. Age is more important than size in determining dominance among workers in the primitively eusocial wasp, *Polistes instabilis*. **Behaviour**, p. 1-14, 1988.

JANDT, J. M., TIBBETTS, E. A., & TOTH, A. L. (2014). Polistes paper wasps: a model genus for the study of social dominance hierarchies. ***Insectes Sociaux***, *61*(1), 11-27.

JEANNE, R. L. 1972. Social biology of the Neotropical Wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 144**(3): 63-150.

JEANNE, R. L. Polyethism. **The social biology of wasps**, p. 389-425, 1991.

KADANOFF, L., COPPERSMITH, S., & ALDANA, M. (2002). Boolean dynamics with random couplings. ***arXiv preprint nlin/0204062***.

KLEINBERG, J. M. (1999). Hubs, authorities, and communities. ***ACM computing surveys*** *(CSUR)*, *31*(4es), 5.

LEIVA, David; SOLANAS, Antonio; SALAFRANCA, Lluis. Testing reciprocity in social interactions: A comparison between the directional consistency and skew-symmetry statistics. **Behavior Research Methods**, v. 40, n. 2, p. 626-634, 2008

LIEBIG, Jürgen; MONNIN, Thibaud; TURILLAZZI, Stefano. Direct assessment of queen quality and lack of worker suppression in a paper wasp. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 272, n. 1570, p. 1339-1344, 2005.

Litte, M. 1977. Behavioral ecology of the social wasp, *Mischocyttarus mexicanus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology 2**: 229–246.

Litte, M. 1981. Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: survival in a Colombian rain forest. **Smithsonian Contributions of Zoology 327**: 1–27.

MALDONADO-CHAPARRO, A. A., HUBBARD, L., & BLUMSTEIN, D. T. (2015). Group size affects social relationships in yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). ***Behavioral ecology***, *26*(3), 909-915.

MICHELUTTI, K. B., MONTAGNA, T. S., & ANTONIALLI-JR, W. F. (2013). Effect of habitat disturbance on colony productivity of the social wasp *Mischocyttarus consimilis* Zikán (Hymenoptera, Vespidae). ***Sociobiology***, *60*(1), 96-100.

MILGRAM, S. (1967). The small world problem. ***Psychology today***, *2*(1), 60-67.

MOLINA, Yamile; O'DONNELL, Sean. Males exhibit novel relationships of dominance with nest departure in the social paper wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae). **Ethology**, v. 115, n. 8, p. 738-746, 2009.

MONNIN, T., & PEETERS, C. (1999). Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. ***Behavioral Ecology***, *10*(3), 323-332.

MONTAGNA, Thiago Santos; ANTONIALLI-JUNIOR, William Fernando. Morphological differences between reproductive and non-reproductive females in the social wasp *Mischocyttarus consimilis* Zikán (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology**, v. 63, n. 1, p. 693-698, 2016.

MORA-KEPFER, F. (2014). Context-dependent acceptance of non-nestmates in a primitively eusocial insect. ***Behavioral ecology and sociobiology,*** *68*(3), 363-371.

MURAKAMI, André Sunao Nishiuchi; SHIMA, Sulene Noriko. Nutritional and social hierarchy establishment of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini) and related aspects. **Sociobiology**, p. 183-207, 2006.

MURAKAMI, André SN; SHIMA, Sulene N.; DESUÓ, Ivan C. More than one inseminated female in colonies of the independent-founding wasp *Mischocyttarus cassununga* von Ihering (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 53, p. 653-662, 2009.

NANDI, A. K., SUMANA, A., & BHATTACHARYA, K. (2014). Social insect colony as a biological regulatory system: modelling information flow in dominance networks. ***Journal of The Royal Society Interface***, *11*(101), 20140951.

NAUG, D. (2009). Structure and resilience of the social network in an insect colony as a function of colony size. ***Behavioral Ecology and Sociobiology***, *63*(7), 1023-1028.

NEUMANN, Christof et al. Assessing dominance hierarchies: validation and advantages of progressive evaluation with Elo-rating. **Animal Behaviour**, v. 82, n. 4, p. 911-921, 2011.

NEVES, E. F., ANDRADE, L. H. C., SÚAREZ, Y. R., LIMA, S. M., & ANTONIALLI-JR, W. F. (2012). Age-related changes in the surface pheromones of the wasp *Mischocyttarus consimilis* (Hymenoptera: Vespidae). ***Genetics and Molecular Research***, *11*(3), 1891-1898.

NODA, S. C. M., SILVA, E. R. D., & GIANNOTTI, E. (2001). Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus* styx (Hymenoptera, Vespidae). ***Sociobiology***, 603-614.

NODA, Sílvia Cristina Mari. **Determinação e diferenciação de castas em *Mischocyttarus* (Mischocyttarus) drewseni Saussure, 1857 (Hymenoptera, Vespidae) de acordo com a perspectiva nutricional e aspectos relacionados**. 2005.

NOLL, Fernando B.; WENZEL, John W. Caste in the swarming wasps:'queenless' societies in highly social insects. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 93, n. 3, p. 509-522, 2008.

NORSCIA, Ivan; PALAGI, Elisabetta. The socio-matrix reloaded: from hierarchy to dominance profile in wild lemurs. **PeerJ**, v. 3, p. e729, 2015.

O'DONNELL, S. (1998a). Reproductive caste determination in eusocial wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Annual review of entomology*, *43*(1), 323-346.OGUZTÖRELI, M. N. (1979). Activity analysis of neural networks. ***Biological cybernetics***, *34*(3), 159-169.

O'DONNELL, S. (1998b). Dominance and polyethism in the eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae). ***Behavioral Ecology and Sociobiology***, *43*(4-5), 327-331.

O'DONNELL, Sean. The function of male dominance in the eusocial wasp, *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae). **Ethology**, v. 105, n. 3, p. 273-282, 1999.

O'DONNELL, Sean; FIOCCA, Katherine; CONGDON, Rheanna. Social Network Analysis of Male Dominance in the Paper Wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of Insect Behavior**, p. 1-8, 2021.

OLIVEIRA, V. C. et al. Dominance and Subordination Interactions Among Nestmates in Pre and Post-Emergence Phases of the Basal Eusocial Wasp *Mischocyttarus* (Monogynoecus) *montei* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, p. 999-1013, 2012.

PINTER-WOLLMAN, N., HOBSON, E. A., SMITH, J. E., EDELMAN, A. J., SHIZUKA, D., DE SILVA, S., ... & FEWELL, J. (2013). The dynamics of animal social networks: analytical, conceptual, and theoretical advances. ***Behavioral Ecology***, *25*(2), 242-255.

PARDI, L. (1948). Dominance order in Polistes wasps. ***Physiological Zoology***, *21*(1), 1-13.

PARDI, L.; MARINO PICCIOLI, M. T. Studies on the biology of Belonogaster (hymenoptera vespidae) 4. On caste differences in *Belonogaster griseus* (fab.) And the position of this genus among social wasps: pubblicazioni del centro di studio per la faunistica ed ecologia tropicali del CNR: CXCVI. **Monitore Zoologico Italiano. Supplemento**, v. 14, n. 1, p. 131-146, 1981.

PREMNATH, Sudha; SINHA, Anindya; GADAGKAR, Raghavendra. Dominance relationship in the establishment of reproductive division of labour in a primitively eusocial wasp (*Ropalidia marginata*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 39, n. 2, p. 125-132, 1996.

PREZOTO, F., VILELA, A. P., LIMA, M. A., D'AVILA, S., SOUZA SINZATO, D. M., ANDRADE, F. R., ... & GIANNOTTI, E. (2004). Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae). ***Sociobiology***, 379-390.

RAPOSO-FILHO, J. R. 1981. **Biologia de *Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus* Zikán, 1935 (Polistinae, Vespidae).** Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, UNESP, Rio Claro, SP. 1981. 163p.

RICHARDS, Owen W. The biology of the social wasps (Hymenoptera, Vespidae). **Biological Reviews**, v. 46, n. 4, p. 483-528, 1971.

ROCHA, A. A. D., MENDONCA SANTOS, G. M. D., BICHARA FILHO, C. C., RESENDE, J. J., MELO, A. C., & CRUZ, J. D. D. (2007). Population fluctuations of *Mischocyttarus cearensis* (Hymenoptera: Vespidae) in Feira de Santana, Bahia, Brazil. ***Sociobiology***, *50*(3), 803-812.

ROCHA, A. A., & GIANNOTTI, E. (2016). External Morphology of Immatures during the Post-Embryonic Development of *Mischocyttarus nomurae* Richards (Hymenoptera: Vespidae). ***Sociobiology***, *63*(3), 998-1004.

RUOHONEN, K. (2013). **Graph Theory**. Tampereen teknillinen yliopisto. Originally titled Graafiteoria, lecture notes translated by Tamminen, J., Lee, K. *C. and Piché, R.*

SÁNCHEZ-TÓJAR, A.; SCHROEDER, J.; FARINE, D. R. A practical guide for inferring reliable dominance hierarchies and estimating their uncertainty. **Journal of Animal Ecology**, v. 87, n. 3, p. 594-608, 2018.

SAXENA, A., GERA, R., & IYENGAR, S. R. S. (2017). A faster method to estimate closeness centrality ranking. *arXiv preprint arXiv:1706.02083*.

SCHNEIDER, Caroline A.; RASBAND, Wayne S.; ELICEIRI, Kevin W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. **Nature methods**, v. 9, n. 7, p. 671-675, 2012.

SMITH, P. A., NEWMAN, I. A., & PARKS, L. M. (1997). Virtual hierarchies and virtual networks: some lessons from hypermedia usability research applied to the World Wide Web. ***International Journal of Human-Computer Studies***, *47*(1), 67-95.

SHIZUKA, D., & MCDONALD, D. B. (2012). A social network perspective on measurements of dominance hierarchies. ***Animal Behaviour***, *83*(4), 925-934.

SHIZUKA, D., & MCDONAL, D. B. (2015). The network motif architecture of dominance hierarchies. ***Journal of the Royal Society Interface***, *12*(105), 20150080.

SHIZUKA, Daizaburo; JOHNSON, Allison E. How demographic processes shape animal social networks. **Behavioral Ecology**, v. 31, n. 1, p. 1-11, 2020.

SILVA, M. N. 1984. **Aspectos do desenvolvimento e do comportamento de *Mischocyttarus (Kappa) atramentarius* Zikán, 1949 (Hymenoptera - Vespidae).** Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Unesp, Rio Claro, SP. 151p.

SILVEIRA, O. T. (2019). Taxonomic notes on social wasps of the groups of *Mischocyttarus wagneri* (Buysson 1908) and *M. barbatus* Richards 1945 (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). ***Revista Brasileira de Entomologia***, *63*(1), 53-72.

SILVEIRA, O. T. (2008). Phylogeny of wasps of the genus *Mischocyttarus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). ***Revista Brasileira de Entomologia,*** *52*(4), 510-549.

SOARES, E. R. P.; TORRES, V. O.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Reproductive status of females in the eusocial wasp *Polistes ferreri* Saussure (Hymenoptera: Vespidae). **Neotropical entomology**, v. 43, n. 6, p. 500-508, 2014.

SOUTHON, Robin. **The adaptive value of males in simple eusocial insect societies**. 2018. Tese de Doutorado. University of Bristol.

SOUTHON, Robin J.; RADFORD, Andrew N.; SUMNER, Seirian. Hormone-mediated dispersal and sexual maturation in males of the social paper wasp *Polistes lanio*. **Journal of Experimental Biology**, v. 223, n. 23, p. jeb226472, 2020.

SOUZA, M. M., PIRES, E. P., EUGÊNIO, R., & SILVA-FILHO, R. (2015). New occurrences of social wasps (Hymenoptera: Vespidae) in semideciduous seasonal montane forest and tropical dry forest in Minas Gerais and in the atlantic forest in the State of Rio de Janeiro. ***EntomoBrasilis***, *8*(1), 65-68.

SUMNER, S.; FIELD, J. Highly polymorphic microsatellite loci in the facultatively eusocial hover wasp, *Liostenogaster flavolineata* and cross-species amplification. **Molecular Ecology Notes**, v. 1, n. 4, p. 229-231, 2001.

STRASSMANN, Joan E.; MEYER, Dana C.; MATLOCK, Robert L. Behavioral castes in the social wasp. *Polistes exclamans* (Mymenoptera: Vespidae). **Sociobiology**, 1983.

SUMANA, A., & GADAGKAR, R. (2001). The structure of dominance hierarchies in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata*. ***Ethology Ecology & Evolution***, *13*(3), 273-281.

TAYLOR, Benjamin A. et al. Queen succession conflict in the paper wasp *Polistes dominula* is mitigated by age-based convention. **Behavioral Ecology**, v. 31, n. 4, p. 992-1002, 2020.

TIBBETTS, E. A. (2002). Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus*. ***Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences***, *269*(1499), 1423-1428.

TINDO, M., & DEJEAN, A. (2000). Dominance hierarchy in colonies of *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae, Polistinae). ***Insectes sociaux***, *47*(2), 158-163.

TOGNI, O. C., & GIANNOTTI, E. (2008). Nest defense behavior against ant attacks in post-emergent colonies of wasp *Mischocyttarus cerberus* (Hymenoptera, Vespidae). ***acta ethologica***, *11*(2), 43-54.

TURILLAZZI, Stefano; PARDI, Leo. Body size and hierarchy in polygynic nests of *Polistes gallicus* (L) (Hymenoptera Vespidae). **Monitore Zoologico Italiano-Italian Journal of Zoology**, v. 11, n. 1-2, p. 101-112, 1977.

TURILLAZZI, Stefano. Seasonal variations in the size and anatomy of *Polistes gallicus* (L.)(Hymenoptera Vespidae). **Monitore Zoologico Italiano-Italian Journal of Zoology**, v. 14, n. 1-2, p. 63-75, 1980.

TURNER, J. W., BILLS, P. S., & HOLEKAMP, K. E. (2018). Ontogenetic change in determinants of social network position in the spotted hyena. ***Behavioral Ecology and Sociobiology***, *72*(1), 10.

VALVERDE, S., THERAULAZ, G., GAUTRAIS, J., FOURCASSIÉ, V., & SOLÉ, R. V. (2006). Self-organization patterns in wasp and open source communities. ***IEEE Intelligent Systems***, *21*(2), 36-40.

VEHRENCAMP, S. L. (1983). A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. ***Animal Behaviour***, *31*(3), 667-682.

RIPLEY, Brian; VENABLES, William; RIPLEY, Maintainer Brian. Package 'nnet'. **R package version**, v. 7, n. 3-12, p. 700, 2016.

WATTS, Duncan J.; STROGATZ, Steven H. Collective dynamics of 'small-world'networks. **nature**, v. 393, n. 6684, p. 440-442, 1998.

WEST-EBERHARD M.J. 1969. The social biology of polistine wasps. **Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology**, University of Michigan 140: 1-101.

WEST-EBERHARD M.J. Polygyny and the Evolution of Social Behavior in Wasps. ***Journal of the Kansas Entomological Society***. Vol. 51, No. 4 (Oct., 1978), pp. 832-856 (25 pages)

WEST-EBERHARD, M. J. (1986). Dominance relations in *Polistes canadensis* (L.), a tropical social wasp. ***Monitore Zoologico Italiano-Italian Journal of Zoology***, *20*(3), 263-281.

WHEELER, D. E. (1986). Developmental and physiological determinants of caste in social Hymenoptera: evolutionary implications. ***The American Naturalist***, *128*(1), 13-34.

WHITE, H. (1989). Learning in artificial neural networks: A statistical perspective. ***Neural computation***, *1*(4), 425-464

WHITEHEAD, H. (1995). Investigating structure and temporal scale in social organizations using identified individuals. ***Behavioral Ecology***, *6*(2), 199-208..

WHITEHEAD, H. A. L. (1999). Testing association patterns of social animals. ***Animal Behaviour***, *57*(6), F26-F29.

WHITEHEAD, H. (2008). Precision and power in the analysis of social structure using associations. ***Animal Behaviour***, *75*(3), 1093-1099.

WILSON, E. O. (1971). The insect societies. ***The insect societies***.

WITTING, R. M., & BOESCH, C. (2003). Food competition and linear dominance hierarchy among female chimpanzees of the Tai National Park. ***International Journal of Primatology***, *24*(4), 847-867.

WRIGHT, Edward et al. Male body size, dominance rank and strategic use of aggression in a group-living mammal. **Animal Behaviour**, v. 151, p. 87-102, 2019.