

Revisão das Interações Entre Forídeos (Diptera: Phoridae) e Abelhas Indígenas Sem Ferrão (Apidae: Meliponini), e Técnicas de Controle.

Felipe Andrés León Contrera^{1,*} & Giorgio Cristino Venturieri²

1 – Bolsista de Fixação de Recursos Humanos na Amazônia CNPq/Embrapa Amazônia Oriental – Laboratório de Botânica. Tv. Dr. Enéas Pinheiro s/n. CP.48. CEP 66095-100. Belém/PA, Brasil.

2 – Pesquisador Embrapa Amazônia Oriental - Laboratório de Botânica.

Tv. Dr. Enéas Pinheiro s/n. CP.48. CEP 66095-100, Belém/PA, Brasil.

*. Autor para correspondências: felipe.contrera@pq.cnpq.br, Tel: +55+91+32041197

Revision of the interactions between phorid flies (Diptera: Phoridae) and stingless bees (Apiidae: Meliponini), and control techniques.

Abstract

Phorid flies are one of the most important plagues of stingless bees. The majority of phorid flies species (*Megaselia scalaris* and *Pseudohyocera kertzezi*) that attack stingless bees invade their nests to oviposit in the pollen pots, in the cells with exposed larval food and in the garbage area. The emerging larvae originated from these eggs nourish with the resources from the colony, leading to its weakening and even to its destruction. Other species, such as from the genus *Melaloncha*, oviposit directly in the workers and drones that are outside the nests, leading them to death, what makes them parasitoids. However, the diversity and biology of phorid flies are poorly known. From the estimated 10,000 species that exist in the Neotropics, just 10% are known. Stingless beekeepers from several regions from Brazil and from other locations from Americas use several techniques for the control of phorids, based in its vast majority in traps containing vinegar. In this article are reviewed the main aspects of phorid flies biology, and the effectiveness of traditional control techniques commonly used by stingless beekeepers was tested. In colonies of *Melipona fasciculata* infected by phorid flies, three phorid-traps were placed, one with red vinegar, the other with white vinegar and other with a mixture 3:1 of water and pollen of *M. flavolineata*. There was no significant difference between treatments, but the phorid-traps based on pollen and water were ineffective in protecting the colony, because phorid flies were able to oviposit in and the larvae were able to survive inside them.

Key-words: Phorid flies, *Megaselia scalaris*, *Pseudohyocera kertzezi*, *Melaloncha* spp., stingless bees, acetic acid

Resumo

Os forídeos são uma das pragas mais importantes das abelhas indígenas sem ferrão. A maioria das espécies de forídeos (e.g. *Megaselia scalaris* e *Pseudohyocera kertzezi*) que atacam abelhas sem ferrão,

invade seus ninhos para ovipositar dentro dos potes de pólen, nas células de cria com alimento larval exposto e lixeira. As larvas originadas desses ovos então se alimentam dos recursos da colméia, levando ao seu enfraquecimento e podendo até mesmo levá-lo a sua destruição. Outras espécies, como as do gênero *Melaloncha*, ovipositam diretamente nas operárias e zangões que estejam fora dos ninhos, levando-os à morte, sendo assim parasitóides. Entretanto, a diversidade e biologia dos forídeos são pouco conhecidas. Do total estimado de 10.000 espécies existentes nos Neotrópicos, apenas 10% é conhecida. Meliponicultores de várias regiões do Brasil e outras partes das Américas utilizam diversas técnicas artesanais de controle de forídeos, baseados em sua grande maioria em armadilhas contendo vinagre. Neste artigo são revisados os principais aspectos da biologia dos forídeos, e a eficiência de métodos de controle tradicionalmente usados pelos meliponicultores foram testados. Em colônias de *Melipona fasciculata* que continham forídeos, foram colocadas três caça-forídeos, um com vinagre tinto, outro com vinagre branco e outro com uma mistura 3:1 de água e pólen de *M. flavolineata*. Não houve diferença significativa entre os tratamentos, embora os caça-forídeos à base de pólen e água tenham se mostrado pouco eficientes por permitirem que forídeos adultos ovipositassem neles e que as larvas de forídeos fossem capazes de sobreviver neles.

Palavras-Chave: Forídeos, *Megeselia scalaris*, *Pseudohyocera kerteszi*, *Melaloncha* spp., meliponíneos, ácido acético

Introdução

Os forídeos (Diptera, Phoridae) são um dos grupos mais importantes de parasitas e parasitóides das abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponini) nos Neotrópicos, causando a morte de muitas colméias e podendo provocar dessa maneira muitos prejuízos aos meliponicultores (Nogueira-Neto, 1997; Alves et al., 2006).

O grupo ainda é muito pouco conhecido, e somente se conhece aproximadamente 10% do total de espécies que existam (cerca de 10.000), de acordo com Brown (2005a).

Segundo Nogueira-Neto (1997) diversos gêneros de forídeos podem parasitar ou preda as colônias de abelhas sem ferrão, como *Aphiochaeta*, *Melaloncha*, *Melitophora*, *Megeselia* e *Pseudohyocera*, além de *Apocephalus altaviporous* e *A. apivorous*, que parasitam ninhos de *Trigona fulviventris* e *T. dorsalis*, respectivamente. (Brown, 1996, 1997). Além dessas espécies, *Dohrniphora trigonae*, parasita ninhos de *T. carbonaria* na Austrália (Disney and Bartareau, 1995).

A amplamente distribuída *P. kerteszi* (foto em http://www.phorid.net/central_american_diptera/diptera_central_america_image_pseudohyocera.html) é uma das maiores pragas de ninhos de abelhas sem ferrão nas Américas Central e do Sul, além de também atacar ninhos de *Apis mellifera* (Robinson, 1981; Nogueira-Neto, 1997). Dentre os forídeos, esta é a espécie de maior ocorrência no Sul do Brasil, e também na Amazônia (Nogueira-Neto, 1997). Os adultos desta espécie são pequenos, de 2,25 a 3,0 mm de comprimento (ver revisão da sua morfologia e morfometria em Pereira, 2006). Os machos e fêmeas são similares em aparência, sendo as fêmeas geralmente maiores (Robinson, 1981; Pereira, 2006).

O acasalamento das moscas adultas ocorre no ar, fora dos ninhos (Portugal-Araújo, 1977), embora Pereira (2006, p. 30) sugira que machos possam entrar nos ninhos para procurar acasalar com as fêmeas. A cópula também pode ocorrer em laboratório, com o tempo de acasalamento variando de 32 a 90 segundos (Chaud-Netto, 1980). As fêmeas adultas dessa espécie procuram entrar nos ninhos de meliponíneos para ovipositar. Os adultos não causam danos diretos às colônias, mas as larvas se desenvolvem se alimentando dos recursos da colméia, principalmente o pólen (Disney and Bartareau, 1995), e quando alcançam altas densidades, podem matar as larvas das abelhas, para se alimentarem delas, sendo nesse caso parasitas, embora sejam primariamente cleptoparasitas (Robroek et al., 2003b).

No começo de uma infestação observada em *M. beecheii*, as fêmeas adultas ovipositavam primeiramente nos potes de pólen abertos, na lixeira, e na parede dos potes de pólen fechados. Com o aumento da população de forídeos, as fêmeas começaram a ovipositar nos favos de cria, sendo que elas faziam buracos na sua superfície, para poderem botar seus ovos dentro destes. A infestação nessa fase se espalhou ao longo do ninho, sendo observada oviposição até nos depósitos de própolis (Robroek et al., 2003a). Esse padrão de oviposição é observado em diversas espécies de meliponíneos do gênero *Melipona*.

O aumento da densidade de larvas Chaud-Netto (1980) encontrou uma média de oviposição de 66,4 ovos por fêmea em condições de laboratório. O tempo de desenvolvimento de ovo até adulto é variável, com duração aproximada de 13 a 16 dias segundo estudos feitos na Costa Rica e em El Salvador (Robroek et al., 2003b) e de 9 a 11 dias, segundo Perez (1975, *apud* Nogueira-Neto, 1997). A razão sexual nessa espécie, assim como em *M. scalaris*, é diferente em estudos de laboratório e dentro dos ninhos. Chaud-Netto (1980) e Robroek et al., (2003b) encontraram uma razão sexual aproximada de 1:1 em condições de laboratório, e em ninhos de *M. fasciculata*, na região de Belém, foi encontrada uma razão sexual enviesada, com predominância quase total de fêmeas (96,8%, Tabela 1), assim como em *M. beecheii* (Robroek et al., 2003a).

Infestações de *P. kerteszi* em ninhos de meliponíneos foram observadas em *Cephalotrigona capitata* (Salt, 1929; Prado, 1976; Nogueira-Neto, 1997), *M. beecheii* (Disney, 1994; Robroek et al., 2003a; 2003b), *M. capixaba* (Nogueira-Neto, 1997), *M. compressipes manaosensis* (Pereira, 2006), *M. fasciculata* (neste trabalho e em Pereira, 2006), *M. flavolineata* (este trabalho), *M. interrupta* (Brues, 1928), *M. quadrifasciata* (Prado, 1976; Nogueira-Neto, 1997; Moretto, 2000), *M. seminigra* (Portugal-Araújo, 1977; Pereira, 2006), *M. scutellaris* (Nogueira-Neto, 1997; Pereira, 2006), *Oxytrigona tataira* (Nogueira-Neto, 1997), *Scaptotrigona postica* (Nogueira-Neto, 1997), *Scaura* sp. (Pereira, 2006), *Schwarziana quadripunctata* (Borgmeier, 1930), *Tetragona clavipes* (Nogueira-Neto, 1997), *Trigona amalthea* (Salt, 1929; Prado, 1976) e *T. spinipes* (Salt, 1929).

A biologia de *M. scalaris* é semelhante, em muitos aspectos à biologia de *P. kerteszi*, embora com algumas diferenças. As larvas de *M. scalaris* (foto em <http://www.phorid.net/phoridae/mscalaris.html>) se alimentam de um grande espectro de material orgânico em decomposição, sendo amplamente generalistas, e dessa maneira suas larvas são fáceis de cultivar em laboratório. As larvas de *M. scalaris* podem se tornar facultativamente predadoras, parasitoides ou parasitas, e sua ocorrência foi observada em vários casos, como em casos forenses, como uma peste de culturas de invertebrados em laboratórios, e em casos de miíases em humanos e animais domésticos (Disney, 2008).

Em condições de laboratório, a razão sexual encontrada foi aproximadamente 1:1 (Macleira et al., 1983), mas em ninhos de *M. fasciculata* foram encontradas principalmente fêmeas nas armadilhas contendo vinagre tinto, vinagre branco, e pólen com água (91,6% de fêmeas, Tabela 1). De acordo com Kerr (1996), na região da Baixada Maranhense e São Luís, *M. scalaris* é a única espécie de forídeo que ocorre nos ninhos de meliponíneos, particularmente em *M. fasciculata*.

Assim como em *P. kerteszi*, as fêmeas adultas de *M. scalaris* procuram entrar nos ninhos de meliponíneos para ovipositar e as larvas têm o mesmo comportamento alimentar da *P. kerteszi*. As larvas dessa espécie são encontradas principalmente nas lixeiras e em poucas ocasiões nos potes de pólen de colônias de *M. fasciculata* (Kerr, 1996). Os adultos dessa espécie são significativamente menores do que a *P. kerteszi*.

O gênero *Melaloncha* (foto em <http://www.phorid.net/phoridae/phorselva/melalon.htm>) é um grupo de forídeos exclusivamente Neotropical. Todas suas espécies são parasitoides de abelhas adultas da Família Apidae, especialmente abelhas sem ferrão (Meliponini) e abelhas africanizadas (*Apis mellifera*), e há um caso registrado de endoparasitismo (espécie não identificada do subgênero *Uda-*

mochiras) nas abelhas halictídias *Megalopta ecuadoria* e *M. genalis* (Weislo et al., 2004). O comportamento de ataque registrado para as diferentes espécies de *Melaloncha* geralmente consiste na mosca procurando inserir seu ovipositor (mantido curvado) na região da cabeça das abelhas atacadas, para injetar seus ovos (Brown and Kung, 2006).

Uma revisão recente do grupo aumentou o número conhecido de espécies de 32 a 167, com uma estimativa que existam de 200 a 300 espécies desse gênero (Gonzalez and Brown, 2004; Brown, 2005a; 2005b; Brown and Kung, 2006; Kung, 2008).

Brown & Kung (2006) fizeram uma revisão das espécies de abelhas sem ferrão atacadas pelas diferentes espécies de *Melaloncha*, que são as seguintes: *Leurotrigona muelleri*, *Partamona cupira*, *Paratrigona ornateps*, *Plebeia frontalis*, *Plebeia*, aff. *jatiformis*, *Plebeia* spp, *Tetragona clavipes*, *Tetragona* sp., *Tetragonisca angustula fiebrigi*, *Trigona corvina*, *T. fulviventris*, *T. setentrionalis*, *T. silvestriana*, *Trigonisca atomaria*, *T. scabiosa* e *Trigonisca* sp.

Neste trabalho foi testada a eficiência de técnicas de controle de forídeos tradicionalmente utilizadas no Brasil, com dados obtidos em experimentos com a espécie *Melipona fasciculata* (túba ou uruçú-cinzenta).

Materials e Métodos

Um dos métodos de controle de forídeos mais populares (além do uso de óleos de copaíba e andiroba (Freire et al., 2006)), é a utilização de armadilhas internas à base de vinagre (ácido acético), que denominaremos a partir de agora de “caça-forídeos”. Segundo Nogueira-Neto (1997, p. 375), esses caça-forídeos foram idealizados pela Profª. Drª. Vera Lúcia Imperatriz-Fonseca por volta de 1994. Eles consistem em pequenos tubos de vidro que se comunica com o exterior através de um funil de plástico ou vidro ou através de uma abertura direta numa tampa de plástico. Segundo Nogueira-Neto (1997, p. 375), o funil parece funcionar melhor que a abertura direta na tampa, embora não existam dados a respeito da eficiência de cada abertura. A entrada do funil ou o buraco da tampa de plástico devem ser suficientes para que o forídeo possa entrar, mas não as operárias. O caça-forídeo então é preenchido até a metade (ou menos) com vinagre, cujo odor ácido parece atrair as moscas, que caem no líquido e morrem (Nogueira-Neto, 1997). Além dos tubos de vidro, podem ser usados também frascos de exames laboratoriais, ou frascos de filmes fotográficos vazios, que funcionam tão bem quanto os tubos de vidro.

Tradicionalmente, utiliza-se vinagre tinto para compor o caça-forídeo, pois se acredita que ele tenha uma maior atratividade que o vinagre branco. Entretanto, não existe nenhum dado que comprove a maior eficiência do vinagre tinto em detrimento do vinagre branco. Alguns meliponicultores da região Amazônica, por pouco acesso a vinagres e ao custo extra que ele traria à sua prática, preferem usar uma mistura de pólen da própria colônia com água ao invés do vinagre.

Para avaliar a eficiência de cada tipo de armadilha, foram feitos experimentos (ainda em andamento) com a espécie *M. fasciculata* no Campus experimental da Embrapa Amazônia Oriental, em Belém (PA), iniciados em julho de 2007. Caso fosse constatada a presença de forídeos em colônias da espécie estudada (através de inspeções rotineiras), três caça-forídeos eram colocados nas colônias. Um dos frascos continha vinagre tinto comercial (acidez volátil 4,4%, conforme fabricante), outro vinagre branco (acidez volátil 4,0%, conforme fabricante), da mesma marca, e o outro continha uma mistura 3:1 de água e pólen de *M. flavolineata* que tínhamos armazenado em refrigerador. As armadilhas foram deixadas dentro das colmeias (próximo à tampa) durante 7 dias, pois muitas vezes as operárias tampavam a entrada do frasco com resina e cerume. Foram usados caça-forídeos com uma abertura direta na tampa, sem funil nesse experimento. Após o período de coleta, as armadilhas eram retiradas e o número de forídeos era contado, discriminando entre sexo e espécie.

Resultados

A espécie mais freqüente nos ninhos foi a *P. kertzezi*, seguida da *M. scalaris*, com uma predominância de fêmeas em ambas as espécies (Tabela 1). Não houve diferença significativa entre os tratamentos tanto para a *P. kertzezi* (Kruskal-Wallis: $H = 1,72$; G.L.=2; $N = 51$; $P = 0,42$, Figura 1), quanto para a *M. scalaris* (Kruskal-Wallis, $H = 2,26$; G.L.=2; $N = 51$; $P = 0,32$, Figura 2) embora os caça-forídeos à base de pólen e água tenham se mostrado pouco eficientes. Isso se deu porque, embora elas tenham capturado forídeos adultos, as fêmeas puderam botar seus ovos no líquido, e as larvas permaneceram vivas dentro do frasco até o momento da sua retirada das colméias. Muitas dessas armadilhas à base de pólen e água também acabaram propiciando um ambiente para a proliferação de fungos, devido às condições quentes e úmidas das colônias.

Tabela 1 - Número de fêmeas e machos de *Pseudohyocera kertzezi* e *Megaselia scalaris* capturados em caça-forídeos deixados durante sete dias em colônias de *Melipona fasciculata*, e que continham vinagre tinto ou vinagre branco ou uma mistura 3:1 de água e pólen de *M. flavolineata*.

| | Tinto | | Branco | | Pólen + água | | Total | |
|--------------------|-------|---|--------|---|--------------|---|-------|----|
| | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ |
| <i>P. kertzezi</i> | 121 | 4 | 179 | 5 | 108 | 4 | 408 | 13 |
| <i>M. scalaris</i> | 68 | 8 | 59 | 6 | 37 | 1 | 164 | 15 |

Figura 1 - Média de fêmeas de *Pseudohyocera kertzezi* capturadas dentro de colônias de *Melipona fasciculata* através de caça-forídeos contendo vinagre tinto ou vinagre branco ou uma mistura 3:1 de água e pólen de *Melipona flavolineata*. As letras iguais acima dos eixos indicam não haver diferenças significativas entre os caça-forídeos (teste de Kruskal-Wallis). EP = Erro Padrão e DP = Desvio Padrão).

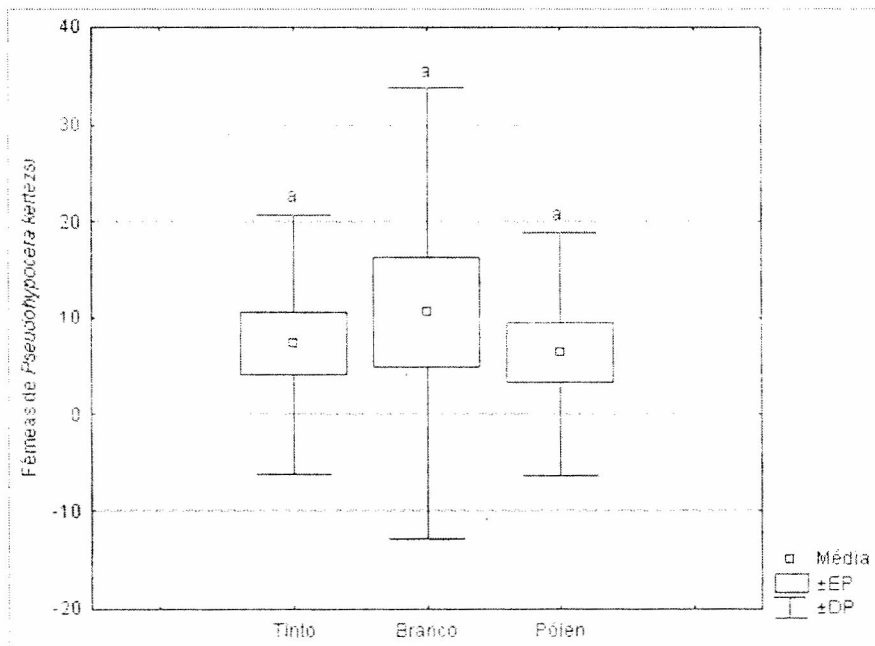
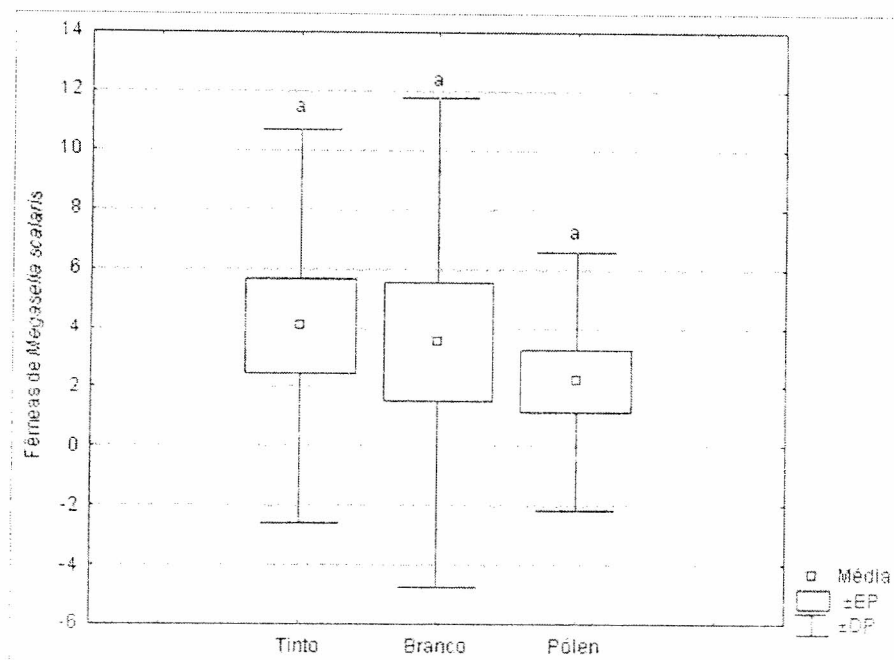


Figura 2 - Média de fêmeas de *Megaselia scalaris* capturadas dentro de colônias de *Melipona fusciculata* através de caça-forídeos contendo vinagre tinto ou vinagre branco ou uma mistura 3:1 de água e pólen de *Melipona flavolineata*. As letras iguais acima dos eixos indicam não haver diferenças significativas entre os caça-forídeos (teste de Kruskal-Wallis). EP = Erro Padrão e DP = Desvio Padrão).



Discussão

Os resultados mostram que não existe diferença significativa entre os caça-forídeos contendo vinagre tinto ou branco, embora os experimentos ainda estejam em andamento. Também existe a possibilidade de serem feitos ensaios com ácidos acéticos de diferentes concentrações, mas para o meliponicultor comum, muitos deles agricultores familiares, com pouco acesso a materiais caros, as armadilhas à base de vinagre são mais acessíveis e práticas. Os caça-forídeos à base de pólen e água se revelaram pouco eficientes e é desaconselhável o seu uso, por permitirem a oviposição dos forídeos e por serem um meio para a proliferação de fungos dentro das colméias.

Agradecimentos

Agradecemos ao Dr. Brian Brown (*Natural History Museum of Los Angeles County, EUA*) e ao Dr. Henry Disney (*Cambridge University Museum of Zoology, Reino Unido*) pela ajuda com a identificação dos forídeos e pela bibliografia oferecida, e ao CNPq pela bolsa de pesquisa concedida ao primeiro autor (Processo 553390/2006-6).

Referências

Alves RMO, et al. (2006) Criação de abelhas nativas sem ferrão (Hymenoptera: Apidae): autossustentabilidade na comunidade de Jóia do Rio, município de Camaçari, Estado da Bahia. *Magistra* 18: 221-228.

- Borgmeier T (1930) Zur Morphologie und Biologie von *Pseudohypocera nigrofascipes* Borgmeier & Schmitz. *Zool. Anz.* 90: 92-104.
- Brown BV (1996) A further species of *Apocephalus*, subgenus *Mesophora* (Diptera, Phoridae) parasitic on stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Studia Dipterologica* 3: 231-235.
- Brown BV (1997) Parasitic phorid flies: a previously unrecognized cost to aggregation behavior of male stingless bees. *Biotropica* 29: 370-372.
- Brown BV (2005a) Malaise trap catches and the crisis in Neotropical dipterology. *Am. Entomol.* 51: 180-183.
- Brown BV (2005b) Revision of the *Melaloncha* (M.) *furcata*-group of bee-killing flies (Diptera: Phoridae). *Insect Systematics & Evolution* 36: 241-258.
- Brown BV; Kung G-A (2006) Revision of the *Melaloncha Ungulata*-group of bee-killing flies (Diptera: Phoridae). *Contrib. Sci. (Los Angel.)* 507: 1-31.
- Brues CT (1928) Some Colombian Phoridae from the nests of stingless bees. *Psyche (Stutig.)* 35: 134-137.
- Chaud-Netto J (1980) Biological studies on *Pseudohypocera kerteszi* (Phoridae, Diptera). *Experientia* 36: 61-62.
- Disney RHL (1994) *Scuttle Flies: The Phoridae*. Chapman & Hall; London, pp.
- Disney RHL (2008) Natural History of the Scuttle Fly, *Megaselia scalaris*. *Annu. Rev. Entomol.* 53: 39-60.
- Disney RHL; Bartareau T (1995) A new species of *Dohrniphora* (Diptera: Phoridae) associated with a stingless bee (Hymenoptera: Apidae) in Australia. *Sociobiology* 26: 2292-239.
- Freire DdCB; Brito-Filha CRdC; Carvalho-Zilse GA (2006) Efeito dos óleos vegetais de andiroba (*Carapa* sp.) e Copaíba (*Copaifera* sp.) sobre forídeo, pragas de colméias, (Diptera: Phoridae) na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 36: 366-368.
- Gonzalez L; Brown BV (2004) New species and records of *Melaloncha* (Udamochiras) bee-killing flies (Diptera: Phoridae). *Zootaxa* 730: 1-14.
- Kerr WE (1996) *Biologia e manejo da tábua: a abelha do Maranhão*. EDUFMA; São Luís, 156 pp.
- Kung G-A (2008) Two New Species of the *Melaloncha ungulata* Group of Bee-Killing Flies (Diptera: Phoridae). *Sociobiology* 51: 491-496.
- Macieira OJD; Chaud-Netto J; Zanon AM (1983) Oviposition rate and relative viability of descendants from couples of *Megaselia scalaris* (Diptera: Phoridae) reared in different experimental conditions. *Rev. Bras. Biol.* 43: 223-228.
- Moretto G (2000) Treatment against the forid fly *Pseudohypocera kerteszi* in *Melipona quadrifasciata* Lep. *Acta Scientiarum* 22: 651-653.
- Nogueira-Neto P (1997) *Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão*. Editora Nogueirapis; São Paulo, 445 pp.
- Pereira CD (2006) *Atividade sazonal e morfometria de forídeos (Diptera: Phoridae) e seus parasitóides em colméias da Tribo Meliponini (Hymenoptera: Apidae) na Amazônia*. Doctoral Thesis. Instituto de Pesquisa da Amazonia/Universidade Federal do Amazonas; 152 pp.
- Portugal-Araújo Vd (1977) Contribuição para o conhecimento da biologia de *Pseudohypocera kerteszi* (Enderlein, 1912), seu acasalamento e captura (Diptera, Phoridae). *Acta Amazonica* 7: 153-155.
- Prado APd (1976) Records and descriptions of phorid flies, mainly of the Neotropical Region (Diptera: Phoridae). *Studia Entomologica* 19: 561-609.
- Robinson GE (1981) *Pseudohypocera kerteszi* (Enderlein) (Diptera: Phoridae), a pest of the honey bee. *Fla. Entomol.* 64: 456-457.

- Robroek BJM; de Jong H; Sommeijer MJ (2003a) The behaviour of the kleptoparasite, *Pseudohypocera kertezi* (Diptera, Phoridae), in hives of stingless bees (Hymenoptera, Apidae) in Central America. *Proc. Sect. Exp. Appl. Entomol. Neth. Entomol. Soc. (N.E.V.)* 14: 65-70.
- Robroek BJM; de Jong H; Sommeijer MJ (2003b) The development of *Pseudohypocera kertezi* (Diptera, Phoridae), a kleptoparasite in nests of stingless bees (Hymenoptera, Apidae) in Central America. *Proc. Sect. Exp. Appl. Entomol. Neth. Entomol. Soc. (N.E.V.)* 14: 71-74.
- Salt G (1929) A contribution to the ethology of the Meliponinae. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* 77: 431-470.
- Wcislo WT, et al. (2004) The evolution of nocturnal behaviour in sweat bees, *Megalopta genalis* and *M. ecuadoria* (Hymenoptera: Halictidae): an escape from competitors and enemies? *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 83: 377-387.