

LUÍZA EDUARDA BASÍLIO SILVA

**INTERAÇÃO ECOLÓGICA ENTRE *SCOTOCRYPTUS* (COLEOPTERA,
LEIODIDAE) E DUAS ESPÉCIES DE *MELIPONA* (HYMENOPTERA,
APIDAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2019

Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa

T

S586i
2019

Silva, Luíza Eduarda Basílio, 1992-
Interação ecológica entre *Scotocryptus* (Coleoptera,
Leiodidae) e duas espécies de *Melipona* (Hymenoptera, Apidae)
/ Luíza Eduarda Basílio Silva. – Viçosa, MG, 2019.
vi, 21 f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: Maria Augusta Lima Siqueira.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referências bibliográficas: f. 18-21.

1. Interação inseto-inseto. 2. Besouros - Comportamento.
3. Abelhas sem ferrão - Comportamento. I. Universidade Federal
de Viçosa. Departamento de Biologia Animal. Programa de
Pós-Graduação em Ecologia. II. Título.

CDD 22. ed. 595.76

LUÍZA EDUARDA BASÍLIO SILVA

**INTERAÇÃO ECOLÓGICA ENTRE *SCOTOCRYPTUS* (COLEOPTERA,
LEIODIDAE) E DUAS ESPÉCIES DE *MELIPONA* (HYMENOPTERA,
APIDAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 20 de fevereiro de 2019

Lucio Antonio de Oliveira Campos

Lucimar Soares de Araújo

Maria Augusta Lima Siqueira
(Orientadora)

Dedico este trabalho a todos os pesquisadores e professores brasileiros, que mesmo em meio à tantas dificuldades, falta de incentivo e apoio, continuam dedicando seu tempo, entusiasmo e compromisso para que avancemos cada dia mais cientificamente e educacionalmente.

AGRADECIMENTOS

Mais um ciclo se encerra em minha vida, e como todas as grandes vitórias conquistadas até aqui, eu não conseguiria se não fosse o apoio e suporte de muitos que me rodeiam, sendo assim seguem meus sinceros agradecimentos.

À Universidade Federal de Viçosa por toda estrutura concedida, e por sempre incentivar seus alunos a darem seu melhor e a contribuir para o avanço da ciência e tecnologia do nosso país. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro.

À minha orientadora Maria Augusta Lima Siqueira pelo conhecimento compartilhado, pela dedicação e suporte dado a mim e ao meu trabalho e pela confiança em mim depositada. Sou imensamente grata e levo comigo seu exemplo de profissionalismo e reponsabilidade. Aos meus coorientadores Cristiano Lopes Andrade e Lucio Antonio de Oliveira Campos, por todo apoio e por sempre mostrarem solicitude em ajudar na elaboração deste trabalho. A vocês, meus mais sinceros agradecimentos; para mim foi uma grande honra trabalhar ao lado de três grandes professores e pesquisadores como vocês.

Ao professor Weyder por fornecer o material utilizado na realização dos experimentos e aos demais funcionários do Apiário UFV, em especial ao técnico Íris, pelo auxílio nos trabalhos em campo. À secretária da Ecologia Letícia, por sua boa vontade em ajudar a todos.

Aos meus companheiros do LAV pelo apoio e pela convivência, em especial ao Rodrigo Cupertino pela boa vontade de sempre compartilhar seus conhecimentos e ajudar, não só a mim, mas a todos do laboratório. Aos integrantes do Laboratório de Sistemática e Biologia de Coleoptera por todo suporte, ajuda e paciência.

À minha mãe, Vera e ao meu irmão Cláudio, por nunca medirem esforços para fazer tudo por mim, obrigada por sempre investirem nos meus estudos e confiarem no meu potencial. À toda minha família e amigos pelo apoio nos momentos difíceis.

A todos, minha eterna gratidão!

SUMÁRIO

RESUMO	v
ABSTRACT	vi
1. Introdução	1
2. Objetivos.....	3
2.1. Objetivo Geral	3
2.2. Objetivos Específicos.....	3
3. Revisão Bibliográfica	3
3.1. Meliponíneos	3
3.2. Interações ecológicas entre meliponíneos e outros organismos	5
3.3. Interação entre abelhas sem ferrão e besouros	7
4. Material e Métodos.....	8
4.1. Besouros.....	8
4.2. Abelhas	9
4.3. Associação entre besouros e abelhas	9
4.4. Análise estatística	10
5. Resultados.....	11
5.1. Associação entre besouros e abelhas	11
5.2. Presença e espécie de abelhas alteram a sobrevivência de besouros	14
6. Discussão	15
7. Referências.....	17

RESUMO

SILVA, Luiza Eduarda Basílio, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2019. **Interação ecológica entre *Scotocryptus* (Coleoptera, Leiodidae) e duas espécies de *Melipona* (Hymenoptera, Apidae).** Orientadora: Maria Augusta Lima Siqueira. Coorientador: Cristiano Lopes Andrade.

As abelhas sem ferrão são importantes polinizadores da Região Neotropical e mantêm interações ecológicas com diversos grupos de organismos, tais como fungos, bactérias, ácaros e vários insetos, como besouros Leiodidae, Scotocryptini. *Scotocryptus* são besouros cegos, que não conseguem voar e que utilizam as abelhas operárias como dispersoras, por meio de foresia. Neste trabalho foi avaliada a interação entre *Scotocryptus* e duas espécies de abelhas sem ferrão: *Melipona mondury* e *Melipona quadrifasciata*. O comportamento de subida desses besouros em operárias forrageiras e nutrizas das duas espécies de abelhas foi estudado por meio de ensaios comportamentais conduzidos em condições controladas. Os besouros foram mantidos em arenas em quatro diferentes níveis de tratamentos: com forrageiras de *M. mondury*, nutrizas de *M. mondury*, forrageiras de *M. quadrifasciata* ou nutrizas de *M. quadrifasciata*, onde foram testadas: 1- a frequência de subida dos besouros nas abelhas ; 2- a parte do corpo da abelha com maior preferência de subida pelos besouros e 3- a sobrevivência dos besouros e das abelhas ao longo do tempo. A frequência de subida dos besouros foi maior em abelhas forrageiras do que em abelhas nutrizas, independentemente da espécie ($\chi^2 = 27.72$; g.l. = 3; $p < 0,001$). As pernas das abelhas foram a parte do corpo com maior frequência de subida em ambas as espécies ($\chi^2 = 18.93$; g.l. = 6; $p = 0,004$). A sobrevivência dos besouros foi maior quando eles interagiram com forrageiras de *M. mondury* (Log-Rank: $\chi^2 = 15.9$; g.l. = 3; $p = 0,0012$) do que com abelhas de outras idades e de outra espécie. A sobrevivência das abelhas de diferentes espécies e idades mantidas associadas aos besouros não foi alterada pelos diferentes tratamentos ($\chi^2 = 4.9$; g.l. = 3; $p = 0,18$). Nossos resultados demonstram que os besouros são capazes de reconhecer diferentes espécies e idades das abelhas. Além disso, eles apresentaram uma maior preferência por operárias forrageiras, idade na qual as abelhas realizam forrageamento e que, portanto, são capazes de dispersarem os besouros.

ABSTRACT

SILVA, Luiza Eduarda Basílio, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2019. **Interação ecológica entre *Scotocryptus* (Coleoptera, Leiodidae) e duas espécies de *Melipona* (Hymenoptera, Apidae).** Advisor: Maria Augusta Lima Siqueira. Co-advisor: Cristiano Lopes Andrade.

The stingless bees are important pollinators of the Neotropical Region and maintain ecological interactions with diverse groups of organisms, such as fungi, bacteria, mites and several insects, such as Leiodidae, Scotocryptini beetles. *Scotocryptus* are blind, flightless beetles that use worker bees as dispersers through phoresy. In this work, we investigated the interaction between *Scotocryptus* and two stingless bees: *Melipona mondury* and *Melipona quadrifasciata*. We studied the climbing behaviour of these beetles on workers of both species in ethological bioassays conducted in controlled conditions. The beetles were kept in arenas with four different levels of treatments: with foragers of *M. mondury*, nurseries of *M. mondury*, foragers of *M. quadrifasciata* and nurseries of *M. quadrifasciata*, where it was tested: 1- the climbing frequency of beetles on bees; 2- the preferred part of the bee's body by climbing beetles and 3- the survival of beetles and bees over time. The frequency of beetles climbing of was higher in foragers than in nurseries bees, regardless of species ($\chi^2 = 27.72$, g.l. = 3, $p < 0.001$). Bees' legs were the most frequent part of the body climbed in both species ($\chi^2 = 18.93$, g.l. = 6, $p = 0.004$). The survival of the beetles was higher when they interacted with *M. mondury* (Log-Rank: $\chi^2 = 15.9$; g.l. = 3; $p = 0.0012$) foragers than with bees of other ages and species. The survival of bees of different species and ages maintained with beetles was not affected by the treatments ($\chi^2 = 4.9$; g.l. = 3; $p = 0.18$). Our results demonstrated beetles are able to recognise the age and species of bees. Moreover, beetles preferred to climb on foragers, when bees are able to disperse the beetles.

1. Introdução

Os meliponíneos (Apidae: Meliponini), também conhecidos como abelhas sem ferrão, são os polinizadores mais importantes da América Tropical (Duarte et al., 2016). No Brasil, a família Apidae é responsável por 74% do total de casos de interação planta-polinizador, sendo que *Melipona* representa 5% dessas interações (Giannini et al., 2015). As abelhas sem ferrão são generalistas e visitam um vasto número de plantas, como demonstrado com *Hypotrigona pothieri*, que visitou 54 espécies de plantas, *Melipona marginata*, visitante de 173 espécies e *Melipona favosa*, visitante de 38 espécies (Lobreau-Callen et al., 1990; Kleinert-Giovannini & Imperatriz-Fonseca, 1987; Engel & Dingemans-Bakels, 1980 apud Heard 1999; Heard, 1999). Além disso, essas abelhas conseguem adaptar facilmente o forrageio as plantas introduzidas, como é o caso das abelhas sem ferrão neotropicais que forrageiam em *Eucalyptus sp.* introduzido (Heard, 1999). Dessa forma, as abelhas sem ferrão constituem um grupo de importância ecológica no Brasil e na América Tropical, pois atuam como espécies chave: várias plantas e animais – direta e indiretamente - necessitam da polinização cruzada realizada por essas abelhas.

Meliponini possui diversos organismos hospedeiros associados aos seus ninhos, tais como ácaros, colêmbolos, besouros leiodídeos, fungos mutualísticos ou bactérias (Roubik, 2006). Os besouros em ninhos de abelhas podem ser classificados como espécies parasitas, predadoras ou que utilizam subprodutos da colônia (Yanega & Lescher, 1994). O besouro *Aethina tumida*, por exemplo, é um parasita comumente encontrado em colônias de *Apis mellifera* e também é atraído por odores de colônias de abelhas sem ferrão (Bobadoye et al., 2018). Besouros da família Nitidulidae também podem causar danos às colônias de meliponíneos, como *Haptoncus luteolus*, que é praga de frutas e foi relatado em diversas colônias de abelhas sem ferrão (Krishnan et al., 2015). Além dos besouros parasitas, existem também alguns indivíduos que são hospedeiros de ninhos de abelhas sem ferrão, como é o caso dos *Scotocryptus*.

Scotocryptini (Coleoptera: Leiodidae) é um táxon que possui nove gêneros distribuídos pelo globo, sendo seis deles presentes na região Neotropical (Peck et al., 1998; Peck, 2003). Quatro gêneros de Scotocryptini foram descritos como inquilinos em colônias de diferentes gêneros de abelhas sem ferrão (Peck 2003):

Scotocryptus Girard, 1874; *Scotocryptodes* Portevin, 1907; *Synaristus* Portevin; e *Parabystus* Portevin, 1907 (Peck et al., 1998).

Scotocryptus possuem adaptações morfológicas que favorecem seus hábitos de vida como inquilinos, como a perda das asas e dos olhos, além da forma do corpo compacta e arredondada. Esses besouros possuem também modificações que favorecem o processo de dispersão por foresia, como entalhes nas mandíbulas, que facilitam que se agarrem às pernas das abelhas hospedeiras, quando estas forem forragear (Salt 1929; Roubik & Wheeler 1982; Peck 2003). As larvas também exibem adaptações ao inquilinismo, como compressão dorsoventral, característica que auxilia esses indivíduos a se protegerem e refugiarem nas frestas dos ninhos, onde as larvas são normalmente encontradas. Além disso, as larvas apresentam perda da estemata, estrutura responsável pela percepção luminosa em indivíduos imaturos, não necessária em *Scotocryptus*, uma vez que eles vivem em ambientes permanentemente escuros (Wheeler, 1985).

As larvas e adultos dos besouros utilizam subprodutos dos ninhos para sua alimentação, atuando como consumidores de pólen, fezes e fungos que crescem nas colônias hospedeiras (Peck, 2003). As abelhas sem ferrão acumulam fezes em áreas restritas dentro dos ninhos, distantes da cria e dos locais de armazenamento de alimento. Esses locais facilitam o crescimento de fungos, que podem ser usados, juntamente com as fezes, como recursos alimentares para os besouros presentes nas colônias (Roubik & Weller, 1982). Provavelmente, tanto as larvas como os adultos desses besouros atuam como agentes de limpeza dos ninhos, alimentando-se desses rejeitos presentes nas colônias hospedeiras (Peck, 2003).

Apesar da importância das abelhas sem ferrão para a manutenção dos ecossistemas terrestres nacionais, pouco se sabe sobre os organismos que interagem com suas colônias e há poucos estudos sobre o papel que os besouros desempenham na dinâmica colonial. Pesquisas que avaliaram o papel e as interações ecológicas dos besouros com essas abelhas são escassos e, na maioria das vezes, antigos (Bezerra et al. 2000; Peck 2003). Consequentemente, estudos taxonômicos, ecológicos e etológicos sobre esses besouros podem fornecer informações que contribuam para a conservação dos Meliponini, que possui espécies ameaçadas de extinção no Brasil. Portanto, é fundamental conhecer, descrever e comparar

espécies de besouros simbiontes que vivem em ninhos de meliponíneos brasileiros, para posteriormente avaliar as interações ecológicas entre esses dois grupos de organismos.

2. Objetivos

2.1. Objetivo Geral

Avaliar o comportamento de subida de besouros *Scotocryptus sp.* em duas espécies de abelhas sem ferrão: *Melipona quadrifasciata* e *Melipona mondury*.

2.2. Objetivos Específicos

- Avaliar as interações entre os dois grupos, analisar a frequência de subida dos besouros nas abelhas e se existe preferência no comportamento de subida dos besouros em abelhas de espécies e idades diferentes;
- Mensurar a frequência de subida dos besouros em diferentes partes do corpo das abelhas;
- Verificar se existe preferência dos besouros por abelhas pertencentes à colônia da qual eles foram previamente coletados;
- Comparar a sobrevivência dos besouros e das abelhas ao longo do tempo quando eles são mantidos associados ou isoladamente.

3. Revisão Bibliográfica

3.1. Meliponíneos

Os meliponíneos (Apidae:Meliponini) compreendem um variado grupo de insetos eussociais que se distribuem nas regiões tropicais do globo (Barbosa et al., 2018). Conhecidas popularmente como "abelhas indígenas sem ferrão", o grupo possui cerca de 400 espécies que têm grande importância na polinização (Lima et al., 2013). As abelhas sem ferrão possuem três características principais que as distinguem das demais abelhas: 1. Redução e enfraquecimento da nervura da asa; 2. Presença de uma estrutura composta por longas e resistentes cerdas, chamada de penicillum (estrutura exclusiva de Meliponini); 3. Redução do ferrão (Wille, 1983).

Provavelmente, a África foi o centro de origem das abelhas sem ferrão (Wille, 1979), o que é indicado por três fatores: 1- As teorias da tectônica de placas

e deriva continental, uma vez que, as abelhas teriam surgido entre Cretáceo e Terciário. 2- Registros fósseis datados do início do Terciário (descritos por Kelner-Pillaut). 3- Hábitos ancestrais de diversos grupos de meliponíneos africanos (Wille, 1983).

Os meliponíneos apresentam uma grande diversidade da arquitetura de seus ninhos, porém é provável que não se conheça nem a metade dos tipos de ninhos dessas abelhas e que poucos tenham sido estudados adequadamente (Roubik, 2006). Geralmente, seus ninhos são construídos com cerume, que consiste de uma mistura de cera e própolis. Outros materiais também podem ser coletados e utilizados nas construções dos ninhos, tais como: material foliar, fezes de vertebrados e lama (Wille, 1983).

Em alguns casos, o reconhecimento das espécies pode ser feito através das entradas dos ninhos (Roubik, 2006) e existe uma relação entre o tamanho da entrada do ninho e o fluxo de forrageio das operárias. As entradas maiores possuem maior fluxo de operárias, mas entradas menores são melhores protegidas contra inimigos naturais (Couvillon et al., 2008). A arquitetura interna dos ninhos também é variável entre as espécies. As células de cria e potes de armazenamento de alimentos podem apresentar várias formas e arranjos (Roubik 2006). Os hábitos de nidificação variam muito dentro de Meliponini, inclusive dentro dos gêneros. Espécies de *Plebeia*, por exemplo, podem nidificar em diferentes locais, como troncos de árvores ou caules ocos, em fendas em rochas, em buracos feitos por outros animais ou em ninhos de cupins (Roubik, 2006). A construção dos ninhos de Meliponini se dá de forma progressiva. O material utilizado na construção e parte do alimento são coletados de um “ninho-mãe” e uma rainha jovem voa desse ninho, para o novo ninho. Essa conexão entre “ninho-mãe” e “ninho-filho”, pode durar de semanas a meses (Wille & Orozco 1974; Wille, 1983; Roubik 2006).

As abelhas sem ferrão possuem diferentes mecanismos de comunicação, que permitem indicar, umas às outras, os locais onde podem ser encontrados recursos alimentares (Kerr, 1960). A comunicação acústica e a formação de trilhas de cheiro estão entre as estratégias utilizadas para a indicação da localização das fontes de alimento às companheiras de ninho (Nieh & Roubik, 1995). *Trigona postica*, por exemplo, faz diversos voos entre a fonte de alimento encontrada até o ninho.

Durante esse percurso, a operária utiliza suas secreções glandulares para demarcar pontos específicos no caminho. Em geral, esses pontos são marcados a cada dois metros, para permitir que as companheiras de ninho reconheçam o percurso e sigam a trilha (Wille, 1983).

As colônias de abelhas sem ferrão são constituídas de machos e fêmeas, sendo as fêmeas divididas entre rainhas e operárias. A fertilização dos ovócitos - ou ausência dela - resultará na determinação do sexo das abelhas sem ferrão (Vollet-Neto et al., 2018). Ovócitos fertilizados originarão fêmeas, enquanto que ovócitos não fertilizados darão origem aos machos. A produção de rainhas ou operárias é determinada geneticamente e por diferenças na qualidade e quantidade de alimento oferecido às larvas das fêmeas (Velthuis et al., 2005).

A formação de uma nova colônia ocorre quando rainhas virgens saem da colônia-mãe para acasalarem. As rainhas virgens acasalam nos primeiros dias de vida, preferencialmente entre 10 e 14 h. Alguns estudos apontam que rainhas de *Melipona* acasalam mais jovens do que rainhas de outros gêneros (Vollet & Neto et al., 2018). Na maioria das espécies estudadas, apenas um macho realiza a fertilização da rainha (Kärcher et al., 2013 apud Peters et al., 1999). A maioria das espécies é monogínica, sendo a poliginia frequentemente observada apenas em *Melipona bicolor* (Vollet & Neto et al., 2018).

3.2. Interações ecológicas entre meliponíneos e outros organismos

As abelhas sem ferrão são organismos que desempenham um importante papel na manutenção dos ecossistemas em virtude dos serviços de polinização (Duarte et al., 2016). Essas abelhas também mantêm interações de mutualismo, parasitismo, inquilinismo e comensalismo com organismos como bactérias, fungos ou artrópodes que vivem associados aos seus ninhos, (Roubik 1989, 2006).

Insetos sociais mantêm interações simbióticas com diversos microrganismos, mas a maioria dessas interações foi estudada em formigas e cupins (Menezes et al., 2015). A abelha sem ferrão *Scaptotrigona depilis* cultiva o fungo *Monascus* (Ascomycotina) em suas células de cria, onde eles crescem e são consumidos pelas larvas (Menezes et al., 2015). Provavelmente outras abelhas sem ferrão também utilizam fungos em sua alimentação, como *Trigona crassipes*, que visita o fungo *Dictyophora* sp. e *Trigona fulviventris* que visita *Phallus* sp. (Oliveira

& Morato, 2000). Em *Trigona collina*, as operárias coletam esporos de *Rhizopus* (Zygomycota, Mucorales) ao invés de pólen (Eltz et al., 2002).

Abelhas sem ferrão também mantêm interações ecológicas com bactérias (Roubik 1989). Diferentes espécies de *Bacillus* foram encontradas no alimento larval ou no pólen de várias abelhas sem ferrão (Machado 1971 apud Gilliam et al., 1990). . Esses dados são importantes uma vez que essas bactérias apresentam capacidade de secreção e produção de enzimas, antibióticos e ácidos graxos e podem auxiliar na metabolização de alimentos e/ou no controle de microrganismos competidores das abelhas (Gilliam et al., 1990).

Diversos grupos de artrópodes também podem ser encontrados em ninhos de abelhas sem ferrão, como adultos e imaturos de colêmbolos. Grande número desses animais se aloja dentro das cavidades dos ninhos. Apesar de eles serem supostamente necrófagos, o papel desses organismos dentro da colônia ainda não foi estabelecido (Salt, 1929).

As interações entre ácaros e abelhas são de grande importância, pois podem ser um ponto chave para ajudar a explicar o declínio das suas populações (Maggi, 2011). Ácaros associados a ninhos de abelhas podem ser parasitas, foréticos, mutualistas ou comensais (Jong, 1982; O'Connor 1988 apud Maggi, 2011). Alguns, como *Varroa jacobsoni* e *Acarapis woodi*, causam a morte de abelhas e colônias de *Apis mellifera* (Jong, 1982). As colônias de abelhas sem ferrão abrigam uma fauna abundante e única de ácaros, sendo que no mínimo 28 gêneros possuem ácaros como associados obrigatórios em seus ninhos (Eickwort, 1990). Algumas dessas interações entre ácaros e abelhas sem ferrão podem ser harmônicas. Certas espécies de ácaros podem auxiliar na limpeza das colônias, no controle de outros ácaros ou evitando infestações por fungos (Menezes et al., 2009). Entretanto, algumas espécies de ácaros, como *Pyemotes tritici*, foram relatadas como causadoras de mortes de colônias de *Melipona subnitida* e *Melipona asilvae* (Menezes et al., 2009).

Insetos de diversas ordens como Isoptera, Hymenoptera, Diptera, Orthoptera, Hemiptera e Lepidoptera podem ser encontrados em colônias de abelhas sem ferrão (Salt, 1929). Abelhas sem ferrão têm uma relação muito importante com cupins, pois algumas espécies constroem seus ninhos em cupinzeiros (Salt, 1929). Alguns Hymenoptera são inimigos naturais de abelhas

sem ferrão, como vespas parasitoides e formigas predadoras (Roubik, 1989). Dípteros da família Phoridae como *Pseudohypocera*, *Apocephalus* e *Melaloncha* também atacam colônias de abelhas sem ferrão (Salt, 1929, Brown, 1997, Roubik 2006). Larvas dessas moscas se alimentam de pólen, néctar e das larvas das abelhas sem ferrão, podendo ocasionar a morte das colônias (Brown 1997).

3.3. Interação entre abelhas sem ferrão e besouros

Besouros também mantêm relações com abelhas, podendo atuar na dinâmica colonial como predadores, parasitas ou utilizando subprodutos da colônia (Yanega & Lescher, 1994). *Haptoncus luteolus* (Coleoptera: Nitidulidae) é comumente associada aos ninhos de *A. mellifera*, mas larvas e adultos também foram encontrados em ninhos de meliponíneos como *Trigona thoracica*, *Heterotrigona itama* e *Tetragonula laeviceps* (Krishnan et al., 2015). Portanto, esses besouros conseguem completar seu ciclo de vida dentro dos ninhos de abelhas sem ferrão, causar colapso das colônias (Krishnan et al., 2015). *Aethina tumida*, importante inimigo natural de ninhos de *Apis*, é uma espécie fortemente atraída por odores de colônias de abelhas sem ferrão, demonstrando a potencial capacidade dessas abelhas como hospedeiras de tais besouros (Bobadoye et al., 2018).

Os besouros Leiodidae são geralmente pequenos (1 a 8mm de comprimento), possuem coloração escura e formato ovoide e compacto (Peck et al., 1998; Peck & Newton, 2017). A maioria ocorre em florestas úmidas, onde se abrigam em serapilheira ou em habitats escuros e úmidos (Newton, 1998, Peck et al., 1998). Eles possuem hábitos catadores e alimentam-se de fungos ou matéria orgânica em decomposição (Peck & Newton, 2017).

Dentre os Leiodidae, Scotocryptini possui quatro gêneros descritos na região Neotropical e que mantêm interações de inquilinismo com abelhas sem ferrão (Roubik 1989; Michener 2000; Peck 2003): *Scotocryptus* Girard, 1874 (7 espécies, distribuídas do México para o Brasil); *Scotocryptodes* Portevin, 1907 (1 espécie, Bolívia e Brasil); *Synaristus* Portevin, 1907 (1 espécie, Peru); e *Parabystus* Portevin, 1907 (1 espécie, México para Panamá) (Peck et al. 1998; Davis & Gonzalez, 2008). Devido às suas características morfológicas, os besouros Scotocryptini são facilmente caracterizados. Eles possuem fórmula tarsal de 3-3-3, além de uma linha transversal ou baixa carena em cada lado do esterno abdominal 3. É provável que haja uma relação entre o tamanho dos Scotocryptini e suas

abelhas hospedeiras (Roubik & Wheeler, 1982). Além disso, não existe especificidade entre espécies de besouros e espécies de abelhas: por exemplo, *Scotocryptus meliponae* é relatado em ninhos de cinco espécies de *Melipona* (Roubik & Wheeler, 1982).

Os *Scotocryptus* são cegos e não conseguem voar, pois não possuem asas membranosas. Algumas partes do corpo, tais como a cabeça, antenas e pernas, são flexíveis, podendo ser dobradas (Bezerra et al., 2000). Eles possuem uma ranhura na parte mediana da mandíbula, o que facilita que se agarrem firmemente nas pernas das abelhas durante a foresia, processo utilizado por esses indivíduos para a dispersão (Roubik & Wheeler, 1982). As larvas também exibem características que propiciam a vida como inquilinos em ninhos de abelhas, como compressão dorsoventral. Larvas e ovos desses besouros podem ser encontrados nos montes de lixo da colônia, sugerindo que estes utilizam tais locais tanto para refúgio, quanto como fonte de recursos para a alimentação (Peruquetti & Bezerra, 2003).

Os besouros *Scotocryptus melitophilus* utilizam pernas, abdômen e asas de *Melipona quadrifasciata* para se agarrarem durante o processo de foresia e as abelhas não demonstram comportamento agressivo durante esse processo (Bezerra et al., 2000). Além disso, esses besouros conseguem distinguir casta, sexo e idade das abelhas hospedeiras (Bezerra et al., 2000).

4. Material e Métodos

4.1. Besouros

As coletas foram realizadas na Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental “Mata do Paraíso” (20°48’07” S e 42°51’31” W), localizada no município de Viçosa, Zona da Mata de Minas Gerais. O local tem extensão de 195 ha (Braz et al., 2002), pertence ao bioma da Mata Atlântica e possui vegetação classificada como Floresta Estacional Semidecidual Submontana (Veloso et al., 1991). Os *Scotocryptus* sp. foram coletados com auxílio de sugadores, em três colônias de *M. mondury* mantidas em caixas racionais na “Mata do Paraíso”. Após a abertura das colônias, os besouros foram coletados no interior das tampas dos ninhos, em frestas da madeira e no fundo da colônia, próximos às regiões de deposição de lixo produzido pelas abelhas. A área de cria e os potes de alimento

não foram manipulados para a coleta dos besouros. Após cada coleta, os besouros foram armazenados vivos em potes de vidro e identificados com o número da colônia de origem de cada besouro. Logo após a coleta, os besouros foram transferidos para laboratório e utilizados na montagem dos experimentos.

4.2. Abelhas

Os experimentos foram conduzidos com operárias forrageadoras e operárias recém-emergidas (i.e., abelhas nutrizas) de *M. mondury* e *M. quadrifasciata* obtidas em colônias mantidas em caixas racionais em Viçosa, Minas Gerais, Brasil (20°45'N; 42°52'E). Os procedimentos de coleta e manutenção das abelhas e dos favos foram padronizados entre as colônias e entre as espécies. As operárias forrageadoras foram coletadas na entrada das colônias, quando retornavam da atividade de forrageamento. Favos de cria contendo pupas foram coletados das colônias e posteriormente transferidos para o laboratório, juntamente com as forrageadoras. Os favos e as forrageadoras foram mantidos em Placas de Petri, em incubadora biológica, com temperatura de 28 ± 2 °C umidade relativa de 75% e 24 horas de escotofase. As forrageadoras foram alimentadas com um xarope de água e mel de abelha melífera (1:1, V:V) e água destilada, fornecidos *ad libitum*. As células dos favos de cria foram desoperculadas para permitir a emergência das abelhas. Os favos de cria eram vistoriados diariamente e as abelhas nutrizas eram identificadas de acordo com a idade, espécie e colônia de origem. As nutrizas receberam a mesma alimentação que as forrageadoras e foram utilizadas nos experimentos com idade de 3 dias após a emergência para ambas as espécies.

4.3. Associação entre besouros e abelhas

Para avaliar o comportamento de subida de *Scotocryptus* sp. em operárias de abelhas sem ferrão, os besouros foram mantidos em arenas com abelhas, que foram divididas em um tratamento com quatro níveis: forrageiras de *M. mondury* (n=15); forrageiras de *M. quadrifasciata* (n=10); nutrizas de *M. mondury* (n=10) e nutrizas de *M. quadrifasciata* (n=15).

Cada unidade experimental (i.e., arena) consistia em uma Placa de Petri, identificada com o nível do tratamento e o número da repetição. Em cada arena foram colocadas 4 besouros e duas operárias, variando a espécie e a idade das abelhas de acordo com o nível do tratamento. Cada arena continha alimentadores

com xarope de água destilada e mel de abelha melífera e água destilada, que eram trocados a cada dois dias. As arenas foram vedadas com fita crepe branca, para evitar que os besouros conseguissem fugir. Os tratamentos foram avaliados uma vez por dia. As arenas foram mantidas em incubadora biológica com temperatura de 28 ± 2 °C, umidade relativa de 75% e 24 horas de escotofase, de onde elas foram retiradas apenas durante o período de avaliação. A cada avaliação eram anotadas a mortalidade diária dos besouros e das abelhas. Os comportamentos observados durante as avaliações dos experimentos foram: 1- se o besouro subia na abelha; 2- as partes do corpo da abelha onde os besouros subiam. Em todos os tratamentos, o período de avaliação dos ensaios de mortalidade e a observação comportamental ocorreram enquanto pelo menos uma abelha e um besouro de cada arena estivessem vivos.

4.4. Análise estatística

Para os dados de associação entre besouros e abelhas foi ajustado um modelo linear de efeito misto generalizado (GLMM) com distribuição Poisson, considerando as medidas repetidas no tempo. Os contrastes entre os níveis dos fatores (tratamentos com abelhas * partes do corpo) foram realizados por simplificação gradual do modelo (Crawley, 2012). Os dados de sobrevivência foram submetidos à análise de sobrevivência, utilizando Kaplan-Meier para estimar as curvas de sobrevivência. A similaridade geral entre as curvas foi testada por log-rank e as comparações pareadas por método Bonferroni. Os resíduos foram checados em todos os modelos para verificar a adequação das distribuições. Todas as análises foram realizadas usando o software R (R Core Team, versão 3.4.4, 2018).

Resultados

4.5. Associação entre besouros e abelhas

Os besouros *Scotocryptus sp.* mantidos em arenas com *M. mondury* e *M. quadrifasciata* reconheceram as abelhas e realizaram o comportamento de subida no corpo das operárias. Houve interação significativa entre a frequência de subida dos besouros em relação à parte do corpo da abelha e o tratamento com as abelhas (divididos em 4 níveis) ($\chi^2 = 18.93$; g.l. = 6; $p = 0,004$, Fig. 1). Nas duas espécies, os besouros preferiram subir nas pernas das abelhas e subiram no tórax somente em *M. quadrifasciata* forrageira. Em *M. mondury* todas as subidas ocorreram em abelhas forrageiras. Em *M. quadrifasciata* ocorreram subidas em abelhas das duas idades, porém a frequência de subidas foi maior em forrageiras do que em nutrízes (Fig. 2). Ao longo do tempo, os besouros subiram com maior frequência em abelhas forrageiras, independentemente da espécie ($\chi^2 = 27.72$; g.l. = 3; $p < 0,001$; Fig. 3).

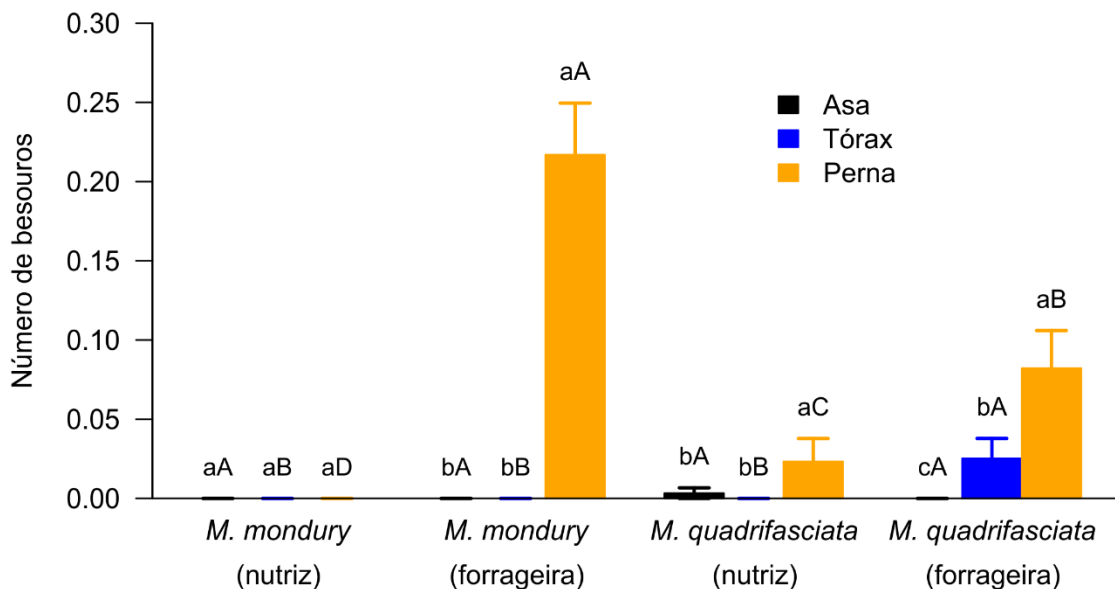


Figura 1. Frequência de subida do número médio de besouros *Scotocryptus* sp. em diferentes partes do corpo das abelhas sem ferrão *Melipona mondury* e *Melipona quadrifasciata*. As barras representam médias e as barras verticais o erro padrão para *M. mondury* forrageira (n=15), *M. quadrifasciata* nutriz (n=15), *M. mondury* nutriz (n=10) e *M. quadrifasciata* (n=10). As abelhas e os besouros foram mantidos em arenas em câmaras climatizadas (28 ± 2 °C, 75 ± 5 % umidade e 24 h de escotofase). Letras minúsculas representam a frequência de subida dos besouros em três partes do corpo das abelhas (asa, tórax e perna); letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre as partes do corpo (i.e., asa, tórax e perna) em cada nível do fator abelha (i.e., *M. mondury* nutriz, *M. mondury* forrageira, *M. quadrifasciata* nutriz e *M. quadrifasciata* forrageira). Letras maiúsculas representam a frequência de subida dos besouros nas três partes do corpo das abelhas entre os quatro níveis do fator abelha; letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os níveis do fator abelha em cada parte do corpo.

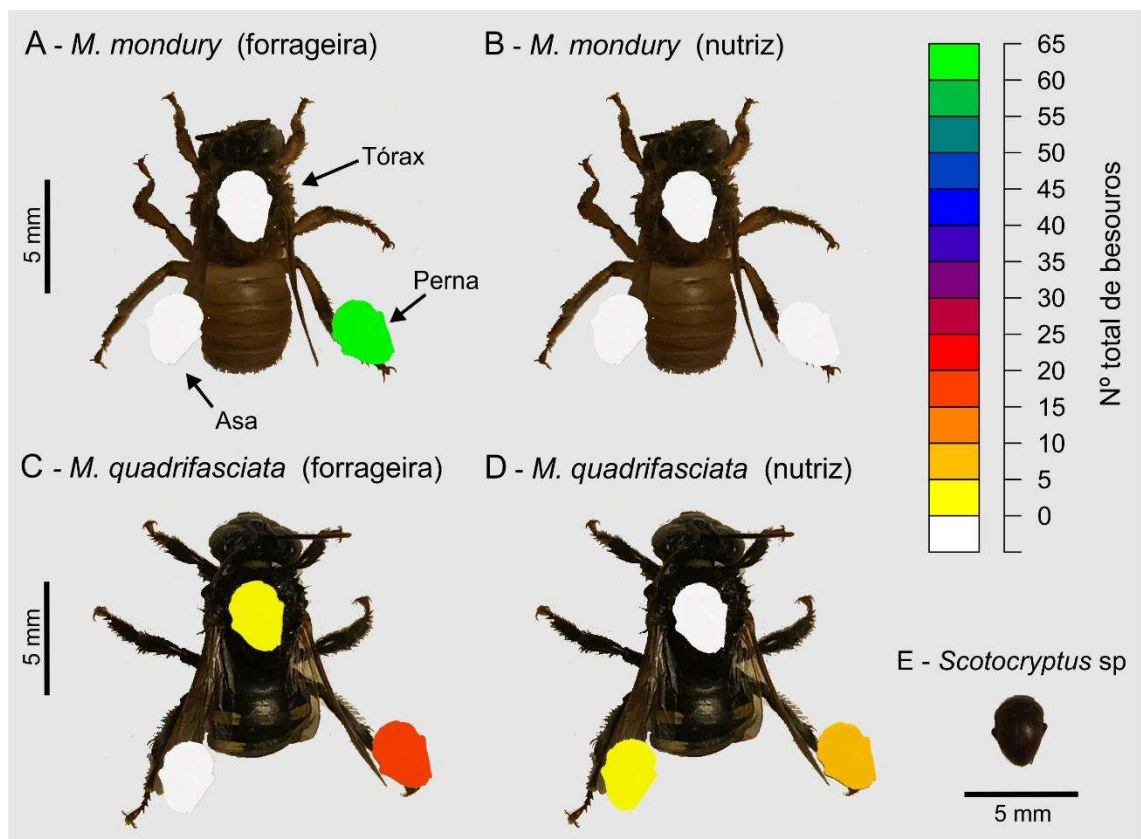


Figura 2. Frequência do comportamento de subida do besouro *Scotocryptus* sp. em diferentes partes do corpo de abelhas sem ferrão *Melipona mondury* e *Melipona quadrifasciata*. As partes do corpo das abelhas que os besouros subiram foram asa, tórax e perna. As marcas coloridas em cada uma dessas partes do corpo é uma representação da frequência de subidas do besouro nas diferentes partes do corpo das abelhas. As diferentes cores do diagrama representam o número total de besouros que subiram em cada parte do corpo de *M. mondury* (A e B) e *M. quadrifasciata* (C e D). Um indivíduo de *Scotocryptus* sp. está representado em vista dorsal (E).

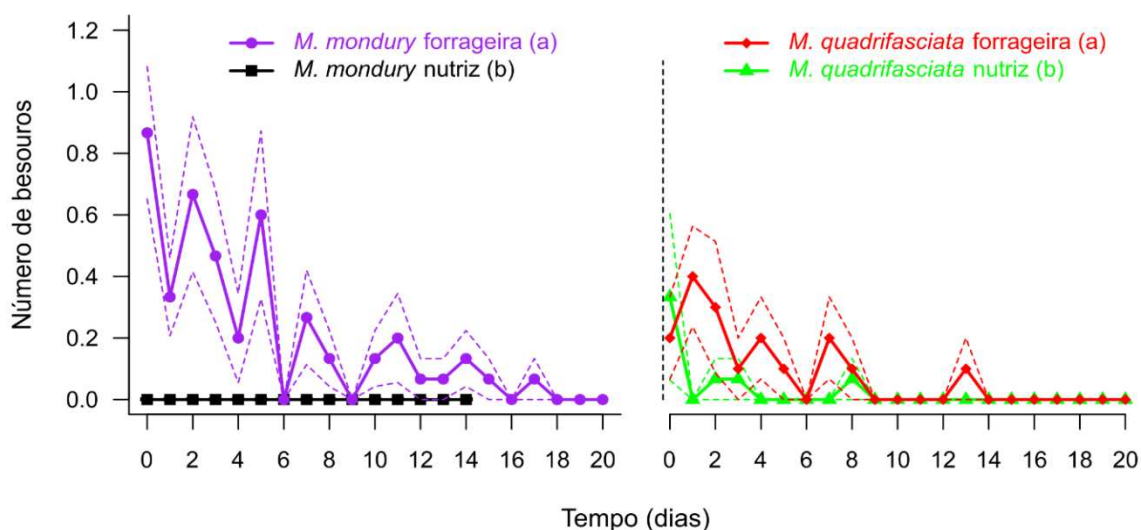


Figura 3. Comportamento de subida do besouro *Scotocryptus* sp. nas abelhas sem ferrão *Melipona mondury* e *Melipona quadrifasciata*. Diariamente foi avaliado o número de besouros que subiram nessas espécies de abelhas com diferentes idades (i.e. forrageiras ou nutrizes). As abelhas e os besouros foram mantidos em arenas mantidas em câmaras climatizadas (28 ± 2 °C, 75 ± 5 % umidade e 24 h de escotofase). Os símbolos representam a média para *M. mondury* forrageira (n=15) e *M. quadrifasciata* nutriz (n=15), para *M. mondury* nutriz (n=10) e *M. quadrifasciata* forrageira (n=10). As linhas pontilhadas representam o erro padrão. Os tratamentos representados por letras diferentes na legenda diferem significativamente de acordo com a simplificação gradual no GLMM ($p < 0,05$).

Os dados referentes à *M. mondury* nutriz foram avaliados até 14 dias devido à sobrevivência das abelhas.

4.6. Presença e espécie de abelhas alteram a sobrevivência de besouros

Houve diferença na sobrevivência dos besouros mantidos com abelhas de diferentes espécies e idades (Log-Rank: $\chi^2 = 15,9$; g.l. = 3; $p = 0,0012$). Os besouros mantidos com *M. mondury* forrageiras viveram mais do que os besouros mantidos com operárias nutrizas de ambas as espécies. Entretanto, os besouros mantidos com *M. quadrifasciata* forrageiras tiveram a sobrevivência semelhante aos besouros mantidos com operárias nutrizas de ambas as espécies (Fig. 4A). Não houve diferença na sobrevivência das abelhas de diferentes espécies e idades mantidas associadas aos besouros ($\chi^2 = 4,9$; g.l. = 3; $p = 0,18$, Fig. 4B).

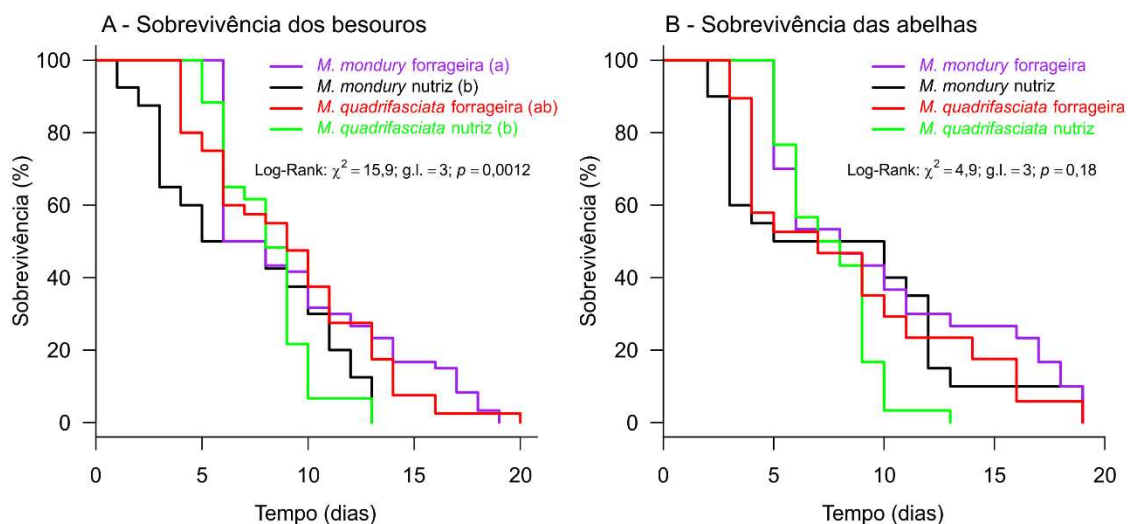


Figura 4. A: Curvas de sobrevivência de besouros *Scotocryptus* sp. mantidos associados com abelhas sem ferrão (*Melipona mondury* e *Melipona quadrifasciata*) e idades (nutrizes e forrageiras) B: Curvas de sobrevivência de abelhas sem ferrão de diferentes espécies (*Melipona mondury* e *Melipona quadrifasciata*) e idades (nutrizes e forrageiras) mantidas associadas aos besouros. As abelhas e os besouros foram mantidos em arenas em câmaras climatizadas (28 ± 2 °C, 75 ± 5 % umidade e 24 h de escotofase). Curvas codificadas com diferentes letras na legenda diferiram significativamente pelo método Bonferroni ($p < 0.05$).

5. Discussão

Os resultados mostraram que, apesar de cegos, os besouros *Scotocryptus* sp. reconhecem as abelhas *Melipona* e que existe alteração na frequência dos besouros que sobem em abelhas forrageiras, em relação às abelhas nutrizas. Entretanto, a frequência de subidas não difere quando se compara indivíduos da mesma idade de *M. mondury* e *M. quadrifasciata*.

O reconhecimento de abelhas de idades diferentes pelos besouros pode estar relacionado aos hidrocarbonetos cuticulares secretados por elas, uma vez que, em algumas espécies, como *Tetragonisca angustula* e *Melipona marginata*, esses hidrocarbonetos diferem de acordo com a idade e com as funções que as abelhas desempenham dentro das colônias (Ferreira-Caliman et al., 2010; Balbuena et al., 2017). O reconhecimento das idades das abelhas por *Scotocryptus* já havia sido descrito em *M. quadrifasciata* (Bezerra et al. 2000). As operárias mais velhas de abelhas sem ferrão são as responsáveis por realizarem as atividades de forrageamento da colônia, o que ocorre em média após o 25º dia de vida (Kerr et al., 1996). Portanto, a escolha dos besouros por operárias mais velhas utilizando um sinal químico como os hidrocarbonetos cuticulares, facilitaria a dispersão desses insetos via foresia. A dispersão por foresia de *Scotocryptus* já foi relatada em operárias forrageiras de outras espécies de *Melipona*, como em *Melipona interrupta triplaridis* (Roubik & Wheeler, 1982). Esse reconhecimento das abelhas mais velhas para a realização processo de foresia já é conhecido em ácaros foréticos (Eickwort, 1994).

Os nossos resultados também demonstraram que os besouros têm maior preferência para subirem nas pernas do que em outras regiões do corpo, o que já havia sido observado em *M. quadrifasciata* e *M. interrupta triplaridis* (Bezerra et al., 2000; Roubik & Wheeler, 1982). A preferência dos besouros pelas pernas das abelhas pode ser consequência de estruturas presentes nesses órgãos como pelos e corbícula, estrutura normalmente utilizada para a coleta de recursos e que são adaptadas para aderência (Winston & Michener, 1977). Essa característica provavelmente facilita também a aderência dos besouros e, conseqüentemente, a dispersão por foresia, comportamento importante em insetos ápteros e cegos como *Scotocryptus*. Os besouros, por sua vez, têm adaptações morfológicas, como

entalhes na mandíbula, que facilitam que eles se agarrem à tíbia das abelhas durante o processo de foresia (Peck, 2003).

A foresia é um processo onde um organismo recebe uma vantagem ecológica ou evolutiva que garante sua dispersão, sendo transportado por um hospedeiro interespecífico (Houk, 1994). Quando na relação entre dispersor e indivíduo forético existem outras vantagens, como aumento na disponibilidade de alimento, aceleração do desenvolvimento ou aumento da sobrevivência, essa associação pode ser considerada uma relação de parasitismo ou mutualismo (Houk, 1994). Além dos serviços de dispersão oferecidos pelas abelhas, os *Scotocryptus* utilizam as colônias de abelhas sem ferrão como refúgio e como fonte de recursos alimentares, onde provavelmente completam seu ciclo de vida. É importante ressaltar que para as abelhas existe um gasto energético para transportarem os besouros. Portanto, provavelmente esse gasto é recompensado de alguma forma e a associação com besouros deve trazer alguma vantagem para as abelhas. Essa compensação pode estar relacionada ao fato de que os besouros consomem parte do material residual dos ninhos e evitam invasões de fungos, o que pode ser indício de que a relação entre algumas espécies de besouros e abelhas sem ferrão seja mutualística (Roubik, 1989). O mutualismo entre algumas abelhas e outros organismos, como ácaros, beneficia as abelhas devido aos hábitos alimentares dos ácaros. Ácaros predadores e saprófagos reduzem as populações de inimigos naturais das colônias, como fungos e bactérias (Eickwort, 1994).

Os testes de sobrevivência mostraram que a sobrevivência dos besouros foi maior quando eles foram mantidos associados com *M. mondury* forrageiras do que com abelhas dos demais tratamentos. Esse resultado reforça que os besouros reconhecem abelhas de diferentes idades e espécies. Além disso, esses resultados demonstram que a sobrevivência dos besouros é positivamente alterada mediante a permanência com abelhas forrageiras e pertencentes à espécie originalmente associada aos besouros. Portanto, além de facilitar a foresia, a associação com abelhas forrageiras e de determinadas espécies provavelmente ocasiona algum benefício fisiológico aos besouros, que sobrevivem mais do que quando mantidos com abelhas nutrizas e de espécies diferentes. A sobrevivência das abelhas não alterou entre os quatro tratamentos, mostrando que a presença dos besouros não interfere na sobrevivência de abelhas de idades e espécies diferentes. Em conjunto,

esses resultados indicam que, provavelmente, os besouros são mais dependentes das abelhas do que o contrário. Todavia, estudos que avaliem o papel ecológico dos besouros e suas funções dentro das colônias de abelhas sem ferrão são necessários para o esclarecimento dessa questão.

Estudos sobre as interações entre as abelhas e seus hospedeiros podem auxiliar na compreensão da evolução de relações mutualísticas entre insetos e outros organismos. Além disso, eles podem contribuir para a elaboração de estratégias de manejo de polinizadores, pois a associação com outras espécies provavelmente favorece as populações de abelhas, que têm sofrido um crescente declínio nos últimos anos.

7- Referências

BALBUENA, M. S., GONZÁLEZ, A., FARINA, A. W. M. Characterization of cuticular hydrocarbons according to colony duties in the stingless bee *Tetragonisca angustula*. **Apidologie**, p. 1-11, 2018.

BARBOSA, R. N., BEZERRA, J. D.P., SOUZA-MOTTA, C. M., FRISVAD, J. C., SAMSON, R. A., OLIVEIRA, N. T., HOUBRAKEN, J. New *Penicillium* and *Talaromyces* species from honey, pollen and nests of stingless bees. **Antonie van Leeuwenhoek**, v. 111, p. 1883–1912, 2018.

BEZERRA, J. M. D., PERUQUETTI, R. C., KERR, W. E. Adaptive behavior of *Scotocryptus melitophilus* Reitter (Coleoptera: Leiodidae) to live with its host *Melipona quadrifasciata* Lepeletier (Hymenoptera: Apidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 17, n.1, p. 199-203, 2000.

BOBADOYE, B. O., FOMBONG, A. T., KIATOKO, N., SURESH, R., TEAL, P. E., SALIFU, D., TORTO, B. Behavioral responses of the small hive beetle, *Aethina tumida*, to odors of three meliponine bee species and honey bees, *Apis mellifera scutellata*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 166, n. 7, p. 528-534, 2018.

COUVILLON, M. J., WENSELEERS, T., IMPERATRIZ-FONSECA, V. L., NOGUEIRA-NETO, P., RATNIEKS, F. L. W. Comparative study in stingless bees (Meliponini) demonstrates that nest entrance size predicts traffic and defensivity. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 21, n. 1, p. 194–201, 2008.

CRAWLEY, M. J. *The R Book*, second ed. Wiley, Chichester. 2012.

DAVIS, S. R., GONZALEZ, V. H. Two new species of the melittophilous beetle *Scotocryptus* (Coleoptera, Leiodidae) associated with colonies of *Melipona*

fuscipes (Hymenoptera, Apidae) in Colombia. **Deutsche Entomologische Zeitschrift**, v. 55, n. 1, p. 161–166, 2008.

DUARTE, R. S., SOUZA, J., SOARES, A. E. E. Nest Architecture of *Tetragona clavipes* (Fabricius) (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). **Sociobiology**, v. 63, n. 2, p. 813-818, 2016.

EICKWORT, G. C. Associations of mites with social insects. **Annual Review of Entomology**, v. 35, n. 1, p. 469-488, 1990.

EICKWORT, G. C. Evolution and life-history patterns of mites associated with bees. In: Mites. **Springer**, p. 218-251, 1994.

ELTZ, T., BRÜHL, C. A., GÖRKE, C. Collection of mold (*Rhizopus sp.*) spores in lieu of pollen by the stingless bee *Trigona collina*. **Insectes Sociaux**, v. 49, n. 1, p. 28-30, 2002.

ENGEL, M. S., DINGEMANS-BAKELS, F. Nectar and pollen resources for stingless bees (Meliponinae, Hymenoptera) in Surinam (South America). **Apidologie**, v. 11, n. 4, p. 341-350, 1980.

FERREIRA-CALIMAN, M. J., NASCIMENTO, F. S., TURATTI, I. C., MATEUS, S., LOPES, N. P., ZUCCHI, R. The cuticular hydrocarbons profiles in the stingless bee *Melipona marginata* reflect task-related differences. **Journal of Insect Physiology**, v. 56, p. 800-804, 2010.

GIANNINI, T. C., BOFF, C. S., CORDEIRO, G. D., CARTOLANO JR., E. A., VEIGA, A. K., IMPERATRIZ-FONSECA, V. L., SARAIVA, A. M. Crop pollinators in Brazil: a review of reported interactions. **Apidologie**, 46: 209–223, 2015.

GILLIAM, M., BUCHMANN, S. L., LORENZ, B. J., SCHMALZEL, R. J. Bacteria belonging to the genus *Bacillus* associated with three species of solitary bees. **Apidologie**, v. 21, n. 2, p. 99-105, 1990

HEARD, T. A. The role of stingless bees in crop pollination. **Annual Review of Entomology**, v. 44, p. 183-206, 1999.

HOUCK, M. A. Adaptation and transition into parasitism from commensalism: a phoretic model. In: Mites. **Springer**, p. 252-281, 1994.

DE JONG, D., MORSE, R. A., EICKWORT, G. C. Mite pests of honey bees. **Annual Review of Entomology**, v. 27, n. 1, p. 229-252, 1982.

KÄRCHER, M. H., MENEZES, C., ALVES, D. A., BEVERIDGE, O. S., IMPERATRIZ-FONSECA, V. E., RATNIEKS, F. L. W. Factors influencing survival duration and choice of virgin queens in the stingless bee *Melipona quadrifasciata*. **Naturwissenschaften**, v. 100, p. 571-580, 2013.

KERR, W. E. Evolution of Communication in bees and its role in speciation.

Notes and Comments. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Rio Claro, Rio Claro, Est. S. Paulo, Brazil, 1960.

KERR, W. K., CARVALHO, G. A., NASCIMENTO, V. A. Abelha uruçú: biologia, manejo e conservação. Paracatu: Acangaú, 1996.

KLEINERT-GIOVANNINI, A., IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Aspects of the trophic niche of *Melipona marginata marginata* Lepeletier (Apidae, Meliponinae). **Apidologie**, v. 18, n. 1, p. 69-100, 1987.

KRISHNAN, K. T., NEUMANN, P., AHMAD, A. H., PIMID, M. A scientific note on the association of *Haptoncus luteolus* (Coleoptera: Nitidulidae) with colonies of multiple stingless bee species. **Apidologie**, v. 46, n. 2, p. 262-264, 2015.

LIMA, F. V. O., SILVESTRE, R., BALESTIERI, J. B. P. Nest Entrance Types of Stingless Bees (Hymenoptera: Apidae) in a Tropical Dry Forest of Mid-Western Brazil. **Sociobiology**, v. 60, n. 4, p. 421-428, 2013.

LOBREAU-CALLEN, D., LE THOMAS, A., DARCHEN, B., DARCHEN, R., D'AMICO, N. Quelques facteurs déterminant le comportement de butinage d'*Hypotrigona pothieri* (Trigonini) dans la végétation de Côte-d'Ivoire. **Apidologie**, v. 21, p. 69-83, 1990.

MAGGI, M., LUCIA, M., ABRAHAMOVICH, A. H. Study of the acarofauna of native bumblebee species (*Bombus*) from Argentina. **Apidologie**, v. 42, n. 3, p. 280-292, 2011.

MENEZES, C., VOLLET-NETO, A., MARSAIOLI, A. J., ZAMPIERI, D., FONTOURA, I. C., LUCHESSI, A. D., IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. A Brazilian social bee must cultivate fungus to survive. **Current Biology**, v. 25, n. 21, p. 2851-2855, 2015.

MENEZES, C., COLLETO-SILVA, A., GAZETA, G. S., KERR, W. E. Infestation by *Pyemotes tritici* (Acari, Pyemotidae) causes death of stingless bee colonies (Hymenoptera: Meliponina). **Genetics and Molecular Research**, v. 8, n. 2, p. 630-634, 2009.

MICHENER, C. D. The bees of the world (Vol. 1). JHU press, 2000.

NIEH, J. C., ROUBIK, D. W., A stingless bee (*Melipona panamica*) indicates food location without using a scent trail. **Behavior Ecology and Sociobiology**, v. 37, p. 63-70, 1995.

OLIVEIRA, M. L., MORATO, E. F. Stingless bees (Hymenoptera, Meliponini) feeding on stinkhorn spores (Fungi, Phallales): robbery or dispersal? **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 17, n. 3, p. 881-884, 2000.

PECK, S. B., GNASPINI, P., NEWTON, A. F. Catalogue ad generic keys for the Leiodidae of Mexico, West Indies, and Central and South America (Insecta: Coleoptera). **Giornale Italiano di Entomologia**, v. 9, p. 37-72, 1998.

PECK, S. B. The eyeless inquiline genera *Parabystus* and *Scotocryptus* of Costa Rica and Panama; inhabitants of nests of stingless bees (Coleoptera: Leiodidae). **Sociobiology**, v. 42, n. 1, p. 65-80, 2003.

PECK, S. B., NEWTON, A. F. An annotated catalog of the Leiodidae (Coleoptera) of the Nearctic Region (Continental North America North of Mexico). **The Coleopterists Bulletin**, v. 71, n. 2, p. 211-258, 2017.

PERUQUETTI, R. C., BEZERRA, J. M. D. Inquilinos de abelhas sem ferrão (Hymenoptera: Apidae): aspectos da biologia de *Scotocryptus melitophilus* Reitter, 1881 (Coleoptera: Leiodidae). **Entomotropica**, v. 18, n. 3, p. 215-218, 2003.

R CORE TEAM, 2018. R: a Language and Environment for Statistical Computing, Version 3.4.4. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.Rproject.org/>.

ROUBIK, D. W., WHEELER, Q. D. Flightless beetles and stingless bees: phoresy of Scotocryptine beetles (Leiodidae) on their meliponine hosts (Apidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 55, n. 1, p. 125-135, 1982.

ROUBIK, W.D. Ecology and natural history of tropical bees. Massachusetts, Cambridge University Press, 514p, 1989.

ROUBIK, D. W. Stingless bee nesting biology. **Apidologie Springer Verlag**, v. 37, n. 2, p. 124-143, 2006.

SALT, G. A contribution to the ethology of the Meliponinae. **Transactions Entomology Society of London**, v. 77, p. 431-470, 1929.

DA SILVA, D. L. N., ZUCCHI, R., KERR, W. E. Biological and behavioural aspects of the reproduction in some species of *Melipona* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). **Animal Behaviour**, v. 20, p. 123-132, 1972.

SILVEIRA, F. A., MELO, G. A. R., ALMEIDA, E. A. B. Abelhas Brasileiras: Sistemática e Identificação. Belo Horizonte, F. A. Silveira, 253 p.: il, 2002.

VELOSO, H. P., RANGEL-FILHO, A. L. R., LIMA, J. C. A. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. **Ibge**, 1991.

VELTHUIS, H. H. W., KOEDAM, D., IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. The males of *Melipona* and other stingless bees, and their mothers. **Apidologie**, v. 36, p. 169-185, 2005.

VOLLETNETO, A., KOFFLER, S., DOS SANTOS, C. F., MENEZES, C., NUNES, F. M. F., HARTFELD, K., IMPERATRIZFONSECA, V. L., ALVES, D. A. Recent advances in reproductive biology of stingless bees. **Insectes Sociaux**, v. 65, n. 2, p. 201-212, 2018.

WHEELER, Q. D. Larval characters of a Neotropical *Scotocryptus* (Coleoptera: Leiodidae), a nest associate of stingless bees (Hymenoptera: Apidae). **Journal of the New York Entomological Society**, v. 93, n. 3, p. 1082-1088, 1985.

WILLE, A. Biology of the Stingless Bees. **Annual Review of Entomology**, v. 28: p. 41-64, 1983.

WILLE, A. Phylogeny and relationships among the genera and subgenera of the stingless bees (Meliponinae) of the world. **Revista de Biologia Tropical**, v. 27, p. 241-77, 1979.

WILLE, A., OROZCO, E. Observations on the founding of a new colony by *Trigona cupira* (Hymenoptera: Apidae) in Costa Rica. **Revista de Biología Tropical**, v. 22, n. 2, p. 253-287, 1975.

WINSTON, M. L., MICHENER, C. D. Dual origin of highly social behavior among bees. **Evolution**, v. 74, n. 3, p. 1135-1137, 1977.

YANEGA, D., LESCHER, R. A. B. Beetles associated with bee nests (Hymenoptera: Apidae) in Chiapas, México, with descriptions of the immatures stages of *Vanonus balteatus* Wemner (Coleoptera: Aderidae, Eudomychidae, Meloidae). **Coleopterists Bulletin**, v. 48, p. 355-360, 1994.