

## Determinación Casta-Dominancia en Abejas Nocturnas, *Megalopta genalis* (Hymenoptera)

Mariam Trejos<sup>1</sup>, Kate Ihle<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Universidad de Panamá, Centro Regional Universitario de Colón

<sup>2</sup>Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Universidad de Arizona

El ambiente dominante en insectos sociales es el resultado de un cooperativo grupo de comportamientos.

*Megalopta genalis* es una especie capaz de escoger su casta, ya sea social o solitaria, en ambientes similares. Sin embargo, se sugiere que *M. genalis* es predominantemente solitaria pero tiene comportamientos capaces de cohabitar.

Se encontró que antes de emerger la primera hembra, hay comportamientos dentro del nido que influyen en la casta de *M. genalis*. También se demostró que no hay relación entre la casta-dominancia y los comportamientos agresivos y pasivos, en nidos sociales de *M. genalis*.

PALABRAS CLAVES: Barro Colorado, comportamiento, *Megalopta genalis*, casta, dominancia.

### INTRODUCCIÓN

Los cambios evolutivos en los organismos, dan lugar, a líneas de investigaciones desde factores genómicos hasta cambios en su desarrollo.

La evolución de los insectos sociales ha sido motivo para arrojar luz sobre el desarrollo y establecimiento de la relación entre los individuos dominantes y subordinados dentro de un hábitat. El notable cambio evolutivo de abejas con conducta solitarias a sociales, ha sido enfoque de investigación en grupos tales como las avispa (Polistinae), las abejas de miel (Apis), hormigas (Formicidae) y termitas (Blattodea) (Arneson y Wcislo, 2003; Wcislo y Tierney, 2009).

La plasticidad fenotípica y el desarrollo, son términos relacionados, cada vez más comunes en la Biología Evolutiva y en la Ecología (West-Eberhard, 1989), permitiendo entender comportamiento de distintas especies. Todos los fenotipos son flexibles, refiriéndose en que todos son productos de genotipos y de condiciones ambientales o de desarrollo (West-Eberhard, 1987).

El ambiente dominante en insectos sociales es el resultado de un cooperativo grupo de comportamientos (Holldobler y Wilson, 2008). Dentro del contexto de la evolución social las variaciones fenotípicas de la descendencia son debido a la manipulación maternal, en donde la selección social podría actuar en los fenotipos maternas, así como en su descendencia (Kapheim *et al.*, 2010).

*Megalopta genalis* es una especie aprovisionadora de masas (la hembra introduce suficiente cantidad de alimento en el nido antes del desarrollo larvario) (Quero, 2004), en la cual la producción de machos y hembras en nidos sociales y solitarios es concurrente y asincrónico. Ambos nidos, solitarios y sociales, son encontrados a lo largo del trópico en la época seca, disminuyendo en la época lluviosa (Wolda y

Recibido: 15/07/12; aceptado: 14/08/12

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://ecocentros.jimdo.com>

15 de agosto de 2012 – Volumen 1 Número 1—ISSN: 2304-604X – Universidad de Panamá

Roubik, 1986), tanto en bosques primarios como en secundarios (Arneson y Wcislo, 2003).

Aun así, teniendo ambientes y comportamientos similares, la determinación entre las castas y la dominancia en grupos sociales en *M. genalis*, varía por muchos factores.

Muchos estudios han relacionado la casta y la dominancia en grupos sociales de *Megalopta genalis* con comportamientos de agresión (Arneson y Wcislo, 2003), alimentación y hormonas (Pearce *et al.* 2001; Kapheim *et al.* 2010), tamaño del cuerpo (Smith *et al.*, 2009), mostrándonos características que podemos relacionar o simplemente seleccionarlas individualmente.

En este estudio se relaciona los comportamientos observados dentro del nido, antes y al emerger la primera hembra, en ambas castas. De igual forma, se enfatiza en la agresividad dentro del nido al emerger la primera hembra, como factor de diferencia entre las dos castas y en la dominancia dentro de los nidos sociales en *M. genalis*.

La relación agresión-dominancia ha sido fundamentada con varios tipos de especies, ya sea vertebrados o invertebrados, relacionándola con superioridad en grupos, cambios fisiológicos (Ramírez, 2006), con cambios hormonales, como por ejemplo, la Hormona Juvenil (JH Hormone) en Abejas de Miel (*Apis*) (Pearce *et al.* 2001) e incluso con fluctuaciones en los parasitismo (Wcislo *et al.* 2004a), mutualismo sanitario (Biani *et al.* 2009), todas con el objetivo de relacionar comportamientos.

Las diferentes literaturas influyeron en este proyecto formulando hipótesis en base a la observación de comportamientos antes de emerger y en el momento de emerger la descendencia en los nidos de *Megalopta genalis*.

## MATERIALES Y METODOS

### Historia Natural

*Megalopta genalis* es una especie aprovisionadora de masas. Sus nidos se encuentran a lo largo de la época seca y a principios de la época lluviosa, en bosques tropicales (Smith *et al.*, 2006). Viven en nidos solitarios o en grupos (Arneson y Wcislo, 2003), aproximadamente de dos a cuatro hembras adultas (Smith *et al.*, 2007).

### Sitio de Estudio

El estudio se realizó en la Isla de Barro Colorado (9°09' N, 79°51' W) (Leigh, 1999), República de Panamá, en el mes de enero hasta el mes de junio del 2012.

Es un bosque Tropical Húmedo semi-deciduo de tierras bajas (Smith *et al.*, 2008), con una pronunciada estación seca desde finales de diciembre hasta abril y una

Recibido: 15/07/12; aceptado: 14/08/12

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://ecocentros.jimdo.com>

15 de agosto de 2012 – Volumen 1 Número 1—ISSN: 2304-604X – Universidad de Panamá  
estación lluviosa desde mayo hasta diciembre (Wong *et al.* 1995), recibiendo  
aproximadamente 2600mm de precipitación anualmente (Mascaro *et al.*, 2011).

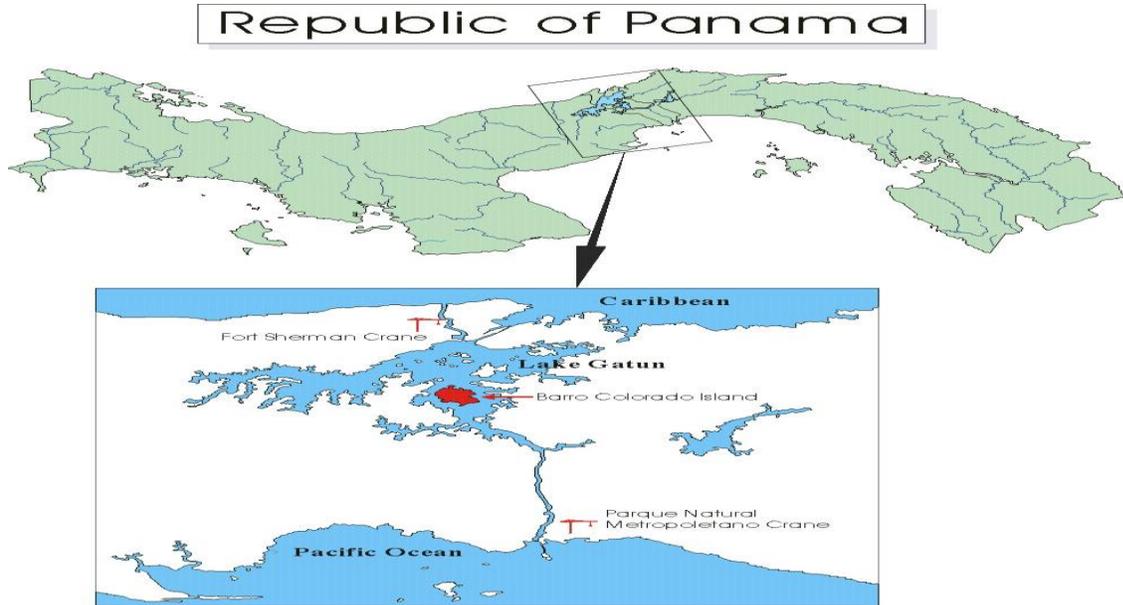


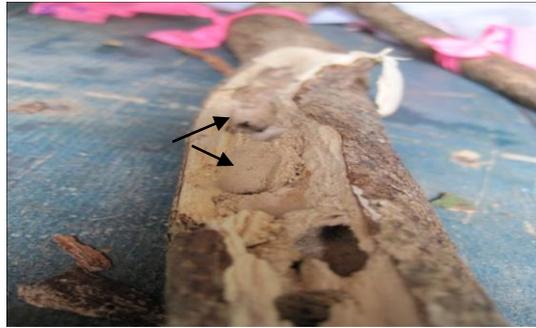
Figura 1. Ubicación de la Isla de Barro Colorado (Dos Santos, 2004).

### Colecta de Nidos

Los nidos de *M. genalis* se encuentran en bosques tropicales, primarios y secundarios (Arneson y Wcislo, 2003). Se reproducen primordialmente en la época seca y a principios de la época lluviosa. Excavan un túnel en ramas secas y rotas, suspendidas sobre la vegetación para hacer su nido (Smith *et al.*, 2003).

La entrada tiene forma circular en donde se puede ver un collar con anillos, en la cual el color varía dependiendo del tipo de madera seca en donde construyen. El diámetro de la entrada coincide con el tamaño de la cabeza de la hembra (Wcislo *et al.* 2004b). Las celdas se encuentran adyacentes a la entrada, pegadas a la pared del túnel (Smith *et al.* 2003).

Los nidos fueron colectados en horas del día, en donde se asume que están los miembros del nido.



**Figura 2.** Nido de *Megalopta genalis* abierto (se muestran sus celdas adyacentes a la entrada). Fuente: Dra. Kate Ihle.

Los nidos fueron clasificados según su modificación, en nidos naturales y nidos artificiales.

La modificación de los nidos naturales dependió del túnel y la forma en que se encontraban construidos, facilitando la observación.

El nido se modificó, dejando la entrada intacta, junto con las celdas dentro y se cubrió con una lámina delgada de acetato, pegada con tape (Smith *et al.* 2009) o silicón, posteriormente se tapaba el nido con una tela negra o un plástico opaco, ajustado con binder clips para poder abrirlos con facilidad en el momento de la observación.



**Figura 3.** Nido Natural modificado de *Megalopta genalis* colgado en el Bosque. Fuente: M. Trejos.

Al no poder modificar el nido natural debido a la forma en que la abeja excavó el túnel, se procedió a coleccionar las celdas en cajitas de plástico y se a un nido artificial. Las crías de las abejas recolectadas en las cajitas de plásticos, al momento que alcanzaban su estado de adulto, al ser hembras eran trasladadas a nidos artificiales, y si eran machos fueron liberados.

El nido artificial consiste de una madera balsa con un túnel, cubierta por dos tapas de acrílico opaco, con un espesor de aproximadamente 7mm y unidos por binder clips (Smith *et al.* 2007).

Recibido: 15/07/12; aceptado: 14/08/12

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://ecocentros.jimdo.com>



Figura 4. Nido artificial modificado de *M. genalis* en el campo. Fuente: Dra. Kate Ihle.

Las abejas fueron marcadas con tinte blanco (TesTors), antes de ser introducidas en los nidos modificados (naturales y artificiales). No había un patrón específico al marcar las abejas, sino que eran determinadas por cada nido individualmente y ayudaba a reconocer entre la reina y las obreras en el momento de las filmaciones.

### Observación de Nidos

*Megalopta genalis* es una especie nocturna, su visión le permite buscar su alimento en el sotobosque y encontrar el camino de regreso a su nido (Warrant *et al.* 2004).

Las observaciones se dieron en un lapso de 60 minutos (1 hora), al momento que las abejas buscan su alimento (forrajean), las cuales son una hora y media después de la puesta del sol y hora y media antes de la madrugada (Smith *et al.* 2003).

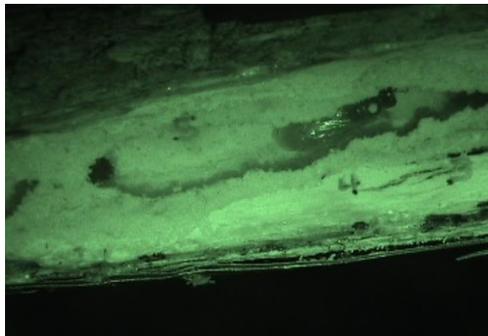


Figura 6. Filmación de una abeja marcada dentro de su nido. Fuente: Dra. Kate Ihle.

#### 1.1 Antes de emerger la primera cría (Hembra)

Las filmaciones se dieron después de colocar los nidos artificiales en el campo, al momento que las abejas construían sus celdas. En las observaciones se tomaron en cuenta los comportamientos asociadas a su vida diaria dentro del nido. Estos comportamientos se compararon al emerger la primera hembra en los nidos y era determinada su casta.

Los comportamientos más notables, observados en las filmaciones y asociados a la vida diaria de *Megalopta genalis* fueron:

Recibido: 15/07/12; aceptado: 14/08/12

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://ecocentros.jimdo.com>

15 de agosto de 2012 – Volumen 1 Número 1—ISSN: **2304-604X** – Universidad de Panamá  
FORRAJEО: las abejas salen del nido para buscar su alimento (Aguilar y Smith, 2008).

INSPECCIÓN DE LAS CELDAS: las abejas se acercan a las celdas de crías e inspeccionan afuera.

CAMINADA: las abejas empiezan a caminar dentro del nido, sin salir de este.

SENTADA: las abejas se quedan posadas dentro del nido sin moverse.

## **1.2 Al emerger las primeras crías**

Las filmaciones se dieron después que la primera abeja (hembra) emergió. Se observaron comportamientos que determinaban el grado de agresión y pasividad dentro del nido.

Siguiendo con la metodología de Arneson y Wcislo, 2003, se determinó el comportamiento de agresividad con distintas posturas.

MORDIDA: una abeja cierra rápidamente sus mandíbulas, a 1cm de la otra. Son considerados actos de abierta agresión.

POSTURA C: el metasoma de una abeja se curva por debajo de su cuerpo, presentándole el aguijón a la otra abeja. Este comportamiento es conocido como una amenaza de visualización y es expresado en el contexto de defensa de los nidos.

EMPUJÓN: una abeja sigue a la otra desde 1cm de distancia, usualmente empujándola con la cabeza, quedando luego en su original posición. Las abejas dominantes, presumiblemente empujan a las subordinadas para lograr mantener su estatus.

CRUCE: dos abejas se pasan una sobre la otra sin ni una clase de incidente. Un pase entre abejas es considerado un acto de social tolerancia.

ANTENA: dos abejas se acercan y tocan sus antenas entre sí, como señal de reconocimiento. Se consideró un comportamiento pasivo de reconocimiento (Lenoir, 1981; Wenner, 2006).

TROFOLAXIA: cuando una abeja en el momento de llegada después del forrajeo, se acerca a otra abeja para alimentarla (trofolaxia). Se considero un comportamiento pasivo de alimentación (Lastra, 2009) o transmisión de feromonas (Quero, 2004).

**Estadística**

Los datos fueron analizados por el programa InfoStat 8 y se le aplicó la prueba estadística Kruskal-Wallis, a todas las etapas o fases del proyecto.

**RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

Siendo el objetivo de este trabajo determinar qué características de *M. genalis* están relacionadas con la casta y dominancia dentro del nido, las observaciones se clasificaron según las actividades antes y después de emerger las primeras crías.

Las observaciones de campo indican que *M. genalis* realiza una serie de actividades asociadas a su forma de vida (Social-Solitaria), de las cuales se anotaron y tabularon aquellas más representativas. Ver Cuadro 1. En ese sentido se observó que las actividades de caminar, forrajear y posarse fueron las más sobresalientes mientras que inspeccionar no representó un rango importante de estas labores. Cabe señalar que los datos estadísticos (gl:7; p:0.04) demostraron que estos comportamientos tienen relación con la determinación de la casta-dominancia en los nidos.

Cuadro 1. Comparación de comportamientos en los nidos antes de emerger la primera hembra.		
ESTATUS DEL NIDO	COMPORTAMIENTO	MINUTOS
SOCIAL	FORRAJEJO	22
	INSPECCIÓN DE LA CELDAS	5
	POSARSE	36
	CAMINAR	35
SOLITARIO	FORRAJEJO	28
	INSPECCIÓN DE LA CELDAS	2
	POSARSE	56
	CAMINAR	46

Fuente: Datos propios.

**Al emerger las primeras crías**

Se observó que al emerger las primeras crías, las reinas manifestaban comportamientos característicos en el nido; los mismos fueron clasificados como comportamientos agresivos y pasivos, los cuales se detallan en los Cuadros 2 y 3. Basándonos en estas observaciones, los tipos de acciones realizadas por las abejas, tanto en los nidos sociales como en los nidos solitarios, no evidenciaron diferencias notables. Los datos estadísticos señalan que no hay relación entre la casta y los comportamientos, ya sean pasivos o agresivos (gl:5; p:0.15) , (gl:5; p:0.56) respectivamente.

Recibido: 15/07/12; aceptado: 14/08/12

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://ecocentros.jimdo.com>

Cuadro 2. Comportamiento agresivo entre las castas.		
NIDOS ARTIFICIALES	COMPORTAMIENTO	CANTIDAD
SOCIAL	MORDIDA	5
	EMPUJÓN	1
	POSTURA C	1
SOLITARIO	MORDIDA	3
	EMPUJÓN	3
	POSTURA C	0

Fuente: datos propios.

Cuadro 3. Comportamiento pasivo entre las castas.		
NIDOS ARTIFICIALES	COMPORTAMIENTO	CANTIDAD
SOCIAL	CRUCE	13
	TROFOLAXIA	3
	ANTENA	9
SOLITARIO	CRUCE	9
	TROFOLAXIA	4
	ANTENA	3

Fuente: Datos propios.

### Dominancia en Nidos Sociales

Considerando que no se observaron relaciones directas entre los comportamientos y la casta-dominancia al emerger las primeras crías, se procedió a revisar los cambios a lo largo de un período de 3 semanas, tomando en cuenta tanto los nidos artificiales como los nidos naturales modificados. Ver cuadro 4, 5.

Igualmente, los cálculos estadísticos no mostraron relación entre los comportamientos dentro del nido, sean agresivos ( $g1:5; p:0.33$ ) o pasivos ( $g1:5; p:0.10$ ) y la cantidad de tiempo de emergencia de las crías en los nidos sociales.

Cuadro 4. Comportamientos agresivos en nidos sociales.		
NIDOS SOCIALES	COMPORTAMIENTO	CANTIDAD
AL EMERGER	MORDIDA	5
	EMPUJÓN	1
	POSTURA C	1
21 DESPUES DE EMERGER	MORDIDA	1
	EMPUJÓN	4
	POSTURA C	0

Fuente: Datos propios.

Recibido: 15/07/12; aceptado: 14/08/12

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://ecocentros.jimdo.com>

Cuadro 5. Comportamientos pasivos en nidos sociales.		
NIDOS SOCIALES	COMPORTAMIENTO	CANTIDAD
POCOS DIAS DE EMERGER	CRUCE	13
	TROFOLAXIA	3
	ANTENA	9
VARIOS DIAS DE HABER EMERGIDO	CRUCE	7
	TROFOLAXIA	6
	ANTENA	0

Fuente: Datos propios.

Se observó que el número de crías en nidos sociales, tanto artificiales como naturales, no sobrepasaban de cuatro abejas. También se notó que los nidos sociales artificiales mantenían 4 abejas en sus nidos; sin embargo, los nidos naturales mantenían dos o tres y algunas veces 4 abejas en sus nidos.

### Comparación de comportamientos entre la reina y las obreras en nidos sociales

A pesar que no se observaron diferencias significativas en los comportamientos entre las abejas reinas y las obreras, se puede señalar que los más asociados a las obreras fueron: caminada, posada, cruce y antena; ninguna de estas relacionadas a un estado de agresividad. Ver Cuadro 6.

Los datos estadísticos no indicaron relación entre el comportamiento dentro del nido de las abejas reinas y las obreras con los comportamientos asociados a su forma de vida (gl:3;  $p>0.99$ ); de la misma manera, no se encontró relación con los comportamientos agresivos (gl:5;  $p>0.99$ ) ni con los comportamientos pasivos (gl:5;  $p>0.99$ ).

Cuadro 6. Comparación de comportamientos en el nido entre reina y obreras.									
ABEJAS	FORRAJEJO	INSPECCIÓN	CAMINADA	POSADA	MORDIDA	EMPUJÓN	CRUCE	ANTENA	TROFOLAXIA
REINA	123	20	58	78	7	5	22	11	11
OBRAERA	150	24	116	151	16	9	40	21	17

Fuente: Datos propios.

## CONCLUSIONES

Hay comportamientos asociados a la vida diaria de *M. genalis* dentro del nido, antes de emerger sus primeras crías, en donde se encontró relación con la casta de esta

Recibido: 15/07/12; aceptado: 14/08/12

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://ecocentros.jimdo.com>

especie. Los datos de este proyecto, mostraron que la reina, en un estado solitario, empezando a construir su nido, tiene comportamientos parte de su vida diaria que influyen en sus crías y estos a su vez, pueden proporcionar la determinación, ya sea hacia un nido solitario o un nido social.

Los tipos de acciones realizadas en base a la agresión por medio de la reina, al emerger su primera cría (hembra), no influyen en la determinación de la casta ni en la dominancia de nidos social, los comportamientos agresivos como pasivos son similares en ambos nidos. El comportamiento agresivo de la reina hacia su primera cría no interviene en el comportamiento de esta nueva hembra, lo cual esta puede decidir, abandonar el nido o quedarse en este como una obrera.

Al ser determinado un nido social se encontró que no hay comportamientos agresivos influyentes por parte de la reina hacia sus obrera, sin embargo, aun no teniendo diferencias significativas hay comportamientos pasivos tales como, cruce y antena entre los miembros del nido, en el cual se muestra una relación de comunicación entre ellas. También se encontraron relaciones no significativas en comportamientos de la vida diaria de estas abejas como lo son las caminadas y posadas dentro del nido. Sin obtener diferencias significativas, los datos mostraron un efecto positivo entre estos comportamientos, los cuales se pueden identificar en conjunto, como un nido social con comportamientos pasivos y de comunicación que mantienen un nido social y permiten la colaboración dentro del nido.

## RECOMENDACIONES

1. Debido a que los datos no mostraron diferencias significativas en los seis meses de muestreo, sería recomendable la extensión este proyecto en donde se podría obtener más datos, con los cuales se pudieran observar diferencias o similitudes con este proyecto.
2. Se recomienda tomar en cuenta factores ambientales en general del lugar de colocación de los nidos, porque estos podrían influir en el comportamiento de las abejas y a su vez, ser un factor determinante en la casta-dominancia de *Megalopta genalis*.
3. Sería considerable analizar los comportamientos descritos en este proyecto en conjunto, haciendo análisis diferentes como por ejemplo, un análisis multi-variado. Inclusive se podría tomar otros comportamientos encontrados en las observaciones de los nidos, los cuales probablemente podrían influir en la casta o en la dominancia de los nidos de *Megalopta genalis*.
4. Se recomienda hacer mas observaciones de cada nido para comparar comportamientos en cada nido para luego ser comparados en conjunto, de esa

forma los datos tendrían más base al ser comparados y así obtener mayores resultados influyentes en los nidos ya sean sociales o solitarios.

## BIBLIOGRAFIA

- Aguilar S., C. I., A. H. Smith P., 2008. ABEJAS VISITANTES DE *Aspilota tenella* (KUNTH) S. F. BLAKE (ASTERACEAE): COMPORTAMIENTO DE FORRAJEO Y CARGAS POLÍNICAS. Rev.Fac.Nal.Agr.Medellín. 61(2): 4576-4587.
- Arneson L., W. Wcislo, 2003. Dominant-subordinate Relationship in a Facultatively Social, Nocturnal Bee, *Megalopta genalis* (Hymenoptera: Halictidae). Journal of the Kansas Entomological Society, 76(2), 2003, pp. 183-193.
- Biani N. B., G.M. Ulrich, W. T. Wcislo, 2009. NATURAL HISTORY NOTE, Cleaner mites: Sanitary Mutualism in a Miniature Ecosystem of Neotropical Bee Nests. The American Naturalist, vol. 173, No.6, pp:841-847 .
- Croat B. T., 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press, Stanford, California.
- Dos Santos S., 2004. Weekly census of community-wide plant reproduction on BCI. T-ESP Data Set Summary.
- Graham A. M., M. Munday, O. Kaftanoglu, R. Page Jr, G. V. Amdam, O. Rueppell, 2011. Support for the reproductive ground plan hypothesis of social evolution and major QTL for ovary traits of Africanized worker honey bees (*Apis mellifera* L.). BMC Evolutionary Biology, <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/11/95>.
- Gonzalez V. H., T. Griswold, R. Ayala, 2010. Two new species of nocturnal bees of the genus *Megalopta* (Hymenoptera: Halictidae) with keys to species. Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744) Vol. 58 (1): 255-263.
- Holldobler B., E. Wilson, 2008. The Superorganism. W.W. Norton & Company, Inc. ISBN 978-0-393-06704-0.
- Huici R., O., 2004. Plagas Agrícolas. Proyecto Plaguicidas Bolivia.
- Kapheim K. M., S. P. Bernal, A.R. Smith, P. Nonacs, W. T. Wcislo, 2010. Support for maternal manipulation of developmental nutrition in a facultatively eusocial bee, *Megalopta genalis* (Halictidae). Behav Ecol Sociobiol 65:1179–1190.
- Lastra M. J., 2009. El Mundo de las Abejas. AGA Ferrolterra. Escuela Universitaria de Oviedo.
- Leigh E.G.Jr., 1999. Tropical forest ecology: A view from Barro Colorado Island. Oxford University Press, Oxford.
- Lenoir A., 1981. An Informatioanal Analisis of Antennal Communication during Trophallaxis in the Ants *Mirmica Rubra* L. Elsevier Scientific Publishing Company 0376-6357.
- Mascaro J., G. P. Asner, H. C. Muller-Landau, M. van Breugel, J. Hall, K. Dahlin, 2011. Controls over aboveground forest carbón density on Barro Colorado Island, Panama. Biogeosciences, 8, 1615-1629.
- Nieves A. J.L., F. M. Fontal C., 1999. Filogenia y Evolución del Orden Hymenoptera. Bol. S.E.A., n° 26: 459-474.

Recibido: 15/07/12; aceptado: 14/08/12

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://ecocentros.jimdo.com>

- Ramírez J.M. 2006. Bioquímica de la Agresión. Psicopatología Clínica, Legal y Forense, Vol. 5, pp 43 - 66.
- Smith A. R., W. T. Wcislo, S. O'Donnell, 2003. Assured fitness returns favor sociality in a mass-provisioning sweat bee, *Megalopta genalis* (Hymenoptera: Halictidae). Behav Ecol Sociobiol 54:14–21.
- Smith A.R., W.T Wcislo, S. O'Donnell, 2007. Survival and productivity benefits to social nesting in the sweat bee *Megalopta genalis* (Hymenoptera: Halictidae). Behav Ecol Sociobiol 61:1111–1120.
- Smith A. R., K. Kapheim, S. O'Donnell, W. Wcislo, 2009. Social competition but not subfertility leads to a division of labour in the facultatively social sweat bee *Megalopta genalis* (Hymenoptera: Halictidae). Animal Behaviour 78, pp. 1043–1050.
- Pearce A.N, Z.Y Huang, M.D. Breed, 2001. Juvenile Hormone and Aggression in Honey Bees. Journal of Insect Physiology 47, pp. 1243–1247.
- Pesante D. G. Laboratorio 3: Clases de Artrópodos. Departamento de Protección de Cultivos. Universidad de Puerto Rico, Recinto Universitario de Mayaguez.
- Quero A., 2004. Las Abejas y la Apicultura. Universidad de Oviedo, ref. 1835.123.
- Warrant E.J., A. Kelber, A. Gislén, B. Greiner, W. Ribi, W.T. Wcislo, 2004. Nocturnal Vision and Landmark Orientation in a Tropical Halictid Bee. Current Biology, vol 14, pp: 1309-1318. Elsevier Ltd.
- Wcislo W.T., V. H. Gonzalez, L. Arneson, 2004a. A review of deviant phenotypes in bees in relation to brood parasitism, and a gynandromorph of *Megalopta genalis* (Hymenoptera: Halictidae). Journal of Natural History, 38:1443-1457. Taylor & Francis group.
- Wcislo W. T., L. Arneson, K. Roesch, V. Gonzalez, A. Smith, H. Fernández, 2004b. The evolution of nocturnal behaviour in sweat bees, *Megalopta genalis* and *M. ecuadoria* (Hymenoptera: Halictidae): an escape from competitors and enemies?. Biological Journal of the Linnean Society 83, 377–387.
- Wcislo W.T., S.M. Tierney, 2009. The Evolution Communal Behavior in Bees and Wasp: An Alternative to Eusociality. Organization of Insects Societies form genome to sociocomplexity, 7:148-169. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, London, England.
- Wenner A., 2006. Sound Communication in Honey Bees. Beesource.com.
- West-Eberhard M.J., 1987. Flexible Strategy and Social Evolution. Animal Societies: Theories and Facts, pp: 35-51. Japan, Sci. Soc. Press, Tokyo.
- West-Eberhard M. J., 1989. Phenotypic Plasticity and the Origins of Diversity. Annu. Rev. Ecol. Syst, 20:249-78.
- West-Eberhard M.J., 1996. Wasp societies as microcosm for the study of development and evolution. Pp. 290-317. Natural History and Evolution of Paper-Wasps. Oxford University Press Inc., New York.
- Wolda H., D. W. Roubik. 1986. Nocturnal Bee Abundance and Seasonal Bee Activity in a Panamanian Forest. Ecology 67:426–433.
- Wong M., J. Ventocilla, 1995. A Day on Barro Colorado Island. Smithsonian Libraries, second edition.

Recibido: 15/07/12; aceptado: 14/08/12

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://ecocentros.jimdo.com>