

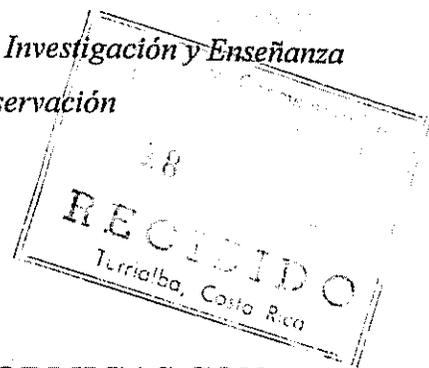
Distribución espacio-temporal de hormigas con potencial como depredadoras de *Hypothenemus hampei* e *Hypsipyra grandella*, en sistemas agroforestales de café, en Costa Rica

**EDGAR HERNEY VARÓN DEVIA**

---

**CATIE**

*Centro Agronómico de Tropical de Investigación y Enseñanza*  
*Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación*  
*Escuela de Posgraduados*



**“ DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE HORMIGAS CON  
POTENCIAL COMO DEPREDADORAS DE *Hypothenemus hampei* E  
*Hypsipyla grandella*, EN SISTEMAS AGROFORESTALES DE CAFÉ, EN  
COSTA RICA**

Tesis sometida a la consideración de la Escuela de Postgrado. Programa de Educación en Ciencias Agrícolas y Recursos naturales del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, para el grado de

*Magister Scientiae*

Por  
Edgar Herney Varón Devia

CATIE  
TURRIALBA, COSTA RICA  
DICIEMBRE, 2002

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

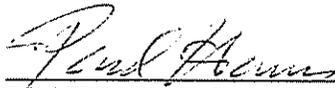
*MAGISTER SCIENTIAE*

**FIRMANTES:**



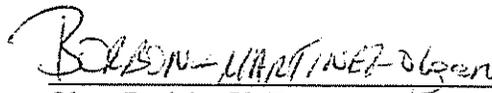
---

Luko Hilje, Ph.D.  
**Consejero Principal**



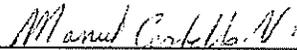
---

Paul Hanson, Ph.D.  
**Miembro Comité Consejero**



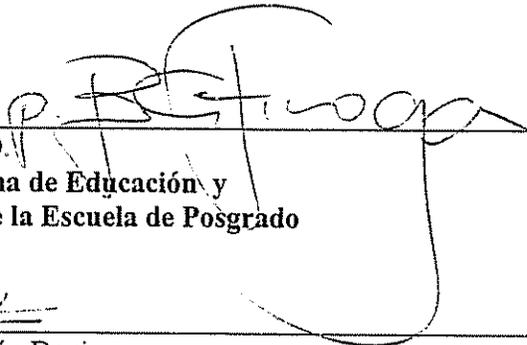
---

Olger Borbón, Ph.D.  
**Miembro Comité Consejero**



---

Manuel Carballo, M.Sc.  
**Miembro Comité Consejero**



---

Ali Moslemi, Ph.D.  
**Director Programa de Educación y  
Decano de la Escuela de Posgrado**



---

Edgar Herney Varón Devia  
**Candidato**

*A mi hija, Jessica*  
*A mi esposa, Amparo*  
*A mis padres*  
*A mis hermanos*

## AGRADECIMIENTOS

A mi profesor consejero, Dr. Luko Hilje, por su total comprensión en el proceso de investigación. Asimismo, a él y a los otros miembros del Comité de Tesis, Dr. Paul Hanson (Universidad de Costa Rica), Dr. Olger Borbón (CICAPE) y M.Sc. Manuel Carballo (CATIE), por su apoyo permanente en la ejecución y elaboración de este trabajo.

Al John T. Longino (The Evergreen State College, Olympia, Washington), por su valiosa colaboración en la identificación taxonómica de las especies de hormigas.

Al Dr. Serge Savary (CATIE), Dr. Sanford Eigenbrode (University of Idaho) y M.Sc. Nadiejda Barbera, por sus consejos y aportes en el planeamiento y desarrollo de la investigación.

Al Dr. Gilberto Páez y M.Sc. Gustavo López (CATIE), por su orientación y apoyo en el análisis estadístico de los datos.

A Arturo Ramírez, Asdrúbal Chavarría, Arturo Gamboa, Claudio Arroyo, Guido Sanabria, Rodrigo Granados, Daniel Coto y Sergio Velásquez (CATIE), así como Isabel Chan (CICAPE), Grace María Alpizar, Marcela Barrantes y D. Alfredo Montealegre, por su apoyo logístico durante el desarrollo de la investigación.

## **BIOGRAFIA**

Edgar Herney Varón Devia nació en Cajamarca (Colombia) en 1973. En 1990 inició sus estudios de Ingeniería Agronómica en la Universidad del Tolima en Ibagué (Colombia), recibiendo el título de Ingeniero Agrónomo en 1995. Posteriormente en 1996 empezó a desarrollar investigaciones en la zona amazónica de Colombia con la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (CORPOICA) Regional 10, desarrollando proyectos de Agroforestería con pequeños productores, que incluían la implementación de sistemas mejoradores de suelo con leguminosas, policultivos con frutales y maderables amazónicos, manejo y conservación de germoplasma de especies promisorias, mejoramiento de germoplasma de frutales amazónicos y procesamiento de materias primas derivadas de especies frutales amazónicas.

En el año de 2001 inició sus estudios en el CATIE en la maestría de Agricultura Ecológica con énfasis en Manejo Integrado de Plagas y con subespecialización en Agroforestería Tropical. La presente tesis analizó la biodiversidad funcional de hormigas como un componente del Manejo Integrado de Plagas en un sistema agroforestal, con el fin de tener un conocimiento más integral de los problemas de plagas y sus posibles soluciones.

## CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS .....	iv
BIOGRAFIA .....	v
RESUMEN .....	viii
ABSTRACT .....	ix
LISTA DE CUADROS .....	x
LISTA DE FIGURAS .....	xiii
LISTA DE ANEXOS .....	xiv
1. INTRODUCCION .....	1
1.1. Objetivos.....	3
1.1.1.    Objetivo general .....	3
1.1.2.    Objetivos específicos.....	3
1.2. Hipótesis.....	3
2. REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
2.1. Importancia histórica y socioeconómica del café en América Central.....	4
2.2. Bioecología, impacto y manejo de la broca del café ( <i>Hypothenemus hampei</i> ) .....	5
2.3. Bioecología, impacto y manejo del barrenador de las meliáceas ( <i>Hypsipyla grandella</i> ) .....	8
2.4. Comunidades de hormigas en los cafetales mesoamericanos.....	10
2.5. Papel de las hormigas depredadoras en el control biológico de plagas .....	12
2.6. Características bioecológicas generales de las especies estudiadas.....	15
3. MATERIALES Y METODOS .....	16
3.1. Localización.....	16
3.2. Evaluación de la depredación por hormigas.....	16

3.3.	Efecto de los árboles de sombra sobre la distribución espacio-temporal de hormigas .....	21
4.	RESULTADOS.....	24
4.1.	Experimentos de depredación en el laboratorio.....	24
4.2.	Experimentos de depredación sobre <i>H. grandella</i> , en el invernadero .....	26
4.3.	Experimentos de depredación sobre <i>H. hampei</i> , en el campo .....	26
4.4.	Riqueza de especies de hormigas y su abundancia poblacional en respuesta al clima.....	30
4.5.	Efecto de los árboles de sombra sobre la distribución espacio-temporal de hormigas .....	36
4.6.	Relación entre las poblaciones de hormigas presentes en los arbustos de café y en los árboles de sombra.....	48
5.	DISCUSION.....	55
6.	CONCLUSIONES .....	75
7.	RECOMENDACIONES .....	76
	LITERATURA CITADA.....	77
	ANEXOS.....	87

**Varón, E. 2002. Distribución espacio-temporal de hormigas con potencial como depredadoras de *Hypothenemus hampei* e *Hypsipyla grandella*, en sistemas agroforestales de café, en Costa Rica.**

**Palabras claves:** Sombra, *Solenopsis geminata*, *Pheidole radoszkowskii*, *Crematogaster* spp.

## RESUMEN

En Mesoamérica y el Caribe es común la presencia de árboles de sombra en los sistemas agroforestales de café (*Coffea arabica*). En años recientes se ha demostrado que estos sistemas pueden albergar altos niveles de biodiversidad de insectos, incluyendo a hormigas, que podrían actuar como depredadoras de plagas claves en dichos sistemas. Por tanto, mediante pruebas de escogencia en el laboratorio y el campo, se determinó el potencial de depredación de las especies más abundantes (*Solenopsis geminata*, *Pheidole radoszkowskii* y *Crematogaster* spp.) sobre varios estadios de la broca del café (*Hypothenemus hampei*) y el barrenador de las meliáceas (*Hypsipyla grandella*). Asimismo, para valorar el efecto de la sombra sobre las poblaciones de estas hormigas, se evaluó su abundancia a través de un gradiente de sol-sombra en un cafetal con cuatro parcelas alternas (desde pleno sol hasta sombra total), en Turrialba, Costa Rica.

En condiciones de laboratorio, *S. geminata*, *P. radoszkowskii* y *Crematogaster* spp. causaron depredación en al menos un estadio de *H. grandella* y de *H. hampei*, a veces con niveles de hasta 100%. No obstante, esto no ocurrió en el campo, ya que ni las dos primeras especies ni *C. torosa* depredaron de manera significativa ningún estadio de la broca, aunque *S. geminata* sí lo hizo sobre huevos de *H. grandella*. Por su parte, en la comunidad de hormigas estudiada se capturaron 28 especies, de las cuales *S. geminata* fue la dominante (79% del total de individuos), seguida por *P. radoszkowskii* (16%). *S. geminata* y *C. curvispinosa* prefirieron las áreas soleadas, mientras que *P. radoszkowskii* no mostró una preferencia definida. Asimismo, en cuanto a su ubicación, *S. geminata* predominó en el suelo, mientras que *P. radoszkowskii* y *C. curvispinosa* lo hicieron en los arbustos de café. Finalmente, la humedad relativa y la temperatura fueron las variables que más se relacionaron con la abundancia poblacional de las tres especies.

**Varón, E. 2002. Temporal and spatial distribution of predatory ants and their potential to control the coffee berry borer (*Hypothenemus hampei*) and the mahogany shoot borer (*Hypsipyla grandella*) in coffee agroforestry systems in Costa Rica.**

**Keywords:** Shade, *Solenopsis geminata*, *Pheidole radoszkowskii*, *Crematogaster* spp.

### ABSTRACT

In Mesoamerica and the Caribbean it is common to have shading trees within coffee agroforestry systems (*Coffea arabica*). In recent years, it has been demonstrated that these systems can contain high levels of insect biodiversity, including ants that could act as predators of key pests attacking them. Because of that, through laboratory and field choosing tests it was possible to determine the predation potential of the most abundant ant species (*Solenopsis geminata*, *Pheidole radoszkowskii* and *Crematogaster* spp.) to several coffee berry borer (*Hypothenemus hampei*) and mahogany shoot borer (*Hypsipyla grandella*) developmental stages. Likewise, in order to assess shade effect on ants population, a sun-shade gradient was established to evaluate its abundance in a coffee plantation with four alternate plots (from full sun to complete shade) in Turrialba, Costa Rica.

Under laboratory conditions, *S. geminata*, *P. radoszkowskii* and *Crematogaster* spp. caused predation to at least one stage of *H. grandella* and *H. hampei*, sometimes up to 100% levels. Nevertheless, this did not occur at the field as neither of the two first species nor *C. torosa* caused a significant predation on any coffee berry borer's stage, although *S. geminata* did predate *H. grandella* eggs. Regarding the ants community studied, 28 species were captured of which *S. geminata* was dominant (79% of total individuals), followed by *P. radoszkowskii* (16%). *S. geminata* and *C. curvispinosa* preferred sunny areas while *P. radoszkowskii* did not show a defined preference. In terms of location, *S. geminata* prevailed in the ground, while *P. radoszkowski* and *C. curvispinosa* preferred coffee plants. Finally, relative humidity and temperature were the variables more related to these three species population abundance.

## LISTA DE CUADROS

		Pág
Cuadro 1	Porcentaje promedio de depredación de <i>S. geminata</i> , <i>P. radoszkowskii</i> y <i>C. crinosa</i> sobre tres estadios de <i>H. grandella</i> y el testigo (larvas de <i>A. striata</i> ) en experimentos de laboratorio. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 2002.	25
Cuadro 2	Porcentaje promedio de depredación de <i>S. geminata</i> , <i>P. radoszkowskii</i> y <i>Crematogaster</i> spp. sobre tres estadios de <i>H. hampei</i> y el testigo (larvas de <i>A. striata</i> ) en experimentos de laboratorio. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 2002.	25
Cuadro 3	Porcentaje promedio de depredación de <i>S. geminata</i> , <i>P. radoszkowskii</i> y <i>C. crinosa</i> sobre huevos y larvas de <i>H. grandella</i> , utilizando hormigas colocadas en los brotes de cedro, en el invernadero. CATIE. 2002.	27
Cuadro 4	Número promedio de los diferentes estadios de <i>H. hampei</i> encontrados en los granos de café expuestos o aislados en cajas petri colocadas alrededor de nidos de <i>S. geminata</i> , <i>P. radoszkowskii</i> y <i>C. torosa</i> . Finca Alfredo Montealegre. Heredia, Costa Rica. 2002.	28
Cuadro 5	Niveles de significancia estadística para el número promedio de los diferentes estadios de <i>H. hampei</i> encontrados en los granos de café expuestos o aislados en cajas petri colocadas alrededor de nidos de <i>S. geminata</i> , <i>P. radoszkowskii</i> y <i>C. torosa</i> . Finca Alfredo Montealegre. Heredia, Costa Rica. 2002.	29
Cuadro 6	Número de individuos capturados en las trampas, por especie de hormigas, en los muestreos realizados durante el período de estudio febrero-agosto, en dos variedades de café. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.	32

Cuadro 7	Relaciones de significancia estadística entre los recuentos mensuales del número de individuos de tres especies de hormigas y los valores promedio de tres variables climáticas, durante el período de estudio. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.	35
Cuadro 8	Relaciones de significancia estadística entre los recuentos mensuales del número de individuos de tres especies de hormigas y los valores promedio de tres variables climáticas, durante el período de estudio, según tres modelos estadísticos de regresión. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.	39
Cuadro 9	Ecuaciones de regresión y significancia estadística para la relación entre los recuentos mensuales del número de individuos de tres especies de hormigas y los valores promedio de tres variables climáticas, durante el período de estudio. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.	40
Cuadro 10	Relaciones de significancia estadística entre los recuentos mensuales del número de individuos de tres especies de hormigas, cuatro grados de luz y dos sitios de muestreo y sus interacciones, en la parcela de café sembrada con la var. Catimor, durante el período de estudio. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.	43
Cuadro 11	Relaciones de significancia estadística entre los recuentos mensuales del número de individuos de tres especies de hormigas y cuatro grados de luz, dos sitios de muestreo y sus interacciones, en la parcela de café sembrada con la var. Caturra, durante el período de estudio. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.	52
Cuadro 12	Relaciones de significancia estadística entre los recuentos totales (durante el período de estudio) del número de individuos de tres especies de hormigas y cuatro grados de luz, dos sitios de muestreo y sus interacciones, según la variedad de café. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.	53

- Cuadro 13 Número de individuos de *S. geminata* y *P. radoszkowskii* en los muestreos realizados en los árboles de poró y en el suelo contiguo, en dos subparcelas de sombra con las var. Catimor y Caturra. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002. 54
- Cuadro 14 Número de individuos de *P. cocciphaga* y *S. picea* en los muestreos realizados en los árboles de poró localizados en dos subparcelas de sombra con las var. Catimor y Caturra. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002. 54

## LISTA DE FIGURAS

	Pág
Figura 1. Valores mensuales de precipitación (A), temperatura (B) y humedad relativa (C) en cafetales con las variedades Caturra y Catimor. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.	34
Figura 2. Número de individuos de <i>S. geminata</i> capturados en un gradiente de sol- sombra en cafetales con las variedades Catimor (A) y Caturra (B). Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.	44
Figura 3. Número de individuos de <i>S. geminata</i> capturados en dos sitios de cafetales con las variedades Catimor (A) y Caturra (B). Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.	45
Figura 4. Número de individuos de <i>S. geminata</i> capturados en dos sitios de cafetales con las variedades Catimor (A) y Caturra (B). Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.	46
Figura 5. Número de individuos de <i>P. radoszkowskii</i> capturados en dos sitios de cafetales con las variedades Catimor (A) y Caturra (B). Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.	47
Figura 6. Número de individuos de <i>C. curvispinosa</i> capturados en un gradiente de sol-sombra en cafetales con las variedades Catimor (A) y Caturra (B). Santa Rosa de Turrialba. Costa Rica. 2002.	49
Figura 7. Número de individuos de <i>C. curvispinosa</i> capturados en dos sitios de cafetales con las variedades Catimor (A) y Caturra (B). Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.	50

## LISTA DE ANEXOS

	Pág
ANEXO 1. Localización de los experimentos de medición de depredación de hormigas selectas sobre <i>H. hampei</i> e <i>H. grandella</i> y distribución espacio-temporal de hormigas selectas.	88
ANEXO 2. Mecanismo para medir depredación en laboratorio sobre <i>H. grandella</i> e <i>H. hampei</i> .	89
ANEXO 3. Distribución de tratamientos en el experimento con <i>H. grandella</i> .	90
ANEXO 4. Esquema del experimento con <i>Hypsipyla grandella</i> en invernadero.	91
ANEXO 5. Transectos con los cuatro puntos de muestreo a través del gradiente de grados de luz en el experimento de distribución espacio-temporal de hormigas. Lote "El Cañal". Santa Rosa de Turrialba. Costa Rica. 2002.	92
ANEXO 6. Condiciones climáticas durante el experimento de respuesta de poblaciones de hormigas a diferentes grados de luz. Santa Rosa de Turrialba. Costa Rica. 2002.	94
ANEXO 7. Abundancia de las especies <i>S. geminata</i> , <i>P. radoszkowskii</i> y <i>C. curvispinosa</i> en cuatro niveles de sombra SOL (Sol pleno), SOP (Sol parcial), SMP (Sombra parcial) y SOM (Sombra total) y dos sitios de muestreo S (suelo) y T (tronco) en la parcela el cañal sembrada con la variedad de café catimor. Santa Rosa, Turrialba. Costa Rica. 2002.	96
ANEXO 8. Abundancia de las especies <i>S. geminata</i> , <i>P. radoszkowskii</i> y <i>C. curvispinosa</i> en cuatro niveles de sombra SOL (Sol pleno), SOP (Sol parcial), SMP (Sombra parcial) y SOM (Sombra total) y dos sitios de muestreo S (suelo) y T (tronco) en la parcela el cañal sembrada con la variedad de café caturra. Santa Rosa, Turrialba. Costa Rica. 2002.	97

## 1. INTRODUCCION

En Mesoamérica y el Caribe es común la presencia de árboles de sombra en los sistemas agroforestales de café (*Coffea arabica* L.). Dichos árboles cumplen varias importantes funciones agronómicas *sensu stricto*, tales como la creación de un microclima favorable para el cultivo, la incorporación de materia orgánica de la hojarasca, la fijación de nitrógeno, la circulación de nutrimentos y la disminución de la erosión del suelo (Beer *et al.* 1998). Además, en años recientes se ha demostrado que pueden albergar biodiversidad animal valiosa, en términos económicos o ecológicos, como aves migratorias (Perfecto *et al.* 1996) y ciertos grupos de insectos, miembros de los órdenes Coleoptera (Nestel *et al.* 1992), Homoptera (Rojas *et al.* 2001) e Hymenoptera (Perfecto y Vandermeer 1994, Perfecto y Snelling 1995, Perfecto *et al.* 1996, 1997, Barbera 2001).

Entre los representantes del orden Hymenoptera comunes en cafetales destacan las hormigas, que difieren mucho en sus hábitos alimenticios, incluyendo especies nectarívoras, semillívoras, detritívoras, depredadoras, cultivadoras de hongos y "ordeñadoras" de áfidos (Wheeler 1965). El hecho de que algunas de ellas sean depredadoras, al menos parcialmente, abre la posibilidad de que pudieran actuar como agentes de control biológico de plagas claves en sistemas agroforestales mesoamericanos, como la broca del café (*Hypothenemus hampei*, Scolytidae) y el barrenador de las meliáceas (*Hypsipyla grandella*, Pyralidae), que ataca a los cedros y caobas sembrados a veces en cafetales.

Actualmente no hay informes de hormigas que depreden a *H. grandella*. Por su parte, para *H. hampei* hay referencias más bien anecdóticas. Por ejemplo, en Colombia algunas especies de los géneros *Brachymyrmex*, *Crematogaster* y *Pheidole* pueden hacerlo (CENICAFE 1994), así como en Ecuador *Azteca* sp. (Sponagel 1994), mientras que en Brasil se ha informado de *Crematogaster* sp. (Le Pelley 1968) y de *C. curvispinosus* (Bennassi 1995) y de *Dolichoderus bituberculatus* en Africa (Leefmans 1923). Aunque actualmente se dispone de buenos inventarios sobre comunidades de hormigas en cafetales del Valle Central y la vertiente Caribe de Costa Rica (Perfecto y Snelling 1995, Barbera 2001), donde es clara la dominancia de unas pocas especies, como *Solenopsis geminata* y *Pheidole radoszkowskii*, se desconoce si ellas, u

otras especies sub-dominantes, podrían depredar a *H. hampei* o a *H. grandella*, así como también se desconoce el papel de los árboles de sombra en su abundancia y distribución .

A diferencia del control biológico mediante parasitoides, que ha sido intentado para ambas plagas (Yaseen y Bennett 1972, Loaiza 1978, Bustillo 1993, Infante *et al.* 1993), el cual implica algunas dificultades logísticas para la crianza masiva de dichos organismos benéficos, si hubiera hormigas que depreden a dichas plagas, quizás bastaría con diseñar prácticas para su conservación e incremento. Estas podrían enfocarse hacia el mejoramiento de sus condiciones de hábitat, para favorecer el aumento de sus poblaciones y, así, su eficacia como agentes de control biológico, como se ha hecho para otras especies de hormigas en otros sistemas exitosamente (Huang y Yang 1987, Perfecto y Castiñeiras 1998, Way *et. al* 1998). Sin embargo, para mejorar estas condiciones de hábitat, es un requisito previo estudiar las interacciones de las especies promisorias de hormigas dentro de los agroecosistemas cafetaleros, tales como sus respuestas a factores ambientales y bióticos críticos, incluyendo sus sitios de alimentación y anidación.

Desde el punto de vista aplicado, es necesario el conocimiento de la funcionalidad de las hormigas en los agroecosistemas cafetaleros, y especialmente de las especies que podrían actuar como agentes de control biológico de plagas, para establecer recomendaciones acerca de su conservación o su incremento.

## **1.1. Objetivos**

### **1.1.1. Objetivo general**

Estudiar el papel de los árboles de sombra en la abundancia y distribución de especies de hormigas potencialmente depredadoras de *H. hampei* y *H. grandella* en cafetales, como base para fundamentar la conservación y aprovechamiento de dichas especies en programas de manejo integrado de estas plagas agroforestales.

### **1.1.2 Objetivos específicos**

Evaluar la capacidad de depredación de especies selectas de hormigas (*Solenopsis geminata*, *Pheidole radoszkowskii* y *Crematogaster* spp.), sobre *H. hampei* y *H. grandella*.

Determinar el efecto de los árboles de sombra sobre la abundancia y distribución espacial y temporal de *S. geminata*, *P. radoszkowskii* y *C. curvispinosa*, potencialmente depredadoras de *H. hampei* y *H. grandella*.

## **1.2 Hipótesis**

Las dos especies dominantes en cafetales en Costa Rica (*S. geminata* y *P. radoszkowskii*), así como una reportada en la literatura como depredadora de *H. hampei* (*Crematogaster* spp.), tienen la capacidad de depredar a *H. hampei* y *H. grandella*.

Los árboles de sombra presentes en cafetales tienen influencia sobre la abundancia y distribución espacial y temporal de *S. geminata*, *P. radoszkowskii* y *C. curvispinosa*.

## 2. REVISIÓN DE LITERATURA

### 2.1. Importancia histórica y socioeconómica del café en América Central

El café fue introducido en el Nuevo Mundo en 1723, por los holandeses (Rice y Ward 1996). En la actualidad, más del 32% del café del mundo proviene del norte de América Latina, donde representa la principal fuente de divisas (Perfecto *et al.* 1996), donde las plantaciones de café cubren aproximadamente 2,7 millones de hectáreas, distribuidas así: 700.000 ha (México), 750.000 ha (América Central) 300.000 ha (Caribe) y 1.000.000 ha (Colombia) (Perfecto *et al.* 1996).

En América Central ha contribuido notablemente al desarrollo agrícola, social y económico de esta región, históricamente (Samper 1999). Allí se ha cultivado de maneras muy variadas, desde rústicas hasta muy tecnificadas, como monocultivo o formando parte de policultivos tradicionales, así como de múltiples asociaciones con dos o más cultivos implicados. También se ha sembrado en numerosas plantaciones con sombra permanente de doble propósito, o con árboles cuya función principal es brindar sombra regulada mediante la poda (Samper 1999). Algunas especies sembradas tradicionalmente, como el cedro amargo (*Cedrela odorata*) y la caoba (*Swietenia macrophylla*), representan una fuente de maderas finas, de alto valor en el mercado; no obstante, su principal factor limitante es el barrenador de las meliáceas, *Hypsipyla grandella*.

En el caso particular de Costa Rica, su economía históricamente se ha sustentado en la agricultura, dentro de la cual el café ha sido el cultivo de mayor importancia socioeconómica (Vásquez 1996). Para el año 2001 Costa Rica contaba con 72.613 productores de café (ICAFFE 2001), sembró 113.132 ha de café y produjo 3.108.154 quintales de café oro, de los cuales exportó el 80% (2.468.829 quintales). Además de esto, en la actualidad posee la mayor productividad a nivel mundial, con 34 fanegas por hectárea (ICAFFE 2002).

Sin embargo, en diciembre de 2000, fue reportado el ingreso a dicho país de la broca del café (*Hypothenemus hampei*) (ICAFFE 2000). Esta plaga es la más preocupante a nivel mundial,

por los altos niveles de infestación y las pérdidas reportadas en rendimientos, generalmente superiores al 50% (Dufour *et al.* 1999).

## **2.2. Bioecología, impacto y manejo de la broca del café (*Hypothenemus hampei*)**

La broca del café (*Hypothenemus hampei* Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae) es la principal plaga del café, mundialmente, por atacar en forma directa el grano, y se encuentra ampliamente diseminada en varios continentes (Le Pelley 1968).

Este insecto presenta una metamorfosis holometábola. Los huevos eclosionan en 5-9 días, y las larvas se alimentan del grano, haciendo una pequeña galería aparte del túnel principal hecho por el adulto. El estado larval dura de 9-26 días, y el pupal de 4-9 días, según la temperatura. El desarrollo completo de huevo a adulto puede durar 25-35 días (Le Pelley 1968).

Su potencial reproductivo es alto, pues aunque una hembra puede depositar apenas 74 huevos en su vida (Le Pelley 1968), la proporción de sexos está sesgada a favor de las hembras, que siempre predominan, en proporción de hasta 13:1 (Bergamin 1943, Le Pelley 1968). Teóricamente, son posibles siete o más generaciones anuales, pero el estado de desarrollo de los frutos y su inconstante disponibilidad en el campo, no permiten la continuidad generacional de la broca (Baker 1986). En general, a mayor altitud el número de días para completar el ciclo es mayor (Leefmans 1923).

Asimismo, las poblaciones de broca son mayores en cafetales con sombra muy densa (Fonseca 1939, Baker 1984). Los hospedantes primarios de *H. hampei* son especies de *Coffea* (Le Pelley 1968) aunque también hay hospedantes como *Cajanus cajan* y *Oxyanthus* spp., que pueden constituirse en un reservorio para el insecto (Borbón 1991).

Las etapas en el desarrollo del fruto del cafeto, expresadas en semanas después de la fecundación (sdf), las cuales son importantes en cuanto a la susceptibilidad al ataque de la broca, son las siguientes:

- I. **4-7 sdf:** hay poco crecimiento en peso y volumen.
- II. **7-16 sdf:** el fruto crece rápidamente en volumen y peso seco, debido principalmente al crecimiento del pericarpio.
- III. **16-27 sdf:** el crecimiento no es aparente externamente, pero internamente aumenta la materia seca, que formará el endospermo de la semilla.
- IV. **27-33 sdf:** ocurre la maduración, con el rápido aumento del peso seco y volumen del pericarpio.

En la etapa I la broca perfora y abandona el fruto, ya que no encuentra condiciones óptimas (sustrato endurecido). Durante la II etapa perfora el fruto y permanece en el canal de penetración, ya que detecta la formación del endospermo y espera que éste endurezca. A los 137 días después de la floración (etapa III) la semilla tiene la dureza que permite a la hembra construir sus cámaras de oviposición. La etapa IV es la mejor para el desarrollo de su prole (Penados y Ochoa 1979).

La broca fue reportada por primera vez como plaga en Africa Ecuatorial, específicamente en la región de Uganda en 1908-1909 (Le pelley 1968). En América Central, ingresó a Guatemala (1971) y de ahí se desplazó sucesivamente a Honduras (1977), México (1978), El Salvador (1981) y Nicaragua (1988) (Guharay *et al.* 2000).

En diciembre de 2000, apareció en Costa Rica, en Barreal de Heredia (Borbón 2001). A un año de haberse establecido, Campos (2001) reportó que la broca en Costa Rica se encuentra restringida al Valle Central, donde actualmente hay unos 200-250 focos, en un área de 2000 hectáreas infestadas (Olger Borbón 2002, CICAPE, Costa Rica, com. pers.).

La broca perfora los frutos del café, de los cuales se alimenta. La hembra se posa sobre ellos para perforar en el disco del fruto, y entrar al grano a ovipositar (ICAPE-MAG 1989). Si el fruto tiene 20% o más de materia seca, la hembra perfora hasta el endospermo, donde oviposita; de no ser así, permanece en el canal de perforación (Quezada y Urbina 1987).

Si la perforación se inicia cuando los frutos están muy pequeños (estado lechoso), el principal daño consiste en la caída del fruto, reduciéndose la producción. El mayor daño es causado cuando

está en el estado de semi-consistencia (más de 20% de peso seco), ya que el endospermo se torna duro, ofreciendo un sustrato apropiado para la oviposición y alimentación de los adultos, y el desarrollo de las larvas (Quezada y Urbina 1987). Los frutos con semillas endurecidas perforadas, pierden peso debido a la acción de ingesta y destrucción por parte del insecto, originando granos más livianos (Hananía 1989).

Normalmente en un café con 100% de infestación de broca en el campo, las pérdidas en café beneficiado representan aproximadamente 21% (12,6 kg por saco de 60 kg). Cualquier nivel de infestación provoca perjuicios y la indicación para el inicio del control está entre 3-5% (Souza y Rebelles 1980). Sin embargo en Costa Rica se ha planteado un 2% de infestación como el umbral económico mínimo (Olger Borbón 2002, CICAPE, Costa Rica, com. pers). En Brasil se han reportado pérdidas de hasta 70% cuando no se tomaron medidas de control (Le Pelley 1968). En Uganda, durante severas infestaciones de broca, 80% de las cerezas de café en un estado particular pueden ser atacadas (Hargreaves 1926). Corbett (1929), en Malasia, documentó que las cerezas en una localidad fueron dañadas en un 90% por acción de la broca.

Los principales métodos para combatir a la broca incluyen medidas legales, agrícolas, químicas y biológicas. El combate legal se ha realizado exitosamente para retardar el ingreso a ciertos países, mediante cuarentenas establecidas en las fronteras de éstos, donde los inspectores impiden la entrada de cualquier medio portador de la broca, para evitar o retardar su diseminación (Hernández 1983, Hananía 1989).

Las prácticas agrícolas permiten crear un ambiente desfavorable para el insecto, e incluyen la poda del cafeto y de los árboles de sombra, así como el control de malezas (Menéndez 1982, Decazy 1986, Solís 1987). Se ha tenido éxito con la pepena (recolección de frutos en el suelo) y repela (recolección de frutos residuales en el arbusto), las cuales deben realizarse inmediatamente después de la cosecha, ya que estos frutos son fuentes potenciales de inóculo para la próxima fructificación (Decazy 1986, Solís 1987, Guharay *et al.* 2000). La recolección manual de frutos prematuros dañados se recomienda en los países donde hay más de dos floraciones, debido a lluvias tempranas o rocío (Solís 1987).

Por su parte, el combate químico debe efectuarse durante la época de mayor migración de hembras. Para combatir al insecto se han utilizado satisfactoriamente el endosulfán y dicrotofós (Hananía 1989), por lo que el primero es muy conocido en zonas cafetaleras. También se utilizan las trampas con sustancias atrayentes, que contienen extractos etanólicos o metanólicos de los frutos maduros (Guharay *et al.* 2000). Finalmente, en cuanto al control biológico, la broca tiene varios enemigos naturales. Los más importantes y estudiados son los parasitoides *Prorops nasuta*, *Cephalonomia stephanoderis* (Bethyridae), *Heterospilus coffeicola* (Braconidae) y *Phymasticus coffea* (Eulophidae) (Ticheler 1963, Infante *et al.* 1993). Otros organismos controladores son los hongos entomopatógenos *Beauveria bassiana* y *Spicaria javanica* (Ticheler 1963).

*C. stephanoderis* y *P. nasuta* (Bethyridae) son los únicos que se pueden criar bajo condiciones de laboratorio, pues se ha fallado en la cría de *H. coffeicola* (Murphy y Moore 1990) y todavía no hay un conocimiento suficiente de *P. coffea* (Bustillo 1991). La biología de estas especies es muy similar. Una vez que entran en la cereza infestada, la hembra pincha y paraliza al adulto de la broca, luego se alimenta de los huevos y larvas de primer instar. Sin embargo, *P. nasuta* deposita sus huevos sobre larvas maduras y *C. stephanoderis* sobre pupas. En cuanto a *H. coffeicola*, la hembra coloca solamente un huevo dentro de cada larva de la broca y, al eclosionar, la larva se alimenta de huevos y larvas jóvenes, consumiendo hasta 40 de estos durante los 18-20 días que dura su desarrollo (Hargreaves 1926). Finalmente, *P. coffea* perfora con su aguijón a las hembras de la broca en el momento en que atacan las cerezas y deposita hasta dos huevos en ellas.

### **2.3. Bioecología, impacto y manejo del barrenador de las meliáceas (*Hypsipyla grandella*)**

La larva de *Hypsipyla grandella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae) perfora los brotes nuevos, especialmente el brote principal, de especies de maderas preciosas, como las caobas (*Swietenia* spp.) y los cedros (*Cedrela* spp.), provocando su deformación o ramificación y reduciendo el valor comercial del árbol (Grijpma 1971).

Esta plaga aparece en el campo durante todo el año, y su densidad poblacional depende especialmente de la temperatura, la disponibilidad de brotes nuevos de sus árboles hospedantes y los agentes de mortalidad (Taveras 1999). La longitud de su ciclo de vida puede variar entre 35 y 95 días, dependiendo de la temperatura (entre 30 y 15°C) y otros factores; la fecundidad es de 200-300 huevos y la proporción de sexos es de una hembra por cada macho (Grijpma 1971, Taveras 1999). Asimismo, en el campo, los picos de abundancia de *H. grandella* se pueden predecir mediante el método de grados-día y se presentan cada 1881 grados-día (Taveras 1999).

Ella es quizás la principal plaga forestal en América Latina y el Caribe, debido a los siguientes factores (Hilje y Cornelius 2001): **a)** bajo umbral de tolerancia, pues con apenas una larva por árbol, el daño resulta severo; **b)** especificidad sobre miembros de la subfamilia Swietenioideae de las meliáceas (13 especies neotropicales), entre las que figuran especies de alto valor económico; y **c)** amplia distribución geográfica, desde Florida (EE.UU.) hasta Argentina, incluyendo las islas del Caribe. Dado que el umbral de tolerancia de daño se alcanza con una larva por árbol, y que la hembra normalmente deposita los huevos en grupos de 1-3 por árbol, bastan pocas hembras para infestar toda una plantación (Grijpma 1971).

Estas situaciones han desestimulado la siembra de caoba y cedro en todo el continente. Por ejemplo, como resultado del ataque de *H. grandella*, los intentos de reforestación con meliáceas fueron abandonados en Puerto Rico, pues entre 1935 y 1943 unos 135.000 árboles de caoba y 1 millón de cedro fueron destruidos por el ataque de este insecto; en Guatemala fueron diezmadas 250 ha de dichas especies, en plantaciones de dos años; en Perú, fueron atacadas plantaciones de cuatro meses de edad, en 10% para caoba y 60% para cedro; en Cuba, el 90% de 1.800.000 plántulas de cedro vendidas a productores, murió como consecuencia de sus ataques (Newton *et al.* 1993).

En cuanto a su manejo, ha habido amplias iniciativas de investigación desde el decenio de los 70, especialmente en el CATIE (Grijpma 1973, Whitmore 1976a, 1976b, Hilje y Cornelius 2001), las cuales han incluido opciones el mejoramiento genético, prácticas silviculturales, control biológico y combate químico. Hoy se reconoce que el uso de insecticidas para el

combate de *H. grandella* ha tenido poca aceptación, tanto por su alto costo como por factores operativos, y que es necesario desarrollar un enfoque y prácticas de manejo integrado de plagas (MIP) que enfatice las prácticas de tipo preventivo, priorizando el mejoramiento genético (procedencias con tolerancia al daño), las prácticas silviculturales (calidad del sitio seleccionado, plantaciones mixtas, podas, etc.), el control biológico (mejoramiento del hábitat para sus enemigos naturales) y el control etológico (feromonas, repelentes, etc.) (Hilje y Cornelius 2001).

#### **2.4. Comunidades de hormigas en los cafetales mesoamericanos**

Debido a su amplia distribución mundial, las hormigas son un componente omnipresente en muchos ecosistemas naturales y artificiales (Majer 1972, 1993, Majer *et al.* 1994,). Entre los agroecosistemas tropicales en los que mejor se han estudiado las hormigas, destacan las plantaciones de cacao (Adejedi s.f., Majer 1972, Jaffé *et al.* 1986, Majer 1993, Majer y Delabie 1993, Majer *et al.* 1994) y café (Benitez y Perfecto 1989, Perfecto y Vandermeer 1994, 1996, Perfecto y Snelling 1995, Perfecto *et al.* 1996, 1997).

En el caso del café, en Mesoamérica y el Caribe es común la presencia de árboles de sombra en los sistemas agroforestales de café, los cuales no solamente cumplen varias importantes funciones agronómicas *sensu stricto* (Beer *et al.* 1998), sino que también pueden albergar biodiversidad valiosa, incluyendo varios grupos de insectos, como las hormigas (Perfecto y Vandermeer 1994, Perfecto y Snelling 1995, Perfecto *et al.* 1996, 1997). Por ejemplo, en la copa de un solo árbol de poró (*Erythrina poeppigiana*), en un sistema tradicional, con sombra, se registraron 30 especies de hormigas, 103 especies de otros himenópteros y 125 especies de escarabajos, y en otro árbol las cifras correspondieron a 27, 61 y 110 especies, respectivamente; aunque ambos árboles estaban a apenas 200 m de distancia, el traslape de especies fue de solamente 14% para escarabajos y 18% para hormigas. Asimismo, estas cifras pueden representar niveles de diversidad equivalentes a los de árboles presentes en bosques no perturbados (Perfecto *et al.* 1996).

De hecho, la gran complejidad estructural de las plantaciones de café tradicional crea hábitats para una gran diversidad de organismos, y los árboles de sombra aportan una gran variedad de alimentos para organismos herbívoros, frugívoros y nectarívoros (Perfecto *et al.* 1996). Por el contrario, en el sistema moderno de producción (sin sombra), no solamente se incluye el uso de productos agroquímicos que disminuyen la diversidad biológica del sistema (Perfecto y Vandermeer 1994), sino que también al eliminarse los árboles de sombra, la carencia de follaje, flores, frutos y nectarios extraflorales origina una fuerte reducción de varios grupos de himenópteros, debido a la pérdida de alimento aportado por los árboles, y a la simplificación del hábitat que ofrece el follaje de las copas, troncos y plantas epífitas (Perfecto *et al.* 1996).

En cuanto a hormigas, Roberts *et al.* (2000) demostraron que las plantaciones de café con sombra proporcionan hábitats adicionales para hormigas soldado, como *Eciton burchelli* y *Labius praedator*, las cuales depredan a artrópodos que viven en la hojarasca. A su vez, ambas especies representan un eslabón crítico entre especies de aves que se alimentan de los artrópodos de la hojarasca, proporcionando un recurso alimenticio fácilmente explotado, que de otra manera no estaría disponible para muchas aves.

Por su parte, los estudios sobre la riqueza y diversidad de especies de hormigas presentes en cafetales, en Costa Rica, revelan que aún en zonas climáticamente contrastantes (Heredia y Turrialba), las comunidades de hormigas están fuertemente dominadas por *Solenopsis geminata* y *Pheidole radoszkowskii* (Perfecto y Vandermeer 1994, Barbera 2001). No obstante, ambas especies difieren claramente en su comportamiento y requisitos ecológicos (microclimas, sitios de anidación etc.), por lo que una o la otra predominará en una comunidad, dependiendo de la satisfacción de tales requisitos y de sus ventajas competitivas (Perfecto y Vandermeer 1994). Por ejemplo, Perfecto y Vandermeer (1996) encontraron que en parcelas que habían sido artificialmente sombreadas, las poblaciones de *S. geminata* decrecieron marcadamente, mientras que las de *P. radoszkowskii* aumentaron. Además de esto, la hojarasca tuvo un efecto significativo en la disminución de las poblaciones de *S. geminata*.

## 2.5. Papel de las hormigas depredadoras en el control biológico de plagas

Las hormigas presentan gran diversidad en sus hábitos alimenticios, por lo que hay especies nectarívoras, semillívoras, detritívoras, depredadoras, cortadoras de hojas y "ordeñadoras" de áfidos (Wheeler 1965). Por tanto, pueden contribuir en procesos claves de los ecosistemas, incluyendo la regulación de las poblaciones de insectos herbívoros (Taylor 1976, Way y Khoo 1992). Esto último ocurre gracias al hábito depredador de muchas especies, las cuales no solamente son generalistas, sino que comúnmente incluyen otros rubros en su dieta (Longino y Hanson 1995).

Ello ha originado la creencia de que las hormigas no son eficientes como agentes de control biológico de plagas, pero algunas evidencias demuestran que pueden serlo (Huang y Yang 1987, Way y Khoo 1992, Perfecto y Castiñeiras 1998, Salamanca *et al.* 2000). Sin embargo, aún siendo generalistas, varias especies de hormigas son depredadoras eficientes y se ha demostrado que tienen un gran potencial como agentes de control biológico contra insectos plagas (Godfrey *et al.* 1981, Torres 1984, Fowler 1988, Way *et al.* 1989, Jaffé *et al.* 1990, Gravena y Da Cunha 1991, Perfecto 1991, Way *et al.* 1992, Lachaud *et al.* 1995, Dejean *et al.* 1997, Daane y Dlott 1998, Way *et al.* 1998, Sileshi *et al.* 2001).

En el caso del café, es posible que algunas especies de hormigas que incluyen insectos en su dieta contribuyan a la gran estabilidad numérica en las poblaciones de herbívoros comúnmente observada en los cafetales de Mesoamérica (Hilje *et al.* 1989, Hanson 1991, Cerda *et al.* 1996), impidiendo que algunas plagas secundarias se conviertan en primarias. Por tanto, desde la perspectiva de la biodiversidad funcional, sería recomendable inventariar dichas especies y caracterizar sus hábitos alimentarios, así como otros de sus requerimientos ecológicos, para establecer eventualmente recomendaciones acerca de su conservación o su incremento.

Si hubiera algunas especies depredadoras, al menos parcialmente, cabría la posibilidad de utilizarlas como agentes de control biológico de plagas claves en sistemas agroforestales mesoamericanos, como la broca del café (*H. hampei*) y el barrenador de las meliáceas (*H. grandella*), que ataca a los cedros y caobas sembrados a veces en cafetales.

Actualmente no hay informes de hormigas que depreden a *H. grandella*. Por su parte, para *H. hampei* hay referencias más bien anecdóticas. Por ejemplo, en Colombia algunas especies de los géneros *Brachymyrmex*, *Crematogaster* y *Pheidole* pueden hacerlo (CENICAFE 1994), mientras que en Brasil se ha informado de *Crematogaster* sp. (Le Pelley 1968) y de *C. curvispinosus* (Benassi 1995) y, en Africa, de *Dolichoderus bituberculatus* (Leefmans 1923). Aunque esta última especie se alimentó de todos los estadios de la broca, causó otros problemas, pues en un estudio de nueve meses de duración, redujo el número de cerezas perforadas en un 9,3%, pero favoreció el incremento poblacional de la escama *Lecanium viridae* (Coccidae) cuyos individuos, localizados en el pedúnculo de las cerezas, provocaron la caída del 25% de las cerezas de más de 1,4 mm de diámetro.

Más recientemente Bustillo *et al.* (1998) citó como depredadores de todos los estados biológicos de la broca a miembros de los géneros *Crematogaster* sp., *Pheidole* sp., *Brachymyrmex* sp., *Solenopsis* sp. y *Wasmannia* sp. Vélez (2000) evaluó la capacidad depredadora de un mosaico de hormigas involucradas espontáneamente en el control de broca durante el proceso de secado solar en marquesinas o secadores parabólicos. En el experimento el autor encontró que las hormigas depredaron en los tratamientos entre 13.000 y 15.000 estados biológicos vivos de broca, correspondientes al 6,8% y 7,3% respectivamente del total de estadios vivos iniciales. Del total de estados depredados cerca del 97% correspondieron a adultos, por lo que concluyó que estas hormigas, se constituyen en un elemento promisorio para el control de la broca del café.

En Brasil, Fonseca y Araujo (1939) también reportaron que hormigas del género *Crematogaster* destruyeron en el campo números variables de los estadios inmaduros de la broca. Además, Benassi (1995) reportó que *C. curvispinosus* apareció en todos los cafetales visitados, pero en bajos índices. La presencia de dicha hormiga, pudo ser observada por el ensanchamiento del orificio hecho por la broca, con forma circular, aumentando el diámetro casi dos veces su tamaño original. Sponagel (1994) reportó que con una población alta de una hormiga del género *Azteca* sp. en la planta de café, las cerezas permanecían sin broca, aún con una presión extrema de la plaga, equivalente a un grado de infestación superior a 90%, porque

las hormigas obstaculizaban y molestaban por sus movimientos ágiles a los coleópteros durante el proceso de perforación y provocaban que estos abandonaran la cereza.

Vélez (2002) afirmó que para hacer mediciones de depredación se deben tener en cuenta los estratos de depredación, pues se encuentran hormigas que depredan en el piso, en cafetos y sitios de beneficio, o que tienen preferencia por alguno de estos estratos sin ser exclusivas de alguno de ellos; los tipos de presa, pues dependiendo de sus hábitos se pueden encontrar especies que se especializan en preñar adultos, mientras que otras guardan preferencia por estados inmaduros; y por último el tamaño de la hormiga, pues existen hormigas que al no poder ingresar a los frutos, dependen de predaciones de adultos de broca principalmente en la parte externa de las cerezas o de brocas que caminan entre cerezas, en ramas de cafetos o en el suelo.

Actualmente se dispone de buenos inventarios sobre comunidades de hormigas en cafetales del Valle Central y la vertiente Caribe de Costa Rica (Perfecto y Vandermeer 1994, Perfecto y Snelling 1995, Barbera 2001), donde es clara la dominancia de *S. geminata* y *P. radoszkowskii*. Además, se conoce que *S. geminata* (Risch 1981, Fowler 1988, Castiñeiras 1989, Eskafi y Kolbe 1990, Jaffé *et al.* 1990, Sturm *et al.* 1990, Lastres *et al.* 1990 Perfecto y Sediles 1992) y *P. radoszkowskii* (Perfecto 1991) pueden depredar insectos, pero no, si ellas u otras especies sub-dominantes podrían depredar a *H. hampei* o a *H. grandella*.

De ser así, se podrían diseñar prácticas para la conservación e incremento de estas especies de hormigas, mediante el mejoramiento de sus condiciones de hábitat, para favorecer el aumento de sus poblaciones y, así, su eficacia como agentes de control biológico, como se ha hecho para otras especies de hormigas en otros sistemas exitosamente (Huang y Yang 1987, Perfecto y Castiñeiras 1998). Sin embargo, para mejorar estas condiciones de hábitat, es un requisito previo estudiar las interacciones de las especies promisorias de hormigas dentro de los agroecosistemas cafetaleros, tales como sus respuestas a factores ambientales y bióticos críticos, incluyendo sus sitios de alimentación y anidación.

## 2.6. Características bioecológicas generales de las especies estudiadas

El género *Solenopsis* pertenece a la subfamilia Myrmicinae y a la tribu Solenopsidini, y se caracteriza por tener antenas de 10 segmentos y una maza con dos segmentos. Es cosmopolita, con un alto número de especies presentes en Costa Rica (Longino y Hanson 1995).

*S. geminata*, denominada comúnmente “hormiga brava”, es la única hormiga “de fuego” (denominada así por su doloroso veneno, que contiene alcaloides) presente en dicho país. Sus miembros son hormigas muy grandes, polimórficas (obreras de diferentes tamaños), con ojos compuestos bien desarrollados. Son muy comunes en áreas de crecimiento secundario y hábitas agrícolas, en las tierras bajas, pero raras en los bosques primarios. Construyen grandes nidos, visibles como grandes montículos sobre el suelo. Son omnívoras y carroñeras generalistas, y se alimentan en la vegetación baja o, más comúnmente, en el suelo.

Por su parte, el género *Pheidole* pertenece a la subfamilia Myrmicinae y a la tribu Pheidolini, y se caracteriza por tener antenas de 12 segmentos, con la maza antenal trisegmentada y el propodeo dentado. También es cosmopolita, y está representado por más de 100 especies en Costa Rica (Longino y Hanson 1995). Es muy común, y sus especies tienen hábitos muy diversos. Construyen sus nidos en el suelo, la hojarasca, ramas muertas o vivas, o hacen nidos de cartón. La mayoría son carroñeras o depredadoras generalistas, muchas frecuentan nectarios extraflorales, pero algunas cosechan semillas.

Finalmente, el género *Crematogaster* pertenece a la subfamilia Myrmicinae y a la tribu Crematogastrini, y se caracteriza por tener el postpecíolo articulado a la superficie dorsal del primer segmento gastral; además, en vista dorsal, el abdomen tiene forma de corazón y es posible flexionarlo sobre el mesosoma. También es cosmopolita, y está representado por al menos 33 especies en Costa Rica (Longino y Hanson 1995). Pueden ser muy comunes en la mayor parte de Costa Rica. La mayoría de sus especies son arbóreas, pero unas pocas anidan en ramas muertas en la hojarasca. Algunas especies son dominantes en el dosel, formando grandes colonias, con varios nidos que se extienden en una o más copas de los árboles. Son carroñeras generalistas y, además, comunes en nectarios extraflorales.

### 3. MATERIALES Y METODOS

#### 3.1. Localización

El estudio se realizó entre febrero y agosto de 2002. Comprendió experimentos de depredación en el laboratorio y el campo, así como muestreos de poblaciones de las especies de hormigas. Esto se hizo en diferentes niveles de sombra en un sistema agroforestal de café (*Coffea arabica*) con poró (*Erythrina poeppigiana*, Fabaceae). Los estudios de depredación se efectuaron en los laboratorios del CICAPE (Barva, Heredia) y en predios de Barreal de Heredia y CATIE (Turrialba) (Anexo 1). El efecto de los árboles de sombra sobre las poblaciones de hormigas se determinó en una finca comercial en Santa Rosa de Turrialba.

#### 3.2. Evaluación de la depredación por hormigas

Estos experimentos constaron de dos fases complementarias, una de laboratorio y otra de campo. Se evaluó la depredación de cinco especies de hormigas (*S. geminata*, *P. radoszkowskii*, *C. torosa*, *C. curvispinosa* y *C. crinosa*) sobre formas adultas e inmaduras de *H. hampei*, así como de tres de ellas (*S. geminata*, *P. radoszkowskii* y *C. crinosa*) sobre formas inmaduras de *H. grandella*.

Se incluyó *C. crinosa* porque fue la especie encontrada en los árboles de *C. odorata* en el CATIE, por lo que se consideró que eventualmente podría investigarse su control sobre *H. grandella*. Además, se efectuaron experimentos con *C. torosa* y *C. curvispinosa*, debido a que la primera especie se encontró en el lote donde se hicieron las pruebas de depredación en campo sobre *H. hampei*, en Heredia, y la segunda fue hallada en los muestreos mensuales en Santa Rosa, además de que ha sido reportada como controladora natural de *H. hampei* (Benassi 1995).

**Laboratorio.** Las pruebas de laboratorio se realizaron tanto en el CATIE como en CICAPE. Este último se ubica en Barva, Heredia, que está en la vertiente Pacífica, a 10°04'N, 84°07'O y 1.180 msnm. Los valores anuales promedio de precipitación, temperatura y humedad

relativa son 2200 mm, 19,7°C y 79%, respectivamente. En esta zona hay estacionalidad marcada en la precipitación, y la estación seca comprende de diciembre a abril.

Tanto para *H. hampei* como para *H. grandella* se utilizó un dispositivo en el cual la especie de hormiga podía elegir entre diferentes tipos de presas (aparato de escogencia). Este consistió en una caja grande de acrílico (40x40x40 cm) (cámara central), conectada mediante tubos de plástico transparente (de 70 cm de longitud y 8 mm de diámetro) con cuatro cajas de acrílico más pequeñas (20x20x20 cm) (cámaras periféricas) (Anexo 2) (Sánchez *et al.* 2000).

La cámara central se impregnó en la parte superior con una banda de 2 cm de ancho de pegamento Tanglefoot (The Tanglefoot Co., Michigan), para evitar el escape de las hormigas. Allí se colocó un nido de la especie de hormiga en estudio, lo más completo posible (con reinas, hembras vírgenes, machos y obreras), y se colocó aproximadamente un cuarto de onza de azúcar granulada y 10 ml. de agua en el nido diariamente.

Este aparato se utilizó solamente para *S. geminata*, debido al mayor tamaño de sus nidos. Para las restantes especies el tamaño de la cámara central fue de 20x20x20 cm, y como cámaras periféricas se utilizaron recipientes cilíndricos plásticos, también de tamaño menor (5 cm de diámetro x 8,5 cm de alto).

En las cámaras periféricas se colocaron, individualmente, cada uno de los tipos de presas (tratamientos). Estas, según el caso, correspondieron a 10 larvas (I o II instar), pupas o adultos de *H. hampei*, o 10 huevos, larvas (instar III) o pupas de *H. grandella*. En ambos casos, en la cuarta caja se colocó el tratamiento testigo, que correspondió a 20 larvas de mosca de la fruta, *Anastrepha striata* (Diptera: Tephritidae); esta se seleccionó por su abundancia en Turrialba, y porque su congénere *A. ludens* es depredada por *S. geminata* (Sánchez *et al.* 2000).

Se utilizó un diseño de bloques completos al azar con cuatro tratamientos. Cada experimento se repitió cuatro veces y en cada repetición se aleatorizó la distribución de los tratamientos. La variable de respuesta fue el consumo de presas hasta las 48 h de exposición de las presas.

El modelo estadístico, de tipo lineal, fue el siguiente:

$$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \rho_j + e_{ij}$$

donde:

$Y_{ij}$  = Variable aleatoria

$\mu$  = Media poblacional

$\alpha_i$  = Factor tratamientos

$\rho_j$  = Factor bloque

$e_{ij}$  = Error aleatorio

**Campo.** El experimento se realizó en la finca del Sr. Alfredo Montealegre, situada en el centro de Barreal, Heredia. Tiene una extensión de 105 ha, y está a 9°58' N y 84°4' O. El manejo de esta finca incluyó una poda al año, la cual consistió en cortar una fila de arbustos a 70 cm, dejando otras dos filas libres y quitándole solamente las ramas improductivas. Además, la aplicación de herbicidas (paraquat y glifosato) y la fertilización tres veces al año (marzo, agosto y diciembre) con fórmula completa, así como fertilización foliar. Asimismo, al poró se le realizó una poda y al eucalipto el derrame, una vez al año.

En una parte de esta finca se encuentra un cafetal, sembrado a 1,7 X 1 m, e intercalado con poró sembrado a 7 X 8 m. Ahí se localizaron y marcaron tres nidos de solamente dos de las especies estudiadas (*P. radoszkowskii* y *C. torosa*), debido a que *C. curvispinosa* no ha sido reportada en esta zona. En otra parte, donde hay café sembrado a 1,70 X 0,7 m, intercalado con eucalipto (*Eucalyptus deglupta*) sembrado a 14 X 16 m, se seleccionaron y marcaron tres nidos de *S. geminata*.

Para llevar granos brocados a esta finca, inicialmente se recogieron granos de café maduro de un cafetal de Cabiria, en el CATIE (var. Caturra), los cuales se secaron a la sombra durante una semana. Después se remojaron por 5 min en una solución desinfectante, con 1 g de acaricida (propargite) y 1 g de fungicida (benomil) en 1 l de agua, y se dejaron secar por tres días. Una vez hecho esto, se realizó la infestación de los granos con broca, para lo cual, se

utilizaron bandejas plásticas rectangulares de unos 30 cm de largo, las cuales tenían una tapa con perforaciones de unos 5 cm de diámetro con una malla fina, para que los insectos pudieran respirar, sin escapar. Dichas bandejas fueron desinfectadas con cloruro de benzoato al 3% y fueron inoculadas con dos hembras fértiles por grano de café. Estas también se sometieron a desinfección, remojándolas en la solución desinfectante antes descrita, y se secaron con un ventilador durante unos 10 min.

Para evitar la aparición de los hongos *Penicillium* y *Aspergillus*, los granos de café se desinfectaron 18 días después, con una solución de 3 ml de carbendazim en 1 l de agua, durante 3 min. El mismo día se colocaron en cajas de petri los granos infestados, de las cuales unas permanecieron abiertas, sin tapa, y otras cerradas. Estas últimas estaban cubiertas en su parte superior por un trozo de malla fina Biorete 20/10, de 50 poros ("mesh" 50), para permitir la aireación e impedir que las hormigas penetraran y que los adultos de la broca escaparan.

Se distribuyeron cuatro cajas alrededor de cada uno de los nidos seleccionados y marcados con anterioridad, según los puntos cardinales, mantenidas a unos 30 cm de distancia entre cada punto (Anexo 4). En cada uno de los puntos opuestos (N-S y E-O), tras aleatorizarlas (sorteadas entre N-S y E-O), se colocó una caja, abierta o cerrada, suplida con cinco granos. Cada pareja de un eje (N-S o E-O) representó una parcela pareada, o bloque. (Anexo 3).

Para los experimentos con cada especie, se utilizaron tres nidos individuales. Cada experimento se repitió tres veces en cada nido, y en cada repetición se dejó la misma distribución de los tratamientos que en el experimento inicial. En total, para cada una de las tres mediciones en el tiempo se contó con 180 granos infestados. La variable de respuesta fue el consumo de presas hasta las 48 h de exposición de los granos infestados, para lo cual éstos fueron disecados, para poder contar la cantidad de individuos (huevos, larvas, pupas y adultos) vivos en cada tratamiento.

Después de la recolección de las cajas, se disecaron los granos para contar el número de individuos de cada estadio de la broca (huevos, larvas, pupas y adultos) presente en cada grano. Esto demoró 30 min por grano, en promedio.

Para el análisis de los datos, se utilizó un arreglo de parcela dividida en el tiempo (tres mediciones), en un diseño de bloques completos al azar (seis parcelas pareadas), con los siguientes ocho tratamientos pareados: huevos expuestos vs. aislados, larvas expuestas vs. aisladas, pupas expuestas vs. aisladas, y adultos de broca expuestos vs. aislados.

El modelo estadístico, de tipo lineal, fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + \rho_k + \alpha_i + \rho\alpha_{ki} + \beta_j + \alpha\beta_{ij} + e_{ijk}$$

donde:

- $Y_{ijk}$  = Variable aleatoria
- $\rho_k$  = Factor bloqueo (repeticiones)
- $\alpha_i$  = Niveles del factor A
- $\rho\alpha_{ki}$  = Efecto cruzado = error en la parcela completa
- $\beta_j$  = Niveles del factor B
- $\alpha\beta_{ij}$  = Interacción factores A y B
- $e_{ijk}$  = Error experimental

Por su parte, los estudios de depredación sobre *H. grandella* se efectuaron en un invernadero, en el CATIE. Se utilizaron árboles pequeños de cedro (*Cedrela odorata*, Meliaceae), de 150 cm de altura, para que el brote principal fuera accesible. En su base se colocaron nidos de *S. geminata*, *P. radoszkowskii* o *C. crinosa*. Tanto los árboles como los nidos se aislaron del exterior, colocándolos sobre un plástico, impregnado en su borde externo con pegamento Tanglefoot.

Por cada nido se utilizaron dos árboles. En el brote principal de uno de ellos se colocaron cinco huevos y cinco larvas (instar I) de *H. grandella*, con un pincel. Estos se tomaron de una colonia mantenida en el Laboratorio de Entomología del CATIE (Vargas *et al.* 2001). En la otra planta (testigo), los huevos y larvas colocadas en el brote se protegieron mediante un anillo de Tanglefoot alrededor de la base del brote (Anexo 4).

Cada experimento con cada especie de hormiga se hizo en tres nidos diferentes de la misma especie, y en cada nido se hicieron tres repeticiones, cambiando la pareja de plantas una vez terminada la repetición. En cada repetición dentro de un mismo par de plantas se mantuvo el mismo sitio para los tratamientos.

La variable de respuesta fue el consumo de huevos o larvas en un intervalo de 2 h de exposición de éstos. Para el análisis de los datos se empleó una prueba de T simple (SAS version 8), contrastando los tratamientos expuestos y aislados del mismo estadio: huevos expuestos vs. aislados, y larvas expuestas vs. aisladas, independientemente.

### **3.3. Efecto de los árboles de sombra sobre la distribución espacio-temporal de hormigas**

El estudio se realizó en una parcela de café (lote El Cañal), ubicada dentro de una finca comercial de la empresa Lindo, en Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. Esta localidad está en la vertiente del Caribe, a 9°52'N, 83°38'O y 590 msnm. Los valores anuales promedio aproximados de precipitación, temperatura y humedad relativa son 2479 mm, 21,7°C y 87%, respectivamente. Aunque no existe estacionalidad marcada en la precipitación, ésta disminuye entre enero y abril y se incrementa en mayo, junio, julio, noviembre y diciembre.

Dicha parcela mide aproximadamente 9200 m<sup>2</sup> y está dividida en dos parcelas separadas por un camino, de 4580 m<sup>2</sup> (var. Caturra) y 4295 m<sup>2</sup> (var. Catimor 5175), respectivamente; aquí se les denominó parcela I y II, respectivamente. Cada una está subdividida en cuatro subparcelas de aproximadamente 1100 m<sup>2</sup>, dos a pleno sol y dos con sombra de poró (*E. poeppigiana*), dispuestas de manera alterna. Los árboles de poró fueron establecidos en 1993, en una densidad de 20 por parcela, y miden unos 20 m de altura

En ambas parcelas, las actividades agronómicas realizadas incluyeron una fertilización con la fórmula 18-2-18 (el 12-II-02) y la fertilización foliar con hexaconazol (fungicida)-boro-zinc

(1-V-02). Además, se hizo una poda al café (27-II-02), la cual consistió en deshijar y eliminar ramas agotadas, dejando cinco ramas vigorosas; ésta se efectuó a 0,8-1 m de altura. Asimismo, se hizo una deshija (18-VI-02), así como dos aplicaciones de herbicida, una con la fórmula glifosato-MCPA-metsulfurón (21-III-02) y otra con glifosato-terbutilazina-MCPA (4-VII-02). Al poró no se le realizó ninguna labor de mantenimiento.

En cada una de las dos parcelas, aprovechando la alternancia de subparcelas con y sin sombra, se establecieron seis transectos de 12 m de longitud, aproximadamente, los cuales incluyeron varios gradientes de luz, desde sombra total hasta pleno sol (Anexo 5). En cada transecto hubo cuatro estaciones de muestreo, según la siguiente secuencia: a pleno sol (denominado SOL), sol parcial (SOP), sombra parcial (SMP) y sombra total (SOM).

Debido a limitaciones logísticas, se realizaron observaciones mesoclimáticas solamente en la parcela I. Estas incluyeron mediciones diarias, continuas, de temperatura y humedad relativa del aire, lo cual se hizo mediante un higrotermógrafo marca Maxant, en una de las subparcelas de sombra y en otra de sol y de precipitación por medio de un pluviómetro, en una de las subparcelas de sol.

Se utilizó un diseño experimental de parcela dividida, dentro de un bloque completo al azar. La parcela principal fue la estación dentro de cada transecto, y la parcela pequeña fue el nivel de muestreo (sitio), que correspondió al suelo y al arbusto de café (en el tercio medio). Hubo seis repeticiones (transectos) dentro de cada medición mensual, para cada variedad de café, y siete mediciones mensuales durante el estudio (febrero-agosto). La variable de respuesta fue la abundancia de cada una de las especies de hormigas en relación con los diferentes niveles de luz.

El modelo estadístico, de tipo lineal, fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + \rho_k + \alpha_i + \rho\alpha_{ki} + \beta_j + \alpha\beta_{ij} + e_{ijk}$$

donde:

- $Y_{ijk}$  = Variable aleatoria
- $\rho_k$  = Factor bloqueo (repeticiones)
- $\alpha_i$  = Niveles del factor A
- $\rho\alpha_{ki}$  = Efecto cruzado = error en la parcela completa
- $\beta_j$  = Niveles del factor B
- $\alpha\beta_{ij}$  = Interacción factores A y B
- $e_{ijk}$  = Error experimental

Las tres especies de hormigas (*S. geminata*, *P. radoszkowskii* y *C. curvispinosa*) se muestrearon mediante trampas (cebo atrayente), mensualmente. Estas consistieron en cuadritos de cartón absorbente blanco, de 28 cm<sup>2</sup>, previamente sumergidos en una solución de aceite con atún (Barbera 2001) y posteriormente mezclados con miel (Romero y Jaffé 1989). Se tomaron 96 muestras en total, por cada muestreo, subdivididas en 48 estaciones de muestreo y en dos sitios en cada estación (suelo y estrato intermedio del arbusto).

Además, se relacionó la abundancia poblacional de cada una de las tres especies de hormigas con cada uno de los factores climáticos registrados, mediante regresiones simples y múltiples. En esta relación se utilizaron los valores promedio de temperatura y humedad relativa y el valor acumulado de precipitación en los 25 días previos a cada muestreo. Esto se hizo así, porque se consideró un valor más representativo que los valores registrados para el mismo día del muestreo, así como los valores acumulados hasta una semana antes de cada muestreo, que presentaron discontinuidad en los datos (Anexo 6).

Finalmente, se realizó un muestreo mensual de las hormigas estudiadas, en los árboles de las parcelas de sombra. Se tomaron cuatro árboles por subparcela, elegidos al azar en cada muestreo. Estos datos se correlacionaron con el número de individuos encontrados en los arbustos de café ubicados bajo sombra, dentro de los transectos.

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Experimentos de depredación en el laboratorio

*S. geminata* depredó fuertemente todos los estadios, tanto de *H. grandella* como de *H. hampei* (Cuadros 1, 2). No obstante, en cuanto a *H. grandella*, depredó más fuertemente los estadios de larva y huevo, y dicha depredación no difirió de la del testigo (larva de *A. striata*) ( $p > 0,05$ ), y tuvo menor preferencia por las pupas, cuya depredación, sin embargo, no difirió del nivel encontrado sobre los huevos ( $p > 0,05$ ). En el caso de *H. hampei*, *S. geminata* consumió muchos individuos de todos los estadios, de manera equivalente ( $p > 0,05$ ), sin que hubiera diferencias con el tratamiento testigo.

Por su parte, *P. radoszkowskii* causó gran depredación sobre los estadios de huevo y larva, tanto de *H. grandella* como de *H. hampei*. En el primer caso, el nivel de depredación sobre estos estadios no difirió del testigo ( $p > 0,05$ ), pero sí de la ocurrida en la pupa ( $p < 0,05$ ). En cuanto a la depredación sobre *H. hampei*, fue mayor sobre los estadios de huevo y larva, pero la diferencia con los otros estadios no fue muy grande ( $p > 0,05$ ).

Finalmente, de las especies de *Crematogaster*, *C. crinosa* también depredó fuertemente los estadios de huevo y larva de ambas especies. Para *H. grandella* la depredación sobre huevos fue mayor que sobre las larvas ( $p < 0,05$ ), y no hubo depredación de pupas ni del testigo. Para *H. hampei*, la depredación sobre huevos y larvas fue equivalente ( $p > 0,05$ ), y muy superior a la de las pupas ( $p < 0,05$ ), mientras que en el testigo fue nula.

Las otras dos especies (*C. curvispinosa* y *C. torosa*) fueron evaluadas solamente sobre *H. hampei*. En el primer caso, la depredación sobre adultos y el testigo fue nula, y los niveles de depredación de larvas y huevos fueron tan bajos que no difirieron de aquéllos ( $p > 0,05$ ). En cambio, *C. torosa* depredó fuertemente a las larvas y huevos, cuyos valores superaron ( $p < 0,05$ ) a los de adultos y al testigo.

Cuadro 1. Porcentaje promedio de depredación de *S. geminata*, *P. radoszkowskii* y *C. crinosa* sobre tres estadios de *H. grandella* y el testigo (larvas de *A. striata*) en experimentos de laboratorio. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 2002.

Especie	Huevo		Larva		Pupa		<i>striata</i>	
	X ± E.E.		X ± E.E.		X ± E.E.		X ± E.E.	
<i>S. geminata</i>	92,5 ± 17,5	ab	100 ± 0	a	80,0 ± 30,4	b	100 ± 0	a
<i>P. radoszkowskii</i>	70,0 ± 35,6	a	92,5 ± 15	a	2,5 ± 5	b	77,5 ± 17,1	a
<i>C. crinosa</i>	92,5 ± 15	a	80,0 ± 0	b	0 ± 0	c	0 ± 0	c

Los promedios seguidos por la misma letra no fueron estadísticamente diferentes ( $p > 0,05$ ) entre los tratamientos (estadios y testigo).

Datos transformados por medio de:  $ar\ coseno\ \sqrt{\%/100}$

Cuadro 2. Porcentaje promedio de depredación de *S. geminata*, *P. radoszkowskii* y *Crematogaster* spp. sobre tres estadios de *H. hampei* y el testigo (larvas de *A. striata*) en experimentos de laboratorio. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 2002.

Especie	Huevo		Larva		Adulto		<i>striata</i>	
	X ± E.E.		X ± E.E.		X ± E.E.		X ± E.E.	
<i>S. geminata</i>	70,0 ± 46,9	a	100 ± 0	a	82,5 ± 12,6	a	75,0 ± 50	a
<i>P. radoszkowskii</i>	100 ± 0	a	97,5 ± 5	a	75,0 ± 33,2	a	60,0 ± 42,4	a
<i>C. crinosa</i>	100 ± 0	a	77,5 ± 45	a	5,0 ± 5,8	b	0 ± 0	b
<i>C. curvispinosa</i>	7,5 ± 15	a	20,0 ± 21,6	a	0 ± 0	a	0 ± 0	a
<i>C. torosa</i>	70,0 ± 40,8	a	90,0 ± 20	a	5,0 ± 10	b	17,5 ± 12,6	b

Los promedios seguidos por la misma letra no fueron estadísticamente diferentes ( $p > 0,05$ ) entre los tratamientos (estadios y testigo).

Datos transformados por medio de:  $ar\ coseno\ \sqrt{\%/100}$

#### **4.2. Experimentos de depredación sobre *H. grandella*, en el invernadero**

*S. geminata* fue la especie que causó la mayor tasa de depredación, con 35,6% sobre huevos y 17,8% sobre larvas (Cuadro 3), pero solamente en el primer caso hubo una diferencia importante con el testigo ( $p < 0,05$ ).

Las otras dos especies (*P. radoszkowskii* y *C. crinosa*) causaron niveles de depredación muy bajos, inferiores al 3% en huevos y al 7% en larvas, que no difirieron del testigo ( $p > 0,05$ ).

#### **4.3. Experimentos de depredación sobre *H. hampei*, en el campo**

*S. geminata*, *P. radoszkowskii* y *C. torosa*, por lo general consumieron pocos individuos de todos los estadios de la broca, y aunque en algunas repeticiones consumieron más en los estadios expuestos que en los aislados, dichas diferencias no fueron congruentes a lo largo del experimento (Cuadro 4).

Como consecuencia, no hubo diferencias en los niveles de depredación entre ninguno de los estadios de *H. hampei*, independientemente de si estaban expuestos o aislados, para ninguna de las tres especies de hormigas ( $p > 0,05$ ). Las únicas diferencias detectadas se presentaron cuando se analizó el factor repetición (es decir, la medición en el tiempo), lo cual ocurrió en el estadio de pupa para las tres especies de hormigas, y en el de adulto para *P. radoszkowskii* (Cuadro 5).

Cuadro 3. Porcentaje promedio de depredación de *S. geminata*, *P. radoszkowskii* y *C. crinosa* sobre huevos y larvas de *H. grandella*, utilizando hormigas colocadas en los brotes de cedro, en el invernadero. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 2002.

Especie	Huevos	Huevos	Larvas	Larvas
	expuestos	aislados	expuestas	aisladas
	X ±E.E.	X ±E.E.	X ±E.E.	X ±E.E.
<i>S. geminata</i>	35,6 ± 44,5 a	0,0 ± 0 b	17,8 ± 23,33 a	2,2 ± 6,7 a
<i>P. radoszkowskii</i>	2,2 ± 6,7 a	0,0 ± 0 a	0,0 ± 0 a	0,0 ± 0 a
<i>C. crinosa</i>	2,2 ± 6,7 a	0,0 ± 0 a	6,7 ± 14,1 a	0,0 ± 0 a

Los promedios seguidos por la misma letra no fueron estadísticamente diferentes ( $p > 0,05$ ) entre cada estadio (huevos vs. huevos, larvas vs. larvas) para cada especie.

Cuadro 4. Número promedio de los diferentes estadios de *H. hampei* encontrados en los granos de café expuestos o aislados en cajas petri colocadas alrededor de nidos de *S. geminata*, *P. radoszkowskii* y *C. torosa*. Finca Alfredo Montealegre. Heredia, Costa Rica. 2002.

Especie	Repe- tición	Huevos			Larvas			Pupas			Adultos		
		E	A	E-A	E	A	E-A	E	A	E-A	E	A	E-A
<i>S. geminata</i>	1	15,0	14,0	1,0	33,5	13,0	20,5	0	0	0	12,33	9,66	2,7
	2	10,33	12,8	-2,5	42,66	24,16	18,5	4,66	3,83	0,8	9,83	8,16	1,7
	3	11,66	8,83	2,8	39,83	29,0	10,8	21,66	16,83	4,8	15,33	14,50	0,8
<i>P. radoszkowskii</i>	1	9,33	28,0	-18,7	19,5	44,5	-25,0	0	0	0	12,0	15,33	-3,3
	2	14,0	15,33	-1,3	43,5	40,83	2,7	3,33	2,5	0,8	11,5	11,33	0,2
	3	8,83	5,33	3,5	39,5	19,00	20,5	19,83	17,5	2,33	14,66	10,66	4,0
<i>C. torosa</i>	1	17,5	25,33	-7,8	28,33	41,0	-12,7	0,66	0	0,66	10,33	11,5	-1,17
	2	8,16	9,0	-0,8	50,0	42,16	7,8	2,16	8,33	-6,2	8,66	6,16	2,5
	3	13,83	11,5	2,3	49,0	32,16	16,8	16,5	14,33	2,2	15,0	9,16	5,8

Estadios: expuestos (E) o aislados (A)

Cuadro 5. Niveles de significancia estadística para el número promedio de los diferentes estadios de *H. hampei* encontrados en los granos de café expuestos o aislados en cajas petri colocadas alrededor de nidos de *S. geminata*, *P. radoszkowskii* y *C. torosa*. Finca Alfredo Montealegre. Heredia, Costa Rica. 2002.

Especie	Estadio	Tratamiento	Bloque	Repetición	Bloque/ repetición	Tratamiento/ repetición
<i>S. geminata</i>	Huevo	NS	NS	NS	NS	NS
	Larva	NS	NS	*	NS	NS
	Pupa	NS	NS	**	NS	NS
	Adulto	NS	NS	NS	NS	NS
<i>P. radoszkowskii</i>	Huevo	NS	NS	NS	NS	NS
	Larva	NS	NS	NS	NS	NS
	Pupa	NS	NS	**	NS	NS
	Adulto	NS	NS	NS	NS	NS
<i>C. torosa</i>	Huevo	NS	NS	*	NS	NS
	Larva	NS	NS	NS	NS	NS
	Pupa	NS	NS	**	NS	NS
	Adulto	NS	NS	*	NS	NS

Nivel: No significativo (NS); significativo (\*) ( $p < 0,05$ ); y altamente significativo (\*\*) ( $p < 0,01$ ).

#### 4.4. Riqueza de especies de hormigas y su abundancia poblacional en respuesta al clima

En los muestreos, que abarcaron siete meses, en las estaciones lluviosa y seca, se capturaron 28 morfoespecies, de las cuales las más abundantes fueron las siguientes seis, en orden de importancia: *Solenopsis geminata*, *Pheidole radoszkowskii*, *Crematogaster curvispinosa*, *Pheidole cocciphaga*, *Solenopsis picea* y *Wasmania auropunctata* (Cuadro 6).

Las más abundantes fueron *S. geminata* y *P. radoszkowskii*. La primera alcanzó el 79% del total de individuos capturados en ambas parcelas. Fue más abundante en la parcela con la var. Catimor, donde alcanzó el 90%, mientras que en la otra (var. Caturra) alcanzó el 48%. Por su parte, *P. radoszkowskii* alcanzó el 16% del total de individuos y fue más abundante en la parcela con la var. Caturra (45%); en la otra apenas alcanzó el 6%.

Hubo tres especies (*C. curvispinosa*, *P. cocciphaga* y *S. picea*) que mostraron bajos niveles poblacionales, de apenas 1-1,5%. La primera de ellas alcanzó el 1,5% del total de individuos capturados y fue más abundante en la parcela con la var. Catimor (1,7%) que en la otra (0,5%). *P. cocciphaga* alcanzó el 1,3% del total de individuos, pero fue más abundante en la parcela con la var. Caturra (1,4%) que en la otra (1%). Por su parte, *S. picea* alcanzó el 1% del total de individuos y fue más abundante en la parcela con la var. Catimor (3%) que en la otra (0,3%).

Finalmente, hubo 23 especies (20 de ellas no identificadas), encabezadas por *W. auropunctata*, que aparecieron en cantidades mínimas. Esta alcanzó el 0,6% del total de individuos y fue más abundante en la parcela con la var. Catimor (1,5%) que en la otra (0,3%). Las 22 especies restantes alcanzaron apenas el 0,7% todas juntas, algunas de las cuales aparecieron en condiciones de sombra, de sol o de ambas, lo cual no se especifica (Cuadro 6) debido a la complejidad de su identificación y su poca importancia para los propósitos de esta investigación.

En cuanto a las condiciones climáticas que prevalecieron durante el período de estudio, la precipitación fue baja inicialmente, de 104 mm mensuales en febrero, pero se incrementó marcadamente en mayo (805 mm), disminuyó en junio (201 mm), y volvió a incrementarse en julio (493 mm) y agosto (740 mm) (Fig. 1A). Esta condición climática fue considerada igual para

condiciones de sombra y sol, dentro de la plantación estudiada. Por su parte, la variación térmica promedio fue baja, de apenas 1°C en condiciones de sol y 1,3°C en condiciones de sombra, y la temperatura promedio no difirió mayormente al comparar las condiciones de sombra y sol dentro de la plantación, con 21°C en condiciones de sombra y 21,5°C en el sol (Fig. 1B). En cambio, la humedad relativa promedio fue levemente mayor en la sombra (82%) que en el sol (76%) (Fig. 1C).

En general, las poblaciones de las tres especies variaron marcadamente durante el período de estudio. *S. geminata* mostró inicialmente en las dos variedades niveles altos de población, y tendió a decrecer conforme avanzó el estudio, aunque tuvo un leve repunte en agosto (Fig. 2, Anexos 7, 8). *P. radoszowskii* tuvo una tendencia similar a la anterior especie en la var. Catimor, pero en la var. Caturra fue diferente, pues decreció de febrero a mayo, y aumentó hacia el final del estudio (junio-agosto) (Fig 4, Anexos 7, 8). *C. curvispinosa* tuvo una tendencia muy diferente a ellas, pues inicialmente sus poblaciones fueron muy bajas, crecieron hasta mayo, y luego tendieron a disminuir (Fig. 6, Anexos 7, 8).

No hubo relaciones significativas ( $p > 0,05$ ) entre los niveles poblacionales de ninguna de las tres especies de hormigas y las variables climáticas analizadas (precipitación, temperatura y humedad relativa) tomadas en conjunto, mediante regresión múltiple (Cuadro 7). Sin embargo, la variable temperatura en la var. Caturra en condiciones de sombra mostró significancia ( $p < 0,05$ ) (Cuadro 7). Además, hubo significancia para algunas variables climáticas por separado, y específicamente para la humedad y la temperatura (Cuadro 8), pero fueron principalmente de tipo cuadrático y cúbico, con excepción de dos de tipo lineal, para *S. geminata* (Cuadro 9).

En efecto, para *S. geminata* en la var. Catimor hubo significancia para la temperatura, en condiciones de sol, para el modelo lineal ( $p < 0,05$ ), el cual tuvo una tendencia poblacional decreciente a medida que aumentó al temperatura, aunque a partir de los 23°C los valores poblacionales son negativos; por ejemplo, a 10°C la población sería de 26.412 y a 22°C la población correspondería a 1.373 individuos. Además, para esta relación también hubo significancia en el modelo cuadrático y cúbico ( $p < 0,05$ ), aunque los parámetros no tuvieron significancia.

Cuadro 6. Número de individuos capturados en las trampas, por especie de hormigas, en los muestreos realizados durante el período de estudio febrero-agosto, en dos variedades de café. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.

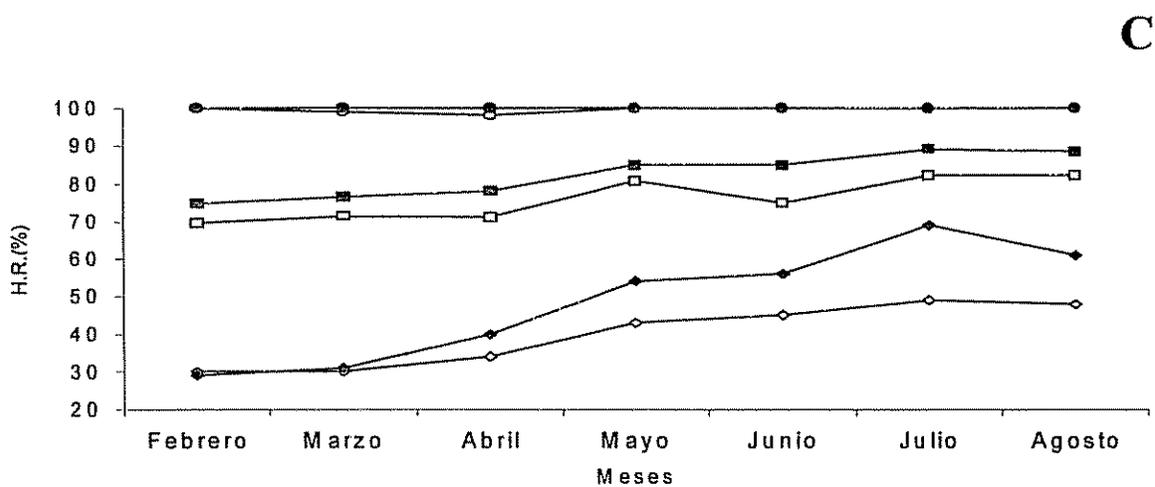
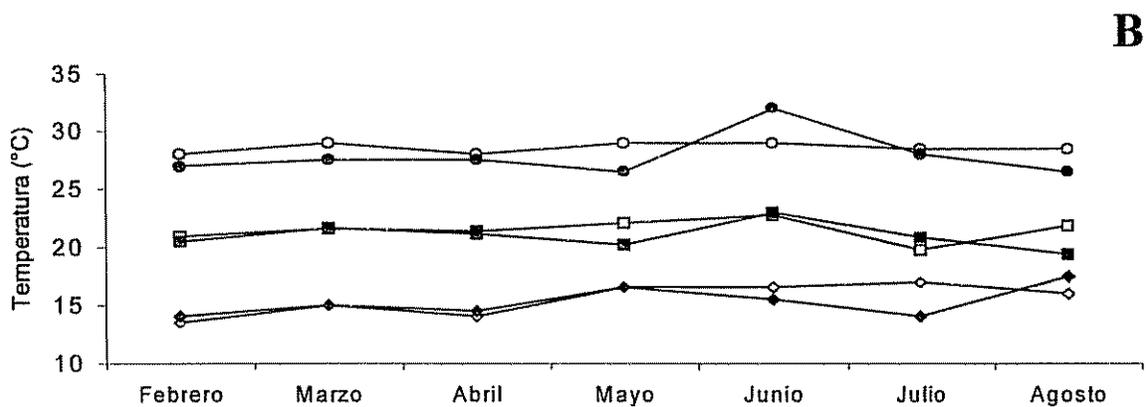
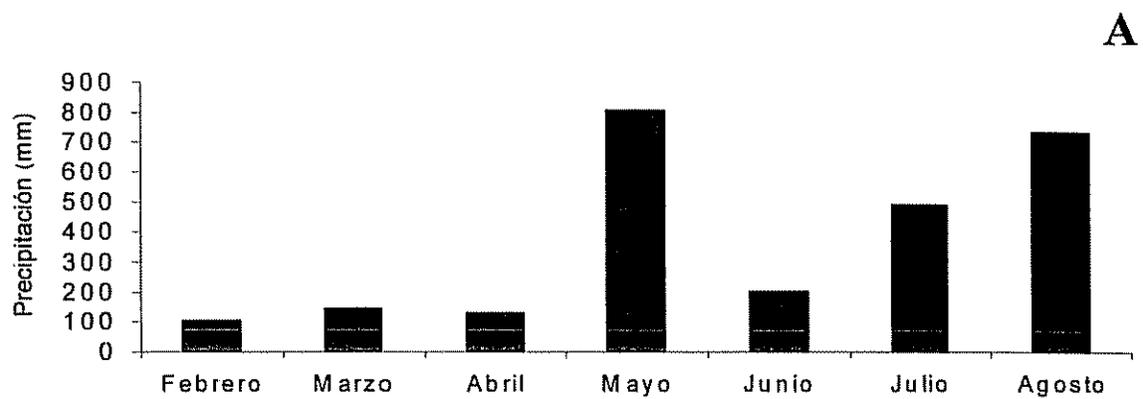
Especie	Var. Catimor		Var. Caturra		Total	%
	Sol	Sombra	Sol	Sombra		
<i>S. geminata</i>	10780	3149	2265	375	16569	78,91
<i>P. radoszkowskii</i>	471	432	831	1660	3394	16,16
<i>C. curvispinosa</i>	274	1	25	0	300	1,42
<i>P. cocciphaga</i>	60	150	32	20	262	1,24
<i>S. picea</i>	12	27	48	108	195	0,93
<i>W. auropunctata</i>	13	38	71	12	134	0,63
Otras morfoespecies (22)		105		38	143	0,68
Total		15512		5485	20997	100

Por su parte en la var. Caturra, la humedad relativa en condiciones de sol fue significativa para la regresión lineal ( $p < 0,05$ ). En esta relación, su población disminuyó conforme aumentó la humedad, aunque a 83% HR los números poblacionales se tornaron negativos; por ejemplo, al 30% HR, la población correspondería a 2.683 individuos, mientras que al 80% HR sería de apenas 175 individuos. Además, para esta relación también hubo significancia en el modelo cuadrático ( $p < 0,05$ ), aunque los parámetros no mostraron significancia. Para la variable temperatura en condiciones de sombra se presentó significancia para el modelo cuadrático ( $p < 0,05$ ), y la población decreció a medida que la temperatura aumentó, pero a partir de los 25°C la tendencia se invirtió. Por ejemplo, a 10°C la población sería de 9.857 individuos, a 25°C de 279 individuos y a 40°C de 18.481 individuos. Además, para esta relación también hubo significancia en el modelo cúbico ( $p < 0,05$ ), aunque los parámetros no tuvieron significancia.

Para *P. radoszkowskii* en la var. Catimor hubo significancia para la temperatura, en condiciones de sombra, para el modelo cuadrático ( $p < 0,05$ ), el cual tuvo una tendencia poblacional decreciente a medida que aumentó la temperatura, pero se invirtió a partir de los 25°C. Por ejemplo, a las temperaturas de 10, 25 y 30°C, la población sería de 7.939, 209 y 2.522 individuos, respectivamente. Además, se presentó alta significancia para el modelo cúbico ( $p < 0,01$ ), aunque los parámetros no tuvieron significancia.

Por su parte, en var. Caturra, la humedad relativa en condiciones de sol fue significativa para la regresión cuadrática ( $p < 0,05$ ). En esta relación, la población disminuyó conforme aumentó la humedad, aunque a 80% HR la tendencia se invirtió; por ejemplo, al 30% HR, la población correspondería a 7.042 individuos, mientras que al 80% HR sería de apenas 138 individuos y al 100% sería de 1.236 individuos.

Finalmente, para *C. curvispinosa* en la var. Catimor, la humedad relativa en condiciones de sol fue significativa para la regresión cuadrática ( $p < 0,05$ ). Esta relación fue creciente hasta el 78% HR, pero a partir de ese valor la tendencia se invirtió. Solamente entre 71-86% HR los



	mínimo	◇		mínimo	◆
SOL	máximo	□	SOMBRA	máximo	■
	promedio	○		promedio	●

Figura 1. Valores mensuales de precipitación (A), temperatura (B) y humedad relativa (C) en cafetales con las variedades Caturra y Catimor. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica.

Cuadro 7. Relaciones de significancia estadística entre los recuentos mensuales del número de individuos de tres especies de hormigas y los valores promedio de tres variables climáticas, durante el período de estudio. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.

Especie	Variedad	Grado luz	Temperatura	Humedad	Precipitación
<i>S. geminata</i>	Catimor	Sol	NS	NS	NS
		Sombra	NS	NS	NS
	Caturra	Sol	NS	NS	NS
		Sombra	*	NS	NS
<i>P. radoszkowskii</i>	Catimor	Sol	NS	NS	NS
		Sombra	NS	NS	NS
	Caturra	Sol	NS	NS	NS
		Sombra	NS	NS	NS
<i>C. curvispinosa</i>	Catimor	Sol	NS	NS	NS
		Sombra	NS	NS	NS
	Caturra	Sol	NS	NS	NS
		Sombra	NS	NS	NS

Grado de luz = transecto en sol (Sol), transecto en sombra (Sombra)

Nivel: no significativo (NS); significativo (\*) ( $p < 0,05$ ); altamente significativo (\*\*) ( $p < 0,01$ ).

valores de esta regresión fueron positivos; por ejemplo, al 70% HR, la población correspondería a ocho individuos, mientras que al 80% HR sería de 71 individuos y al 86% de dos individuos.

#### **4.5. Efecto de los árboles de sombra sobre la distribución espacio-temporal de hormigas**

El efecto de las condiciones microclimáticas presentes en el gradiente de sol-sombra sobre la distribución y abundancia de las especies de hormigas, no se percibió de manera equivalente para las tres especies.

En el caso de *S. geminata*, sus poblaciones fueron mucho más altas en la parcela con la var. Catimor que en la otra (Fig. 2, Anexos 7, 8). En ella, no mostró un patrón de abundancia congruente en ninguno de los gradientes, aunque sí tendió a perder importancia conforme avanzó el estudio (Fig. 2A). Inicialmente (febrero-marzo) fue más abundante en la subparcela SOP, y después en la SOL, por los siguientes tres meses (abril-junio). En los dos meses finales lo fue en SOM, aunque en esta parcela había sido abundante en marzo.

Por su parte, en la parcela con la var. Caturra fue mucho más abundante en SOL desde el principio (febrero-mayo) (Fig. 2B); hacia el final del estudio (agosto), solamente apareció en SOP.

Al segregar los datos según el sitio dentro de cada parcela, en la parcela con la var. Catimor, *S. geminata* abundó más en el suelo durante los primeros cuatro meses de estudio (febrero-mayo) (Fig. 3A), pero posteriormente tendió a preferir los arbustos, aunque el contraste entre sitios no fue tan fuerte como en los primeros cuatro meses. En la var. Caturra, el patrón no fue tan definido, pues prefirió claramente el arbusto una vez (febrero) y levemente otra vez (mayo y junio), mientras que en los demás meses prefirió el suelo (Fig. 3B).

Analizando con mayor detalle el efecto de las diferentes variables estudiadas, en la subparcela con la var. Catimor las poblaciones de *S. geminata* no mostraron diferencias entre gradientes (variable grado de luz) dependientes de la fecha, excepto en mayo, cuando hubo preferencia por

los niveles SOL y SOP ( $p < 0,01$ ) (Cuadro 10). Tampoco hubo diferencias para la variable sitio, excepto en febrero ( $p < 0,05$ ), cuando hubo preferencia por el suelo. Finalmente, tampoco las hubo para la variable transecto, excepto en marzo ( $p < 0,05$ ) cuando prefirió los transectos A y B igualmente. Asimismo, la única interacción significativa fue transecto/grado de luz, y solamente en agosto ( $p < 0,01$ ) cuando prefirió el nivel SMP en el transecto D.

Para la subparcela con la var. Caturra, las poblaciones de *S. geminata* nunca mostraron diferencias entre gradientes para factores individuales ( $p > 0,05$ ) (Cuadro 10). Las únicas diferencias se detectaron para la interacción transecto/grado de luz, una vez en abril ( $p < 0,05$ ) y la otra en mayo ( $p < 0,01$ ). En ambos casos el mayor promedio se obtuvo en el nivel SOL, pero el primero correspondió a los transectos A y B, mientras que en el segundo correspondió al transecto A.

Ahora bien, al analizar el número de individuos de *S. geminata* como un consolidado para todos los meses, en la subparcela con la var. Catimor hubo diferencias para el gradiente de luz, el sitio y el transecto, por separado ( $p < 0,05$ ), pero no para sus interacciones (Cuadro 10). Para el primero, hubo preferencia por el nivel SOP, el cual no difirió de los niveles SOL y SMP ( $p > 0,05$ ), pero sí de SOM ( $p < 0,05$ ). Asimismo, para el sitio hubo diferencias ( $p < 0,05$ ), con preferencia por el suelo. Finalmente, también las hubo entre transectos ( $p < 0,05$ ), con preferencia por el A en relación con C y D ( $p < 0,05$ ), pero igual a los transectos B, E y F ( $p > 0,05$ ).

Para la subparcela con la var. Caturra hubo diferencias para el gradiente de sombra y el transecto ( $p < 0,05$ ), pero no para la interacción (Cuadro 11). Para el primero hubo preferencia por el nivel SOL, el cual no difirió de los niveles SOP y SOM ( $p > 0,05$ ), pero sí de SMP ( $p < 0,05$ ). Además hubo diferencias para el transecto ( $p < 0,05$ ), con preferencia por el A en relación con B, D y F ( $p < 0,05$ ), pero igual ( $p > 0,05$ ) a los transectos C y E.

Por su parte, *P. radoszkowskii* mostró valores poblacionales similares en ambas parcelas (Fig. 4, Anexos 7, 8). En la parcela con la var. Catimor, inicialmente no hubo un patrón claro de preferencia, y las mayores poblaciones se alternaron entre los gradientes SMP (febrero), SOP

(marzo) y SOM (abril) (Fig. 4A); sin embargo, para el resto del año (mayo-agosto) prefirió el gradiente SOL. Por el contrario, en la parcela con la var. Caturra predominó en el gradiente SMP, con excepción de marzo, cuando lo hizo en SOL (Fig. 4B).

Cuando se analizan datos según el sitio dentro de las subparcelas, en la subparcela con la var. Catimor, *P. radoszkowskii* no mostró preferencia por un sitio en particular de modo que su mayor abundancia se registró en el arbusto en los meses iniciales (febrero) y finales (junio-agosto), y en el suelo en los restantes meses (marzo-mayo) (Fig. 5A). En cambio, en la var. Caturra prefirió el arbusto, excepto en abril y agosto (Fig. 5B).

Al considerar el efecto de las diferentes variables estudiadas, en la parcela con la var. Catimor las poblaciones de *P. radoszkowskii* no mostraron diferencias para ningún factor individual ni para sus interacciones ( $p > 0,05$ ) (Cuadro 10). En cambio, en la otra parcela (var. Caturra) sí las hubo. Así, las poblaciones no mostraron diferencias entre gradientes (variable sombra) en relación con la fecha, excepto en julio y agosto, cuando hubo preferencia por el nivel SMP ( $p < 0,05$ ) (Cuadro 11). Asimismo, hubo varias interacciones significativas. En un caso fue para la interacción grado de luz/sitio, en abril ( $p < 0,05$ ), con preferencia por el suelo para los niveles SMP y SOM. En el otro caso, en junio y agosto las hubo para la interacción transecto/sombra ( $p < 0,05$ ), con los mayores valores para SMP en el transecto E.

Al analizar el número de individuos de *P. radoszkowskii* como un consolidado para todos los meses, en la subparcela con la var. Catimor no hubo diferencias para ningún factor por separado ni para sus interacciones ( $p < 0,05$ ), pero para la var. Caturra las hubo para la interacción transecto/sombra ( $p < 0,05$ ), con el mayor valor para el nivel SMP en el transecto E (Cuadro 12).

Finalmente, a pesar de sus bajos números, *C. curvispinosa* fue más abundante en la parcela con la var. Catimor, mientras que en la var. Caturra se capturó solamente una vez (Fig. 6, Anexos 7, 8). En la primera apareció únicamente en las subparcelas SOL y SOP (Fig. 6A) y en la segunda en la subparcela SOL (Fig. 6B). En cuanto al sitio, en la primera parcela siempre prefirió el tronco (Fig. 7A), al igual que sucedió en la segunda, la única vez que fue detectada (Fig. 7B).

Cuadro 8. Relaciones de significancia estadística entre los recuentos mensuales del número de individuos de tres especies de hormigas y los valores promedio de tres variables climáticas, durante el período de estudio, según tres modelos estadísticos de regresión. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.

Especie	Variedad	Grado	Precipitación			Temperatura			Humedad		
			Lin	Cuad	Cúb	Lin	Cuad	Cúb	Lin	Cuad	Cúb
<i>S. geminata</i>	Catimor	luz	NS	NS	NS	*	*	*	NS	NS	NS
		Sol	NS	NS	NS	*	*	*	NS	NS	NS
		Sombra	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
<i>P. radoszkowskai</i>	Catimor	Sol	NS	NS	NS	NS	*	*	NS	NS	NS
		Sombra	NS	NS	NS	NS	*	*	NS	NS	NS
		Sol	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
<i>C. curvispinosa</i>	Catimor	Sol	NS	NS	NS	NS	*	**	NS	NS	NS
		Sombra	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	NS
		Sol	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	NS
<i>C. curvispinosa</i>	Caturra	Sol	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
		Sombra	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
		Sol	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
<i>C. curvispinosa</i>	Caturra	Sol	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
		Sombra	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
		Sol	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

Grado de luz = transecto en sol (Sol), transecto en sombra (Sombra)

Modelo estadístico: lineal (Lin), cuadrático (Cuad), cúbico (Cúb)

Nivel: no significativo (NS); significativo (\*) ( $p < 0,05$ ); altamente significativo (\*\*) ( $p < 0,01$ ).

Cuadro 9. Ecuaciones de regresión y significancia estadística para la relación entre los recuentos mensuales del número de individuos de tres especies de hormigas y los valores promedio de tres variables climáticas, durante el período de estudio. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.

	Grado luz	Variable climática	Ecuación			
			Intercepto	Lineal	Cuadrático	Cúbico
<i>S. geminata</i>						
Catimor	Sol	Precipitación	NS	NS	NS	NS
		Temperatura	47.279 *	-2.086,61 *	NS	NS
	Sombra	Humedad	NS	NS	NS	NS
		Precipitación	NS	NS	NS	NS
Caturra	Sol	Temperatura	NS	NS	NS	NS
		Humedad	NS	NS	NS	NS
	Sombra	Precipitación	NS	NS	NS	NS
		Temperatura	NS	NS	NS	NS
Catimor	Sol	Humedad	4.187,98 **	-50,15 **	NS	NS
		Precipitación	NS	NS	NS	NS
	Sombra	Temperatura	31.677,29 *	-2799.30 *	61.73 *	NS
		Humedad	NS	NS	NS	NS

Continuación

	Grado luz	Variable climática	Intercepto	Ecuación		
				Lineal	Cuadrático	Cúbico
<i>P. radoszkowskii</i>						
Catimor	Sol	Precipitación	NS	NS	NS	NS
		Temperatura	NS	NS	NS	NS
	Sombra	Humedad	NS	NS	NS	NS
		Precipitación	NS	NS	NS	NS
Caturra	Sol	Temperatura	25.318,40 *	2.226,87 *	48,90 *	NS
		Humedad	NS	NS	NS	NS
		Precipitación	NS	NS	NS	NS
	Sombra	Temperatura	NS	NS	NS	NS
		Humedad	NS	NS	NS	NS
		Precipitación	NS	NS	NS	NS
		Temperatura	NS	NS	NS	NS
		Humedad	17.800,60 *	-441,30 *	2,75 *	NS

Continuación

	Grado luz	Variable Climática	Ecuación			
			Intercepto	Lineal	Cuadrático	Cúbico
<i>C. curvispinosa</i>						
Catimor	Sol	Precipitación	NS	NS	NS	NS
		Temperatura	NS	NS	NS	NS
Sombra	Sol	Humedad	-7,502,48	193,70	-1,35	NS
		Precipitación	NS	NS	NS	NS
		Temperatura	NS	NS	NS	NS
Caturra	Sol	Humedad	NS	NS	NS	NS
		Precipitación	NS	NS	NS	NS
		Temperatura	NS	NS	NS	NS
Sombra	Sol	Humedad	NS	NS	NS	NS
		Precipitación	NS	NS	NS	NS
		Temperatura	NS	NS	NS	NS
Sombra	Sol	Humedad	NS	NS	NS	NS
		Precipitación	NS	NS	NS	NS
		Temperatura	NS	NS	NS	NS

Grado de luz = transecto en sol (Sol), transecto en sombra (Sombra)

Nivel: No significativo (NS); significativo (\*) (p < 0,05); altamente significativo (\*\*) (p < 0,01).

Cuadro 10. Relaciones de significancia estadística entre los recuentos mensuales del número de individuos de tres especies de hormigas y cuatro grados de luz, dos sitios de muestreo y sus interacciones, en la parcela de café sembrada con la var. Catimor, durante el período de estudio. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.

Especie	Mes	Grado luz	Sitio	Transecto	Luz/ sitio	Transecto/ Luz
<i>S. geminata</i>	Febrero	NS	*	NS	NS	NS
	Marzo	NS	NS	*	NS	NS
	Abril	NS	NS	NS	NS	NS
	Mayo	**	NS	NS	NS	NS
	Junio	NS	NS	NS	NS	NS
	Julio	NS	NS	NS	NS	NS
	Agosto	NS	NS	NS	NS	**
	<i>P. radoszkowskii</i>	Febrero	NS	NS	NS	NS
Marzo		NS	NS	NS	NS	NS
Abril		NS	NS	NS	NS	NS
Mayo		NS	NS	NS	NS	NS
Junio		NS	NS	NS	NS	NS
Julio		NS	NS	NS	NS	NS
Agosto		NS	NS	NS	NS	NS
<i>C. curvispinosa</i>		Febrero	NS	NS	NS	NS
	Marzo	NS	NS	NS	NS	NS
	Abril	NS	NS	NS	NS	NS
	Mayo	NS	NS	NS	NS	NS
	Junio	NS	NS	NS	NS	NS
	Julio	NS	NS	NS	NS	NS
	Agosto	NS	NS	NS	NS	NS

Grado de luz = transecto en sol (Sol), transecto en sombra (Sombra)

Nivel: No significativo (NS); significativo (\*) ( $p < 0,05$ ); y altamente significativo (\*\*) ( $p < 0,01$ ).

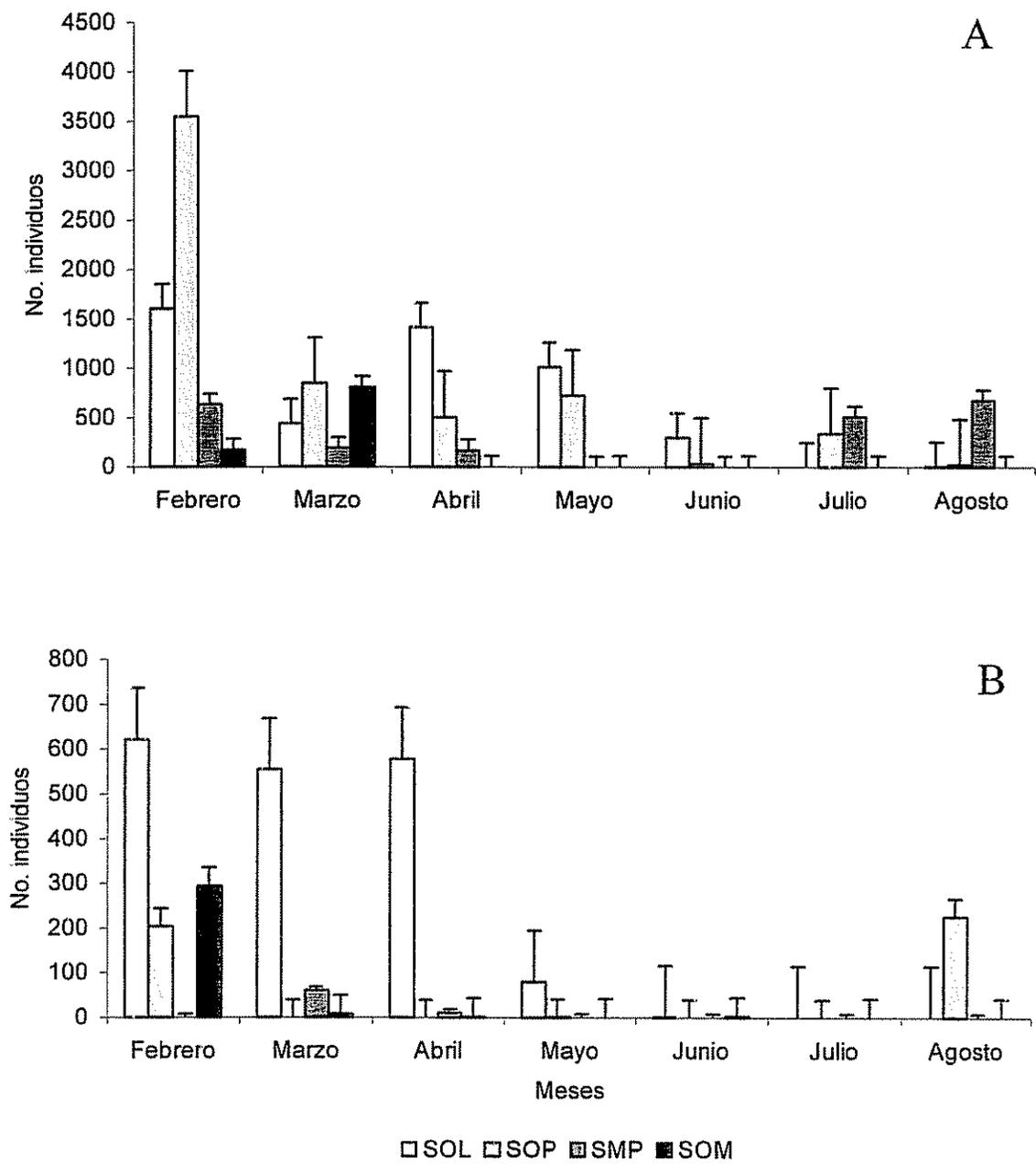


Figura 2. Número de individuos de *S. geminata* capturados en un gradiente de sol- sombra en cafetales con las variedades Catimor (A) y Caturra (B). Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.

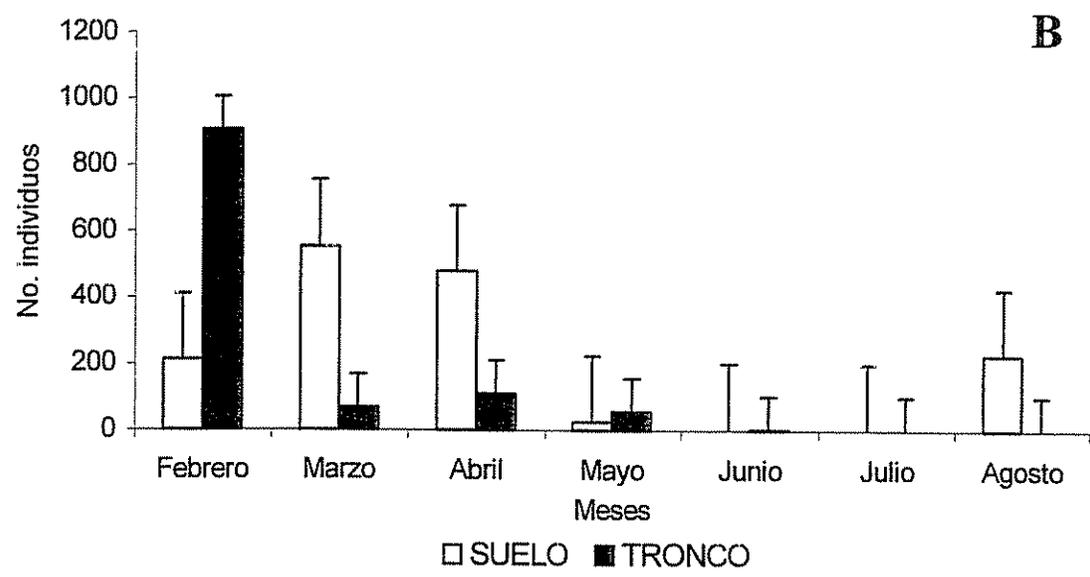
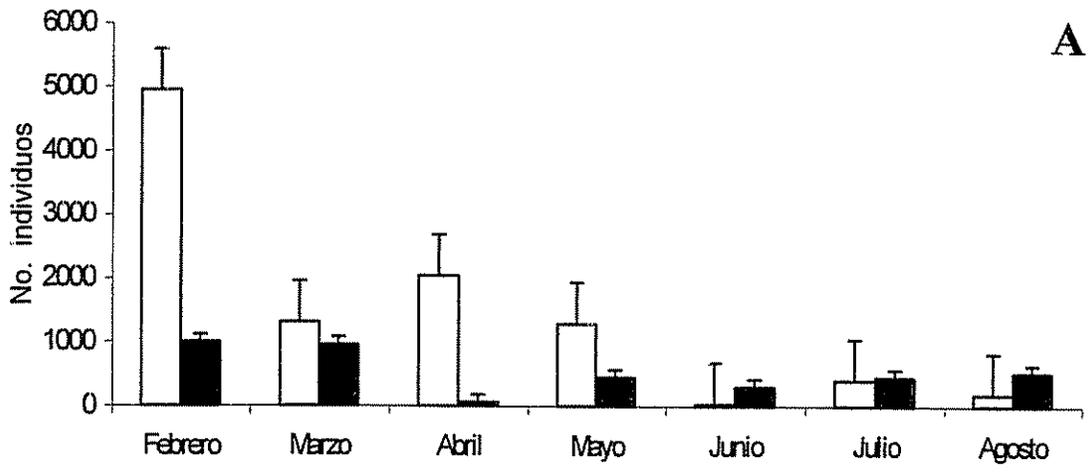


Figura 3. Número de individuos de *S. geminata* capturados en dos sitios de cafetales con las variedades Catimor (A) y Caturra (B). Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.

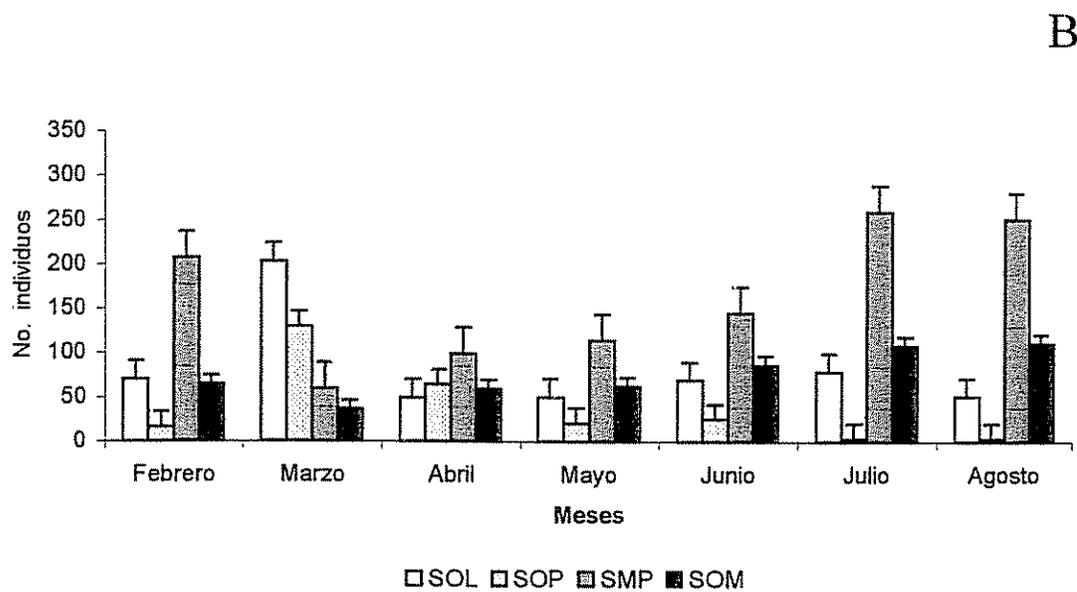
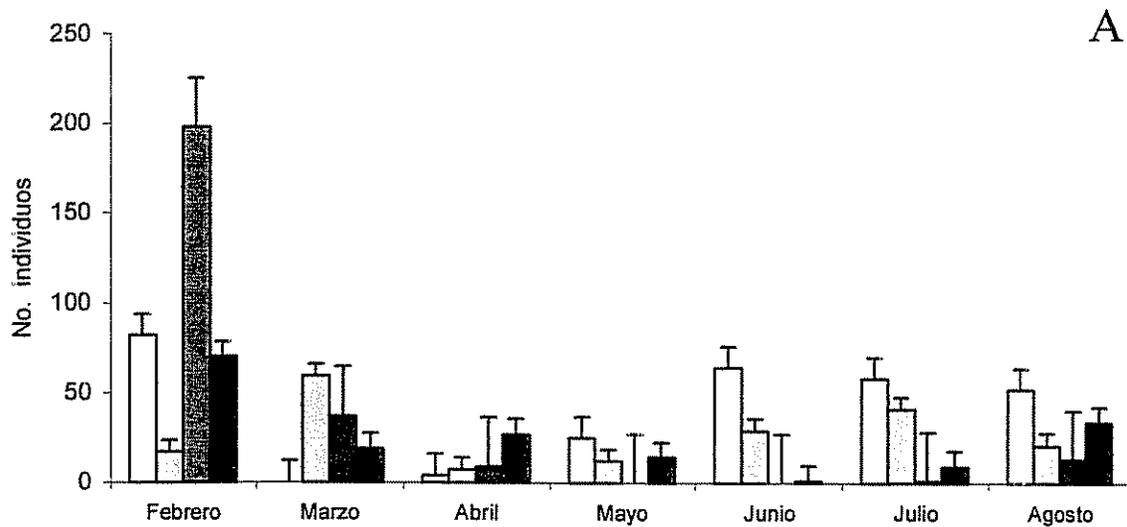


Figura 4. Número de individuos de *P. radoszkowskii* capturados en un gradiente de sol-sombra en cafetales con las variedades Catimor (A) y Caturra (B). Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002

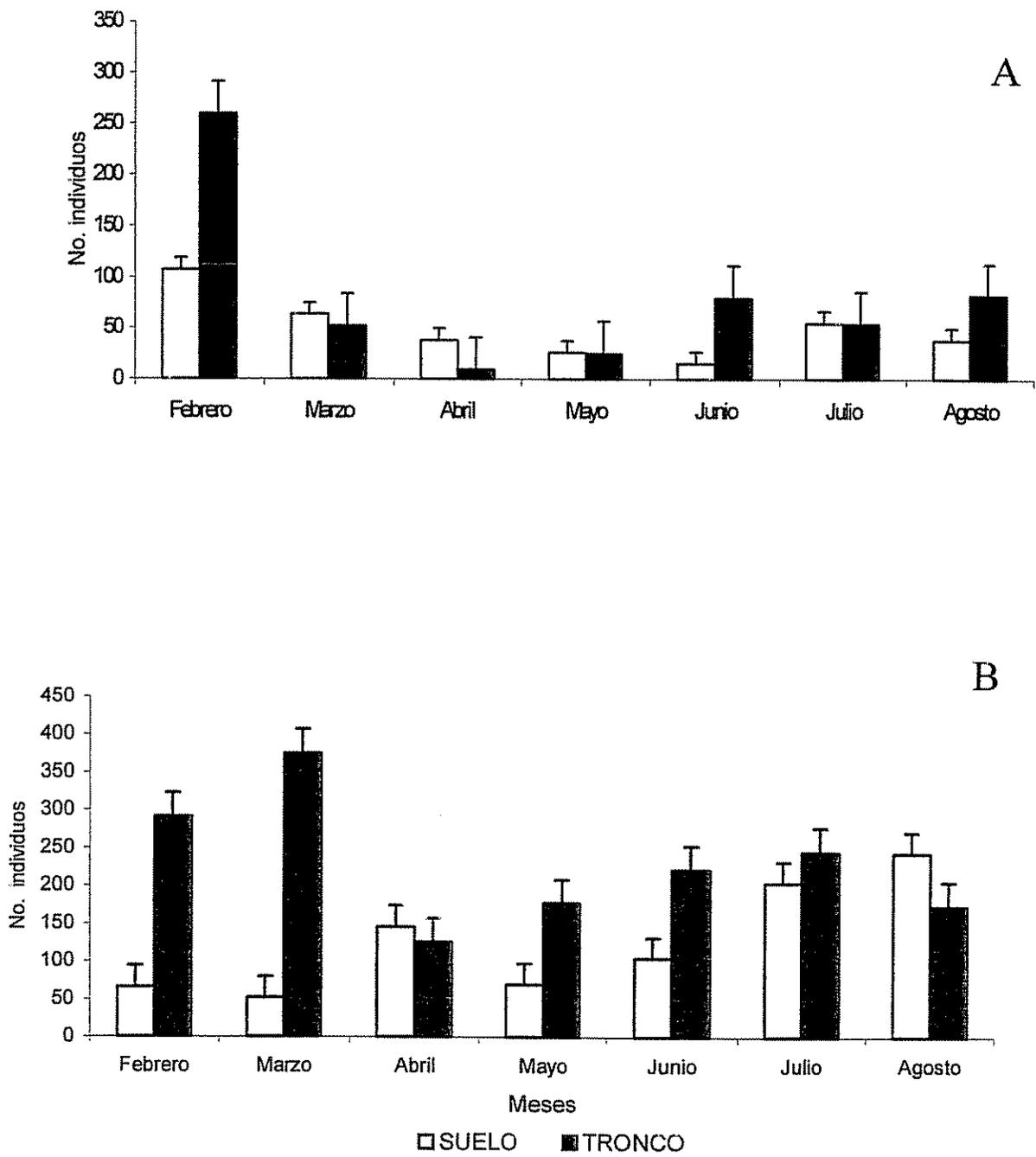


Figura 5. Número de individuos de *P. radoszkowskii* capturados en dos sitios de cafetales con las variedades Catimor (A) y Caturra (B). Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.

Al valorar el efecto de las diferentes variables estudiadas, en ninguna de las dos parcelas las poblaciones de *C. curvispinosa* mostraron diferencias para ningún factor individual ni para sus interacciones ( $p > 0,05$ ) (Cuadros 10, 11). No obstante, al considerar el número de individuos como un consolidado para todos los meses, en la subparcela con la var. Caturra no hubo diferencias para ningún factor por separado ni para sus interacciones ( $p < 0,05$ ), pero sí las hubo para la var. Catimor, para el factor sitio ( $p < 0,05$ ), a favor del arbusto (Cuadro 12).

#### 4.6. Relación entre las poblaciones de hormigas presentes en los arbustos de café y en los árboles de sombra

*C. curvispinosa* no apareció en los muestreos realizados en el poró, por lo que sus tendencias no se pudieron analizar. Por el contrario, *S. geminata* apareció en números altos, y *P. radoszkowskii* tuvo valores poblaciones bajos.

De hecho, *S. geminata* fue la especie que predominó en los muestreos realizados en el poró (*E. poeppigiana*) tanto a nivel del suelo y del tronco del árbol (Cuadro 13), con un total de 2.558 individuos. Nuevamente, tuvo una población mucho mayor en la var. Catimor que en la var. Caturra (1.950 vs. 608). En ella, siempre prefirió el suelo en vez del árbol, aunque en la var. Caturra prefirió el árbol en dos meses (abril y julio). Esta especie tuvo una correlación entre poblaciones muestreadas en el árbol de poró y poblaciones muestreadas en los arbustos de café de 0,32 para la var. Catimor y 0,35 para la var. Caturra, las que no fueron significativas.

*P. radoszkowskii* alcanzó una población levemente mayor en la var. Caturra que en la var. Catimor (100 vs. 86). En cuanto al sitio en la parcela con var. Catimor solamente prefirió el árbol en mayo y en la var. Caturra en el mes de julio. Pero en el resto de los muestreos su preferencia fue hacia el suelo. La mayor correlación entre poblaciones muestreadas en el árbol de poró y poblaciones muestreadas en los arbustos de café se detectó para *P. radoszkowskii* (0,61) en la var. Caturra, aunque ésta no fue significativa ( $p > 0,05$ ), en contraste, su correlación en la var. Catimor fue la más baja encontrada (0,13).

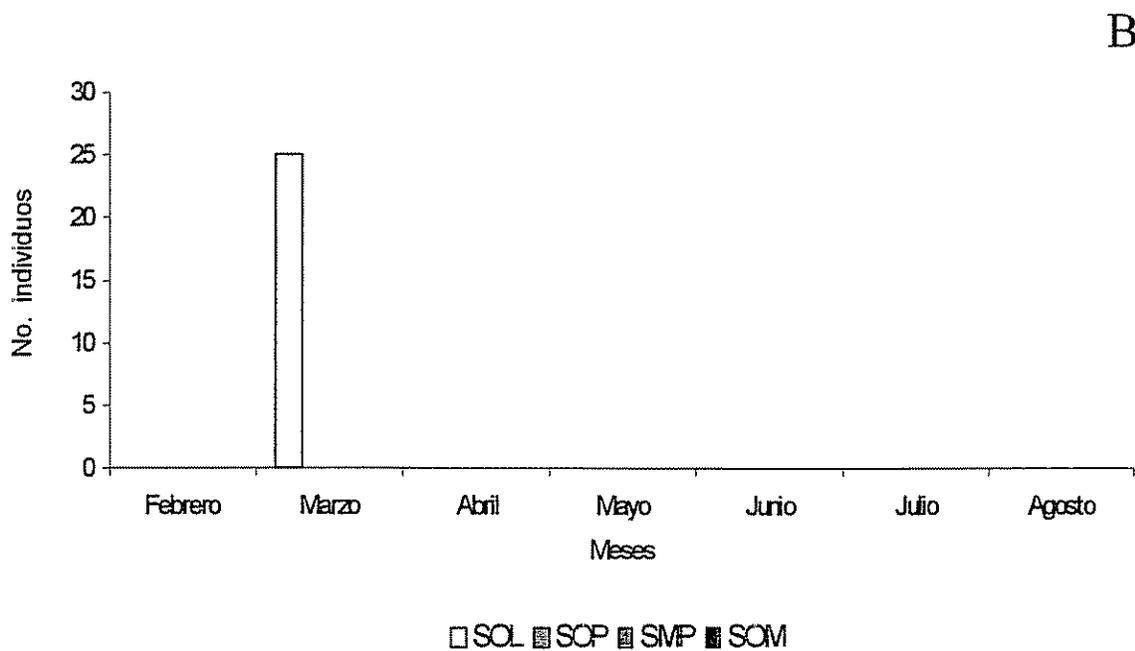
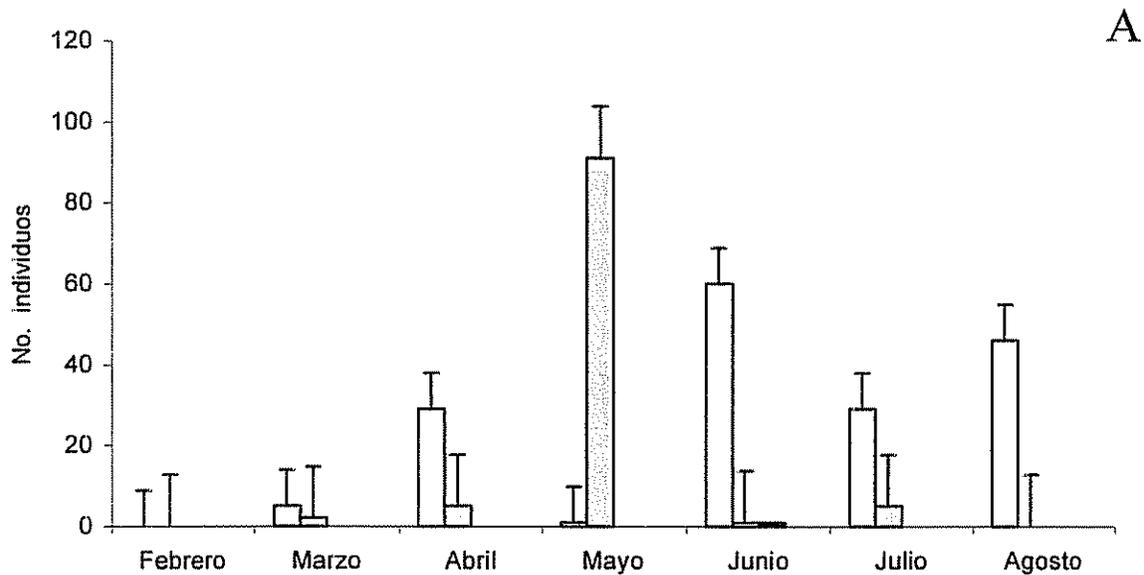


Figura 6. Número de individuos de *C. curvispinosa* capturados en un gradiente de sol-sombra en cafetales con las variedades Catimor (A) y Caturra (B). Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.

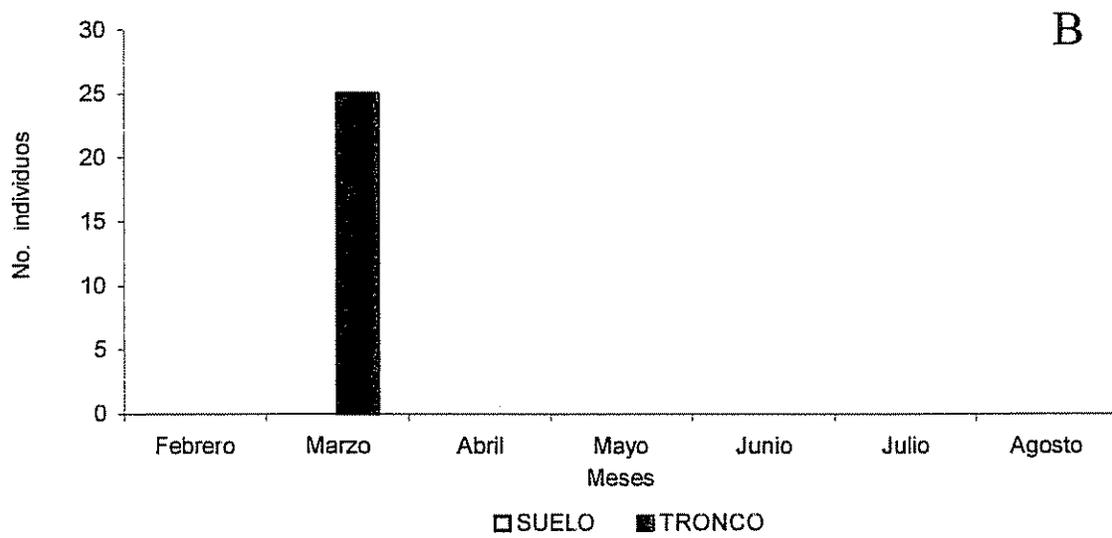
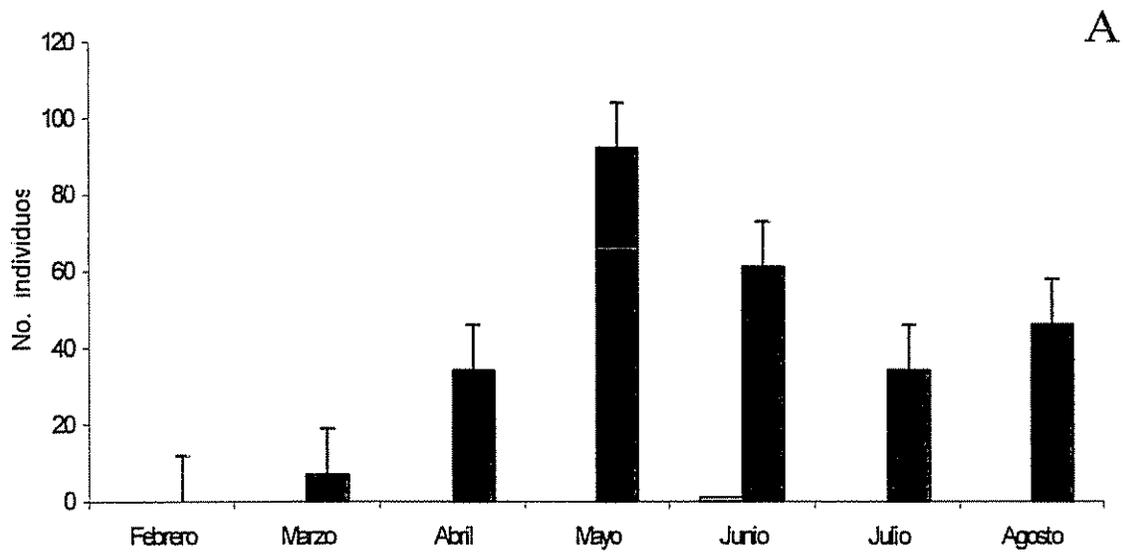


Figura 7. Número de individuos de *C. curvispinosa* capturados en dos sitios de cafetales con las variedades Catimor (A) y Caturra (B). Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.

*P. cocciphaga* y *S. picea* ocuparon la segunda y tercera posiciones, con 244 y 219 individuos, respectivamente (Cuadro 14), superando a *P. radoszkowskii*, con apenas 186. En este caso, en los árboles de poró hubo un cambio en la dominancia de especies, reemplazando *P. cocciphaga* y *S. picea* a *P. radoszkowskii* en el orden de abundancia.

A pesar de sus altas poblaciones en los árboles de poró, las poblaciones de *P. cocciphaga* y *S. picea* encontradas allí, no presentaron tampoco correlaciones significativas con las poblaciones encontradas en los arbustos de café.

Cuadro 11. Relaciones de significancia estadística entre los recuentos mensuales del número de individuos de tres especies de hormigas y cuatro grados de luz, dos sitios de muestreo y sus interacciones, en la parcela de café sembrada con la var. Caturra, durante el período de estudio. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.

Especie	Mes	Grado luz	Sitio	Transecto	Luz/ Sitio	Transecto/ Luz
<i>S. geminata</i>	Febrero	NS	NS	NS	NS	NS
	Marzo	NS	NS	NS	NS	NS
	Abril	NS	NS	NS	NS	*
	Mayo	NS	NS	NS	NS	**
	Junio	NS	NS	NS	NS	NS
	Julio	NS	NS	NS	NS	NS
	Agosto	NS	NS	NS	NS	NS
<i>P. radoszkowskii</i>	Febrero	NS	NS	NS	NS	NS
	Marzo	NS	NS	NS	NS	NS
	Abril	NS	NS	NS	*	NS
	Mayo	NS	NS	NS	NS	NS
	Junio	NS	NS	NS	NS	*
	Julio	*	NS	NS	NS	NS
	Agosto	*	NS	NS	NS	*
<i>C. curvispinosa</i>	Febrero	NS	NS	NS	NS	NS
	Marzo	NS	NS	NS	NS	NS
	Abril	NS	NS	NS	NS	NS
	Mayo	NS	NS	NS	NS	NS
	Junio	NS	NS	NS	NS	NS
	Julio	NS	NS	NS	NS	NS
	Agosto	NS	NS	NS	NS	NS

Grado de luz = transecto en sol (Sol), transecto en sombra (Sombra)

Nivel: No significativo (NS); significativo (\*) ( $p < 0,05$ ); y altamente significativo (\*\*) ( $p < 0,01$ ).

Cuadro 12. Relaciones de significancia estadística entre los recuentos totales (durante el período de estudio) del número de individuos de tres especies de hormigas y cuatro grados de luz, dos sitios de muestreo y sus interacciones, según la variedad de café. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.

	Grado luz	Sítio	Transecto	Luz/ Sitio	Transecto/ Luz
Catimor					
<i>S. geminata</i>	*	*	*	NS	NS
<i>P. radoszkowskii</i>	NS	NS	NS	NS	NS
<i>C. curvispinosa</i>	NS	*	NS	NS	NS
Caturra					
<i>S. geminata</i>	*	NS	*	NS	NS
<i>P. radoszkowskii</i>	NS	NS	NS	NS	*
<i>C. curvispinosa</i>	NS	NS	NS	NS	NS

Grado de luz = transecto en sol (Sol), transecto en sombra (Sombra)

Nivel: No significativo (NS); significativo (\*) ( $p < 0,05$ ); y altamente significativo (\*\*) ( $p < 0,01$ ).

Cuadro 13. Número de individuos de *S. geminata* y *P. radoszkowskii* en los muestreos realizados en los árboles de poró y en el suelo contiguo, en dos subparcelas de sombra con las var. Catimor y Caturra. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.

Mes	Catimor					Caturra				
	<i>S. geminata</i>		<i>P. radoszkowskii</i>		Total	<i>S. geminata</i>		<i>P. radoszkowskii</i>		Total
	S	T	S	T		S	T	S	T	
Febrero	959	122	15	0	1096	0	0	2	0	2
Marzo	0	0	12	0	12	0	0	6	0	6
Abril	52	0	8	0	60	0	4	14	0	18
Mayo	0	0	2	3	5	355	0	1	0	356
Junio	241	0	3	0	244	0	0	13	0	13
Julio	510	0	30	0	540	0	7	13	36	56
Agosto	66	0	12	1	79	229	12	14	1	256
Total	1828	122	82	4	2036	584	24	63	37	707

S: suelo; T: tronco

Cuadro 14. Número de individuos de *P. cocciphaga* y *S. picea* en los muestreos realizados en los árboles de poró localizados en dos subparcelas de sombra con las var. Catimor y Caturra. Santa Rosa de Turrialba, Costa Rica. 2002.

Mes	Catimor		Caturra	
	<i>P. cocciphaga</i>	<i>S. picea</i>	<i>P. cocciphaga</i>	<i>S. picea</i>
Febrero	18	22	16	46
Marzo	2	10	2	6
Abril	56	8	0	0
Mayo	18	4	25	50
Junio	26	10	1	37
Julio	4	6	37	6
Agosto	0	7	39	7
Total	124	67	120	152

## 5. DISCUSION

Todas las especies de hormigas evaluadas causaron depredación en al menos un estadio de *H. grandella* y de *H. hampei*. Esto confirma que, a pesar de sus hábitos generalistas en cuanto a alimentación (Hölldobler y Wilson 1990, Longino y Hanson 1995), ellas pueden depredar a especies de insectos herbívoros y podrían ser útiles en programas de manejo integrado de plagas (MIP) de importancia forestal o agrícola, como *H. grandella* y *H. hampei*.

Sin embargo, su efecto fue mucho más perceptible en los experimentos más simples y artificiales. Para todas las especies, los niveles de depredación fueron mayores en los experimentos de laboratorio (aparato de escogencia) que en los de campo. Por ejemplo, *S. geminata* causó niveles de depredación de 80-100% sobre *H. grandella* y de 70-100% sobre *H. hampei*, dependiendo del estadio; esos valores correspondieron a 2,5-92% y 75-100% para *P. radoszkowskii*, y a 0-92% y 0-100% para *Crematogaster* spp., respectivamente. Asimismo, en el testigo (larvas de la mosca *A. sriata*), los valores fueron de 0-100%, dependiendo de la especie de hormiga.

En los otros experimentos, los niveles de depredación promedio no superaron el 50% en ningún caso. Para *S. geminata*, los mayores valores promedio de depredación sobre cada plaga fueron de 35,6%, con un ámbito de 0-100%, sobre huevos de *H. grandella* y nulo sobre los estadios de *H. hampei*. Por su parte, para *P. radoszkowskii* dichos valores fueron de 2%, con un ámbito de 0-20%, sobre huevos de *H. grandella*, así como de 12%, con un ámbito de 0-67%, sobre huevos de *H. hampei*. Para *Crematogaster* spp. fueron de 6,7% sobre larvas de *H. grandella*, con un ámbito de 0-40%, y de 8%, con un ámbito de 0-31%, sobre huevos de *H. hampei*.

Estos resultados sugieren que ellas actuaron como depredadoras de manera forzada y artificial, porque las presas ofrecidas eran el único recurso disponible. Pero, en realidad, esto no es cierto, pues ellas depredaron a sus presas en los dos tipos de experimentos realizados. De hecho, se ha documentado que en condiciones naturales varias de las especies de hormigas evaluadas pueden actuar como depredadoras.

Por ejemplo, a pesar de ser considerada una hormiga cosechadora de semillas (Longino y Hanson 1995, Torres 1990, Trabanino 1999), *S. geminata* puede ser tan granívora como entomófaga, pues ataca y come casi todo lo que encuentra (Wheeler 1965). De hecho, dicha especie comúnmente depreda a insectos de importancia como plagas agrícolas, tales como *Spodoptera frugiperda* (Lastres *et al.* 1990, Perfecto 1991, Perfecto y Sediles 1992), *Agrotis* sp., *Listronotus* sp. (Lastres *et al.* 1990), *Diabrotica adelpha* y *D. balteata* (Risch 1981), *Anthonomus grandis* (Sturm *et al.* 1990), *Dalbulus maidis* (Perfecto 1990, Perfecto y Sediles 1992) y *Ceratitidis capitata* (Eskafi y Kolbe 1990).

Asimismo, *P. radoszkowskii* cuyos congéneres se caracterizan por anidar en la hojarasca y ser cosechadoras de semillas (Levey *et al.* 1993), también depreda a *S. frugiperda* (Perfecto 1990). Por su parte, *Crematogaster* spp. Pueden atacar a *Leptopharsa gibbicarina* (Montañez *et al.* 1998) y a *H. hampei* (Bennassi 1995).

Esto es congruente con lo planteado por Way y Khoo (1992), quienes consideran que aunque muchas especies de hormigas son depredadoras generalistas, pueden ser importantes agentes de control biológico, como sucede con *Oecophylla smaragdina*, *O. longinoda*, *Dolichoderus thoracicus*, *Formica rufa*, *Azteca* sp., *Wasmania auropunctata*, *Anoplolepis* sp. y *Solenopsis* sp. Perfecto y Castiñeiras (1998) indican lo mismo para *Pheidole megacephala*, *Ectatomma tuberculatum* y *Azteca chartifex*.

No obstante, desde una perspectiva aplicada, de manejo de plagas, además es importante conocer la preferencia por ciertos estadios de una plaga, así como la estrategia específica de búsqueda de alimento por parte de cada especie.

Por ejemplo, en el caso de *H. grandella*, su pupa no fue gustada por ninguna de las especies, exceptuando a *S. geminata*. Esto podría deberse al tamaño de la pupa en relación con el tamaño de las mandíbulas de cada especie, pues las hormigas más grandes tienden a atacar presas más grandes (Way y Khoo 1992). Esto pudo reflejarse en que *S. geminata*, por su mayor tamaño, depredara pupas de *H. grandella*, que son grandes, mientras que las otras especies, de menor tamaño, no lo hicieron. Pero quizás la poca preferencia por las pupas



también podría obedecer a su textura, ya que es muy esclerotizada, en contraste con los tejidos blandos de los huevos y las larvas. Otro posible factor podría ser la gran cantidad de tejido graso de las pupas, que podría hacerlas menos atractivas para las hormigas.

Asimismo, *S. geminata* prefirió el estadio de huevo en el experimento de campo, mientras que las otras dos especies no mostraron preferencia alguna. Esto sugiere que habría un potencial importante para el manejo de *H. grandella*, la cual tiene un umbral muy bajo, de apenas una larva por planta de caoba o cedro (Hilje y Cornelius 2001). Asimismo, el ataque a los huevos aportaría una ventaja para el manejo preventivo de este problema, evitando el nacimiento de la larva, ya que una vez que ésta penetra en el brote causa el daño. Pero, además, es posible que las hormigas no penetren en el brote atacado, debido al minúsculo tamaño inicial del orificio de penetración y a que la larva va acumulando excremento en forma de un polvo fino en dicho orificio, que la protege de la entrada de insectos como las hormigas (Ramírez 1964). De hecho, la totalidad de la depredación registrada en las pruebas de invernadero aconteció cuando la larva aún no había penetrado en el brote.

En cuanto a *H. hampei*, *S. geminata* causó alta depredación de todos los estadios en el laboratorio, pero en el campo más bien fue baja. En el laboratorio, la depredación de huevos fue inferior que la de *P. radoszkowskii* y *C. crinosa*, aunque los datos no son estrictamente comparables, pues los experimentos fueron independientes.

No obstante, cabe advertir que la mayor depredación que *S. geminata* tuvo sobre la mayoría de los estadios de *H. grandella* y *H. hampei* en el laboratorio, posiblemente reflejó su mayor actividad de búsqueda y su capacidad de reclutamiento, en comparación con las otras especies. Ella mostró gran rapidez de respuesta al encontrar los diferentes estadios y, una vez encontrados éstos, el ataque fue casi inmediato. Esto quizás obedece a su mayor capacidad de captar recursos grandes y defendibles, debido a que tiene un rápido reclutamiento, el cual es un mecanismo de comunicación que permite atraer a miembros de la misma colonia a sitios donde su trabajo es necesario (Wilson 1971). La principal estrategia de *S. geminata* es acudir en masa y defender los recursos encontrados (Perfecto y Vandermeer 1996).

En este caso, las fuentes de alimento fueron suministradas en volúmenes ("paquetes") grandes, como lo fueron las larvas y pupas de *H. grandella*, las larvas y adultos de *H. hampei*, y las larvas de *A. striata*. Esto les permitió encontrarlas más rápido e, incluso, como se observó en el experimento, *S. geminata* tardó más en encontrar los huevos que los otros estadios de *H. grandella*, aunque al final de las 48 h, los porcentajes de consumo fueron los más altos.

Sin embargo, la mayor depredación de *S. geminata* también podría explicarse porque en los experimentos se utilizó un nido más grande, que albergó una población mucho mayor que las de las otras especies, pero esto se hizo así porque sus nidos normalmente son mucho más grandes que los de dichas especies.

Por su parte, *P. radoszkowskii* también depredó bastante, sobre todo los estadios inmaduros (huevos y larvas) tanto de *H. grandella* como de *H. hampei*. Esto podría explicarse porque *P. radoszkowskii* supera a *S. geminata* en su capacidad para encontrar recursos, pero cuando las fuentes de alimento aparecen en volúmenes pequeños (Perfecto y Vandermeer 1996), lo cual no ocurrió en este experimento. Esto le impidió ser más rápida que *S. geminata* en la localización de las larvas y pupas de *H. grandella*, las larvas y adultos de *H. hampei*, y las larvas de *A. striata* en las cajas de depredación, excepto cuando las fuentes fueron los huevos de *H. hampei*, que fue cuando ella mostró su mayor eficiencia.

Finalmente, *Crematogaster* spp. causaron depredación sobre todo en los estadios inmaduros (huevos y larvas) de ambas plagas, lo que coincide con lo observado por Fonseca y Araujo (1939) citados por Le Pelley (1968) en Brasil, quienes notaron que una hormiga perteneciente a este género consumió altos números de estados inmaduros de *H. hampei* en los frutos. Fue evidente la menor depredación causada sobre pupas de *H. grandella*, adultos de *H. hampei* y larvas de *A. striata*, lo cual sugiere que son especies menos generalistas que *S. geminata* y *P. radoszkowskii*. Sin embargo, *C. curvispinosa* en general causó menor depredación que sus congéneres, debido no solamente a su propia capacidad de depredación, sino también a la baja viabilidad del nido utilizado, en el cual la población disminuyó paulatinamente, hasta que al final ningún individuo sobrevivió.

La alta depredación observada en laboratorio contrastó, sin embargo, con los bajos niveles encontrados en el invernadero con *H. grandella*, con valores de 90-100% y 30%, respectivamente. Esto podría explicarse porque las condiciones de enclaustramiento fueron menores, permitiendo a las hormigas moverse y alimentarse con mayor libertad. Además, en las pruebas de laboratorio se permitió a las hormigas depredar por 48 h, mientras que en las de invernadero para *H. grandella* apenas dispusieron de 2 h.

En las condiciones aún más naturales que se utilizaron en las pruebas de depredación sobre *H. hampei*, el cambio en los niveles de depredación fue aún más drástico, pues no hubo depredación sobre ningún estadio de *H. hampei*, en contraste con los altos valores determinados en el laboratorio. Esto puede indicar la dificultad que enfrentan todas estas especies cuando la broca se ha alojado en el fruto.

El ingreso de hormigas a los granos fue observado no solamente para las especies en estudio, sino también para otras, las cuales no fueron identificadas. Esto confirma lo observado por otro autor (Moisés Vélez 2002, CENICAFE, Colombia, com. pers.), quien para *S. geminata* incluso filmó su introducción en el túnel hecho por la broca. Asimismo, Fonseca y Araujo (1939) citados por Le Pelley (1965) observaron a *Crematogaster* sp. entrando en los túneles de la broca y extrayendo diferentes estadios inmaduros de ésta. A pesar de eso, en este estudio, en ninguno de los estadios la depredación fue significativa en términos estadísticos. Las únicas diferencias detectadas en el consumo ocurrieron entre las tres repeticiones efectuadas en diferentes fechas, y sobre todo en el estadio de pupa, lo cual podría explicarse porque se utilizaron granos que fueron infestados en la misma fecha, y el estadio de pupa dura muy poco. Es decir, podría haber sucedido que las pupas fueran muy abundantes una semana y dejaran de serlo rápidamente, al convertirse en adultos la mayoría de los individuos.

Es posible que los bajos niveles de depredación encontrados se deban a dificultades de penetrar en el orificio hecho por la broca. Esta incapacidad de penetrar en las perforaciones hechas por plagas fue observada para *Pheidole megacephala* en galerías de *Cylas formicarius elegantulus* en camote (*Ipomoea batatas*) aunque, a pesar de dicha incapacidad, la hormiga ejerció un control de la plaga por medio de la ocupación de los sitios que utiliza la plaga para

perforar. Asimismo, aunque se ha reportado que *C. curvispinosa* (la cual no se incluyó en las pruebas de campo, por encontrarse ausente en el área de estudio) puede penetrar al aumentar el diámetro de los orificios de *H. hampei* y depredarla (Benassi 1995), la especie utilizada en este experimento (*C. torosa*) es más grande, lo cual podría haber dificultado su penetración en el orificio.

En tal sentido, el tamaño podría ser un serio obstáculo para el control de *H. hampei*. El tamaño corporal de cada una de las especies fue de 1,8-2,2 mm (*C. crinosa*), 2-2,5 mm (*C. curvispinosa* y *P. radoszkowskii*), 2,8-3 mm (*C. torosa*) y 3,5-5 mm (*S. geminata*). Sin embargo, más que el tamaño corporal, quizás es más determinante el tamaño de la cabeza, que corresponde a 0,3 mm (*C. crinosa*), 0,4 mm (*C. curvispinosa*), 0,6-1,4 mm (*P. radoszkowskii*), 0,7-0,8 mm (*C. torosa*) y 0,5-1,2 mm (*S. geminata*).

Según las medidas de la cabeza, las especies en estudio estarían posibilitadas para controlar a la broca, aunque *C. crinosa* y *C. curvispinosa* tendrían una ligera ventaja, pues la hembra de *H. hampei* mide entre 0,6-0,8 mm de ancho y su perforación tiene un diámetro similar; ella desarrolla todo su ciclo de vida dentro del fruto. Esta baja depredación también fue registrada por Vélez *et al.* (1999), quienes reportaron un 7% de depredación en granos durante el secado, por parte de un complejo de hormigas aparecidas de manera espontánea. Esto sugiere que la contribución de las hormigas en la depredación de la broca es marginal, debido sus hábitos alimentarios generalistas.

De acuerdo con el número de individuos encontrados en cajas cerradas y expuestas, en el campo, la mayor depredación absoluta fue para *P. radoszkowskii* (67%), seguida por *C. torosa* (31%), mientras que para *S. geminata* el único registro de depredación correspondió a 19%. Estos valores fueron menores de lo observado en el laboratorio posiblemente porque las hormigas prefirieron buscar otros sitios y otras fuentes alimenticias, debido a sus hábitos generalistas y oportunistas.

Sin embargo, también se debe considerar que la metodología utilizada, por ser indirecta, genera incertidumbre sobre lo que realmente sucedió dentro de los granos. Debido a que el

período de incubación de la plaga es de unos 21 días, en ese lapso hubo un fuerte ataque de mohos (*Penicillium* sp. y *Aspergillus* sp.) que, aunque fueron eliminados cuando se desinfectó el grano antes de ser utilizado, podría haber afectado el ingreso de las hormigas, debido a un obstáculo físico de sus estructuras o a aflatoxinas. Esto pudo haberse reflejado en la mortalidad de larvas de *H. hampei* (25%) en todo el experimento, la cual podría atribuirse a dicho hongo, dadas las características de necrosamiento observadas en la mayoría de ellas.

En síntesis, con respecto a la capacidad depredadora de las especies de hormigas estudiadas, no hay duda de que pueden depredar a ambas plagas, pero en condiciones naturales dicha capacidad está limitada por la ausencia de un contacto directo con la plaga y posiblemente por la dificultad de ingreso en el orificio hecho por la plaga. Otras pruebas más directas de depredación, como por ejemplo, de contrastes entre arbustos infestados con broca con acceso a hormigas y arbustos aislados de ellas por medio de mallas, podrían dar más claridad sobre dicha capacidad, medida por el porcentaje de infestación o pérdidas en la producción.

En cuanto a la composición de especies de la comunidad de hormigas en el cafetal estudiado, aparecieron 28 morfoespecies, que es una cifra levemente superior a la obtenida por Barbera (2001) en cafetales de la misma zona, aunque a menor altitud (590 m). Asimismo, hubo coincidencia en que *S. geminata* fue la especie dominante, con el 79% del total de individuos, frente al 89% en el trabajo de dicha autora. Esta especie fue seguida por *P. radoszkowskii*, con el 16%, y el 7% respectivamente.

De las otras cuatro especies identificadas aquí, también hubo coincidencias, pues tres de ellas (*P. cocciphaga*, *S. picea* y *W. auropunctata*) estuvieron entre las seis especies más abundantes en el estudio de Barbera (2001). Las únicas diferencias evidentes fueron la presencia de *Tapinoma paratrachina*, que ocupó el cuarto lugar en dicho estudio y aquí ocupó el noveno lugar, y la bajísima presencia de *C. curvispinosa*, que en aquél ocupó el lugar 19 y aquí ocupó el tercer lugar. Esto último obedeció a que se utilizó un cebo diferente al de dicha autora, compuesto por atún-aceite-miel, para que fuera más atractivo para dicha especie.

También es importante recalcar que la abundancia de *S. geminata* y *P. radoszkowskii* fue mucho menor que en el estudio de dicha autora, lo cual podría deberse a varios factores. El más obvio fue la cantidad de muestras, pues aquí la periodicidad de muestreo fue mensual y no quincenal, y además se tomó un menor número de muestras por fecha; aquí fueron apenas 96 para las dos variedades, mientras que ella tomó 270 muestras en cada fecha de muestreo.

Otro factor, menos evidente, fue el diseño utilizado, ya que se muestrearon transectos permanentes. Esto podría generar sesgos, ya que al trasladar una especie sus nidos hacia otro sitio, tal colonia se tomaría por perdida cuando, en realidad, hubo tan solo una mudanza de sitio. Esto también fue reportado por Romero y Jaffé (1989), quienes al muestrear repetidamente con trampas de foso en un mismo sitio, notaron que el número de nuevas especies recolectadas disminuyó con el tiempo y, además, el número de individuos de las especies recolectadas decreció. En cambio, Barbera (2001) realizó muestreos al azar, lo cual aumentaría la probabilidad de hallar más nidos en cierta área y así aumentar la captura en las trampas. En todo caso, para conocer mejor las causas de los cambios en las poblaciones, además de las capturas en trampas, se pudo haber muestreado la abundancia de nidos de estas especies, así como la cantidad de hojarasca presente en el suelo.

A diferencia de los programas reales o potenciales de control biológico, tanto de *H. grandella* como de la broca, los cuales estarían basados en enfoques de liberación inoculativa o inundativa de parasitoides de ambas especies (Ticheler y Quiceno 1963, Yaseen y Bennet 1972, Infante *et al.* 1993, Hilje y Cornelius 2001) la utilización de hormigas depredadoras se basaría en un enfoque de conservación mediante el manejo de su hábitat. En tal sentido, es fundamental conocer los requerimientos de hábitat de cada una de dichas especies, para tratar de optimizarlos y así lograr su conservación e incremento, para favorecer su actividad como agentes de control biológico.

Entre los factores típicos del hábitat en los agroecosistemas cafetaleros de Mesoamérica sobresale la sombra aportada por los árboles acompañantes del café (Beer *et al.* 1998), y quizás ésta se podría manipular para favorecer la acción de algunas especies de hormigas.

Pero, para ello, antes es necesario determinar bien cómo afecta la sombra la abundancia, distribución y persistencia de éstas.

En relación con la respuesta de las especies de hormigas a diferentes grados de sombra, así como a las condiciones microclimáticas resultantes de éste, se debe aclarar que las parcelas de café de ambas variedades tuvieron diferentes características, aunque estaban ubicadas en una misma finca. En la parcela con la var. Caturra había mayor densidad de plantas, con distancias de siembra de 1,7 m entre hileras y 1, 2 m entre plantas, mientras que en la de la var. Catimor eran de 2 X 1,2 m, lo cual creó condiciones evidentes de mayor autosombra para la var. Caturra. Debido a que se registraron datos climáticos solamente para la primera parcela, no fue posible cuantificar las diferencias en las condiciones climáticas entre ambas.

En cuanto a su población total, es claro que la mayor autosombra del café en la var. Caturra favoreció más a *P. radoszkowskii*, en contraste con la menor autosombra de la var. Catimor, que favoreció más *S. geminata* y a *C. curvispinosa*. De hecho, *P. radoszkowskii* en la var. Caturra tuvo una población total casi tres veces mayor que en la parcela con la var. Catimor. En esta última, en cambio, las poblaciones de *S. geminata* y *C. curvispinosa* fueron unas 7 y 11 veces mayores que en la otra, respectivamente.

Es interesante resaltar que *P. radoszkowskii* fue la especie dominante en condiciones de sombra para la var. Caturra, quintuplicando la población de *S. geminata* en dicha condición, al final del estudio. Este resultado es congruente con los de otros autores para *S. geminata* y *P. radoszkowskii* en la zona de Turrialba (Benítez y Perfecto 1989, Barbera 2001), así como para otras zonas de Costa Rica (Perfecto y Vandermeer 1994, 1996, Perfecto y Snelling 1996).

También se percibió un efecto estacional en la var. Caturra, encontrándose que cuando se presentó la menor precipitación (febrero-abril) *S. geminata* fue dominante sobre *P. radoszkowskii*, en contraste con el período de mayor precipitación (mayo-agosto), cuando *P. radoszkowskii* alcanzó mayores poblaciones.

*S. geminata* suele establecer sus colonias o nidos en el suelo, pero al parecer no es muy exigente con respecto a los sitios de anidación (Perfecto y Vandermeer 1994), lo cual coincide con lo observado en este estudio. Por observaciones realizadas en el área, sus nidos fueron fabricados con fragmentos de suelo principalmente, aunque además utilizó hojarasca y troncos muertos, al parecer aprovechando los recursos disponibles en la plantación.

Asimismo, *S. geminata* es más común en áreas abiertas, y más abundante en monocultivos que en plantaciones algo o muy diversificadas (Perfecto y Vandermeer 1996). Además, sus nidos son muy grandes, y típicamente incluyen una extensa área del subsuelo y de alimentación, por lo que un solo nido puede cubrir mucha área, lo que les permite mantenerse activas a altas temperaturas (Perfecto y Vandermeer 1996). En general, esto se reflejó en el presente estudio, detectándose en cada variedad las mayores poblaciones en las parcelas de sol. No obstante, quizás debido a la profusa cobertura de hojarasca, no hubo especies de gramíneas en las áreas de sol, en cuyas raíces es común hallar áfidos que aportan carbohidratos para las hormigas (Perfecto 1994); por ello es que ellas defienden dichas plantas, normalmente con éxito (Perfecto y Vandermeer 1996).

Un hábito característico de esta especie fue su permanente cambio de sitios de anidación, lo cual fue observado tanto en Turrialba. Durante los muestreos, en la parcela de estudio, así como ocasionalmente en Heredia, con frecuencia se observó que había muchos nidos vacíos. Este comportamiento contrastó con el de las otras dos especies de hormigas, que tuvieron más permanencia en sus nidos durante el estudio. En este sentido, Perfecto y Vandermeer (1996) reportaron un movimiento de nidos de *S. geminata* dentro de las 24 h después de imponer sombra en el área de estudio.

Por su parte, *P. radoszkowskii* usualmente ocupa una importante área en las plantaciones de café y, además de ser una eficiente reclutadora, tiene mayor capacidad para localizar recursos que *S. geminata*. Asimismo, en contraste con las grandes y abundantes colonias de *S. geminata*, las de *P. radoszkowskii* son mucho más pequeñas (Perfecto 1994). Ella se alimenta en varios sitios, encontrándose en cebos colocados tanto en el suelo como en los arbustos, pero anida en el suelo (Perfecto y Vandermeer 1994). No presenta una respuesta congruente en su

preferencia por hábitats sombreados o soleados (Perfecto y Vandermeer 1996), como se documentó en este estudio, pues fue más abundante al sol en la var. Catimor, y a la sombra en la var. Caturra. No obstante, Benítez y Perfecto (1989) reportaron que a mayor intensidad de luz la actividad de esta especie era más baja.

Aunque el lote El Cañal tiene parcelas alternas de sombra y de sol, debido al gran tamaño de los árboles, que superan los 20 m, su hojarasca también cubre gran parte de las parcelas de sol. Por tanto, esto quizás aportó sustrato para que *P. radoszkowskii* construyera sus nidos. Los muestreos se realizaron principalmente debajo de la hojarasca, donde esta especie los construye, al igual que *P. fiorii* (Black 1987). Sin embargo, en el experimento de depredación sobre *H. hampei* efectuado en Heredia, los nidos encontrados estaban hechos con fragmentos de suelo, quizás debido a la escasez de hojarasca en esa plantación.

Estos hallazgos coinciden con los argumentos de Perfecto y Vandermeer (1994) con respecto a que los sitios de anidación no parecen influenciar la distribución de *S. geminata* ni de *P. radoszkowskii*. En este estudio los nidos de ambas especies fueron hechos con los materiales disponibles y, aunque había hojarasca tanto en áreas de sombra como de sol, los patrones de abundancia de ambas especies se mantuvieron, siendo *S. geminata* más abundante en áreas soleadas y *P. radoszkowskii* alcanzando poblaciones similares en las dos condiciones.

Finalmente, *C. curvispinosa* apareció casi exclusivamente en la parte aérea de los arbustos de café y en áreas soleadas. Sus nidos son construidos principalmente en grietas del tronco asociadas con los cortes de las podas del arbusto, dentro de las cuales hacen pequeñas cámaras dentro del tallo. Además, no apareció en los árboles de poró, en contraste con las otras dos especies. Sin embargo, en observaciones realizadas, también se encontraron nidos hechos sobre el suelo, dentro de ramas secas huecas o de troncos cortados caídos. Este comportamiento flexible de anidación coincide con el de otras especies congéneres (Majer 1972, Byrne 1994, Soria *et al.* 1994).

Es importante destacar que en el presente estudio se realizó un análisis del sitio de la parcela en el cual son activas las especies de hormigas estudiadas, con el interés práctico de conocer

cuál es el área en que podría expresar su actividad depredadora. Esto es importante porque *H. hampei* aparece en los frutos frescos cuando la planta está en plena producción, y posteriormente en los granos viejos que caen al suelo. En cada caso, podría ser importante conocer cuál especie utilizar, según la temporada del cultivo.

Por ejemplo, *C. curvispinosa* fue casi exclusivamente arbórea, aunque puede aparecer sobre el suelo, dentro de ramas secas huecas. En cambio, aunque *S. geminata* apareció tanto sobre el suelo como en el arbusto, mostró una leve preferencia por el suelo, sobre todo en la var. Catimor. Por su parte, aunque *P. radoszkowskii* apareció en ambos sitios, mostró una leve preferencia por el arbusto, lo cual fue más acentuado en la var. Caturra.

Perfecto y Snelling (1995) indican que en la mayoría de estudios sobre ecología de comunidades, éstas son definidas en función del método de muestreo empleado. Por tanto, señalan que es muy probable que las hormigas encontradas en la superficie de los arbustos de café incluyan tanto generalistas que buscan alimento en el suelo, como algunas especies arbóreas, pues las hormigas terrestres ascienden por las ramas del cafeto, comúnmente. En este sentido, como se mencionó, tanto *S. geminata* como *P. radoszkowskii* anidan en el suelo y son consideradas hormigas terrestres, pero aparecen en los arbustos de café y en los árboles de poró. Por su parte, *C. curvispinosa* puede considerarse como arbórea, debido a sus hábitos de anidación en los arbustos de café, aunque en una ocasión se le halló en un muestreo realizado en el suelo.

Asimismo, el efecto de las condiciones microclimáticas presentes en el gradiente de sol-sombra sobre la abundancia y distribución de las especies de hormigas, no se percibió de manera equivalente para las tres especies. Una evidencia clara del efecto del grado de sombra sobre las poblaciones de hormigas fue que éstas fueron mucho mayores para *S. geminata* y *C. curvispinosa* en la parcela menos densa (var. Catimor) y para *P. radoszkowskii* en la más densa (var. Caturra).

A pesar de que en El Cañal hay un sistema maduro, cercano a 10 años de edad y con árboles de poró de unos 20 m, *S. geminata* y *P. radoszkowskii* fueron las especies dominantes, tanto en

las áreas de sombra como las de sol. En efecto, aunque las poblaciones de *S. geminata* disminuyeron en las áreas sombreadas, su dominancia en esta condición se mantuvo en la var. Catimor, así como en las áreas soleadas en las dos variedades. Por su parte, *P. radoszkowskii* fue la segunda especie en importancia en las dos condiciones, excepto en la var. Caturra en condiciones de sombra, donde fue la especie dominante.

En contraposición con lo planteado por Benítez y Perfecto (1989), esta combinación de estas dos especies no parece exclusiva de etapas tempranas de sucesión en las comunidades de hormigas. Más bien parece que dicha dominancia se mantiene mientras haya arbustos de café, sumada a la presencia de árboles de poró. Curiosamente, Barbera (2001) encontró que en cafetales recién establecidos, con menos de un año de edad, así como en un cafetal comercial con cinco años de edad, *S. geminata* fue dominante de manera masiva, pero esta situación se invirtió a favor de *P. radoszkowskii* en un cafetal orgánico de siete años de edad; asimismo, *P. cocciphaga* tuvo una población muy cercana a la de *S. geminata*.

Ella lo explicó en el sentido que *S. geminata* es más común en áreas abiertas, así como más abundante en monocultivos que en plantaciones algo o muy diversificadas (Perfecto *et al.* 1994), posiblemente porque en estas áreas, donde las gramíneas colonizan rápidamente, es común que algunas especies de áfidos presentes en sus raíces sean un recurso importante para *S. geminata* (Perfecto 1994). Asimismo, porque las condiciones de alta humedad y hojarasca aportada por los árboles de sombra no le favorecen en sus labores de anidación.

Para *S. geminata* hubo una relación de preferencia más definida por las áreas de sol, presentando al final del estudio valores mayores de población para dichas áreas en ambas variedades. *P. radoszkowskii* no mostró un patrón congruente de preferencia por cierto nivel de sombra; en la var. Caturra tuvo una clara preferencia por las áreas de sombra, pero en la var. Catimor tuvo una leve inclinación por las áreas de sol. Estos resultados coinciden con los de Perfecto y Vandermeer (1996), quienes indicaron que las poblaciones de *S. geminata* decrecieron por efecto de la sombra y *P. radoszkowskii* no mostró una respuesta congruente al cambio en los niveles de sombra. Por su parte, *C. curvispinosa* mostró una fuerte preferencia por las parcelas de sol en ambas variedades.

A pesar de que hubo una preferencia clara de *C. curvispinosa* y *S. geminata* por las parcelas de sol (SOL y SOP) sobre las de sombra (SMP y SOM), la diferencia no fue significativa en términos estadísticos. Este hecho se puede explicar porque, dadas las diferencias entre los transectos, en general ambas especies aparecieron en pocos de los transectos establecidos, y éstos respondieron por toda la población encontrada en los muestreos. Esto se reflejó en las leves diferencias estadísticas detectadas.

En efecto, al constatar que en varios meses hubo significancia para la interacción transecto/grado de luz y al observar los datos primarios, se puede concluir que el efecto del transecto tuvo un gran peso en los resultados. Esto fue más claro en el caso de *S. geminata* y *C. curvispinosa*, en los que gran parte del número de individuos capturados en los muestreos fueron capturados en uno o dos de los transectos.

Otro aspecto importante en este estudio fue que el número de individuos no fue un buen indicador de la frecuencia de captura de la especie. Por ejemplo, aunque *S. geminata* siempre fue más abundante que *P. radoszkowskii*, al punto de que cada vez se recolectaban cientos de individuos, se capturó un menor número de veces (menor frecuencia) que ésta. Es interesante que el número de nidos claramente fue mayor para *P. radoszkowskii*, según observaciones ocasionales.

Este aspecto guarda una similitud con lo planteado por Romero y Jaffé (1989) en Venezuela, donde *Labidus coecus* fue recolectada solamente unas pocas veces, aunque cada vez miles de individuos llenaban las trampas de caída; asimismo, las obreras de *Atta* spp., fueron atrapadas en muy bajos números, pero una única obrera atrapada indicaba la presencia de grandes nidos de esta especie. Por tanto, a criterio de estos autores, el número de individuos y de nidos no fueron buenos indicadores de abundancia, mientras que la frecuencia de captura fue un indicador más confiable.

De hecho, *P. radoszkowskii* fue la que apareció con mayor frecuencia en los muestreos realizados, en los diferentes transectos y niveles de sombra. En la var. Catimor fue encontrada 75 veces, mientras que *S. geminata* lo fue 52 veces y *C. curvispinosa* 17 veces; en la var.

Caturra aparecieron 121, 23 y una vez, respectivamente. Es decir, *P. radoszkowskii* estaba distribuida por toda el área del estudio, aunque debido al tamaño de sus colonias sus números finales fueron inferiores a los de *S. geminata*.

Las condiciones de sombra y sol presentes en el lote El Cañal generaron condiciones microclimáticas diferentes para una y otra condición, aunque la precipitación fue considerada igual para ambas condiciones. Esto puede ser discutible, porque los árboles interceptan la precipitación que cae, y parte de ésta queda en las hojas, ramas y tallos de los árboles, sin llegar al suelo inmediatamente. En cambio, los arbustos de café, por su menor tamaño, interceptan menos las gotas de lluvia. Sin embargo, cuantificar esto para cada parcela es muy complejo, debido a las diferentes formas y tamaños de las copas de los árboles, las cuales generarían diferentes grados de precipitación en el suelo.

En cuanto a relación de las variables climáticas con las poblaciones de hormigas estudiadas, la humedad relativa y la temperatura mostraron mayor relación con ellas, tanto en condiciones de sol como de sombra, en ambas variedades. En términos estadísticos, estas relaciones fueron principalmente de tipo cuadrático y cúbico, con excepción de *S. geminata* en condiciones de sol en la var. Catimor, cuando además hubo una relación de tipo lineal con la temperatura; en la var. Caturra también en condiciones de sol, la relación fue tanto lineal como cuadrática para la humedad. Esto significa que la relación, en general, no fue simplemente de aumento y disminución de uno y otro, como en el caso de una relación lineal, sino que fue mucho más compleja. En general, el caso que se dio fue una tendencia dentro de cierto ámbito de valores para determinada condición climática, y un cambio o inversión de la tendencia, al alcanzarse cierto valor específico.

En cuanto a la temperatura, Torres (1984) documentó que, en áreas adyacentes de bosque tropical, pradera y zonas agrícolas en Puerto Rico, ésta jugó un papel muy importante en la distribución de *S. geminata*. En ese trabajo, las mayores temperaturas favorecieron sus poblaciones y según este autor esto aconteció porque sus larvas y pupas parecen necesitar altas temperaturas para su desarrollo. Estos estadios aparecían congregados en la parte superior del

montículo de la colonia cuando se alcanzaban las máximas temperaturas, lo cual podría explicar la ausencia de la especie en el bosque.

Sin embargo, en el presente estudio, dicha relación no fue homogénea en los dos casos estudiados para *S. geminata*. Para la var. Catimor en condiciones de sol, fue inversa, es decir, al aumentar la temperatura, la población disminuyó, mientras que para la var. Caturra en condiciones de sombra, la tendencia fue inversa también, pero solamente hasta los 25°C; a partir de ésta la relación fue directa, es decir, a medida que aumentó la temperatura se incrementó la población. Esta última relación coincide más con lo planteado por Torres (1984).

La humedad relativa fue la variable climática que más varió entre las condiciones de sombra y sol, cuyo valor promedio fue de 82 y 76% en la sombra y el sol, respectivamente. Por su parte, la temperatura promedio varió apenas entre 21°C (sombra) y 21,5°C (sol). La precipitación se consideró igual para ambas condiciones. Asimismo, las poblaciones de las tres especies de hormigas estudiadas mostraron una relación significativa con la humedad relativa, por lo que se puede concluir que ésta fue la que estuvo más relacionada con la dinámica poblacional de dichas hormigas.

Finalmente, para conocer si los árboles de poró acompañantes del café *per se* pueden aportar hábitats para las hormigas, y si las poblaciones de éstas guardan relación con las de los arbustos de café, se realizaron muestreos en los primeros. La baja correlación detectada para las poblaciones de *P. radoszkowskii* y *S. geminata* en ambos tipos de planta, indica que dichos árboles no contribuyen en forma ostensible al aumento de las poblaciones de hormigas en los arbustos de café. No obstante, podrían proporcionar hábitat e incluso explicar en parte la mayor congregación de *P. radoszkowskii* en las plantas de café protegidas por los árboles de poró. Las hojas de éstos poseen nectarios extraflorales que proporcionan alimento a las hormigas (Benítez y Perfecto 1989). Sin embargo, a juzgar por los números encontrados; al parecer *S. geminata* fue la especie dominante en dichos árboles, porque tanto en la var. Caturra como en la var. Catimor sus números fueron mucho mayores (2.557) que los encontrados en *P. radoszkowskii* (186), la otra especie dominante en los arbustos de café.

Aunque la presencia de árboles de poró tuvo poco efecto sobre las poblaciones de estas dos especies de hormigas en los arbustos de café, sí parecieron albergar otras especies en altas poblaciones. Por ejemplo, *P. cocciphaga*, que fue la cuarta especie en abundancia en los arbustos de café, ocupó el segundo lugar en abundancia en los árboles de poró, por lo que la presencia de estos árboles favoreció un cambio en la dominancia, reemplazando *P. cocciphaga* a *P. radoszkowskii* como segunda especie dominante. Sin embargo, esto ocurrió solamente en los árboles de poró, pues en los arbustos de café el orden de dominancia se mantuvo, con *S. geminata* y *P. radoszkowskii*, ocupando el primer y segundo lugares, respectivamente.

Cabe recordar los atributos que hacen de las hormigas un elemento valioso en el control de plagas (Risch y Carrol 1982 citados por Way y Khoo 1992): *a)* responden a la densidad de la presa; *b)* pueden permanecer abundantes incluso cuando la presa es escasa, porque pueden canibalizar su prole y, más importante, usar homópteros que producen miel como una estable fuente de energía; *c)* pueden almacenar alimento y así continuar la captura, incluso si no es inmediatamente necesitada; *d)* además de matar plagas, pueden disuadir muchas otras incluyendo algunas demasiado grandes para ser exitosamente capturadas; *e)* pueden ser manejadas para aumentar su abundancia, distribución, y contactos con la presa.

En relación con estas características, las especies de hormigas estudiadas posiblemente se ajustan a varias de ellas, pero no se dispone de la suficiente información como para emitir un juicio más certero.

A nivel de género, por ejemplo, en el caso de *Pheidole*, algunas de sus congéneres han podido ser utilizadas eficientemente en el control de plagas mediante la manipulación de sus poblaciones, como sucede con *P. megacephala* para el control del picudo del camote *Cylas formicarius elegantulus*. Asimismo, congéneres de las tres especies estudiadas han sido reportadas como cuidadoras de homópteros sésiles, lo que les permitiría tener fuentes de alimento mientras la plaga no está presente.

En todo caso, este estudio reveló que la depredación por parte de todas las especies de hormigas fue baja en condiciones naturales, lo que contrastó con la alta depredación alcanzada en

condiciones de laboratorio. En el caso de *H. grandella*, *S. geminata* fue la única especie con resultados importantes en tal sentido. Para *H. hampei*, ninguna de las especies causó depredación importante.

En cuanto a sus requerimientos de hábitat y las condiciones de sombra que las afectan en el campo, *S. geminata* y *C. curvispinosa* prefirieron áreas soleadas, mientras que *P. radoszkowskii* prefirió áreas más sombreadas. Los sitios de la planta de mayor actividad fueron el suelo para *S. geminata*, el suelo y el tronco para *P. radoszkowskii*, y el tronco para *C. curvispinosa*. De las condiciones climáticas, la humedad relativa fue la que más varió entre las condiciones de sol y sombra, así como la que influyó más directamente sobre las tendencias poblacionales de las tres especies de hormigas.

En conclusión, y desde una perspectiva práctica, según estos resultados, solamente si se pudiera mejorar notablemente la eficiencia depredadora de estas especies nativas de hormigas sería posible utilizarlas para el control de plagas.

El aumento de su eficiencia de depredación podría intentarse mediante la utilización de soluciones azucaradas o cebos proteicos. Por ejemplo, esto se hizo con éxito, para el manejo de *S. frugiperda* en maíz en Honduras, experimentalmente, aplicando soluciones de azúcar blanca diluida en agua, sobre las plantas, con lo cual se aumentó la actividad depredadora de *S. geminata* y otros depredadores (Cañas y O'Neil 1998). Asimismo, en Uganda, por medio de cebos proteicos de espinas y harina de pescado enterrados en el suelo y levemente cubiertos con suelo, se aumentó la actividad depredadora de un grupo de hormigas, entre ellas *Pheidole* sp., sobre termitas del género *Macrotermes* sp. (Sekamatte *et al.* 2001).

Dado un adecuado aumento en la eficiencia de depredación, en el caso de *H. grandella* sería recomendable favorecer a *S. geminata*, por ser la única que causó niveles importantes de depredación. Para ello, se podrían colocar nidos en la base de las plantas y propiciar condiciones favorables para anidar. Además de esto, quizás se debería promover la siembra de plantas arbustivas o herbáceas con nectarios extraflorales, que puedan ofrecerle a la hormiga fuentes de azúcares, para así evitar su emigración.

Por su parte, para *H. hampei* se podría hacer una utilización diferenciada de las especies. Por ejemplo, para controlar las poblaciones presentes en los frutos frescos, se podría utilizar *P. radoszkowskii* en áreas sombreadas y *C. curvispinosa* en áreas soleadas, en una zona tan lluviosa como Turrialba, mientras que *C. torosa* podría utilizarse en áreas soleadas, en una zona estacional, como Heredia.

Asimismo, podrían favorecerse sus poblaciones en los focos de mayor ataque, quizás mediante el establecimiento de sombra densa con árboles de poró, para *P. radoszkowskii*, aumentando así la sombra directa, al igual que la hojarasca. Se podrían aumentar sus colonias utilizando la estrategia usada por productores de camote en Cuba (Perfecto y Castiñeiras 1998), mediante el suministro de fuente de alimento para las colonias, el trampeo de colonias en los nidos y el traslado de los mismos a focos de alta infestación de broca. En el caso de *Crematogaster* spp., una vez hechas las podas, se podrían acumular sus residuos cerca de los arbustos, así como sembrar especies herbáceas o arbustivas con nectarios extraflorales, para favorecer sus poblaciones.

Para controlar la broca en los granos caídos en el suelo, se podría utilizar a *S. geminata* en áreas soleadas y a *P. radoszkowskii* en las áreas sombreadas. Esta utilización debería realizarse en los focos con mayor infestación de la plaga, y después de haber realizado las labores de cosecha.

Para disminuir un poco la limitación de su asociación con homópteros sésiles, se podrían sembrar plantas arbustivas o herbáceas con nectarios extraflorales cerca del área, para brindarles carbohidratos y así disminuir su necesidad de recurrir a los homópteros. Además, se podrían trasladar a otro sitio los nidos, una vez transcurrido un tiempo prudencial.

Un aspecto negativo del traslado de nidos, sería el constante cambio de nidos que tienen las hormigas, y sobre todo *S. geminata*, pues esto restaría eficacia a su acción depredadora sobre los focos y también los posibles ataques a personas, pero como su implementación sería después de la cosecha, esto disminuiría el riesgo.

Una desventaja de las hormigas como controladores biológicos es que protegen homópteros, que son plagas del café. Al respecto, hay referencias específicas para los géneros representados en el presente estudio, como *S. geminata* protegiendo a *Coccus celatus* (Buckley y Gullan 1991), *P. megacephala* protegiendo a *C. viridis* (Reimer *et al.* 1993) y *Crematogaster* sp. protegiendo a *C. viridis* (Hanks y Sadof 1990, Balakrishnan *et al.* 1992). Lo que generalmente ocurre es una acción excluyente sobre otros controladores naturales en el cultivo del café, tales como parasitoides y hongos entomopatógenos.

No obstante, en los casos exitosos reportados de utilización de hormigas, su eficiencia como depredadoras ha sobrepasado sus limitaciones en cuanto a asociación con homópteros sésiles. Un caso es el de *Dolichoderus thoracicus* en plantaciones de cacao en Indonesia (Khoo y Chung 1989, en Perfecto y Castiñeiras 1998), eficiente depredadora de los miridos *Helopeltis antonii*, *H. theivora* y *H. theobromae*. Otro es el de la hormiga *P. megacephala* en plantaciones de camote en Cuba (Castiñeiras *et al.* 1991, en Perfecto y Castiñeiras 1998), que debido a su eficiente control del picudo del camote (*C. f. elegantulus*). En ambos casos, sus cualidades han pesado más que las asociaciones que tienen con homópteros perjudiciales, y actualmente son utilizadas por su eficiencia como depredadoras de estas importantes plagas.

## 6. CONCLUSIONES

- En condiciones simples y artificiales (laboratorio), *S. geminata*, *P. radoszkowskii* y *Crematogaster* spp. causaron depredación en al menos un estadio de *H. grandella* y de *H. hampei*, alcanzándose a veces niveles de depredación de hasta 100%.
- En condiciones de campo o representativas de éste, *S. geminata*, *P. radoszkowskii* y *C. torosa* no causaron depredación significativa sobre ningún estadio de la broca, mientras que *S. geminata* la causó sobre los huevos de *H. grandella*.
- En la comunidad de hormigas del cafetal estudiado hubo 28 morfoespecies, de las cuales *S. geminata* fue la especie dominante (con 79% del total de individuos), seguida por *P. radoszkowskii* (con 16% del total de individuos).
- *S. geminata* predominó en las áreas soleadas en las parcelas de ambas variedades de café, *P. radoszkowskii* en soleadas (var. Catimor) o sombreadas (var. Caturra), y *C. curvispinosa* en las soleadas de ambas variedades.
- *S. geminata* predominó en el suelo en las parcelas de ambas variedades, *P. radoszkowskii* en los arbustos de café en ambas, y *C. curvispinosa* en los arbustos de ambas variedades.
- La humedad y la temperatura fueron las variables climáticas que más se relacionaron con la abundancia poblacional de *S. geminata*, *P. radoszkowskii* y *C. curvispinosa*.

## 7. RECOMENDACIONES

- Realizar evaluaciones de depredación directamente en los arbustos de café o en los árboles de meliáceas, mediante experimentos de exclusión, para valorar mejor el impacto de las especies promisorias de hormigas sobre el porcentaje de daño de las plagas o sobre su nivel de infestación.
- Evaluar, para las especies promisorias de hormigas, los riesgos de que establezcan relaciones mutualistas con plagas potenciales del café, así como de afección de la salud de las personas recolectoras del café.
- Profundizar en el comportamiento de las especies estudiadas y de otras especies, incluyendo su respuesta a factores específicos del hábitat, tales como microclimas, presencia de hojarasca y sitios de anidación.
- Investigar el posible efecto benéfico de colocar cebos en las ramas de los arbustos de café y a los brotes terminales de los árboles de meliáceas, para aumentar así el reclutamiento y el patrullaje de las especies promisorias de hormigas durante las etapas iniciales de ataque de *H. grandella* y de *H. hampei*.

## LITERATURA CITADA

- Adejedi, FO. s.f. Analysis of nesting boundaries of some dominant ants in cocoa trees in Nigeria. University of Ife- Ile- Ife. Dept. Biological Sciences. Nigeria. 3p.
- Alonzo, FR. 1984. El problema de la broca. IICA. Programa Regional de Mejoramiento de la Caficultura. 241 p.
- Andrews, K; Quezada, JR. eds. 1989. Manejo integrado de plagas insectiles en la agricultura: Estado actual y futuro. El Zamorano, Honduras. Escuela Agrícola Panamericana. Dept. Protección Vegetal. 621 p.
- Baker, PS. 1984. Some aspects of the behavior of the coffee berry borer in relation to its control in Southern Mexico. *Folia Entomológica Mexicana* 16: 9-24.
- \_\_\_\_\_. 1986. Biología, ecología y hábitos de la broca. *In* Curso Regional sobre Manejo Integrado de Plagas del Cafeto. San Pedro Sula, Honduras. IICA- PROMECAFE. p. 1-2.
- Balakishnan, MM; Vinodkumar,PK; Prakasan, CB. 1992. A note on green scale-ant association on coffee. *Indian Coffee* 56(10): 5-6.
- Barbera, N. 2001. Diversidad de especies de hormigas en sistemas agroforestales contrastantes de café. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 78 p.
- Basu, P. 1997. Seasonal and spatial patterns in ground foraging ants in a rain forest in the Western Ghats, India. *Biotropica* 29(4): 489-500.
- Beer, J; Muschler, R; Kass, D; Somarriba, E. 1998. Shade management in coffee and cacao plantations. *Agroforestry Systems* 38: 139-164.
- Benassi, LRM. 1995. Levantamento dos inimigos naturais da broca-do-café *Hypothenemus hampei* (Ferr.) (Coleoptera: Scolytidae) no norte do Espirito Santo. *Anais da sociedade entomológica do Brasil* 24(3): 635-637.
- Benítez, J; Perfecto, I. 1989. Efecto de diferentes tipos de manejo de café sobre las comunidades de hormigas. *Agroecología Neotropical* 1(1): 11-15.
- Bergamin, J. 1943. Contribucao para o conhecimento da biologia da broca do café. *Archivos do Instituto Biologico.* 14: 31-72.
- Black II, R. 1987. The biology of leaf nesting ants in a tropical wet forest. *Biotropica* 19(4): 319-325.
- Borbón , O. 1991. La broca del fruto del cafeto *Hypothenemus hampei* (Ferrari 1967). San José, Costa Rica. Programa Cooperativo ICAFE-MAG. 50 p.

- \_\_\_\_\_. 2001. Situación actual de la broca del fruto del cafeto en Costa Rica (*Hypothenemus hampei*, Ferrari, 1867). In I Seminario Latinoamericano sobre la Broca. Memoria (2001, San José). CR. p. 45-51.
- Buckley, R; Gullan, P. 1991. More aggressive ant species (Hymenoptera: Formicidae) provide better protection for soft scales and mealybugs (Homóptera: Coccidae, Pseudococcidae). *Biotropica* 23(3): 282-286.
- Bustillo, AE. 1991. Perspectivas de un manejo integrado de la broca del café. In Seminario sobre la Broca del Café. Miscelánea. Sociedad Colombiana de Entomología 18:106-118.
- \_\_\_\_\_. 1993. Control biológico como un componente en un programa de manejo integrado de la broca del café (*Hypothenemus hampei*) en Colombia. In Memoria Seminario Taller sobre Manejo Integrado de Plagas del café (*Coffea arabica* L.) en Costa Rica. (1993, Turrialba). CR. CATIE 100 p.
- \_\_\_\_\_; Cardenas, M.R.; Villalba, G.D.; Benavides, M.P.; Orozco, H.J.; Posada, F.F. 1998. Manejo integrado de la Broca del Café *H. hampei* (Ferr.) en Colombia. Chinchiná, CO. CENICAFE. 127 p.
- Byrne, MM. 1994. Ecology of twig-dwelling ants in a wet lowland tropical forest. *Biotropica* 26(1): 61-72.
- Campos, E. 2001. Informe de la comisión de broca del ICAFE. In Boletín Técnico Oficina Regional Perez Zeledón 2(1). Pérez Zeledón, Costa Rica. p.10.
- Cañas, L; O'Neil, R. 1998. Applications of sugar solutions to maize and the impact of natural enemies on Fall Armyworm. *International Journal of Pest Management* 44(2): 59-64.
- Castiñeiras, A. 1989. Relaciones de *Pheidole megacephala* (Hymenoptera: Formicidae) con *Cylas formicarius elegantulus* (Coleoptera: Curculionidae) en el cultivo del boniato: *Ipomoea batatas*. *Ciencia y Tecnología Agrícola* 1(4):15-19.
- CENICAFE. 1994. ¿ Tiene la broca del café enemigos nativos en Colombia?. *Brocarta* 23: 1-2.
- Cerda, M; Hanson, P; Borbón, O; Hilje, L. 1996. Respuesta de la entomofauna benéfica del café (*Coffea arabica*) a varias frecuencias de aplicación de endosulfán en Costa Rica. *Manejo Integrado de Plagas* 39:1-9.
- Corbett, GH. 1929. Report of the Government. *Entomology Malayian Agriculture Journal* 17:261-276.

- Daane, K; Dlott, J. 1998. Native gray ant has beneficial role in peach orchards. *California Agriculture* 52 (6): 25-31.
- Decazy, B. 1986. Métodos de control químico y cultural de la broca del fruto del cafeto. *Manejo Integrado de Plagas del Cafeto*. Santa Bárbara, Honduras. Instituto Hondureño del Cafeto. 245 p.
- Dejean, A; Djieto-lordon, C; Durand, JL. 1997. Ant mosaic in oil palm plantations of the Southwest Province of Cameroon: impact of leaf miner beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology* 90(5): 1092-1096.
- Dufour, B; Barrera, JF; Decazy, B. 1999. La broca de los frutos del cafeto. La lucha biológica como solución? *In* Bertrand, B y Rapidel, B (eds). *Desafíos de la caficultura en Centroamérica*. PROMECAFE-CIRAD-IRD-CCCR. San José, CR. IICA. p. 69-98.
- Eskafi, F; Kolbe, M. 1990. Predation on larval and pupal *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae) by the ant *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) and other predators in Guatemala. *Environmental Entomology* 19(1):148-153.
- Finnegan, RJ. 1971. An appraisal of indigenous ants as limiting agents of forest pests in Quebec. *Canadian Entomologist* 103:1489-1493.
- Fonseca, JP da. 1939. A broca e o sombreamento dos cafezais. *Biologico* 5:133-136.
- Fowler, HG. 1988. Las hormigas como depredadoras de larvas y pupas de los curculionideos *Contrachelus myrcariae* y *Contrachelus psidii*: dos plagas de la guayaba y la jabuticaba. *Turrialba* 38(4): 278-280.
- Godfrey, K; Whitcomb, W; Stimac, J. 1989. Arthropod predators of velvetbean caterpillar, *Anticarsia gemmatilis* Hubner (Lepidoptera: Noctuidae), eggs and larvae. *Environmental Entomology* 18(1) : 118-123.
- Gravena, S; Da Cunha, HF. 1991. Predation of cotton leafworm first instar larvae, *Alabama argillacea* (Lep.: Noctuidae). *Entomophaga* 36(4): 481-491.
- Grijpma, P. 1971. Observations on a rearing technique and on host selection behavior of adults in captivity. *In* Grijpma, P. ed. *Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep. Pyralidae. (Miscellaneous Publication). San José, CR, IICA. v.1. p. 50-60.*
- \_\_\_\_\_. ed. 1973. *Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep., Pyralidae. (Miscellaneous Publication. No. 101). San José, CR. IICA. v. 1. 91 p.*
- Guharay, F; Monterrey, J; Monterroso, D; Staver, C. 2000. Manejo integrado de plagas en el cultivo del café. (Serie Técnica. Manual Técnico No. 44). Managua, NI. CATIE. 267 p.

- Hanania, C. 1989. Cafeto. In Andrews, K; Quezada, JR.(eds). Manejo integrado de plagas.. El Zamorano, HN. Escuela Agrícola Panamericana. p. 432-443.
- Hanks, L; Sadof, C. 1990. The effect of ants on nymphal survivorship of *Coccus viridis* (Homóptera:Coccidae). Biotrópica 22(2): 210-213.
- Hanson, P. 1991. Los parasitoides asociados al cafeto en Costa Rica. Manejo Integrado de Plagas (Costa Rica) 21: 8-10.
- Hargreaves, H. 1926. Notes on the Coffee Berry Borer. Bulletin of Entomological Research 16: 347-354.
- Hernández, M. 1983. Campaña nacional contra la broca del cafeto en Guatemala. La broca y su control. Guatemala, IICA. p. 14-24.
- Hilje, L; Cartín, V; March, E. 1989. El combate de plagas agrícolas dentro del contexto histórico costarricense. Manejo Integrado de Plagas (Costa Rica) 14: 68-86.
- \_\_\_\_\_; Cornelius, J. 2001. ¿Es inmanejable *Hypsipyla grandella* como plaga forestal?. Hoja Técnica no. 38. Manejo Integrado de Plagas. no. 61: i-iv.
- Holldobler, B; Wilson, E. 1990. The ants. Cambridge, Massachusetts. Belknap Press of Harvard University Press. 732 p.
- Huang, HT; Yang, P. 1987. The ancient cultured citrus ant: a tropical ant is used to control insect pests in Southern China. Bioscience 37(9): 665-671.
- ICAFFE; MAG. 1989. Manual de recomendaciones para el cultivo del café. San José, CR. 122 p.
- \_\_\_\_\_. 1998. Informe sobre la actividad cafetalera de Costa Rica. San José, CR. 110 p.
- \_\_\_\_\_. 2000. Informe sobre la actividad cafetalera de Costa Rica. San José, CR. 135 p.
- \_\_\_\_\_. 2001. Congreso cafetalero ratifica políticas de calidad del grano. Boletín Técnico. Oficina Regional Pérez Zeledón. 2(1):3.
- \_\_\_\_\_. 2002. Estadísticas de comercialización de la producción costarricense. La caficultura occidental. Boletín no. 6. 2(2): 9.
- Infante, F; Barrera, JF; Gómez, J; De la Rosa, W; Castillo, A. 1993. Avances sobre el combate biológico de la broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae) en México. In Primer Seminario Taller sobre Manejo Integrado de Plagas del Café (*Coffea arabica* L.) en Costa Rica. (1993, Turrialba). Memoria. CR, CATIE. 100 p.
- Jaffé, K; Tablante, P; Sánchez, P. 1986. Ecología de Formicidae en plantaciones de cacao en Barlovento, Venezuela. Revista Theobroma 16(4): 189-197.

- \_\_\_\_\_. 1990a. Qualitative evaluation of ants as biological control agents with special reference to predators on *Diaprepes* spp. (Coleoptera: Curculionidae) on citrus groves in Martinique and Guadalupe. (Rencontres Caraïbes en Luffe Biologique. no. 58). Paris, FR. INRA. p. 405-416.
- \_\_\_\_\_. 1990b. Predatory of ants of *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: Curculionidae) in Citrus groves in Martinique and Guadeloupe, F.W.I. Florida Entomologist 73(4): 684-687.
- Lachaud, J-P; Ibarra, G; García, JA; Lopez, JA; Moreno, MA. 1995. Impacto de depredación de dos hormigas ponerinas y de algunas arañas tejedoras en los agroecosistemas de café en el Soconusco, Chiapas, Mexico. In Congreso Nacional de Control Biológico y I Congreso Americano de Control Biológico. (18, Chiapas, MX). Memoria. Sociedad mexicana de control biológico. Colegio de la frontera sur. p. 105-106.
- Lastres, L; Andrews, K; Gilstrap, F. 1990. Control biológico del gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) por *Doru taeniatum* (Dermaptera: Forticulidae) y *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). In Memorias Congreso Nacional MIP. (4, managua). Memorias. NI. p. 305-306.
- Le Pelley, RH. 1968. Pests of coffee. Londres, UK. Longman's. 590 p.
- Leefmans, S. 1923. De Koffiebessenborbork (*Stephanoderes hampei* Ferrari=Coffeae Hagedorn). I. Levenswijze en ecologie. English summary. Meded. Van het. Instituut Voor plantenz. p. 57 - 94 .
- Levey, D; Byrne, M. 1993. Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary disperses and post-dispersal seed predators. Ecology 74(6): 1802-1812
- Longino, J; Hanson, PE. 1995. The ants (Formicidae). In Hanson, PE, y Gauld, ID. eds. The Hymenoptera of Costa Rica. New York, Oxford University Press and The Natural History Museum. p. 589-620.
- Lopez, J; Jara, L; Mesén, F. 1997. Variación en resistencia de *Cedrela odorata* al ataque de *Hypsipyla grandella*. Revista Forestal Centroamericana. Comunicación Técnica 6 (19): 20-25.
- Majer, JD. 1972. The ant mosaic in Ghana cocoa farms. Bulletin of Entomological Research 62: 151-160.
- \_\_\_\_\_. 1993. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua, New Guinea and Australia- Its structure and influence on arthropod diversity. In La Salle, J and Gauld, ID eds. CAB International. Hymenoptera and Biodiversity Wallingford, UK. p. 115-141.

\_\_\_\_\_ ; Delabie, J. 1993. An evaluation of Brazilian cocoa farm ants as potential biological control agents. *Journal of Plant Protection in the Tropics* 10 (1): 43-49.

\_\_\_\_\_ ; Delabie, HC; Smith, M. 1994. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. *Biotropica* 26(1): 73-83.

Menéndez, D. 1982. Broca del grano de café *Hypothenemus hampei*. Santa Ana, El Salvador. Ministerio de Agricultura y Ganadería. 21 p.

Montañez, ML; Calvache, H; Luque, JE; Mendez, A. 1998. Control biológico de *Leptopharsa gibbicarina* (Hemiptera:Tingidae) con la hormiga *Crematogaster* sp. (Hymenoptera:Formicidae) en palma de aceite. *Revista Colombiana de Entomología* 24(3-4): 89-94.

Murphy, ST; Moore, D. 1990. Biological control of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae): previous possibilities for the future. *Biocontrol News and Information* 11: 107-117.

Nestel, D; Dickschen, F; Altieri, M. 1992. Diversity patterns of soil macro-Coleoptera in Mexican shade and unshaded coffee agroecosystem: an indication of habitat perturbation. *Biodiversity and Conservation* 2: 70-78.

Newton, A; Baker, P; Rammarine, S; Mesén, JF; Leakey, RRB. 1993. The mahogany shoot borer: prospects for control. *Forest Ecology and Management* 57: 301-328.

Penados, R; Ochoa, H. 1979. La consistencia del fruto del café y su importancia en el control de la broca. *ANACAFE* 181: 10-16.

Perfecto, I. 1991. Ants (Hymenoptera: Formicidae) as natural control agents of pests in irrigated maize in Nicaragua. *Journal of Economic Entomology* 84(1): 64-70.

\_\_\_\_\_ ; Sediles, A. 1992. Vegetational diversity, ants (Hymenoptera: Formicidae) and herbivorous pests in a neotropical agroecosystem. *Environmental Entomology* 21(1): 61-67.

\_\_\_\_\_ ; Vandermeer, J. 1994. Understanding biodiversity loss in agroecosystems. reduction of ant diversity resulting from transformation of the coffee ecosystem in Costa Rica. *Entomol. (Trends in Agril Sci.)* 2: 7-13.

\_\_\_\_\_ ; Snelling, R. 1995. Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem: ants in coffee plantations. *Ecological Applications* 5(4): 1084-1097.

\_\_\_\_\_ ; Rice, R; Greenberg, R; Van der Voort, ME. 1996. Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. Shade coffee plantations can contain as much biodiversity as forest habitats. *Bioscience* 46(8): 598-608.

- \_\_\_\_\_; Vandermeer, J. 1996. Microclimatic changes and the indirect loss of ant diversity in a tropical agroecosystem. *Oecologia* 108: 577-582.
- \_\_\_\_\_; Vandermeer, J; Hanson, P; Cartín, V. 1997. Arthropod biodiversity loss and the transformation of a tropical agro-ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 6: 935-945.
- \_\_\_\_\_; Castiñeiras, A. 1998. Deployment of the predaceous ants and their conservation in agroecosystems. In Barbosa, P. ed. *Conservation biological control*. New York. Academic Press. p. 269-289.
- Quezada, JR; Urbina, NE. 1987. La broca del fruto del cafeto, *Hypothenemus hampei*, y su control. In Pinochet, J. ed. *Plagas y enfermedades de carácter epidémico en cultivos frutales de la region centroamericana*. (Serie Técnica. Informe Técnico no. 110). Panamá, PA. CATIE. p. 48-59.
- Ramírez, J. 1964. Investigación preliminar sobre biología, ecología y control de *H. grandella* Zeller. *Boletín del Instituto Forestal Latino Americano de Investigación y Capacitación* 16:54 -77.
- Reimer, N; Cope, M; Yasuda, G. 1993. Interference of *Pheidole megacephala* (Hymenoptera: Formicidae) with biological control of *Coccus viridis* (Homóptera: coccidae) in coffee. *Environmental Entomology* 22(2):483-488.
- Rice, R. 1996. Coffee modernization and ecological changes in Northern Latin América. *Tea & Coffee Trade Journal*: 104-113.
- \_\_\_\_\_; Ward, J. 1996. Coffee, conservation, and commerce in the Western Hemisphere. Washington, DC. Smithsonian Migratory Bird Center. 47 p.
- Risch, S. 1981. Ants as important predators of rootworm eggs in the neotropics. *Journal of Economic Entomology* 74(1): 88-90.
- Roberts, D; Cooper, R; Petit, L. 2000. Use of premontane moist forest and shade coffee agroecosystems by army ants in Western Panama. *Conservation Biology* 14 (1):192-199.
- Rojas, L; Godoy, C; Hanson, P; Kleinn, C.; Hilje, L. 2001. Hopper (Homoptera: Auchenorrhyncha) diversity in shaded coffee systems of Turrialba, Costa Rica. *Agroforestry Systems* 53(2): 171-177.
- Romero, H; Jaffé, K. 1989. A comparison of methods for sampling ants (Hymenoptera: Formicidae) in savannas. *Biotropica* 21(4): 348-352.
- Salamanca, JC; Calvache, H; Aldana, J; Mesa, N; Mendez, A. 2000. Aspectos ecológicos de *Crematogaster* spp. (Hemiptera: Tingidae) en palma de aceite *Elaeis guineensis*. *Revista Colombiana de Entomología* 26(1-2) : 61-66.

- Samper, M. 1999. Trayectoria y viabilidad de las caficulturas centroamericanas. In Bertrand, B y Rapidel, B. eds. Desafios de la caficultura en Centroamérica. San José, CR. IICA-PROMECAFE-CIRAD-IRD-CCCR. 496 p.
- Sánchez, LA; Bravo, H; Leyva, J; González, H. 2000. Depredación de *Anastrepha ludens* (Loew) (Diptera: Tephritidae) por hormigas de fuego *Solenopsis geminata* Fabricius y *Solenopsis sp.* (Hymenoptera: Formicidae) en Córdoba, Veracruz. Manejo Integrado de Plagas (Costa Rica) (En revisión).
- Sekamatte, B; Latigo, M, Russell-Smith, A. 2001. The potential of protein –and sugar– based baits to enhance predatory ant activity and reduce termite damage to maize in Uganda. *Crop Protection* 20 (2001): 653 – 662.
- Sileshi, G; Kenis, M; Ogot, CK; Sithanatham, S. 2001. Predators of *Mesoplatys ochroptera* in sesbania planted-fallows in Eastern Zambia. *Biocontrol* 46:289-310.
- Solís, H. 1987. Medidas de control de broca del fruto del cafeto (*Hypothenemus hampei*) oficialmente recomendadas en El Salvador. In Urbina, N, Decazy, B. eds. Taller Internacional sobre la Broca del Grano del Café. (*Hypothenemus hampei*, Ferr.). (2, Tapachula, MX). IICA. p. 73-74.
- Soria, FJ; Villagrán, M; Ocete, ME. 1994. Estudio del comportamiento alimentario de *Crematogaster scutellaris* Oliv. (Hym. Formicidae) en tres alcornocales del SW español. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* 20:637–642.
- Soto, F. 2000. Efectos de extractos vegetales sobre larvas de *Hypsipyla grandella* (Zeller) y su sistemicidad en árboles de cedro. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR. CATIE. 104 p.
- Souza, JL de; Rebelles, P. 1980. Efeito da broca do café, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae) na producao e qualidade do grao de café brasileiro. In Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras. (1980, Campos do Jordao, BR). Resumos. 446 p.
- Sponagel, K. 1994. La broca del café *Hypothenemus hampei* en plantaciones de Café Robusta en la Amazonía Ecuatoriana.. Giessen, DE. Wissenschaftlicher fachverlag. 185 p.
- Stork NE; Brendel, MJD. 1990. Variation in the insect fauna osalawesi trees with season, altitude, and forest type. In Knight, WJ, Holloway, JD. eds. Insects and the rain forests of South East Asia (Wallacea). Londres, UK. Royal Entomological Society of London. p. 173-194.
- Sturm, MM; Sterling, WL; Hartstack, W. 1990. Role of natural mortality in boll weevil (Coleoptera. Curculionidae) management programs. *Journal of Economic Entomology* 83(1):1-7.
- Taveras, R. 1999. Aspectos bioecológicos y caracterización del daño de *Hypsipyla grandella* (Zeller) en caoba, en Turrialba, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 87 p.

- Taylor, B. 1976. Ants of the nigerian forest zone Pt I. Cocoa Research Institute of Nigeria. Technical Bulletin no. 4. 7 p.
- Ticheler, J. 1963. Estudio analítico de la epidemiología del escolítido de los granos del café, *Stephanoderes hampei* Ferr., en Costa de Marfil. CENICAFE 14(4): 223-294.
- Torres, JA. 1984. Diversity and distribution of ant communities in Puerto Rico. Biotropica 16(4): 296-303.
- \_\_\_\_\_. 1990. Aspectos ecológicos, toxicológicos y agrícolas de la hormiga brasileña *Solenopsis invicta*. Journal of Agriculture University of Puerto Rico. 74(4): 375- 394.
- Trabanino, R. 1999. Guía para el manejo integrado de plagas invertebradas en Honduras. Zamorano Academic Press. El Zamorano. HN. 156 p.
- Vandermeer, J; Perfecto, I. 1998. Biodiversity and pest control in agroforestry systems. Agroforestry Forum 9(2): 2-7.
- Vargas, C; Shannon, PJ; Taveras, R; Soto, F; Hilje, L. 2001. Un nuevo método para la cría masiva de *Hypsipyla grandella*. Hoja técnica. Manejo Integrado de Plagas 39: i-iv.
- Vasquez, MR. 1996. El manejo de efluentes en el beneficiado del café en Costa Rica. In Agronomía y recursos Naturales ¿Puede la agricultura Sostenible ser competitiva?. Congreso Nacional Agronómico y de Recursos Naturales. (10, San José, CR). Memoria. p. 57-64.
- Vélez, M. 2000. Evaluación de marquesinas para el control de la broca del café, *Hypothenemus hampei* Ferrari (Coleóptera:Scolytidae). Tesis Ing. Agr. Palmira, Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias. 104 p.
- \_\_\_\_\_. 2002. Hormigas y su papel en el control biológico de la broca del café. In Memorias Curso Internacional Teórico-Práctico sobre Entomopatógenos, Parasitoides y otros Enemigos de la Broca del Café. (Chinchiná, 2002) Sección II. Parasitoides y otros enemigos de la broca del café. Chinchiná, CO. CENICAFE. 27 p.
- Way, MJ; Cammel, ME; Bolton, B; Kanagaratnam, P. 1989. Ants (Hymenoptera. Formicidae) as egg predators of coconut pests, especially in relation to biological control of the coconut caterpillar, *Opisina arernosella* Walker (Lepidóptera:Xyloryctidae) in Sri Lanka. Bulletin of Entomological Research 79:219-233.
- \_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_; Paiva, MR. 1992. Studies on egg predation by ants (Hymenoptera. Formicidae) especially on the eucalyptus borer *Phoracantha semipunctata* (Coleóptera: Cerambycidae) in Portugal. Bulletin of Entomological Research 82: 425-432.

- \_\_\_\_\_ ; Khoo, KC. 1992. Role of ants in pest management. Annual Review of Entomology 37: 479-503.
- \_\_\_\_\_ ; Islam, Z; Heong, KL; Joshi, RC. 1998. Ants in tropical, irrigated rice: distribution and abundance, especially of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). Bulletin of Entomological Research 88: 467-476.
- Wheeler, W.M. 1910. Ants: their structure, development and behavior. New York, Columbia University Press. 663 p.
- Whitmore, JL. ed. 1976a. Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep., Pyralidae. San José, CR. IICA, (Miscellaneous Publication no. 101). v. 2. 139 p.
- \_\_\_\_\_. ed. 1976b. Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep., Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA. v. 3. 116 p. (Miscellaneous Publication no. 101).
- Wilson, EO. 1976. Which are the most prevalent ant genera?. Studia Entomologica 19:187-200.
- Yaseen, M; Bennett, FD. 1972. Methods for breeding parasites for release against *Hypsipyla* spp. in Latin America. In Grijpma, P. ed. Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). San José, CR. IICA. v.1. p. 84-87. (Miscellaneous Publication no. 101).

# ANEXOS

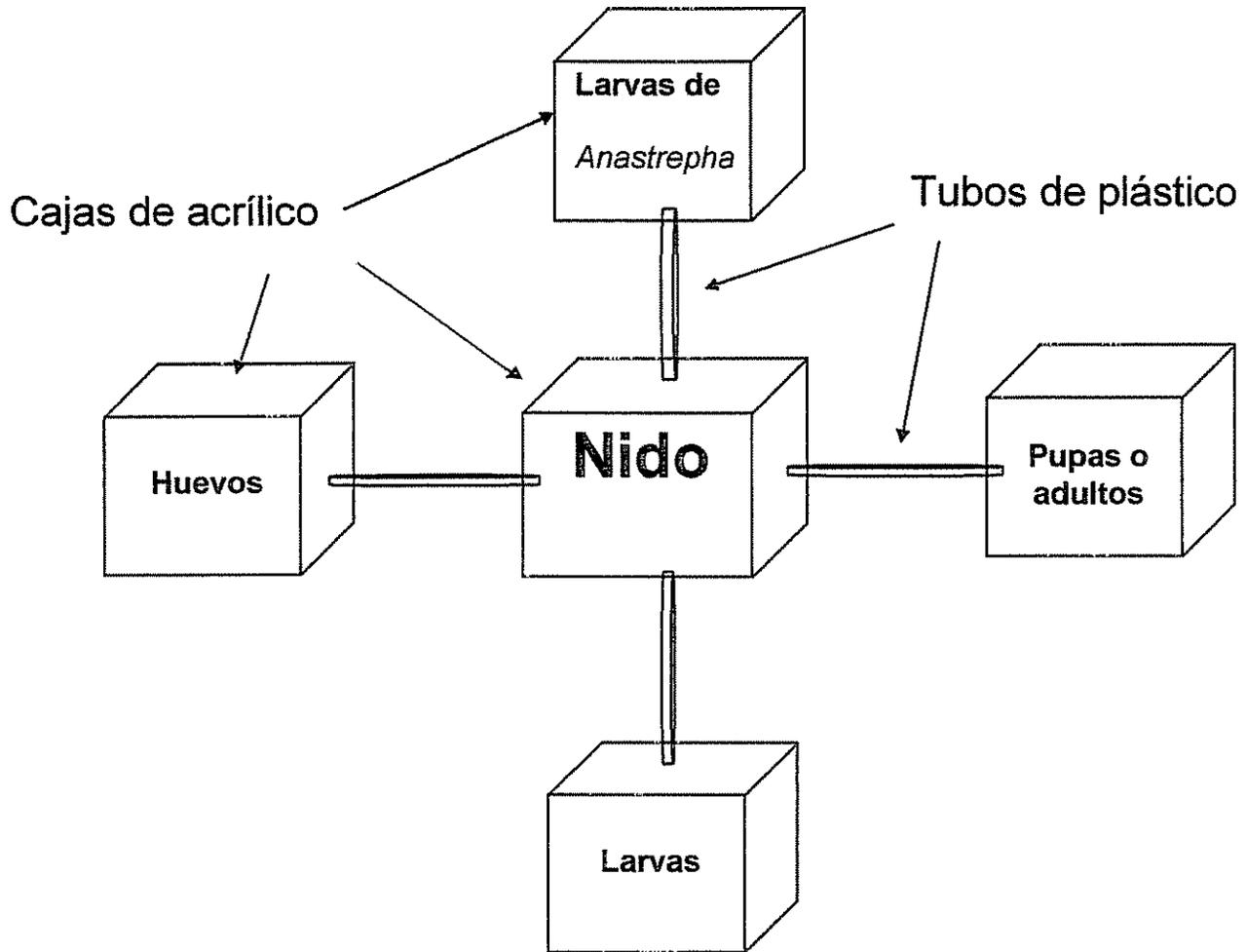
## ANEXO 1

Localización de los experimentos de medición de depredación de hormigas selectas sobre *H. hampei* e *H. grandella* y distribución espacio-temporal de hormigas selectas.



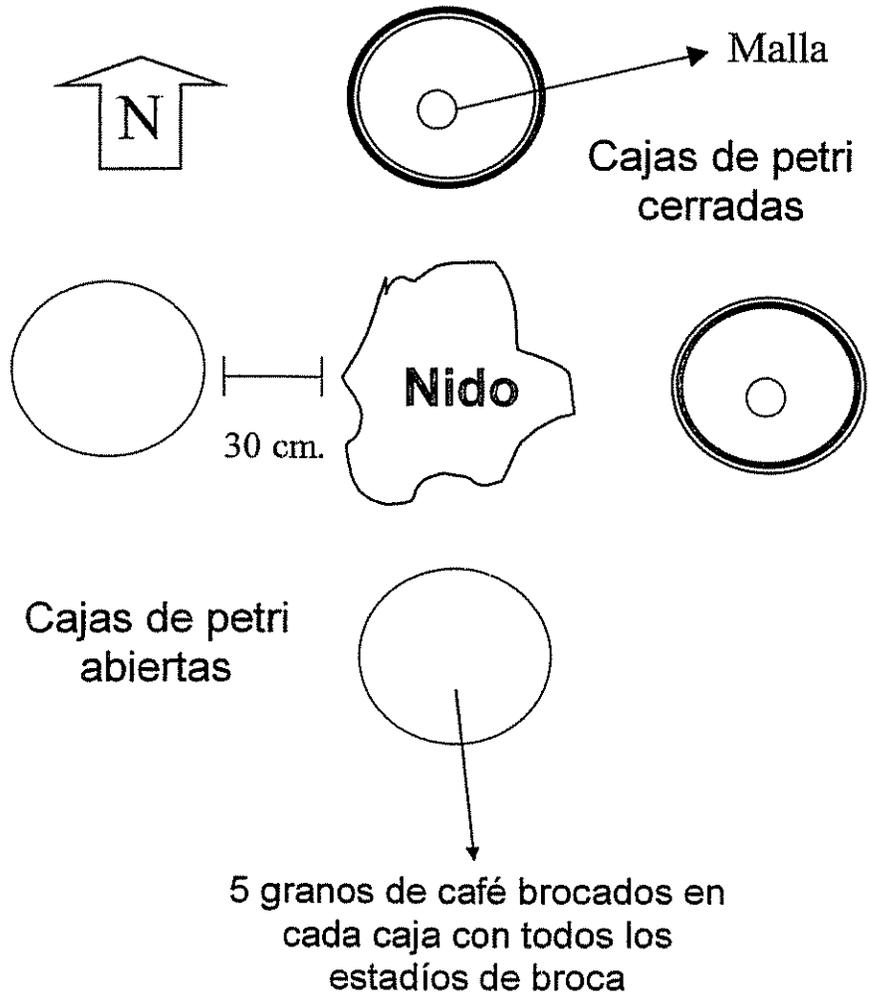
## ANEXO 2

Aparato de escogencia, para medir la depredación sobre *H. grandella* e *H. hampei*,  
en el laboratorio.



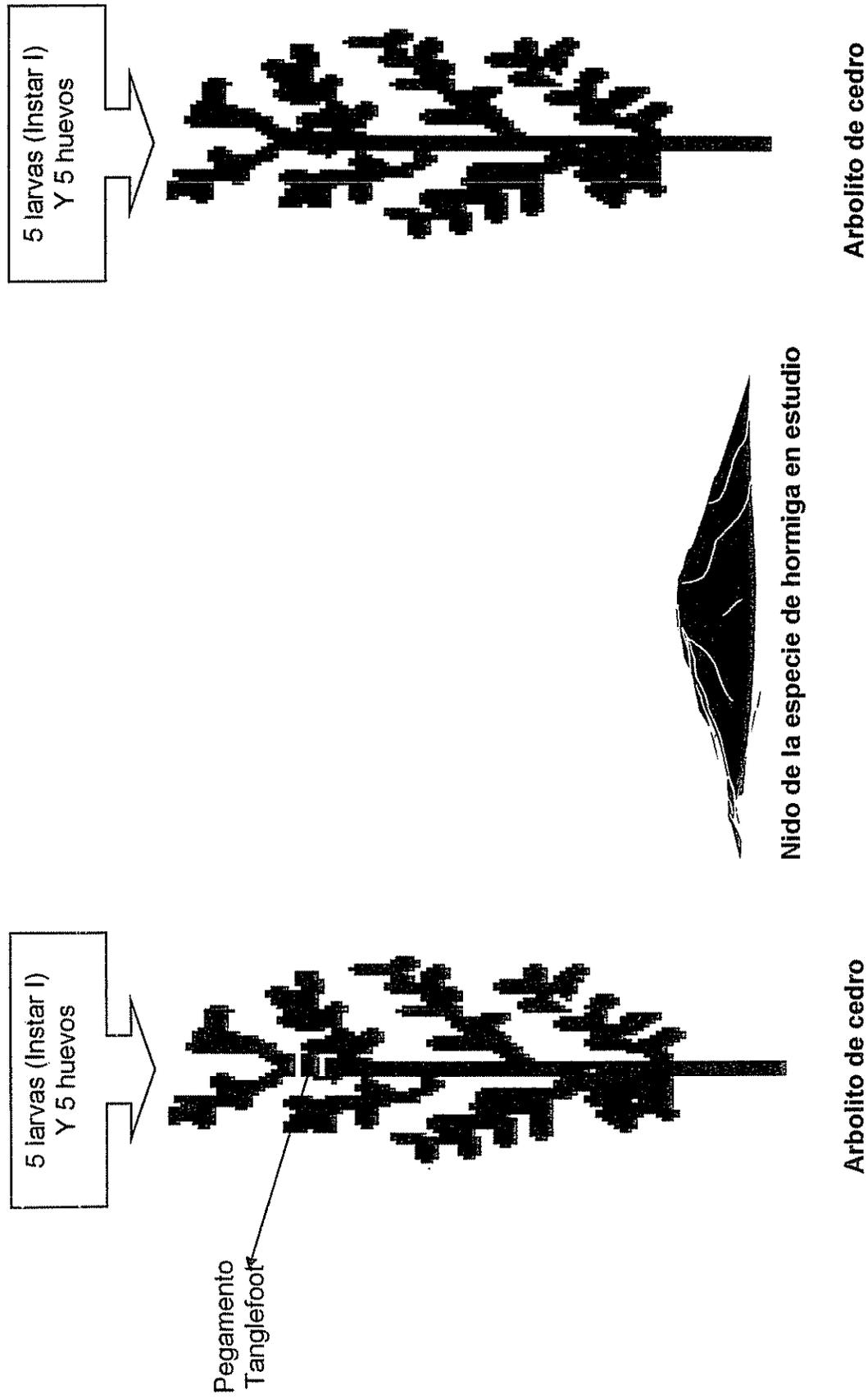
### ANEXO 3

Distribución de tratamientos en el experimento con *H. hampei*.



## ANEXO 4

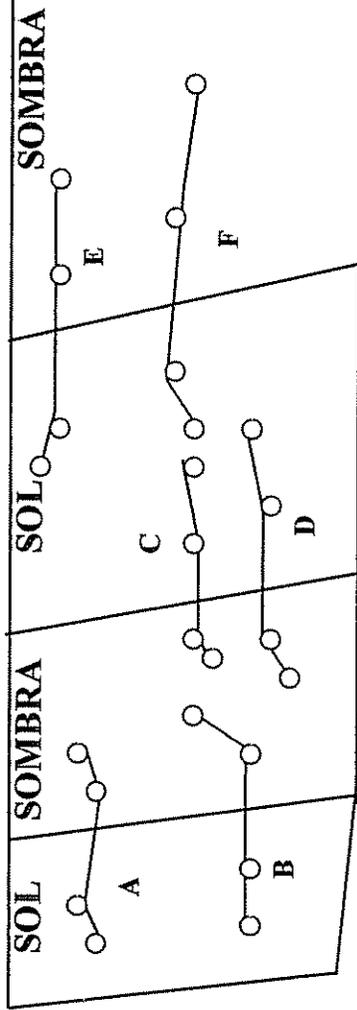
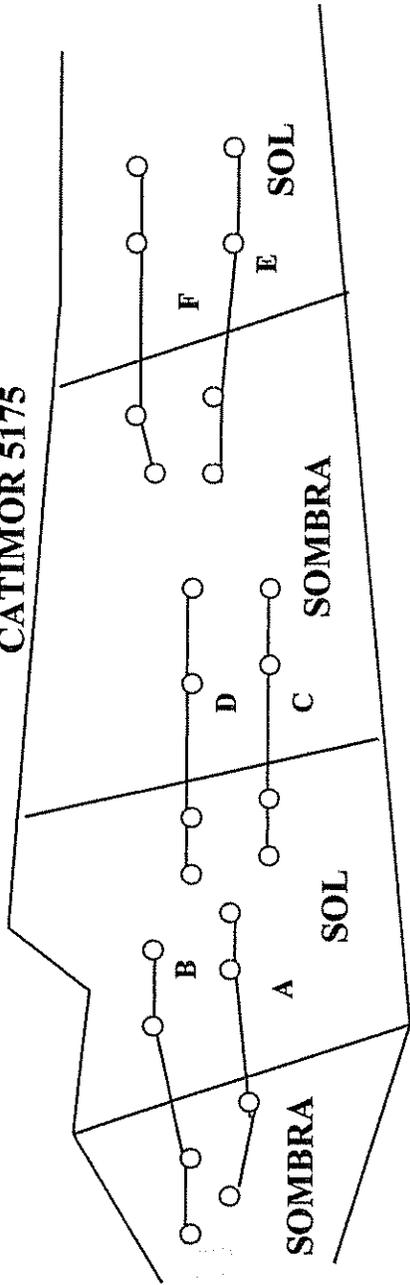
Esquema del experimento con *H. grandella* en el invernadero



## ANEXO 5

Transectos con los cuatro puntos de muestreo a través del gradiente de luz en el experimento de distribución espacio-temporal de hormigas. Lote "El Cañal", Santa Rosa de Turrialba. Costa Rica. 2002.

**CATIMOR 5175**



**CATURRA**

## ANEXO 6

Condiciones climáticas durante el experimento de respuesta de poblaciones de hormigas a diferentes grados de luz. Lote "El Cañal", Santa Rosa de Turrialba. Costa Rica. 2002.

### Mensual

Mes	Temperatura promedio		Humedad relativa		Precipitación acumulada (mm)
	(°C)		Promedio (%)		
	Sol	Sombra	Sol	Sombra	
Febrero	20,9	20,48	69,48	74,68	104
Marzo	21,58	21,68	71,21	76,45	14,4
Abril	21,37	21,16	71,17	78,08	128
Mayo	22,1	20,18	80,68	84,97	805
Junio	22,73	23,00	74,97	84,03	201
Julio	19,74	20,88	82,19	89,00	493
Agosto	21,91	19,41	82,26	88,43	740

### Día del muestreo

Mes	Temperatura promedio		Humedad relativa		Precipitación acumulada
	(°C)		promedio (%)		
	Sol	Sombra	Sol	Sombra	
Febrero	22,75	22,25	68,5	72,5	20,3
Marzo	24	23,5	84	85,5	0,5
Abril	20,25	19,5	93	97	66
Mayo	22,25	-	79,5	-	42,16
Junio	22,25	21,5	80,5	88,5	0
Julio	21,5	21,75	72,5	-	12,19
Agosto	20,75	11,75	87,5	90	2,54

... Continuación

7 días antes

Mes	Temperatura promedio (°C)		Humedad relativa Promedio(%)		Precipitación acumulada (mm)
	Sol	Sombra	Sol	Sombra	
Febrero	21	21	75	80	36
Marzo	22	25	69	77	32
Abril	21	21	76	83	95
Mayo	22	-	80	-	116
Junio	23	22	75	85	32
Julio	22	23	81	-	79
Agosto	22	18	84	90	212

25 días antes

Mes	Temperatura promedio (°C)		Humedad relativa promedio (%)		Precipitación acumulada (mm)
	Sol	Sombra	Sol	Sombra	
Febrero	20,75	20,34	70,64	75,64	86,41
Marzo	21,43	21,64	70,60	76,66	95,75
Abril	22,04	21,94	72,78	79,18	56,64
Mayo	21,75	21,40	80,9	83,94	657,1
Junio	22,89	23,68	78	73,72	150,4
Julio	21,99	21,45	83,38	89,20	366,3
Agosto	22,59	21,58	83,04	88,9	448,8

## ANEXO 7

Abundancia de *S. geminata*, *P. radoszkoński* y *C. curvispinosa* en cuatro niveles de sombra y dos sitios de muestreo, en la parcela sembrada con la var. Catimor. Lote "El Cañal", Santa Rosa de Turrialba. Costa Rica. 2002.

Mes	<i>S. geminata</i>				<i>P. radoszkoński</i>				<i>C. curvispinosa</i>										
	SOL	SOP	SMP	SOM	S	T	SOL	SOP	SMP	SOM	S	T	SOL	SOP	SMP	SOM	S	T	
Febrero	1606	3545	631	172	4959	995	82	17	198	70	107	260	0	0	0	0	0	0	0
Marzo	437	844	187	805	1316	957	0	59	37	19	63	52	5	2	0	0	0	0	7
Abril	1413	506	168	0	2033	54	4	7	9	27	38	9	29	5	0	0	0	0	34
Mayo	1010	724	0	0	1283	451	25	12	0	14	26	25	1	91	0	0	0	0	92
Junio	297	32	0	0	32	297	64	29	0	1	15	79	60	1	1	0	1	0	61
Julio	0	339	509	1	403	446	58	41	1	9	55	54	29	5	0	0	0	0	34
Agosto	3	24	675	1	186	517	52	21	13	34	38	82	46	0	0	0	0	0	46
TOTAL	4766	6014	2170	979	10212	3717	285	186	258	174	342	561	170	104	1	0	1	0	274

Niveles de sombra: SOL (Sol pleno), SOP (Sol parcial), SMP (Sombra parcial) y SOM (Sombra total).

Sitios de muestreo: S (suelo) y T (tronco).

## ANEXO 8

Abundancia de *S. geminata*, *P. radoszowskii* y *C. curvispinosa* en cuatro niveles de sombra y dos sitios de muestreo, en la parcela sembrada con la var. Caturra. Lote "El Cañal". Santa Rosa de Turrialba. Costa Rica. 2002.

Mes	<i>S. geminata</i>				<i>P. radoszowskii</i>				<i>C. curvispinosa</i>										
	SOL	SOP	SMP	SOP	S	T	SOL	SOP	SMP	SOM	S	T	SOL	SOP	SMP	SOM	S	T	
Febrero	621	204	0	294	213	906	70	16	207	64	66	291	0	0	0	0	0	0	0
Marzo	554	0	60	8	554	68	203	129	59	36	52	375	25	0	0	0	0	0	25
Abril	578	0	10	1	479	110	49	64	99	59	146	125	0	0	0	0	0	0	0
Mayo	80	1	0	0	24	57	50	20	114	62	69	177	0	0	0	0	0	0	0
Junio	1	0	0	2	1	2	69	25	145	86	104	221	0	0	0	0	0	0	0
Julio	0	0	0	0	0	0	79	3	259	108	204	245	0	0	0	0	0	0	0
Agosto	0	226	0	0	226	0	51	3	251	111	243	173	0	0	0	0	0	0	0
TOTAL	1834	431	70	305	1497	1143	571	260	1134	526	884	1607	25	0	0	0	0	0	25

Niveles de sombra: SOL (Sol pleno), SOP (Sol parcial), SMP (Sombra parcial) y SOM (Sombra total).

Sitios de muestreo: S (suelo) y T (tronco).