

Interacciones entre hormigas e insectos en follaje de cafetales de sol y sombra, Cauca-Colombia

Interactions between ants and insects in foliage of sun and shade coffee plantations, Cauca-Colombia

YAMID ARLEY MERA VELASCO¹, MARIA CRISTINA GALLEGO ROPERO² e INGE ARMBRECHT³

Resumen: Las interacciones entre hormigas y otros insectos pueden afectar directa o indirectamente las plantas de café y su producción. El presente estudio tuvo como objetivo describir estas interacciones en cuatro plantaciones de café con y sin presencia de árboles de sombra, en el sitio Pescador (Caldono) departamento del Cauca. En cada plantación se seleccionaron 45 arbustos de café, y en cada uno de ellos se escogieron dos ramas opuestas de la parte productiva. Una de las ramas se excluyó del paso de hormigas y la otra se dejó libre. Se identificaron las hormigas y otros insectos anotando las interacciones entre ellos. Las observaciones se realizaron durante siete meses cada dos semanas por un tiempo estimado de cinco minutos en cada rama. Se observaron 119 interacciones que involucraron 31 especies de hormigas distribuidas en siete subfamilias y 38 morfoespecies de otros insectos distribuidos en siete órdenes (Blattaria, Dermaptera, Orthoptera, Hemiptera, Neuroptera, Coleoptera e Hymenoptera) y 24 familias. Las interacciones se agruparon en tres tipos: mutualismo, comensalismo y depredación. Las asociaciones predominantes fueron las mutualistas facultativas (32%), seguidas por las comensalistas (30%). Las hormigas con mayor porcentaje de asociaciones fueron *Linepithema neotropicum* (32%), *Brachymyrmex heeri* (12%) y *Wasmannia auropunctata* (7%). Asociaciones con hemípteros se observaron en un 53% de los casos, seguidos de coleópteros con un 27%. Se encontró una mayor riqueza de especies de insectos y de asociaciones en cafetales con sombra que en aquellos sin sombra. La complejidad estructural que presenta este tipo de agroecosistema provee más oportunidades para la fauna asociada.

Palabras clave: Agroecosistema. Formicidae. Interacciones ecológicas.

Summary: The interactions between ants and other insects can directly or indirectly affect coffee plants and their production. The objective of this study was to describe these interactions in four coffee plantations, with and without the presence of shade trees, in the location of Pescador (Caldono), Cauca Department. At each plantation, 45 coffee bushes were selected, and, on each one, two opposing branches on the productive part were selected. One of the branches was excluded from the path of ants and the other was left free. Ants and other insects were identified and the interactions among them were recorded. The observations were done over seven months every two weeks for an estimated time of 5 min at each branch. A total of 119 interactions were observed, involving 31 ant species distributed in seven subfamilies, and 38 morphospecies of other insects distributed in seven orders (Blattaria, Dermaptera, Orthoptera, Hemiptera, Neuroptera, Coleoptera and Hymenoptera) and 24 families. The interactions were grouped into three types: mutualism, commensalism and predation. The predominant associations were facultative mutualistic (32%), followed by commensalistic (30%). The ant species involved in the greatest proportion of associations were *Linepithema neotropicum* (32%), *Brachymyrmex heeri* (12%) and *Wasmannia auropunctata* (7%). Associations with hemipterans were observed in 53% of the cases, followed by coleopterans in 27%. A greater species richness of insects and number of associations were found in coffee plantations with shade than those without shade. The structural complexity offered by this type of agroecosystem provides more opportunities for the associated fauna.

Key words: Agroecosystem. Formicidae. Ecological interactions.

Introducción

Los artrópodos, en especial los insectos, pueden constituir hasta el 90% de las especies en los ecosistemas tropicales (Pimentel *et al.* 1992). A pesar de su pequeño tamaño, estos organismos constituyen un componente importante en agroecosistemas como los cafetales, donde muchos actúan como controladores biológicos. Particularmente las hormigas ejercen importantes funciones como movimiento de suelo, de semillas y depredación (Hölldobler y Wilson 1990); además han demostrado ser uno de los grupos de insectos más sensibles a cambios ecológicos (Majer 1983).

Por otro lado, el cultivo de café es un caso ejemplar de cómo la intensificación de la agricultura afecta negativamente a la biodiversidad tropical (Armbrecht y Perfecto 2001), porque al reducir la presencia de los árboles de sombra se dis-

minuye la fauna asociada a los cultivos (Perfecto *et al.* 1996; 1997; Perfecto y Vandermeer 1996). En parte, esto se explica por la disminución de la complejidad estructural del cultivo y por tanto de los nichos ecológicos de la fauna residente en él (Gallina *et al.* 1996; Moguel y Toledo 1999). En este contexto de simplificación, es posible estudiar cómo se afectan las relaciones interespecíficas entre los artrópodos que habitan los agroecosistemas y cómo estas relaciones pueden favorecer o perjudicar los intereses del agricultor.

Las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) están involucradas tanto en interacciones planta-insecto como insecto-insecto. En Colombia se han llevado a cabo estudios en cultivos de café, con relaciones hormiga-hemíptero por parte de Franco *et al.* (2003) y por Bustillo *et al.* (1998). Ambos estudios registraron asociaciones hormiga-chupador, y destacaron el caso de *Chavesia caldasie* (Balachowsky, 1957) asociado

¹ Biólogo, Universidad del Cauca, Popayán. ymera@unicauca.edu.co. autor para correspondencia

² M. Sc. Profesora Asociada, Universidad del Cauca, Departamento de Biología. mgallego@unicauca.edu.co.

³ Ph. D. Profesora Asociada, Universidad del Valle, Departamento de Biología. inge@univalle.edu.co.

con hormigas del género *Acropyga* que afectan la parte radical del cafeto. Sin embargo, no se han registrado ataques serios debido a la estabilidad del ecosistema cafetero (Bustillo 2002). A pesar que muchas especies de insectos pueden ser potencialmente dañinas para el cafeto (Bustillo 2008), la caficultura colombiana ha sufrido más bien pocos problemas de herbivoría, con la notable excepción de la broca del café. El cuestionamiento que se desprende es si la complejidad de interrelaciones en la red trófica ha permitido prevenir el brote grave de plagas. Continuar avanzando en el conocimiento de las interacciones biológicas de los artrópodos en los cafetales colombianos permitirá eventualmente dilucidar este cuestionamiento.

Esta investigación tuvo como propósito la identificación de las hormigas asociadas con otros insectos en la parte productiva del cafeto, y la descripción de las relaciones entre hormigas-insectos. Se buscó ampliar el conocimiento sobre las interacciones ecológicas en los cafetales y aportar información sobre las relaciones benéficas, antagónicas o neutrales entre los diferentes individuos que se encuentran en estos hábitats y a su vez destacar posibles beneficios o daños de estas interacciones presentes en las plantas de café.

Materiales y Métodos

El estudio se desarrolló en el corregimiento de Pescador, municipio de Caldon, ubicado en la zona Andina en la vertiente occidental de la cordillera Central hacia el sector nororiental del departamento del Cauca (2°48'49"N, 76°32'71"W). Aunque con muy pocos parches de vegetación natural, el paisaje de la zona es heterogéneo y presenta un mosaico de diferentes usos de la tierra en pequeñas parcelas entre 1-10 ha, en donde se destacan los potreros y cultivos de maíz (*Zea mays*), frijol (*Phaseolus vulgaris*), pimentón (*Capsicum* sp.), yuca (*Manihot* sp.) y cafetales con árboles y sin árboles para sombra. Los cafetales sin árboles presentan solamente los arbustos de cafeto como estrato vertical y ocasionalmente plátano (*Musa paradisiaca*), mientras que los cafetales de sombra poseen dos a tres estratos verticales, uno de 2 m compuesto por arbustos de café, otro de 5-10 m aproximadamente compuesto de árboles de guamo (*Inga* sp.) y otro de 10-15 m compuesto por otros árboles ocasionales como balso (*Ochroma* sp.), aguacate (*Persea* sp.), mango (*Mangifera indica*), guanábana (*Annona muricata*) y chachafruto (*Erythrina edulis*).

Se escogieron dos fincas cafeteras: finca El Alto del Paraíso y la finca Angélica. En cada una se seleccionaron dos parcelas contiguas menores de 1 ha de café con y sin sombra (i.e. cuatro parcelas). Todas las fincas se encuentran a una altitud de 1420 msnm (± 30 m), con una zona de vida bosque húmedo pre-montano según Holdridge (1978).

En cada parcela se seleccionaron 45 arbustos de café los cuales se encontraban distantes por lo menos 10 m entre sí y a 10 m de los bordes del cultivo. En cada uno de los cafetos se escogieron dos ramas ubicadas en la parte productiva; una de estas ramas permitía el paso normal de hormigas e insectos caminadores y la otra se aisló (tratamiento sin hormigas) aplicándole en la base un pegante especial llamado Tanglefoot®, el cual resiste el agua y no se seca. Este pegante fue reforzado cada 15 días según necesidad. Los muestreos se realizaron de forma manual para insectos caminadores y también se recolectaron los insectos voladores que se posaban sobre las ramas, usando una red entomológica cuando era necesario. El ensayo se instaló en época de floración y se comenzó a

muestrear en época de fructificación hasta la cosecha. Las observaciones se realizaron cada dos semanas, por cinco minutos en cada rama. En este lapso se caracterizaron todas las interacciones que se observaron, identificando cada uno de los individuos involucrados, ya sea de mutuo beneficio, de aprovechamiento de sustancias excretadas de parte de otros insectos o alimentación directa de parte de las hormigas. Las actividades se clasificaron como mutualismo, comensalismo y depredación, según fuese el caso, con base en la literatura. El porcentaje de subfamilias de hormigas involucradas en interacciones se calculó, teniendo en cuenta el total de eventos como 100%. Por cada parcela de café se obtuvieron 90 muestras, 45 del tratamiento "con hormigas" y 45 del tratamiento "sin hormigas". El trabajo de campo se efectuó entre enero y julio de 2007. Las muestras de hormigas se almacenaron en alcohol al 70%, se montaron e identificaron hasta género según claves de Hölldobler y Wilson (1990), Latke (2004) y Bolton (1994). Los demás insectos se identificaron con ayuda de claves de Borror *et al.* (1992) y por comparación con especímenes de la colección de insectos de la Universidad del Valle (MEUV).

Mediante una prueba de Kolmogorov-Smirnov se examinó la normalidad de la distribución de los datos. Posteriormente se realizó una prueba de t-student para muestras independientes para comparar las medias de la diversidad de insectos, diversidad de hormigas y número de asociaciones observadas entre cafetales con y sin sombra.

Resultados y Discusión

Especies de hormigas y otros insectos asociados al follaje del cafeto. En los cafetales con y sin sombra se encontraron 31 especies de hormigas distribuidas en siete Subfamilias: Myrmicinae, Formicinae, Dolichoderinae, Pseudomyrmecinae, Ecitoninae, Ponerinae y Ectatomminae. Estas hormigas estaban asociadas con 38 especies de otros insectos agrupados en siete ordenes: Blattaria, Dermaptera, Orthoptera, Hemiptera (Heteroptera, Stenorrhyncha, Auchenorrhyncha), Neuroptera, Coleoptera e Hymenoptera distribuidos en 24 familias. Las subfamilias de hormigas más abundantes fueron: Myrmicinae (48%), Formicinae (19%), Pseudomyrmecinae (10%) seguidas por Ecitoninae y Ectatomminae con un (3%), respectivamente.

Los eventos de asociación variaron dependiendo de la subfamilia de hormigas. La subfamilia Dolichoderinae, con tres especies, presentó el 36% de las interacciones encontradas seguida de Myrmicinae con 15 especies y un 33% de las interacciones. Las hormigas cazadoras Ponerinae, con dos especies, estuvieron involucradas en el 2% del total de las observaciones. El alto porcentaje de interacciones de Dolichoderinae se debió a la alta población de *Linepithema neotropicum* (Emery, 1894) que forrajea en los cafetos de la zona. Esta especie de hormiga en particular se caracteriza por anidar en la hojarasca y aprovechar partículas de tierra que se acumulan entre las hojas formando una base para sus nidos (Ramírez *et al.* 2000). Se encontraron este tipo de estructuras o nidos satélites en el cafeto, en medio de las cerezas de café, en donde las hormigas se asociaban con insectos chupadores protegiéndolos en su interior (Figs. 1A y 1B). La subfamilia Myrmicinae también se destacó por presentar un número notorio de asociaciones mutualistas facultativas con insectos chupadores, lo que está en consonancia con los resultados obtenidos por Franco *et al.* (2003)

Tabla 1. Asociaciones hormiga con otro insecto en cafetales con y sin sombra. Los nombres de los taxones en negrita pertenecen a las hormigas, para cada morfoespecie se registran los diferentes insectos con los cuales se evidenció algún tipo de relación: m: mutualismo; c: comensalismo; d: depredación; p: otro; x: indefinido u ocasional.

CAFETAL CON SOMBRA		CAFETAL SIN SOMBRA	
MYRMICINAE		MYRMICINAE	
<i>Wasmania auropunctata</i>		<i>Wasmania auropunctata</i>	
Dryinidae / <i>Trichogonatopus</i> sp.	c	Curculionidae / <i>Hypothenemus hampei</i>	d
Curculionidae / <i>Hypothenemus hampei</i>	d	Pseudococcidae / <i>Coccus viridis</i> G.	m, d
Creinatogaster sp. 1	m, c	Chrysomelidae sp. 1	p
Coccidae / <i>Saissetia coffeae</i>	m, c	Cicadellidae sp. 1	x
Aphididae sp.	m, c	Creinatogaster sp. 1	
Membracidae sp. 2	m, c	Membracidae sp. 2	m, d
Cicadellidae sp. 2	c	Cephalotes sp. 2	
Creinatogaster sp. 2		Coccinellidae sp. 6	x
Membracidae sp. 2	m, c	Solenopsis sp. 3	
Pseudococcidae / <i>Coccus viridis</i>	m, c	Pseudococcidae / <i>Coccus viridis</i>	m,
Carabidae sp. 1	p	Curculionidae sp. 5	d
Creinatogaster sp. 3		Pheidole sp. 16	
Pseudococcidae / <i>Coccus viridis</i>	m, c	Coccidae / <i>Saissetia coffeae</i>	m
Membracidae sp. 2	m, c, d		
Creinatogaster sp. 5		DOLICHODERINAE	
Romaloideae sp.	d	Linepithema neotropicum	
Membracidae sp. 2	m, c	Coccidae / <i>Saissetia coffeae</i>	m
Creinatogaster sp. 6		Coccinellidae sp. 5	p
Curculionidae / <i>Hypothenemus hampei</i>	d	Coccinellidae sp. 6	c
Coccidae / <i>Saissetia coffeae</i>	m, c	Coccinellidae / <i>Azya orbigera</i>	d
Pseudococcidae sp. 1	m, c, d	Forficulidae sp.	p
Creinatogaster sp. 7		Vespidae / <i>Polistes carnifex</i>	c
Membracidae sp. 2	m, c	Cercopidae sp. 1	m, d
Forficulidae sp.	x	Pyrrhocoridae sp.	d
Temnothorax sp. 1		Curculionidae / <i>Hypothenemus hampei</i>	x
Curculionidae / <i>Hypothenemus hampei</i>	d	Aphididae sp. 1	m
Chrysomelidae sp. 5	x	Vespidae / <i>Polybia emaciata</i>	c
Cicadellidae sp. 6	d	Linepithema angulatum	
Temnothorax sp. 2		Curculionidae sp. 5	x
Curculionidae / <i>Hypothenemus hampei</i>	d	Cercopidae sp. 1	c
Carabidae sp. 5	d	Forficulidae sp.	p
Temnothorax sp. 4		FORMICINAE	
Coreidae sp. 2	x	Brachymyrmex heeri	
Procryptocerus sp. 1		Coccinellidae sp. 5	c
Pseudococcidae / <i>Coccus viridis</i>	d	Pseudococcidae / <i>Coccus viridis</i>	m, d
Curculionidae sp. 1	x	Chrysomelidae sp. 1	c, p
Chrysomelidae sp.	x	Blattellidae sp.	p
Procryptocerus sp. 2		Forficulidae sp.	p
Membracidae sp. 2	m	Brachymyrmex sp. 2	
DOLICHODERINAE		Cercopidae sp. 1	c
Linepithema neotropicum		Pseudococcidae / <i>Coccus viridis</i>	m, c
Orthezidae / <i>Orthezia</i> sp.	m, c	Coreidae sp. 2	d
Coccidae / <i>Saissetia coffeae</i>	m, c	Pseudomyrmex sp. 10	
Coccinellidae sp. 5	c, p	Pseudococcidae / <i>Coccus viridis</i>	m, d
Pseudococcidae / <i>Coccus viridis</i>	m, c	PONERINAE	
Coccidae sp. 2	m, c	Pachycondyla sp. 1	
Vespidae / <i>Polybia emaciata</i>	c	Curculionidae / <i>Macrostylus</i> sp. 1	d
Cercopidae sp. 1	c	Pachycondyla obscuricornis	
Aphididae sp. 1	m, c	Forficulidae sp.	d
Curculionidae sp. 2	d	Camponotus sp. 4	
Staphylinidae sp.	p	Pyrrhocoridae sp. 1	d
Pompilidae sp.	x	PSEUDOMYRMECINAE	

(Continuación)

CAFETAL CON SOMBRA		CAFETAL SIN SOMBRA	
MYRMICINAE		MYRMICINAE	
Ichneumonidae sp.	c	Pseudomyrmex sp. 9	
Drynidae / <i>Trichogonotopus</i> sp.	c	Aphididae sp.	m, d
Chrysopidae / <i>Chrysopa</i> sp.	p	Pseudomyrmex sp. 10	
Vespidae / <i>Polybia emaciata</i>	c	Blattellidae sp.	x
Pseudococcidae sp. 1	m, c	ECTATOMMINAE	
Pyrrhocoridae sp.	x	Ectatomma ruidum	
Curculionidae / <i>Macrostylus</i> sp. 1	d	Coccinellidae / <i>Azya orbigera</i>	d
Linepithema angulatum		Cercopidae sp. 1	m
Drynidae / <i>Trichogonotopus</i> sp.	c	Acrididae sp. 4	d
Cercopidae sp. 1	m, c	Sphecidae sp. 3	d
Azteca sp.		Orthezidae / <i>Orthezia</i> sp	m, c, d
Pseudococcidae / <i>Coccus viridis</i>	m, c		
FORMICINAE			
Brachymyrmex heeri			
Coccidae sp. 2	m		
Pseudococcidae / <i>Coccus viridis</i>	m, c		
Orthezidae / <i>Orthezia</i> sp	m, c		
Lycidae sp. 2	x		
Cercopidae sp. 1	c		
Chrysomelidae sp. 1	d		
Curculionidae / <i>Hypothenemus hampei</i>	d		
Coccinellidae sp. 5	c		
Brachymyrmex sp. 2			
Pseudococcidae / <i>Coccus viridis</i>	c, m		
Curculionidae / <i>Hypothenemus hampei</i>	d		
Camponotus sp. 2			
Curculionidae / <i>Hypothenemus hampei</i>	x		
Pseudococcidae / <i>Coccus viridis</i>	m, c		
Forficulidae sp.	x		
Camponotus sp. 7			
Blattellidae sp.	p		
Camponotus sp. 8			
Pseudococcidae / <i>Coccus viridis</i>	m, c		
ECITONINAE			
Eciton burchelli			
Melolonthidae / <i>Ancistrosema rufipes</i>	d		
Acrididae sp. 1	d		
Curculionidae sp. 4	d		
PSEUDOMYRMECINAE			
Pseudomyrmex sp. 1			

quienes también observaron una mayor proporción de asociaciones mutualistas.

Descripción del tipo de asociación entre hormigas y otros insectos. Se reconoció un total de 119 eventos de asociación entre hormigas y otros insectos en la parte aérea del cafeto, las cuales se clasificaron como mutualismo, comensalismo y depredación (Tabla 1).

De las asociaciones registradas, el orden Hemiptera, cuyos individuos se conocen popular y antiguamente como “homópteros”, en adelante “chupadores”, presentó la mayor proporción de asociaciones con las hormigas (53%) debido posiblemente a adaptaciones de comportamiento, como resultado de un largo proceso coevolutivo. A este le siguió el orden Coleoptera con un 27% (Tabla 2). Estos resultados ra-

tifican la importancia que juegan los insectos chupadores en el agroecosistema y la preocupación que se ha despertado con respecto a la asociación con las hormigas, debido al eventual registro de problemas fitosanitarios dentro de los cafetales. Sin embargo, se debe tener en cuenta que estos insectos chupadores, según Bustillo (2002), no han sido considerados hasta el momento como plagas serias precisamente por que solo se han registrado ataques esporádicos en los cafetales.

Asociaciones caracterizadas como mutualistas. Se observó que este tipo de asociación en cultivos con sombra presentó un 24% de los eventos con respecto a un 8% encontrado en cultivos sin sombra. En esta relación reciben beneficio mutuo tanto los otros insectos como las hormigas. El caso más conocido y documentado es el de los insectos chupadores los

Tabla 2. Proporción de asociaciones encontradas entre hormigas y otros insectos.

Hormigas	Orden (otros insectos)	Suborden	Nº de asociaciones	Ocurrencia (%)
Formicidae	Coleoptera		32	26,89
	Dermaptera		8	6,72
	Hemiptera	Heteroptera	3	2,52
	Hemiptera	Sternorrhyncha/ Auchenorrhyncha	63	52,94
	Neuroptera		3	2,52
	Hymenoptera		6	5,04
	Orthoptera		3	2,52
	Blattaria		1	0,84
Total			119	100

cuales excretan miel de rocío o ligamaza, que es una mezcla compleja de carbohidratos solubles en agua (proporción principal incluyendo glucosa, sacarosa, fructosa y otros), aminoácidos, aminos, ácidos orgánicos, alcohol, auxinas y sales (Hackman y Trikojus 1952; Way 1963; Wilson 2009). La ligamaza permite a las hormigas suplir ciertas necesidades energéticas en sus colonias. Sin embargo, en ocasiones los chupadores también son depredados por las hormigas como una fuente de proteínas y como medio regulador de sus recursos alimenticios. Este comportamiento fue registrado por Jaffé (2004), donde Formicinae presentó el mayor número de especies de hormigas visitando a Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha. Estos insectos reciben atención de parte de las hormigas que consiste en que la hormiga con las antenas remueve la miel del cuerpo del chupador o del lugar donde es excretada. Luego con las patas delanteras limpia las antenas y ubica la miel entre las mandíbulas para posteriormente

transportarla a la colonia en su estómago social. Estas asociaciones conocidas como trofobiosis permiten que las dos partes reciban algún tipo de beneficio sin que ninguna salga perjudicada (Delabie 2001; Delabie y Fernández 2003).

La limpieza a un chupador la pueden realizar una o varias hormigas donde se puede presentar preferencia por ciertos estados de desarrollo del chupador, tal como ocurre con los estados inmaduros de áfidos y adultos ápteros en la asociación registrada entre *Linepithema neotropicum* y Aphididae sp. 1 (Fig. 1A). También se observó limpieza a adultos e inmaduros de *Orthezia* sp. realizados por *Ectatomma ruidum* (Roger, 1860) (Ectatomminae) donde la hormiga protegía agresivamente a estos chupadores de otros insectos que intentaran acercarse (Fig. 1D). Otras interacciones se observaron entre Membracidae sp. 1 y *Crematogaster* sp. 3. Por su parte, *Coccus viridis* (Green, 1889) y *Saissetia coffeae* (Walker, 1852) interactuaron con hormigas como *Temnotho-*

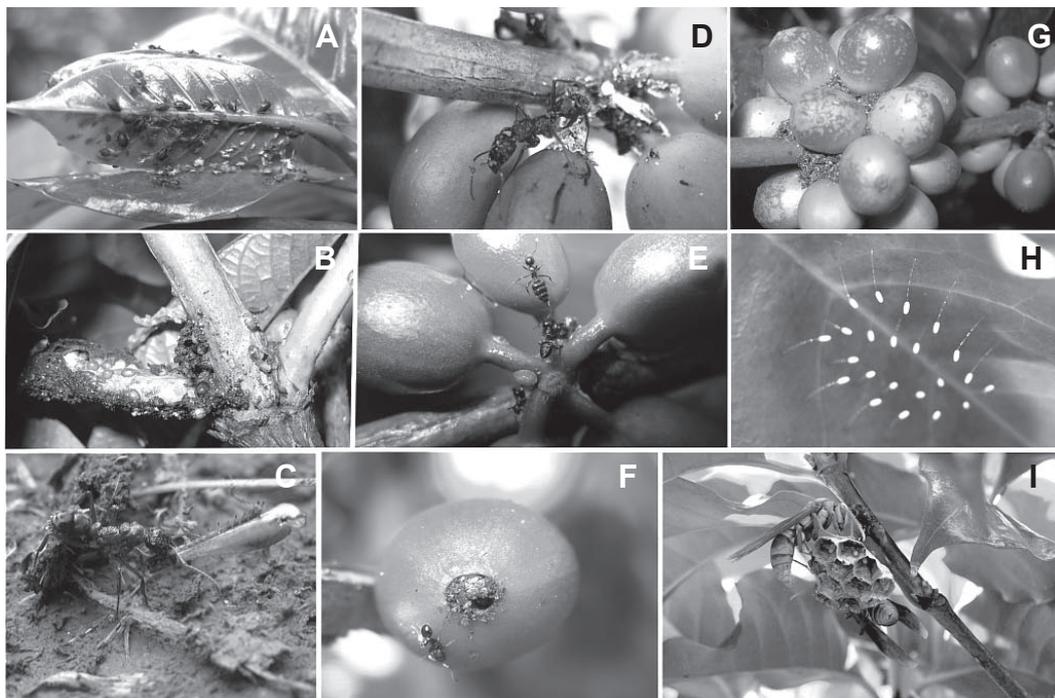


Figura 1. Asociación entre: **A.** *Linepithema neotropicum* y Aphididae sp.; **B.** *Linepithema neotropicum* y *Saissetia coffeae*; **C.** *Ectatomma ruidum* transportando una pata de ortóptero; **D.** *Ectatomma ruidum* y *Orthezia* sp.; **E.** *Crematogaster* sp. 3 y *Coccus viridis*; **F.** *Temnothorax* sp.2 acechando broca de café *Hypothenemus hampei*; se observa el agujero de entrada de la broca en el grano de café; **G.** Recubrimiento de nidos con material vegetal sobre frutos de café; **H.** Huevos de *Chrysopa* sp.; **I.** *Polistes carnifex*.

rax sp. 2, *Camponotus novogranadensis* (Mayr, 1870), *Azteca* sp., *Linepithema neotropicum*, y *Linepithema angulatum* (Emery, 1894), (Figs. 1B y 1E). Esta actividad de limpieza puede durar de segundos a varios minutos dependiendo del tiempo que la hormiga necesite para almacenar suficiente miel en su abdomen. Cuando la limpieza no es efectuada por la hormiga, hongos del grupo *Capnodium*, que se conocen comúnmente con el nombre de “fumagina” forman una película micelial membranosa o vellosa, negra o café opaco que cubre tanto al chupador como la parte del árbol donde éste se encuentra. Al disminuir la luz necesaria para la fotosíntesis, ocurre debilitamiento de la planta hospedera que la predispone al ataque de patógenos (Hamon 1998; Angel *et al.* 2001; Franco *et al.* 2003).

Otra protección de parte de las hormigas consiste en el cubrimiento, con tierra y material vegetal como corteza y hojas viejas, de las colonias de insectos chupadores de la familia Coccidae (*Saissetia coffeae*) y Pseudococcidae, de forma que la hormiga los protege del ataque de enemigos naturales (Fig. 1B). Además, según Hamon (1998) y Gullan (1997), la protección en envolturas o nidos, puede reducir la frecuencia de enfermedades debido a las sustancias antibióticas secretadas por las hormigas, de tal modo que se ejerce un control preventivo especialmente contra los hongos. Aquellas colonias que presentaban este recubrimiento, se apreciaron en mejores condiciones (ej. se observó menor cantidad de individuos parásitos) que aquellas que estaban descubiertas.

No obstante, cuando algunos enemigos naturales atacaron a los chupadores, no todas las especies de hormigas los defendieron. Este fue el caso con *Linepithema neotropicum* y *L. angulatum*, que permitieron que algunas larvas de *Chrysoperla* (Neuroptera: Chrysopidae) y Coccinellidae (Coleoptera) aprovecharan una buena parte de las colonias para alimentarse. Este tipo de comportamiento también fue registrado por Franco *et al.* (2003), en donde larvas de coccinélidos depredaron chupadores en presencia de hormigas tan agresivas como *Solenopsis* sp. Una red alimenticia como la descrita permite que cada una de las partes reciba beneficio teniendo en cuenta que las hormigas permiten la permanencia de diferentes especies oportunistas y por consiguiente que haya un equilibrio en el cafeto.

Asociaciones caracterizadas como comensalistas

Se observó una alta ocurrencia de estas interacciones en el estudio, siendo mayor en cafetales con sombra (23%) que en los cafetales sin sombra (7%). La asociación se encontró en diversas ocasiones en forma directa e indirecta, por ejemplo algunas especies de larvas de la familia Coccinellidae depredaron diferentes estadios de insectos chupadores de las Familias Coccidae y Pseudococcidae, que eran cuidados por las hormigas de las especies *Linepithema neotropicum* y *Linepithema angulatum*, aprovechando el recubrimiento que éstas hacían sobre las colonias de chupadores con material vegetal (Fig. 1B), sin que aparentemente afectara las poblaciones de las hormigas. Este evento sólo fue observado en tres ocasiones.

Se destacó la presencia de un himenóptero de la familia Drynidae, *Trichogonatus* sp., el cual es considerado un parasitoide cenobionte e hipermetábolo que se desarrolla mayormente como ectoparasitoide de Cicadellidae (Olmí y Virla 2006) y además se alimenta de sustancias azucaradas en especial del melado producido por sus hospederos. A pesar que el parásito se observó cerca a las hormigas, éste se

encontró parasitando un Fulgoridae. En este caso, al parecer, estos parasitoides aprovechan su hospedero sin perjudicar a las hormigas. Los recubrimientos con material vegetal actúan como barrera protectora confiriendo ventajas para insectos como Dermáptera, Blattelidae e incluso hormigas del género *Brachymyrmex* sin que aparentemente la presencia de estos insectos afectara a las hormigas.

Otro tipo de insectos que parecían beneficiarse de la presencia de hormigas fueron las avispas *Polistes carnifex* (Fabricius, 1775) y *Polybia emaciata* (Lucas, 1854), las cuales construyen sus nidos en los arbustos de café. Estas avispas recibieron protección extra de parte de hormigas como *Camponotus* sp.1 y *Linepithema neotropicum* contra posibles depredadores de sus larvas (Fig. 1I). Se especula que este tipo de relación a largo plazo (evolutivamente) podría adquirir características mutualistas, si la asociación entre nidos de avispas y de hormigas se convirtiera en una defensiva comunal, en donde las dos partes resultarían beneficiadas. Este comportamiento también ha sido observado en la Reserva Pozo Verde (Jamundí, Valle del Cauca) entre nidos de avispas *Mischocyttarus* sp. y *Synoeca* sp. con hormigas del género *Azteca*, las cuales conviven sin ningún problema, sacando beneficio de su asociación (P. Chacón, com. pers. 2007). Otra posible interacción se presentó entre huevos de la Familia Chrysopidae depositados en el haz de la hoja del cafeto, en donde es posible que la presencia de hormigas cause una disminución en el parasitismo o la depredación por otros insectos y de esta forma prolonguen su ciclo de vida (Fig. 1H).

Asociaciones caracterizadas como de depredación. Esta interacción se observó, en mayor proporción, en cafetales con sombra (15%; Fig. 3) en relación con cafetales sin sombra (6%). En las interacciones estuvieron involucradas especies de las subfamilias Ectatomminae, Ponerinae, Ectoninae y Myrmicinae. La depredación puede verse favorecida por la mayor complejidad estructural que confiere la presencia de árboles. Estos añaden heterogeneidad vertical al hábitat y proveen soporte, alimento y refugio para aves y otros organismos (Fig. 2).

No obstante, fue común observar depredación por parte de la especie cazadora *Ectatomma ruidum*, la cual solo estuvo presente en cafetales sin sombra. Esta especie, además de cuidar insectos chupadores del género *Orthezia* sp., se observó alimentándose de estadios inmaduros de este mismo insecto. Igualmente se encontraron estas hormigas llevando a sus nidos partes de ortópteros de las familias Gryllidae y Acrididae, que habían cazado en medio de las cerezas de café (Fig. 1C). *E. ruidum*, por su tamaño, no puede penetrar en los frutos brocados, pero ha sido reportada en otros estudios llevando broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari, 1867) entre sus mandíbulas (Cárdenas y Posada 2001). También se observaron especies como *Pachycondyla* sp.1 y *Pachycondyla obscuricornis* (Emery, 1890) cazando coleópteros como *Macrostylus* sp.1 (Curculionidae) y dermápteros, las cuales acechaban en medio de las cerezas de café y después transportaban en sus mandíbulas hasta los nidos.

Se observaron incursiones de la hormiga legionaria *Ecton burchellii* (Westwood, 1842), aunque solo fueron exclusivas en cultivos de café con sombra, resultan ser bastante provechosas para este tipo de agroecosistemas. Según Jaffé (2004), estas hormigas se caracterizan por presentar altos requerimientos proteínicos para su colonia. Esto, unido a un

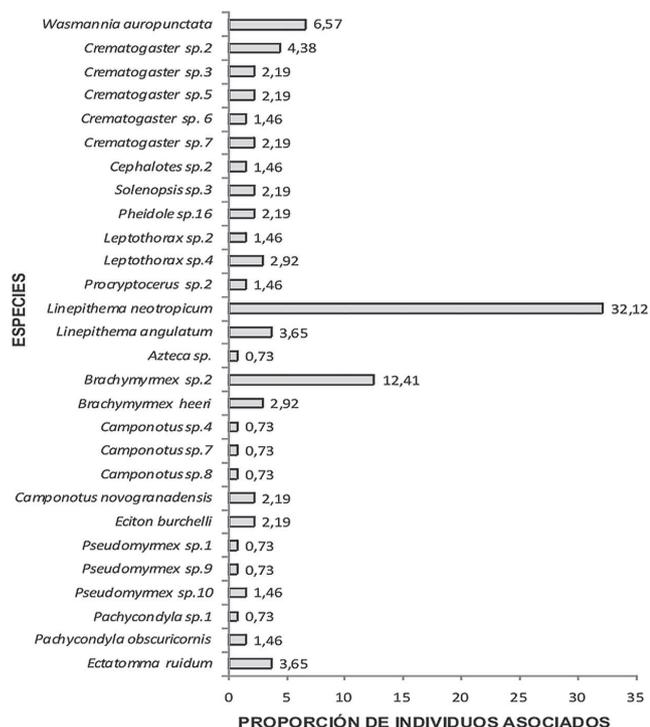


Figura 2: Proporción de eventos de asociación hormigas encontradas con otros insectos en ambos sistemas de cultivo.

eficiente sistema de caza, hace de las batidas un importante aporte en el control de numerosos artrópodos en los cafetales de sombra. Al aparecer, después de la época de lluvias, donde proliferan gran cantidad de insectos, las hormigas legionarias llegan en grandes cantidades cumpliendo una importante función al reducir poblaciones de insectos herbívoros como orthópteros (Romaleidae, Acrididae, Gryllidae) y coleópteros *Ancistrosoma rufipes* (Latreille, 1833) (Melolonthidae) y *Macrostylus* sp.1 (Curculionidae). Algunas especies de hormigas como *Wasmannia auropunctata* (Roger, 1863), *Temnothorax* sp.1 y sp.2; *Brachymyrmex heeri* (Forel, 1874), *Pachycondyla obscuricornis*, *Pachycondyla* sp.1 y *Ectatomma ruidum*, se observaron realizando control biológico sobre especies de comedores de follaje como crisomélidos, curculiónidos y melolontidos, que atacan las partes tiernas del café. Cárdenas y Posada (2001) reportaron que este tipo de insectos masticadores se alimentan del follaje de los cafetos causando esqueletización y dejando sólo las nervaduras principales; además de consumir hojas, mastican flores y roen la “pulpa” (epicarpio) de los frutos.

Franco *et al.* (2003) reportaron algunas hormigas del género *Pheidole* y *Solenopsis* cumpliendo labores de manuten-

ción y a su vez depredando algunas escamas como cóccidos. En este caso se observó a *Crematogaster* sp.1 y *Crematogaster* sp.6 depredando y también cuidando cóccidos. Otros insectos como los áfidos formaron colonias en el envés de las hojas más nuevas, succionando la savia y produciendo clorosis y deformación del tejido de las hojas (Cárdenas y Posada 2001). Además de recibir cuidado por hormigas como *Linepithema neotropicum*, y *L. angulatum*, los áfidos fueron depredados por hormigas de los géneros *Crematogaster* sp.1 y *Pseudomyrmex* sp. 9.

Se detectó depredación directa sobre la broca de café *Hypothenemus hampei*, por hormigas de las especies *Temnothorax* sp.1, *Temnothorax* sp. 2 (Fig. 1F). Además se encontraron hormigas como *Wasmannia auropunctata* y *Crematogaster* sp. 6, acarreando pedazos del cuerpo de este insecto plaga. La broca del café se ha constituido en un gran problema en la caficultura colombiana desde su reconocimiento en los cafetales en el sur del país en el año de 1988 (Bustillo 2002). Este coleóptero es considerado el insecto más dañino del cultivo porque causa grandes sobrecostos de producción, hasta el punto de ser catalogado como la plaga más importante en Colombia (Bustillo *et al.* 1998; Bustillo 2002). Otros estudios que también han detectado la importancia de las hormigas ejerciendo un efecto depredador fueron llevados a cabo por Bustillo *et al.* (1998), Gallego-Ropero y Armbrrecht (2005) y Armbrrecht y Gallego (2007) quienes encontraron hormigas de los géneros *Crematogaster*; *Pheidole*, *Brachymyrmex*, *Solenopsis*, *Wasmannia* y *Pronolepis* depredando la broca del café.

Las relaciones descritas, sobre todo con chupadores y membrácidos no son específicas, debido a que las hormigas pueden presentar más de un tipo de relación con otro insecto, pudiendo ser mutualismo-comensalismo o mutualismo-depredación o finalmente las tres: mutualismo, comensalismo y depredación.

Interacciones indirectas hormiga-hemíptero-depredadores (otros). Este tipo de interacción, presentó un mayor porcentaje en cafetales sin sombra con un 5% seguido de 3% de cafetales con sombra. Estas asociaciones se observaron en nidos satélites de hormigas del género *Linepithema* con un coleóptero de la familia Staphylinidae, cuyos representantes están íntimamente relacionados con las hormigas. Estos se han encontrado frecuentemente en nidos de las subfamilias Myrmicinae (Navarrete-Heredia y Newton 1995) y Ecitoninae (Seevers 1965), y sus relaciones involucran adaptaciones tanto de naturaleza trófica (Hölldobler y Wilson 1990) como química (Akre y Reittenmeyer 1968). Por otro lado, se observó un gran número de dermápteros que aprovecharon la presencia de hormigas para su beneficio, posiblemente utilizando alimento residual cercano a las hormigas. Estas asociaciones

Tabla 3. Interacción simultánea entre diferentes especies de hormigas y otros insectos.

Especies de hormigas		Otros insectos
<i>Linepithema neotropicum</i> , <i>L. angulatum</i>	<i>Brachymyrmex heeri</i>	<i>Saissetia coffeae</i> W.
<i>Linepithema neotropicum</i> , <i>L. angulatum</i>	<i>Wasmannia auropunctata</i> , <i>Brachymyrmex</i> sp.2	<i>Coccus viridis</i> G.
<i>Linepithema neotropicum</i> , <i>L. angulatum</i>	<i>Brachymyrmex heeri</i> , <i>Wasmannia auropunctata</i>	<i>Pseudomyrmex</i> sp.
<i>Crematogaster</i> sp.2, sp.3	<i>Brachymyrmex heeri</i> , <i>Wasmannia auropunctata</i>	Membracidae sp. 1
<i>Linepithema neotropicum</i>	<i>Pseudomyrmex</i> sp.16	<i>Saissetia coffeae</i> W.
<i>Crematogaster</i> sp.2	<i>Pseudomyrmex</i> sp.10	Membracidae sp.1

oportunistas pueden establecerse generalmente gracias a la presencia de glándulas de apaciguamiento que evitan el ataque de las hormigas (Hölldobler y Wilson 1990).

Otras interacciones de tipo oportunista se detectaron entre hormigas *Camponotus* sp. 7 y blatélidos. Al parecer las cucarachas aprovechan la protección y parte del alimento de las hormigas sin que las hormigas las agredieran ni recibieran beneficio aparente de estos insectos. La observación fue limitada teniendo en cuenta que los nidos construidos entre las hojas del cafeto con material vegetal obstaculizan la visibilidad (Fig. 1B).

También se presentaron relaciones indirectas, es decir, que a través de las hormigas, otros insectos recibían beneficios. Un ejemplo claro se presentó entre individuos de las familias Coccinellidae y Chrysopidae (ambos depredadores) y las hormigas del género *Linepithema* las cuales permitían el ingreso de estos insectos o la incursión de algunos de ellos cerca de los insectos chupadores. Los depredadores coccinélidos, en su estado larval, necesitan penetrar las construcciones que realizan las hormigas a los cóccidos y pseudocóccidos para poder alimentarse. El resultado conjunto es que posiblemente los chupadores no perjudiquen en mayor medida al arbusto de café pues los depredadores mencionados son uno de los grupos de insectos que más contribuye a regularlos (Cárdenas y Posada 2001).

En los diferentes sistemas de cultivo se observaron simultáneamente dos o más especies de hormigas compartiendo el recurso de insectos chupadores (Tabla 3). Por ejemplo, individuos del género *Pseudomyrmex* se observaron capturando rápidamente chupadores que eran cuidados por hormigas *Linepithema* y *Crematogaster*; al parecer su velocidad de movimiento les permite conseguir eficientemente su alimento.

Síntesis sobre las asociaciones observadas. Se resalta que varias especies de hormigas fueron exclusivas de alguno de los dos sistemas de cultivo. Por ejemplo *Ectatomma ruidum* se encontró en asocio con otros insectos solo en cafetales sin

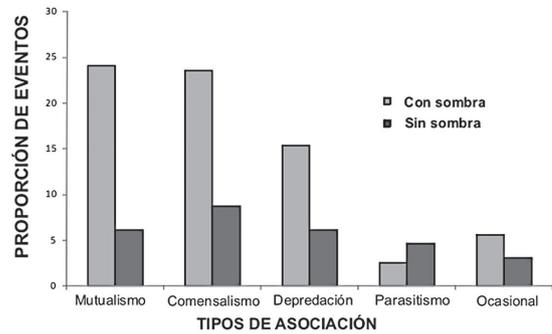


Figura 3. Porcentaje de eventos de asociación registrados entre hormigas y otros insectos del follaje en cafetales con y sin sombra.

sombra, pero las labores de depredación que esta hormiga realizaba fue suplida por otras especies de hormigas que se encontraban en mayor proporción en cultivos con sombra como *Pachycondyla* sp.1, *Pachycondyla obscuricornis*, *Temnothorax* sp. 1, *Temnothorax* sp. 2, *Crematogaster* sp. 2 y *Eciton burchelli*. También hubo especies compartidas entre estos dos tipos de cafetales, como *Linepithema angulatum* que fue la especie que mayor número de asociaciones registró seguida de *Wasmannia auropunctata*, *Brachymyrmex* sp. y *Pseudomyrmex* sp.10.

En términos generales, el porcentaje de interacciones observadas entre hormigas y otros insectos fue mayor en cafetales con sombra. La Figura 3 muestra estas diferencias, siendo los mutualismos facultativos y comensalismos los más representativos. En un estudio realizado por Franco *et al.* (2003) sobre asociación entre chupadores y hormigas, se registró un 95% de estas asociaciones como mutualista, mientras que en este estudio se encontró una mayor variedad de otros grupos de insectos involucrados. Así pues, las asociaciones con otros insectos incrementaron el porcentaje de interacciones de tipo comensalista. El mutualismo y el comensalismo se dieron en proporciones similares en los

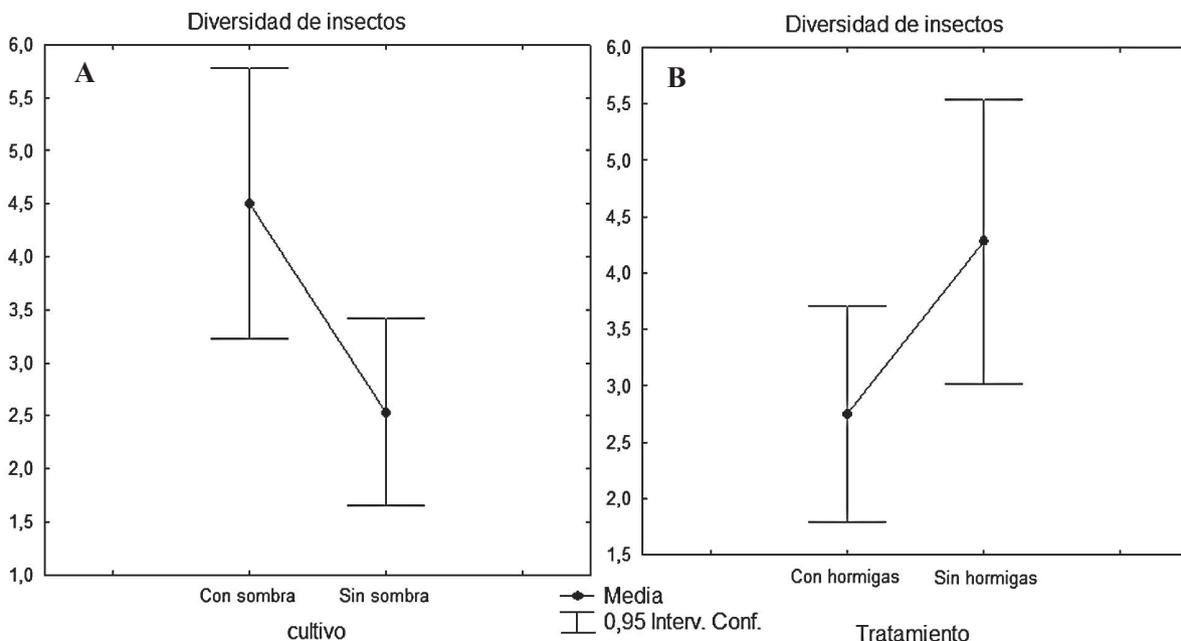


Figura 4. Medias marginales estimadas para la diversidad de otros insectos en los cafetales estudiados. **A.** Número de especies según el tratamiento de sombra y **B.** Número de especies según el tratamiento de exclusión de hormigas.

Tabla 4. Proporción de eventos de asociación entre especies de hormigas y otros insectos en cada una de las parcelas de café.

SUBFAMILIA HORMIGA	ESPECIE DE HORMIGA	TIPO DE CULTIVO	
		SOMBRA	
		CON	SIN
Myrmicinae	<i>Wasmannia auropunctata</i>	1,46	5,11
	<i>Crematogaster</i> sp.1	0	0,73
	<i>Crematogaster</i> sp.2	3,65	0,73
	<i>Crematogaster</i> sp.3	2,19	0
	<i>Crematogaster</i> sp.5	2,19	0
	<i>Crematogaster</i> sp.6	1,46	0
	<i>Crematogaster</i> sp.7	2,19	0
	<i>Cephalotes</i> sp.2	1,46	0
	<i>Solenopsis</i> sp.3	2,19	0
	<i>Pheidole</i> sp.16	2,19	0
	<i>Temnothorax</i> sp.1	0,73	0
	<i>Temnothorax</i> sp.2	0,73	0,73
	<i>Temnothorax</i> sp.4	2,92	0
	<i>Procryptocerus regularis</i>	0,73	0
	<i>Procryptocerus</i> sp.2	0	1,46
	Total	24,09	8,76
Dolichoderinae	<i>Linepithema neotropicum</i>	23,36	8,76
	<i>Linepithema angulatum</i>	1,46	2,19
	<i>Azteca</i> sp.	0,73	0
	Total	25,55	10,95
Formicinae	<i>Brachymyrmex heeri</i>	7,3	5,11
	<i>Brachymyrmex</i> sp.2	1,46	1,46
	<i>Camponotus</i> sp.4	0	0,73
	<i>Camponotus</i> sp.7	0,73	0
	<i>Camponotus</i> sp.8	0,73	0
	<i>C. novogranadensis</i>	2,19	0
	Total	12,41	7,3
Ecitoninae	<i>Eciton burchelli</i>	2,19	0
	Total	2,19	0
Pseudomyrmecinae	<i>Pseudomyrmex</i> sp.1	0,73	0
	<i>Pseudomyrmex</i> sp.9	0	0,73
	<i>Pseudomyrmex</i> sp.10	0,73	0,73
	Total	1,46	1,46
Ponerinae	<i>Pachycondyla</i> sp.1	0,73	0
	<i>P. obscuricornis</i>	0,73	0,73
	Total	1,46	0,73
Ectatomminae	<i>Ectatomma ruidum</i>	0	3,65
	Total	0	3,65
	TOTAL	67.16	32.85

dos tipos de cafetales, con y sin sombra, aunque la complejidad de las relaciones hace que se desdibujen caracterizaciones mutuamente excluyentes.

Comparación de la diversidad. La presencia de hormigas influyó sobre la diversidad de artrópodos presentes en las ra-

mas de cafetos (ramas con o sin pegante), pues se encontraron diferencias significativas en el número de morfoespecies en los tratamientos ($F_{1(19)} = 4.492$; $p = 0.036$) (Fig. 4B). En otras palabras, las hormigas ejercieron una función importante como controladoras biológicas de posibles insectos plaga (hubo menos variedad en el tratamiento con hormigas), y a su

vez estimularon las poblaciones de otros insectos asociados al cultivo. Los insectos encontrados en ramas que excluían las hormigas (con pegante) resultaban ser en su mayoría, insectos dañinos para la caficultura como los denominados cucarroncitos del follaje de acuerdo con reportes realizados por Cárdenas y Posada (2001).

La diversidad de la artrópoda estuvo relacionada con la cantidad de asociaciones potencial y realmente existentes entre hormigas y otros artrópodos. En este estudio se ratifica que la mayor diversidad viene acompañada con una mayor variedad de interacciones, especialmente en los cafetales de sombra y es consistente con Rivera y Armbrrecht (2005), quienes encontraron que un manejo agrícola ambientalmente amigable, como el cafetal orgánico de sombra diversa favoreció la diversidad de hormigas en Risaralda, Colombia. En el presente estudio se identificaron diferencias significativas en la riqueza de otros insectos asociados a los cafetales ($t_{0.05(409)} = 4.152$; $p < 0.001$) y en riqueza de hormigas ($t_{0.05(52)} = 3.895$; $p < 0.001$), siendo mayor en los cafetales con sombra asociada (Fig. 4A). Por tanto, los registros hechos a lo largo del estudio evidenciaron que los cultivos con sombra ó polisombra, no sólo presentan una mayor riqueza de hormigas, sino una mayor riqueza de otros insectos que los cultivos de café que se encuentran a plena exposición solar.

De acuerdo con los resultados aquí presentados y los reportes de otros estudios (Perfecto y Vandermeer 1996), se sigue sosteniendo que el manejo de sombra dentro del cafetal puede influenciar la abundancia y diversidad de artrópodos. Algunos de los componentes responsables de esta variación en la riqueza de insectos encontrada son las condiciones microclimáticas, la disponibilidad de alimento, los sitios de anidación y las interacciones con otras especies, que ofrecen precisamente los cafetales con estructura más compleja. Según estudios de Altieri y Nicholls (1994) estos factores relacionados con la vegetación mixta trabajan sinérgicamente para producir una resistencia asociativa o colectiva al ataque de plagas, confirmando la complejidad existente en este tipo de sistema de cultivo.

En los cafetales con sombra se logró observar un mayor número de asociaciones entre hormigas y otros insectos en el follaje, encontrándose diferencias significativas ($t_{0.05(125)} = 3.039$; $p < 0.012$) a diferencia del cafetal sin sombra (Tabla 4). Este resultado se asocia al hecho que la composición y estructura vegetal en cafetales con sombra es más compleja por lo cual su diversidad asociada es mayor (Gallego-Roperó 2005).

Este estudio también evidenció que la diversidad y abundancia de hormigas juega un papel fundamental en la presencia de otros insectos en los cafetales, pues éstas establecen diversas asociaciones que pueden ser benéficas para el control biológico. Por ejemplo, en estudios realizados por Vélez y colaboradores en Cenicafé (Chinchiná Colombia, Vélez, M. Com. Pers. 2005), Gallego y Armbrrecht (2005) y Varón *et al.* (2004) se ha encontrado, en Colombia y Costa Rica, que las hormigas *Solenopsis picea* (Emery, 1896), *Tetramorium simillimum* (Smith, 1851), *Solenopsis geminata* (Fabricius, 1804), *Pheidole radoszkowskii* (Mayr, 1884), *Crematogaster torosa* (Mayr, 1870), *C. curvispinosa* (Mayr, 1862) y *C. crinosa* (Mayr, 1862) depredaron sobre la broca en cafetales, lo que significa que hormigas nativas de diferentes especies usan este coleóptero como recurso alimenticio. Por otro lado, teniendo en cuenta la proliferación de insectos que ocasionan daños, se hace necesario determinar qué papel juegan en

el tiempo algunas de las relaciones observadas y establecer el balance para el agricultor. Esto debido a que durante el tiempo del estudio (a lo largo del período de formación de la cosecha) algunas de las relaciones eran muy prolíferas y aparentemente sincronizadas con el ciclo de producción de café, por ejemplo, las relaciones con los insectos chupadores. Por el contrario, otras eran eventuales y laxas como las observadas con avispa.

Conclusiones

En todos los cafetales estudiados, la asociación indirecta entre hormiga-planta reviste alta importancia por su frecuencia y abundancia. Aunque las asociaciones mutualistas, involucrando hormigas y chupadores fueron las de mayor observación y se podría intuir que son una amenaza potencial para la caficultura colombiana, aun se observa un aparente equilibrio y control natural de los chupadores. Las interacciones descritas entre hormigas e insectos chupadores fueron predominantemente de tipo generalista. La depredación de insectos por parte de las hormigas se constituye en un importante servicio ecológico y económico para el ecosistema cafetero pues fueron observadas depredando la broca del café *Hypothenemus hampei*.

Los tres tipos de interacciones entre insectos ocurren independientemente del tipo de sistema de cultivo, aunque algunas tienden a presentar preferencia por uno de los dos sistemas. El sistema con polisombra aparentemente produce una resistencia asociativa o colectiva al ataque de plagas por la mayor complejidad de la red trófica. Este trabajo brinda una visión instantánea de las asociaciones presentes en cafetales con y sin sombra, tratando de destacar el papel de las hormigas como potenciales controladoras biológicas de insectos dañinos para la caficultura, pero también como potenciales insectos perjudiciales, si no se observan y entienden adecuadamente.

Agradecimientos

A los dueños de los predios en Cauca, Don Célamo Argote y Don Franco. A Roberto José Guerrero por la identificación a especie de *Linepithema*. Por asistencia en el campo al Profesor James Montoya, Mónica Ramírez y Héctor Henaó. A Carmen Elisa Posso, Patricia Chacón por apoyo en el laboratorio, y a cada uno de los estudiantes de la sección de entomología de la Universidad del Valle por su ayuda en la identificación del material recolectado. Al profesor Yiltón Riascos por los análisis estadísticos. A los compañeros que estuvieron como asistentes de campo. Al Centro Nacional para la Investigación de Café Pedro Uribe Mejía, Cenicafé por la ayuda prestada en especial al Dr. Francisco Posada y Nancy Zulma Gil. A la Universidad del Valle, la Universidad del Cauca y a Colciencias por el financiamiento de este trabajo realizado dentro del proyecto titulado: "¿Estimulan los árboles el control biológico?, El papel de las hormigas depredadoras en cafetales y potreros colombianos" con código 1106-07-17808.

Literatura Citada

- AKRE, R. D.; RETTENMEYER, C. W. 1968. Trail-following by guests of army ants Hymenoptera: Formicidae: Ecitonini). Journal of the Kansas Entomological Society 41 (2): 165-174.
- ALTIERI, M. A.; NICHOLLS, C. I. 1994. Biodiversidad y manejo de plagas en agroecosistemas. Editorial Icaria. Barcelona. pp. 41-58.

- ANGEL, C. A.; TSUBOTA, N. M.; LEGUIZAMON, J. E.; CARDENAS, R.; CHAVEZ, B. C.; CADENA, G.; BUSTILLO, A. E. 2001. Enfermedades y plagas en Catleas; antecedentes e investigaciones en Colombia. Cenicafé, Chinchiná, Colombia. 320 p.
- ARMBRECHT, I.; PERFECTO, I. 2001. Diversidad de artrópodos en los agroecosistemas cafeteros. Universidad de El Salvador. Facultad de Ciencias Agronómicas, Revista Protección Vegetal 12 (2): 11-16.
- ARMBRECHT, I.; GALLEGO, M. C. 2007. Testing ant predation on the coffee berry borer in shaded and sun coffee plantations in Colombia. Entomologia Experimentalis et Applicata 124: 261-267.
- BOLTON, B. 1994. Identification guide to the ant genera of the world. Harvard University press. Cambridge Massachusetts. 222 p.
- BORROR, D. J.; TRIPHEHORN, C. A.; JOHNSON, N. F. 1992. An introduction to the study of insects. Saunders College Publishing, Philadelphia (United States of America). 1030 p.
- BUSTILLO, P. A.; CARDENAS, M. R.; VILLALVA, G. D.; BENAVIDES, M. P.; OROZCO, H. J.; POSADA, F. J. 1998. Manejo integrado de la broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari) en Colombia. Cenicafé. Chinchiná, Colombia. 134 p.
- BUSTILLO, P. A. 2002. El manejo de cafetales y su relación con el control de la broca del café en Colombia. Cenicafé. Chinchiná. Colombia. Boletín Técnico 24: 6-25.
- BUSTILLO, P. A. Editor. 2008. Los insectos y su manejo en la caficultura colombiana. Chinchiná (Colombia). Cenicafé. 466 p.
- CARDENAS, M. R.; POSADA F. J. 2001. Los insectos y otros habitantes de cafetales y platanales. Cenicafé. Chinchiná, Colombia. 250 p.
- DELABIE, J. H. C. 2001. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Stenorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. Neotropical Entomology 30: 501-516.
- DELABIE, J. H. C.; FERNÁNDEZ, F. 2003. Relaciones entre hormigas y "homópteros" (Hemiptera: Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha), pp.181-200. En: Fernández, F. (ed.) 2003. Introducción a las hormigas de la región neotropical. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt XXVI + 398 p.
- FRANCO, R. A.; CARDENAS, M. R.; MONTOYA, C. E.; ZENNER DE POLANIA, I. 2003. Hormigas asociadas con insectos chupadores en la parte aérea del cafeto. Revista Colombiana de Entomología 29 (1): 95-105.
- GALLEGO-ROPERO, M. C.; ARMBRECHT, I. 2005. Depredación por hormigas sobre la broca del café *Hypothenemus hampei* (Curculionidae: Scolytinae) en cafetales cultivados bajo dos niveles de sombra en Colombia. Manejo Integrado de Plagas y Agroecología 76: 32-40.
- GALLEGO-ROPERO, M. C. 2005. Intensidad del manejo del agroecosistema del café (*Coffea arabica* L.) (monocultivo y policultivo) y riqueza de especies generalistas. Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle 6 (2): 16-29.
- GALLINA, S.; MANDUJANO, S.; GONZALEZ-ROMERO, A. 1996. Conservation of mammalian biodiversity in coffee plantations of central Veracruz, México. Agroforestry Systems 33: 13-27.
- GULLAN, P. 1997. Relationships with ants. En: Bendov, Y.; Hodgson, C. J., eds. Soft scale insects: their biology, natural enemies and control. s.l.: Elsevier Science B. V. pp. 351-373.
- HACKMAN, R.; TRIKOJUS, V. M. 1952. The composition of the ligamaza excreted by Australian coccids of the genus *Ceroplastes*. Biochemical Journal 51: 653-656.
- HAMON, A. B. 1998. Introduction to Scale Insects. Disponible en: www.BromeliadBiota.ifas.ufl.edu/introscale.htm.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. 1990. The ants. Belnapk press of Harvard University Press. Cambridge, Massachussets. 732 p.
- HOLDRIDGE, L. 1978. Ecología basada en zonas de vida. Instituto Interamericano de Ciencias Agrarias, San José, Costa Rica. 206 p.
- JAFFE, C. K. 2004. El mundo de las Hormigas. 1ª Edición Fundación Polar. Ediciones de La Universidad Simón Bolívar. Caracas. 148 p.
- LATKE, J. 2004. Clave para la determinación de hormigas neotropicales basados en las obreras. pp 117-148. En: JAFFE, C. K. 2004. El mundo de las Hormigas. 1ª Edición Fundación Polar. Ediciones de La Universidad Simón Bolívar. Caracas. 148 p.
- MAJER, J. D. 1983. Ants: bio-indicators of minesite rehabilitation, land-use and land conservation. Ecological Management 7: 375-385.
- MOGUEL, P.; TOLEDO, V. M. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. Conservation Biology 13 (1): 11-21.
- NAVARRETE-HEREDIA, J. L.; NEWTON, A. F. 1995. Staphylinidae (Coleoptera) pp.369-380. En: Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Instituto de Biología. Canabio, Facultad de ciencias, México. 512 p.
- OLMI, M.; VIRLA, E. 2006. Familia Drynidae. Capítulo 35: 401-418. En: Fernandez, F.; Sharkey, M. J. (eds) 2006. Introducción a los Hymenoptera de la región Neotropical. Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., xxx+894 p.
- PERFECTO, I.; VANDERMEER, J. 1996. Microclimatic changes and the indirect loss of ant diversity in a tropical agroecosystem. Oecologia 108: 577-582.
- PERFECTO, I.; RICE, R. A.; GREENBERG, R.; VAN DE VOORT, M. E. 1996. Shade coffee: A disappearing refuge for biodiversity. Bioscience 46: 598-608.
- PERFECTO, I.; VANDERMEER, J.; HANSON, P.; CARTIN, V. 1997. Arthropod diversity loss and the transformation of a tropical agroecosystem. Biodiversity Conservation 6: 935-945.
- PIMENTEL, D.; STACHOW, U.; TAKACS, D. A.; BRUBAKER, H. W.; DUMAS, A. R.; MEANEY, J. J.; O'NEIL, J. A. S.; ONSI, D. E.; CORZILIUS, D. B. 1992. Conserving biological diversity in agricultural/ forestry systems. BioScience 42 (1): 354-362.
- RAMÍREZ, M.; CHACON, U. P.; ARMBRECHT, I.; CALLE, Z. 2000. Contribución al conocimiento de las interacciones entre plantas, hormigas y homópteros en bosques secos de Colombia. Caldasia 23 (2): 523-536.
- RIVERA, L.; ARMBRECHT, I. 2005. Diversidad de tres gremios de hormigas en cafetales de sombra, de sol y bosques de Risaralda. Revista de Colombiana de Entomología 31 (1): 89-96.
- SEEVERS, H. 1965. The systematics, evolution and zoogeography of Staphylinidae beetles associated with army ants (Coleoptera: Staphylinidae). Fieldiana, Zoology: 47 (2): 137-351.
- VARON, E. H.; HANSON, P.; BORBÓN, P.; CARBALLO, M.; HILLJE, L. 2004. Potencial de hormigas como depredadoras de la broca del café (*Hypothenemus hampei*) en Costa Rica. Revista Manejo Integrado de Plagas y Agroecología 73: 9.
- WAY, M. J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. Annual Review of Entomology 8:307-344.
- WILSON, E. O. 2009. Foreword. Pág viii *En* L. Lach, C. L. Parr y K. L. Abbott. Ant ecology. Oxford University Press. U.K. 385 p.