

Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

Efecto de *Nylanderia fulva* (Hymenoptera: Formicidae) sobre la abundancia y crecimiento poblacional de áfidos en cultivos de caña de azúcar

Tesis para optar por el grado de Licenciatura en Biología con énfasis en Zoología

Andrés Alexander Duarte Conrad
A92152

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio
2021

MIEMBROS DEL TRIBUNAL

Paul Hanson, Ph.D.
Director de tesis

Cindy Fernández García, Ph.D.
Presidenta del Tribunal Examinador

Eduardo Chacón Madrigal, Ph.D.
Lector de tesis

CCCCC
Miembro del Tribunal Examinador

Manuel Antonio Solís Vargas, Ph.D.
Lector de tesis

Andrés Alexander Duarte Conrad
Postulante

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en primera instancia a la Universidad de Costa Rica, institución de la que me siento orgulloso ser parte de. A la Escuela de Biología y a todo su personal que de alguna manera me brindó apoyo a lo largo de la carrera. Agradezco a todos los profesores de los cuales adquirí todo el conocimiento que me hacen el profesional que soy hoy en día.

Al Servicio Fitosanitario del Estado, —donde tanto Carlos Sanabria como Verónica Hidalgo me brindaron apoyo en los primeros pasos del trabajo en campo, llevándome de visita a los sitios con presencia de la hormiga invasora para realizar mis primeros experimentos pre-muestreo. También agradezco al personal de la Dirección de Investigación y Extensión de la Caña de Azúcar (DIECA) perteneciente a La Liga Agrícola Industrial de LA Caña de Azúcar (LAICA). A Jose Daniel Salazar, Rodrigo Oviedo y a Eduardo Cadet por brindarme tanto apoyo y conocimiento acerca del sistema que estudié. Por haberme ayudado con el transporte y a ubicar los sitios indicados para realizar el muestreo. Al Museo Nacional de Costa Rica, por permitirme utilizar sus instalaciones y su colección de hormigas.

A Paul Hanson, por ser siempre un profesor tan atento, de los que le hacen sentir comodidad al hacer cualquier consulta. Tomé 5 de sus clases y cada una me motivó todavía más a sumergirme en el mundo de la Entomología. Gracias por brindarme tanto apoyo, permitiéndome realizar asistencias donde podía aprender y adquirir un apoyo económico por parte de la institución. Para nadie es secreto que para un estudiante universitario es algo muy importante. Gracias a usted Paul, tengo mi primer trabajo como biólogo. Aparte de haber sido quien me pasó la información del puesto vacante, sé que el hecho de haber tenido en mi Currículo que trabajé para usted fue lo que me dio el trabajo sin problemas.

A Lalo (Eduardo Chacón), que más que un profesor considero un amigo. Me ayudó con la parte del análisis de resultados, y tuvo mucha paciencia con mis insistentes consultas. También agradezco a Manuel Solís por haber aceptado ser parte de mi comité, y por haberme ayudado con la identificación de las hormigas. Me gusta haber podido tener un comité tan completo, donde el énfasis de cada profesor complementa todos los puntos de vista por los que se puede abordar este tema. Por otro lado, también le debo un gran agradecimiento al profesor Jeffrey Sibaja, puesto que su curso de modelos matemáticos aplicados a la ecología fue lo que me motivó a hacer este tipo de estudio, además de que fue de gran ayuda en el análisis de los datos.

Agradezco a mis amigos “los de la gradita”, “los Dipsos”. Un grupo sumamente unido que provocaba envidia a las otras generaciones. Espero por siempre tenerlos cerca y poder seguir teniendo aventuras y viajes al estilo de los biólogos. Les debo mucho la alegría de estos años universitarios. Entre estos quiero agradecer en especial a Paula Ledezma, porque además de ayudarme con el conteo de hormigas y con otros detalles, fue un inmenso apoyo emocional en momentos difíciles; un apoyo tan grande, que sin ella posiblemente no habría escrito esta tesis.

Por supuesto, dejo de último el agradecimiento más importante, a mis padres que les debo tanto. Con tanta paciencia, nunca me impidieron seguir luchando por obtener el título que quería y me apoyaron en todo lo que se requería. Todo lo que soy se lo debo a ellos y cada logro que alcance se los voy a dedicar.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	7
INTRODUCCIÓN	8
MATERIALES Y MÉTODOS	13
Especies de estudio:	14
Experimento 1: Cantidad de áfidos según la presencia de <i>N. fulva</i>	15
Experimento 2: Crecimiento poblacional de <i>Melanaphis sacchari</i> según la presencia de <i>Nylanderia fulva</i>	17
RESULTADOS	20
Cantidad de áfidos según la presencia de <i>Nylanderia fulva</i>	20
Crecimiento poblacional de áfidos <i>Melanaphis sacchari</i> según la presencia de <i>N. fulva</i>	23
DISCUSIÓN	28
Cantidad de áfidos según la presencia de <i>Nylanderia fulva</i>	28
Crecimiento poblacional de áfidos <i>Melanaphis sacchari</i> según la presencia de <i>N. fulva</i>	32
CONCLUSIONES	37
REFERENCIAS	38

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1: Especies encontradas en los lotes sin presencia de <i>Nylanderia fulva</i> , la subfamilia a la que corresponden y sus respectivas abundancias por lote.....	21
Cuadro 2: Resultados del modelo con menor AIC del efecto de la cantidad de hormigas en las trampas sobre la cantidad de áfidos.....	24
Cuadro 3: Resultados del modelo lineal de efectos mixtos utilizado para determinar la relación de la abundancia de los áfidos con la presencia de las hormigas y demás factores utilizados en el análisis.....	25
Cuadro 4: Resultados del ANOVA aplicado al modelo lineal de efectos mixtos utilizado para determinar la relación de la abundancia de los áfidos con la presencia de las hormigas y demás factores utilizados en el análisis.....	25

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Mapa de los lotes utilizados en el experimento 1 (Cantidad de áfidos según la presencia y abundancia de <i>Nylanderia fulva</i>) y el experimento 2 (Crecimiento poblacional de áfidos <i>Melanaphis sacchari</i> según la presencia de <i>N. fulva</i>) del presente trabajo. En la esquina inferior derecha se observa la ubicación espacial en el país.....	14
Fig. 2. A) <i>Nylanderia fulva</i> , B) Larva depredadora de áfidos del género <i>Ocyptamus</i> , C) Áfidos que se alimentan de caña de azúcar, con <i>Sipha flava</i> a la izquierda y <i>Melanaphis sacchari</i> a la derecha.....	16
Fig. 3. Promedios de áfidos por hoja (A), densidad de áfidos por hoja (B), hormigas capturadas en trampas de cebo (C) y de cantidad de hormigas en las hojas para los ocho lotes, diferenciando entre los que presentaban a la hormiga <i>N. fulva</i> y los que no. Los lotes que obtuvieron diferencias significativas según la prueba de Nemenyi se presentan con letras diferentes. Aquellos que no presentan diferencias obtienen la misma letra.....	23
Fig. 4. Tendencia en la cantidad de áfidos bajo los tratamientos de exclusión de hormigas y control en los 3 lotes durante un transcurso de 34 días (A, B, C). Debajo de estos se encuentra la tendencia de la cantidad de hormigas respectiva a cada lote en la parte superior (D, E, F). Se presenta el promedio de cada día como círculos, así como una línea de tendencia con suavizador y el error estándar respectivo expresado como un área gris. También se presenta una línea punteada vertical indicando el antes y el después de la aplicación del cebo para el control de hormigas.....	26
Fig. 5. Tendencia del promedio de la cantidad de áfidos alados (A), larvas de mosca depredadoras (B), momias (C) y de áfidos infectados con el hongo entomopatógeno (D) según los tratamientos de control y de exclusión en un transcurso de 34 días. Se presenta el promedio de cada día como círculos, así como una línea de tendencia con suavizador y el error estándar respectivo expresado como un área gris. También se presenta una línea punteada indicando el antes y el después de la aplicación del cebo.....	27

RESUMEN

Las hormigas invasoras pueden provocar daños económicos en la agroindustria, puesto que en muchas ocasiones forman una asociación mutualista con hemípteros que se alimentan de las plantas de los cultivos, aprovechando sus excreciones azucaradas mientras los defienden contra sus enemigos naturales, incluso patógenos. Este tipo de asociaciones ocurren para la hormiga *Nylanderia fulva*, la cual es originaria de Sudamérica y fue introducida a Costa Rica aproximadamente en el año 2016. Los objetivos de este trabajo son observar si los lotes de caña de azúcar con presencia de *N. fulva* presentan abundancias mayores de áfidos y determinar si estas influyen en el crecimiento poblacional del áfido *Melanaphis sacchari*, afectando la abundancia de parasitoides, larvas de mosca depredadoras de áfidos y de hongos entomopatógenos. Para el primer objetivo se muestreó un total de 8 lotes de caña de azúcar, donde la mitad presentaba a la hormiga *N. fulva*. En cada uno de estos se colocó 30 trampas de cebo para hormigas y se contabilizó la cantidad de áfidos en una hoja de la planta que se encontrara al lado. En todos los lotes con la presencia de la hormiga se observó una cantidad mayor del áfido *Melanaphis sacchari*, pero para la especie *Sipha flava* no hubo tanta diferencia, probablemente porque este último no produce excreciones azucaradas. Para el segundo objetivo se muestrearon 3 lotes con plantaciones de aproximadamente 3 meses de edad y se marcaron 40 plantas en cada uno. A la mitad se le aplicó un tratamiento de exclusión de hormigas. Se contabilizó la cantidad de hormigas en las hojas, áfidos de la especie *M. sacchari*, áfidos alados, áfidos parasitados, larvas depredadoras y áfidos infectados con hongos entomopatógenos. Se recopiló esta información en 12 fechas distribuidas en un periodo de 34 días. A partir de la sexta fecha muestreada se colocó un cebo tóxico para hormigas. Se determinó que todas las variables predictoras presentaron una relación positiva con la cantidad total de áfidos y que el tratamiento de exclusión no presentó diferencia con el control. Estos resultados probablemente se deben a que cuando las abundancias de áfidos llegan a ser muy elevadas el efecto de las hormigas contra los enemigos naturales se disminuya por un efecto denso-dependiente. En el tratamiento control hubo menor cantidad de hongos entomopatógenos, lo que indica que la hormiga podría estar removiendo áfidos infectados, o que al remover las excreciones azucaradas se reducen las condiciones óptimas para la proliferación de los hongos.

Palabras clave: mutualismo, *Melanaphis sacchari*, parasitoides, hongos entomopatógenos, *Ocyptamus* sp, cebo tóxico para hormigas.

INTRODUCCIÓN

Las hormigas realizan procesos en los ecosistemas que pueden ser benéficos para los humanos (Philpott y Armbrrecht, 2006). Por ejemplo, es uno de los grupos más importantes en la aireación y el reciclaje de nutrientes del suelo en cultivos (Philpott, Uno y Maldonado, 2006). Sin embargo, también pueden ser perjudiciales, especialmente aquellas especies que han sido introducidas y tienen un comportamiento invasor (Gutrich, VanGelder y Loope, 2007). Se han reportado casi 250 especies de hormigas introducidas alrededor del mundo, aunque el número real podría ser mucho mayor (Suárez, Holway y Ward, 2005). Los daños ecológicos son considerables, puesto que muchas especies introducidas compiten de manera muy eficiente y desplazan a las especies nativas, cambiando el funcionamiento del ecosistema (Calcaterra, Cabrera y Briano, 2016). Además, provocan daños socio-económicos considerables en salud, infraestructura y agricultura (Gruber, Janssen-May, Santoro, Cooling y Wylie, 2021; Gutrich *et al.*, 2007). Por ejemplo, en los sistemas agrícolas hay hormigas que benefician hemípteros chupadores de savia, los cuales reducen la producción, provocan distorsión en las hojas (Navarrete, McAuslane, Deyrup y Peña, 2013) y también son capaces de transmitir enfermedades (Halbert y Manjunath, 2004), lo que provoca grandes pérdidas económicas (Tatchell, 1989; Ragsdale, McCornack, Venette, Potter y MacRae, 2007).

La hormiga *Nylanderia fulva* es una especie nativa de Sudamérica, específicamente de Argentina, Brasil y Paraguay (Kumar *et al.*, 2015), la cual ha sido introducida en otros países del continente americano (Sharma, Oi y Buss, 2013; Wetterer, Davis y Williamson, 2014, Kumar *et al.*, 2015). En Colombia se reportó como especie invasora a inicios de los años 70, donde fue introducida a propósito, para desplazar serpientes venenosas y hormigas cortadoras de hojas en cultivos (Aldana, Baena y Ulloa, 1995); sin embargo, no se ha obtenido evidencia de que hayan logrado desplazarlos exitosamente. En Costa Rica se registró por primera vez en el año 2016 (Oviedo-Alfaro y Bolaños-Porras, 2018), con reportes localizados en los cantones de Grecia, Naranjo y Atenas. Sin embargo, debido a que tiene la capacidad de anidar en múltiples tipos de estructuras, fácilmente se logra desplazar con intervención humana, provocando cada vez más focos de dispersión (McDonald, 2012). Por lo tanto, en la actualidad su distribución en este país puede ser mucho más amplia.

En Colombia se han realizado estudios del efecto que tiene *N. fulva* sobre otras hormigas en reservas naturales, indicando que pueden llegar a reducir en un 68% la diversidad en los

bordes de la reserva y hasta un 98% en el interior (Aldana *et al.*, 1995). Incluso, esta hormiga ha logrado desarrollar un método que le permite defenderse de manera muy efectiva contra la hormiga roja de fuego, *Solenopsis invicta*, la cual es una especie muy estudiada por ser invasora en muchas partes del mundo (Porter y Savignano, 1990).

Para tratar de controlar las poblaciones de *N. fulva* se ha utilizado cebos tóxicos, los cuales consisten en mezclas de sustancias naturales que sirven de atrayentes con insecticidas, componentes tóxicos u otras sustancias inhibidoras o reguladoras de la síntesis de quitina (Echeverri-Rubiano, 2013). El éxito de este método se basa en el hecho de que la baja concentración del componente tóxico permite a las hormigas sobrevivir y llevar el compuesto hasta la colonia en donde realizan el proceso llamado trofalaxis (alimentación de boca a boca) y envenenan al resto de individuos (Posada, Vélez, Hoyos, Cárdenas y Peláez, 2002). Hay estudios que han determinado que estos cebos si son efectivos reduciendo la abundancia de las hormigas (Chacón de Ulloa, Bustos, Aldana y Baena, 2000; Vázquez, Peña y López, 2002; Echeverri-Rubiano, 2013); sin embargo, no lo hacen de manera permanente, por lo que se debe implementar varias veces (Echeverri-Rubiano 2013).

Una de las razones por las que se ha tratado de eliminar o controlar las poblaciones de *N. fulva* es porque estas protegen a hemípteros chupadores de savia en ramas, hojas y frutos, lo que provoca daños en cultivos (Wetterer y Keularts, 2008; Sharma *et al.*, 2013). Por ejemplo, en plantaciones de coco (*Cocos nucifera*) en las Islas Vírgenes Estadounidenses, la presencia de esta hormiga ha provocado que las densidades de hemípteros sean tan altas que llegan a cubrir las flores y frutos jóvenes, causando su caída prematura (Wetterer y Keularts, 2008). En Florida, se han identificado 17 especies de 7 familias de hemípteros que han sido igualmente beneficiadas por la presencia de *N. fulva* en 10 especies de plantas (Sharma *et al.*, 2013).

El beneficio que las hormigas obtienen de los hemípteros es porque estos excretan una solución azucarada llamada ligamaza, la cual es aprovechada por la hormiga directamente del ano de estos. Se ha observado que hasta un 42% de las hormigas de varias especies que se encontraban en un sitio en Florida aprovechaban la ligamaza (Navarrete *et al.*, 2013). McDonald (2012) determinó que *N. fulva* tiene una alta afinidad por este tipo de alimento. Debido a este recurso que reciben, se menciona que las hormigas tienden a defender a los hemípteros de sus depredadores y parasitoides con tal de poder seguir aprovechando la ligamaza (Tegelaar, Hagman, Glinwood, Pettersson y Leimar, 2012). Sin embargo, también hay experimentos que

han determinado que en ausencia de enemigos naturales, la presencia de hormigas igualmente provoca un incremento poblacional de áfidos, por lo que podría también deberse a un estímulo fisiológico (El-Ziady y Kennedy, 1956; El-Ziady, 1960).

En Costa Rica, *N. fulva* ya se ha encontrado en diversos tipos de cultivos incluyendo la caña de azúcar (Oviedo-Alfaro y Bolaños-Porras, 2018). Entre los hemípteros que más afectan este cultivo se encuentran los áfidos, siendo las especies *Sipha flava*, *Melanaphis sacchari* y *Rhopalosiphum maidis* las más importantes en este país (Salazar-Blanco, 2012). Generalmente, las poblaciones de estos insectos tienden a tener una proporción elevada de individuos ápteros, sin embargo; cuando las condiciones ambientales o de la planta no son las más adecuadas, las hembras tienden a producir individuos alados para formar nuevas colonias en plantas más jóvenes (Johnson, 1959; El-Ziady y Kennedy, 1956; Harrison, 1980). Por lo tanto, los individuos alados forman focos de reproducción en plantas u hojas nuevas.

Los áfidos presentan reproducción por partenogénesis, donde la hembra tiene la capacidad de producir más hembras de manera continua sin haber tenido algún encuentro sexual (Voegtlin *et al.*, 2003). Esta condición les permite tener una tasa de reproducción muy elevada, como por ejemplo en el caso de *Sipha flava*, donde se observó que cada hembra producía en promedio 26 crías en sus primeros 8 días reproductivos (Hentz y Nuessly, 2004). En cultivos con severos problemas de áfidos, se han registrado disminuciones de hasta 42% en la producción de caña y del 20% en el rendimiento de azúcar, para una disminución en la producción de azúcar del 54% (Londoño y Gómez, 1990). Para reducir el efecto negativo de estos, se ha implementado el uso de diversos agentes de control biológico, como por ejemplo los depredadores, entre los cuales se encuentran escarabajos, crisópas, larvas de mosca y otros (Singh, Padmaja y Seetharama, 2004).

En Costa Rica se encuentran en el sistema de caña de azúcar a las larvas de mosca depredadoras pertenecientes a los géneros *Aphidoletes* (Cecidomyiidae) y *Ocyptamus* (Syrphidae) (Salazar-Blanco, 2012). Estas han sido señaladas como importantes en el control poblacional de áfidos, puesto que se ha observado que la especie *Ocyptamus gastrostactus* tiene la capacidad de alimentarse de hasta 111 áfidos en un día (Daza-Aguilar y Arcaya-Sánchez, 2021). Sin embargo, se ha observado a la especie de hormiga *Lasius niger* atacando larvas de sírfidos que se alimentan de áfidos (El-Ziady y Kennedy, 1956). Dicho comportamiento no sería raro para *Nylanderia fulva*, puesto que parte de su dieta consiste en proteína y también debido al

hecho de que es una especie oportunista que aprovecha prácticamente cualquier recurso que se encuentre forrajeando (Zenner-Polanía, 1990).

Por otro lado, los parasitoides también son considerados como un grupo importante en el control biológico de los áfidos, los cuales insertan sus huevos en estos para que al eclosionar las larvas se alimenten hasta matar al hospedero (Pluke *et al.*, 2008). Cuando el desarrollo del parasitoide es avanzado, provoca que el áfido cambie su coloración y sea más abultado, formando un estado al cual se le conoce como “momia”. En Costa Rica, las especies de parasitoides encontradas parasitando los áfidos de la caña de azúcar son *Aphidius colemanii*, *A. matricariae* y *Lysiphlebus testaceipes* (Salazar-Blanco, 2012). Estos han sido demostrados como agentes efectivos contra el crecimiento poblacional de los áfidos en diversos estudios (Sary, Lyon y Leclant, 1988; Rodrigues y Bueno, 2001; Van-Schelt, Hoogerbrugge, Becker, Meddelink y Blockmans, 2011). Sin embargo, la relación hormiga-hemíptero podría afectar el éxito de los parasitoides. Sary, Lyon y Leclant (1988) mencionan que múltiples especies de hormigas no parecen tener efecto alguno en los niveles de parasitismo de *L. testaceipes*, pero en otro estudio se ha observado que *Solenopsis invicta* depreda a los áfidos de *Toxoptera citricida* parasitados por la misma especie de avispa (Persad y Hoy, 2004). Lo mismo ocurre con la hormiga *Linepithema humile* (citado como *Iridomyrmex humilis*), la cual interfirió la efectividad de *Trioxyis pallidus* parasitando al áfido *Chromaphis juglandicola* (Frazer y Van Den Bosch, 1973). Aún se desconoce si *N. fulva* puede tener un efecto importante sobre los parasitoides.

Otro tipo de agentes controladores de áfidos son los hongos entomopatógenos, entre los cuales se han reportado específicamente en áfidos de caña de azúcar en Costa Rica los géneros *Beauveria*, *Verticillium*, *Metarhizium*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Entomophthora* y *Lecanicillium* (Salazar-Blanco, 2012). La efectividad de estos hongos para reducir la población de áfidos ha sido comprobada en laboratorio, llegando incluso a eliminar el 100% de individuos de *Aphis craccivora* en 7 días, siendo las especies *Lecanicillium lecanii* (citado como *Verticillium lecanii*) y *Beauveria bassiana* las de mayor virulencia en este estudio (Saranya, Ushakumari, Jacob y Philip, 2010). En México se observó que con la presencia de *B. bassiana* se reduce la cantidad de áfidos sanos de la especie *M. sacchari*; sin embargo, no se realiza un análisis estadístico profundo (Pérez-Molina, Cauich-Cauich, Burgos-Campos, Arcocha-Gómez y González-Valdivia, 2019). Por su parte, en un estudio realizado en Nueva York se observó que la hormiga *Formica podzolica* tiende a remover áfidos de la especie *Aphis asclepiadis* infectados con

conidios del entomopatógeno *Pandora neoaphidis*, con lo que las colonias de áfidos se mantienen con mayor cantidad de individuos vivos. Dicho comportamiento no se ha registrado para la especie *N. fulva* (Nielsen, Agrawal y Hajek, 2010).

El objetivo de este estudio es evaluar si la población de áfidos tiende a ser mayor en cultivos de caña de azúcar con presencia de *N. fulva* con respecto a los sitios que no han sido invadidos. Posteriormente se pretende evaluar si la presencia de esta hormiga afecta el crecimiento poblacional del áfido *M. sacchari*. Para esto se tomará en cuenta también los demás factores que pueden afectar dicho crecimiento poblacional, tales como los áfidos alados, parasitoides, depredadores y hongos entomopatógenos, de manera que se pueda observar cuáles de estos tienen un efecto significativo en presencia de la hormiga.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio: El muestreo se realizó en los cantones de Grecia y Atenas, Costa Rica. La distancia entre los lotes muestreados más cercanos de ambos cantones es de 1.6 km, mientras que entre los lotes más lejanos hay una diferencia de 5 km. El mapa con la ubicación de todos los lotes se puede observar en la figura 1, en el cual puede apreciar una matriz de cultivos bastante extensa, la cual consiste principalmente de caña de azúcar. Los parches boscosos se restringen casi exclusivamente a los bordes de los ríos.

La precipitación anual del sitio es de aproximadamente 2000 mm, con una temperatura promedio de 21°C (Chaves-Solera, 2019). El protocolo de siembra de la caña se realiza con surcos a 1.5 o 1.6 m de distancia con 15 a 17 yemas viables por metro cuadrado y con 2 a 3 fertilizaciones por ciclo (Conejo-Ugalde, 2020). La aplicación de químicos para el control de enfermedades es prácticamente nula, puesto que las variedades utilizadas son obtenidas de un proceso de mejoramiento para obtener mayor resistencia (Conejo-Ugalde, 2020). Por su parte, el control de plagas generalmente es realizado por medio de control biológico (Conejo-Ugalde, 2020).

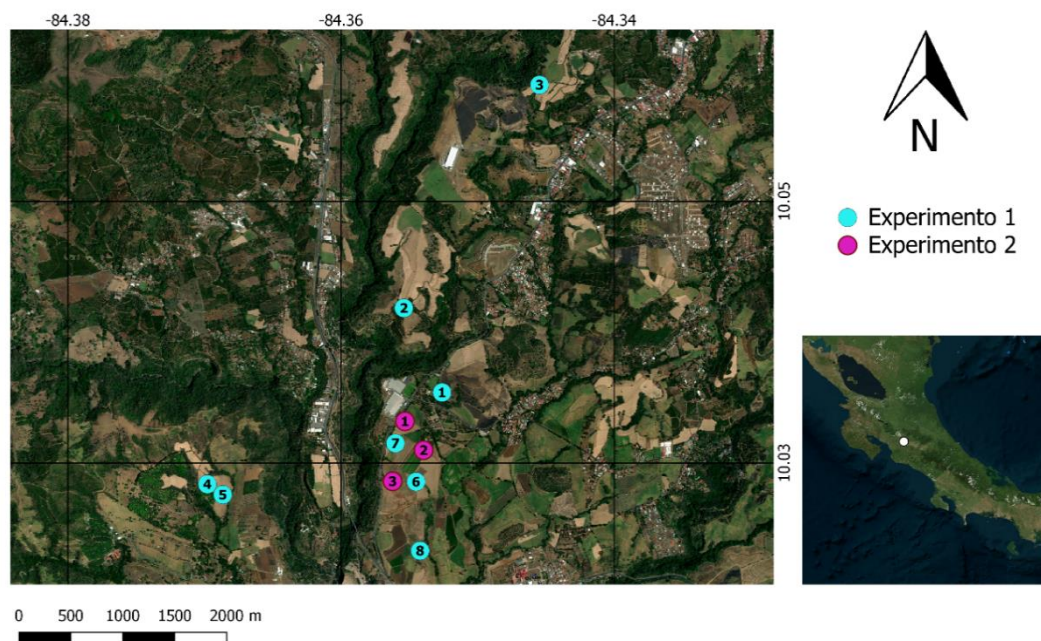


Fig. 1. Mapa de los lotes utilizados en el experimento 1 (Cantidad de áfidos según la presencia y abundancia de *Nyanderia fulva*) y el experimento 2 (Crecimiento poblacional de áfidos *Melanaphis sacchari* según la presencia de *N. fulva*) del presente trabajo. En la esquina inferior derecha se observa la ubicación espacial en el país.

Especies de estudio: La caña de azúcar (*Saccharum officinarum*) es una planta originaria de Asia que fue introducida a Costa Rica durante la era colonial (Chaves-Solera, 2020). Actualmente es considerada como uno de los cultivos tradicionales del país por su importancia económica, puesto que aporta 8368 millones de colones en impuestos y contribuciones sociales (LAICA, 2021). Para el año 2019 había en total 62630 hectáreas dedicadas a este cultivo en el país (Chaves-Solera y Bermúdez-Loría, 2020).

Entre los hemípteros que se alimentan de estas plantas y que representan un riesgo de plaga se encuentra el áfido *Sipha flava* (Fig. 2 C), el cual está ampliamente distribuido en América y causa daño tanto a la caña de azúcar como a otras especies de las familias Cyperaceae, Poaceae y Commelinaceae (Auad, Silva, Santos, y Vieira, 2015). Es caracterizada por presentar un color amarillo llamativo y producir una coloración roja en la hoja de la caña (Salazar-Blanco, 2012). Es capaz de transmitir el virus del mosaico de la caña (Posada-Flórez, Téllez-Farfán, Simbaqueba y Serna, 2014).

Por su parte, el áfido *Melanaphis sacchari* (Fig. 2 C) presenta una distribución que sigue la de la caña de azúcar y la del sorgo (*Sorgum bicolor*) (Singh *et al.*, 2004). Debido a esto se encuentra en varios continentes, principalmente en América, Asia y África; sin embargo, también se ha encontrado asociadas a otras 20 especies de gramíneas (Singh *et al.*, 2004). Es considerada como una de las plagas más comunes en cultivos de caña de azúcar, puesto que se disemina fácilmente al formar varios individuos alados (Salazar-Blanco, 2012). Puede provocar decaimiento de las hojas, retraso en el desarrollo de las plantas, y es vector del virus del síndrome de la hoja amarilla (SCYL V) (Rangel *et al.*, 2002). Las infestaciones suelen suceder en plantas de 2 a 8 meses de edad (Salazar-Blanco, 2012).

Nylanderia fulva (Fig. 2 A) es una especie de hormiga originaria de Sudamérica (Kumar *et al.*, 2015), capaz de formar asociaciones mutualistas con los áfidos (Zenner-Polanía, 1990). Presenta hábitos omnívoros, pero tiene una preferencia por obtener una dieta rica en carbohidratos (McDonald, 2012). Presenta una alta agresión interespecífica y una aparente falta de agresión intraespecífica, características que han sido sugeridas como potenciadores de su éxito invasivo (McDonald, 2012). Además, los nidos son polidómicos (LaPolla, Brady y Shattuck, 2011) y poligínicos, lo que les permite tener una alta producción de huevos (Arcilla, Gómez y Chacón, 2002). Pueden anidar prácticamente debajo de cualquier objeto, como macetas, piedras o cemento, con el requerimiento de que retengan un poco de humedad y se

encuentren en la sombra (Calcaterra *et al.*, 2016). Se ha estimado como el quinto género más abundante en la hojarasca en todo el mundo (LaPolla *et al.*, 2011). En sitios donde es introducida se ha observado que sus poblaciones se expanden a una tasa de 0.2-0.6 km por año (Wetterer y Keularts, 2008; Kumar *et al.*, 2015).

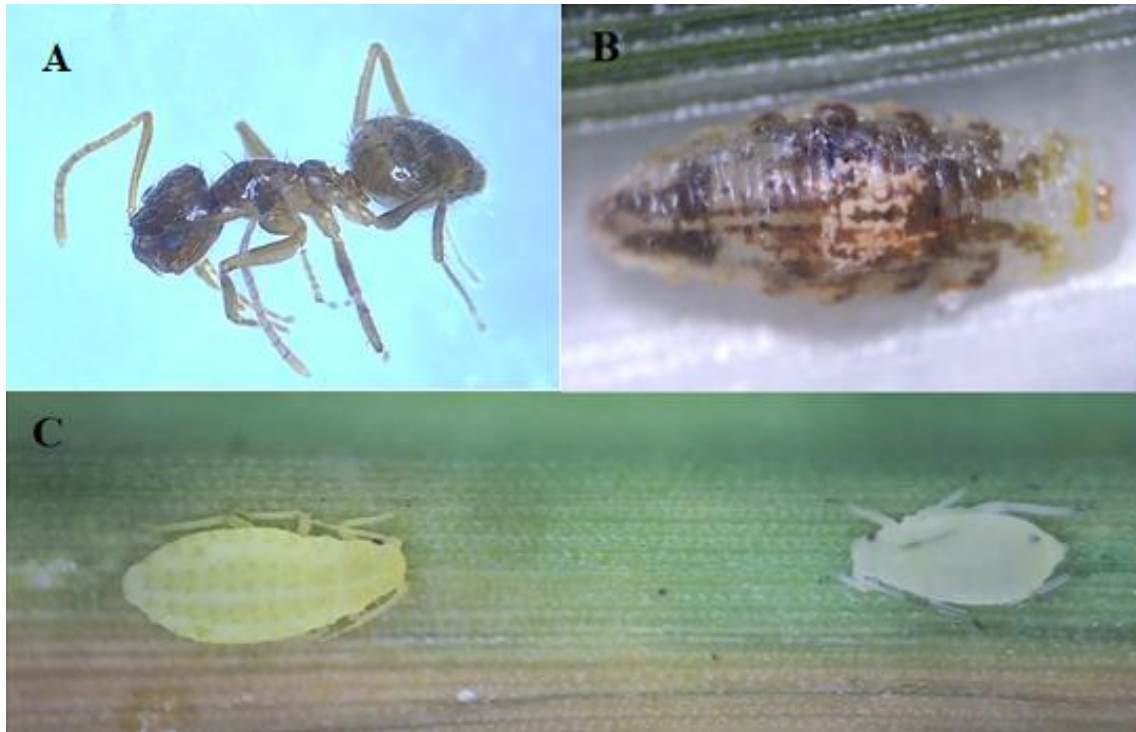


Fig. 2. A) *Nylanderia fulva*, B) Larva depredadora de áfidos del género *Ocyrtamys*, C) Áfidos que se alimentan de caña de azúcar, con *Siphia flava* a la izquierda y *Melanaphis sacchari* a la derecha.

Experimento 1: Cantidad de áfidos según la presencia de *N. fulva*

El muestreo se realizó entre los meses de julio y agosto del 2019 en los cantones de Grecia y Atenas, Costa Rica. Se eligieron ocho lotes con cultivos de caña de azúcar con edades entre los 4 y 5 meses. La mitad de estos lotes (del 1 al 4) tenían presencia de *N. fulva* y la otra mitad no (del 5 al 8). Cabe destacar que dos de los lotes elegidos consisten en dos sectores del mismo cultivo, pero en uno se presentaba *N. fulva* y en el otro no. La distancia de muestreo de ambos era de aproximadamente 100 m. Esto permite reducir el efecto de la variación de factores ambientales y de manejo del cultivo por lo menos al hacer una comparación directa entre estos.

En cada uno de los lotes se marcaron 30 puntos al azar de la siguiente manera: se eligió un surco del cultivo para realizar un transecto inicial, en el cual se marcaron puntos cada 5

metros hasta llegar a un máximo de 50 m. Esta longitud máxima no se alcanzaba en todos los surcos debido a su posición dentro del lote o a las dimensiones de este. Al llegar a dicho máximo de longitud o al terminarse el surco, se continuó con otro que se encontrara a un mínimo 5 m de manera paralela, en el cual también se marcaron los puntos cada 5 m. Se continuó de esta manera hasta alcanzar una totalidad de 300 m y 61 puntos, de los cuales se eligieron 30 al azar. En cada uno de los puntos elegidos, se tomó la planta que se encontrara justo a la derecha para ser analizada. A un máximo de 10 cm de la base de cada planta se colocó una trampa de cebo para hormigas, la cual consiste en un recipiente plástico transparente de 5.5 onzas, con una superficie de 175.6 cm² en el cual se perforó 4 orificios de 6 mm de diámetro distribuidos alrededor del recipiente de manera equidistante. En este se colocó como cebo un trozo de salchicha de pollo de 5 mm de grosor (Embutidos ZAR S.A.®) y una golosina en forma de gomita con 91% de carbohidratos y 9% proteínas (Lechao®). Tener variedad de cebos incrementa la posibilidad de atraer más especies de hormigas (McDonald, 2012). Estas trampas se colocaron a partir del mediodía, y se tardó aproximadamente 20 minutos colocándolas. Pasados 40 min se recogieron y se colocaron en bolsas plásticas, las cuales se ingresaron a un congelador para realizar la eutanasia de las hormigas. Posteriormente, se identificó a nivel de género las hormigas utilizando las claves contenidas en el libro de Fernández (2003).

En la planta seleccionada se observó la hoja +4 (en caña de azúcar se enumeran las hojas como +1, +2, +3, etc, desde la hoja superior o más nueva a la inferior) y se contabilizó la totalidad de áfidos de las especies *Melanaphis sacchari* y *Sipha flava*, así como la cantidad de momias, áfidos alados y larvas de mosca depredadoras de áfidos del género *Ocyrtamus*. También se contabilizó la cantidad de hormigas de *N. fulva* que estuvieran activas en la hoja al momento de ser muestreada. Posteriormente, se cortó la hoja desde la base, se le tomó una fotografía con escala, presionándola con un vidrio y se determinó su área foliar utilizando el programa ImageJ (Schneider, Rasband y Eliceiri, 2012). Con esto se obtuvo la densidad de áfidos por centímetro cuadrado, lo cual funciona como una medida estandarizada que corrige por la diferencia de edad que puedan tener los cultivos o por la simple variación en el tamaño de las hojas dentro de un mismo cultivo. Esta medida se realiza debido a que hay una capacidad de carga de áfidos en la hoja, debido a que el espacio es limitado y a factores de competencia entre áfidos. En hojas más grandes la capacidad de carga es mayor, por lo que se debe determinar si es

necesario estandarizar los valores entre hojas y entre lotes para hacer comparaciones más veraces.

Como análisis estadístico, se realizó una prueba de Kruskal-Wallis para observar si hay diferencias por lote en la cantidad total de hormigas capturadas en las trampas y también para las que se encontraban activas en las hojas. La relación entre estas dos variables referentes a la abundancia de hormigas se determinó mediante una correlación de Spearman.

Para comparar las abundancias de la especie *Sipha flava* en los lotes con y sin presencia de *N. fulva*, se utilizó una prueba U de Mann-Whitney. Por su parte, se realizó una correlación de Spearman para determinar qué tan relacionadas están las variables de cantidad de áfidos de la especie *Melanaphis sacchari* y su densidad por hoja. Para analizar si hay diferencias en la abundancia y densidad de esta especie por lote se utilizó una prueba de Kruskal-Wallis. Posteriormente se aplicó una prueba de Nemenyi para obtener comparaciones pareadas entre lotes para estas dos variables.

Para determinar si la cantidad de áfidos presentes en las hojas de los lotes con presencia de *N. fulva* dependía de la cantidad de hormigas recolectadas en las trampas y las que se encontraban activas en las hojas se utilizó un modelo generalizado inflado con ceros con distribución binomial negativa. A estos modelos se les agregó la identidad del lote como una variable predictora o como una interacción con la cantidad de hormigas. También se realizó un modelo generalizado mixto con la cantidad de hormigas y el lote como variables predictoras utilizando el comando “glmmadmb” de la librería “glmmADMB” (Fournier *et al.*, 2012; Skaug *et al.*, 2016). Todos los modelos se compararon con el criterio de información de Akaike (AIC) y se eligió el de valor más bajo. Todos los análisis se realizaron en el programa R 3.4.3 (R Core Team, 2016).

Experimento 2: Crecimiento poblacional de *Melanaphis sacchari* según la presencia de *Nylanderia fulva*

El muestreo se realizó entre los meses de octubre y noviembre del 2019 en la Finca La Argentina, Grecia, Costa Rica. Se eligieron 3 lotes con cultivos de aproximadamente 3 meses de edad, en los cuales se encontraba la hormiga *N. fulva*. En cada uno de estos se realizó un transecto siguiendo uno de los surcos del cultivo, en el cual se eligió una planta cada 3 metros a cualquiera de los lados del surco siempre y cuando presentaran por lo menos 10 áfidos de la especie *Melanaphis sacchari* en el envés de la hoja +3. Esta hoja no debía presentar rastros de

deficiencia nutricional o desecación como manchas amarillentas. Además, no podía presentar ninguna torsión, de manera que el envés de la hoja siempre se encontrara direccionado hacia el suelo. Esto último es para tratar de homogenizar el efecto del sol y la lluvia sobre los áfidos, puesto que estos tienden a evitar la luz directa del sol, y además las gotas pueden removerlos de la hoja.

Si no se obtenía una hoja con estas condiciones cada 3 metros, se continuaba buscando en las plantas consecutivas hasta encontrar una hoja que presentara todas las condiciones. Se eligieron en total 40 hojas por lote. Si el surco en el que se trazó el transecto no daba abasto para marcar 40 plantas debido a que su extensión no era suficiente, se continuaba con un surco que estuviera paralelo y al menos a 3 m de distancia.

La mitad de las hojas seleccionadas se sometieron a un tratamiento de exclusión de hormigas, para lo cual se fue alternando entre hojas con tratamiento de control y de exclusión dentro del mismo transecto. Para realizar la exclusión, se colocó en el tallo una barrera artificial conformada por algodón, suficiente para envolver el tallo sujeto con una gaza. Este se recubrió completamente con grasa multiuso (Marfak®). Dicha barrera se colocó justo encima y debajo de donde se proyectaba la hoja. Cada 2 semanas se volvía a recubrir la barrera con más grasa, debido a que la lluvia podía desgastarla y hacerla inefectiva.

Para evitar que las hormigas pudieran llegar a la hoja por medio de conexiones debido al contacto con otras hojas, se removió las plantas que se encontraran contiguas a esta y toda aquella hoja o planta que pareciera podría provocar dicho problema en un futuro. Por su parte, a las hojas del tratamiento control no se les removió nada alrededor y se les permitió tener contacto con otras hojas como ocurre naturalmente. Se contabilizó la cantidad de áfidos ápteros, hormigas *N. fulva* activas en la hoja, áfidos alados, larvas de mosca depredadoras, momias y áfidos recubiertos de hongo entomopatógeno. Los datos se recolectaron durante 12 fechas, distanciadas como máximo por 5 días.

En la sexta fecha se colocaron cebos tóxicos para las hormigas con el propósito de controlar su población. La mezcla utilizada consistió en 2.25 kg de bagasillo de caña, 750 gramos de harina de pescado, 0.48 ml de fipronil (Tripzell®) y 12 litros de agua, para un total de 15 kilos de cebo por hectárea. Este se aplicó con la técnica del voleo distribuyendo de manera homogénea en toda el área.

Para determinar si la barrera colocada en las hojas fue efectiva contra el paso de las hormigas se realizó una prueba U Mann-Whitney comparando la cantidad de individuos contabilizados en el tratamiento control y el de exclusión. Por su parte, para analizar qué afecta la cantidad de áfidos en el tiempo, se realizó un modelo lineal de efectos mixtos utilizando el logaritmo de la cantidad total de áfidos como variable dependiente y anidando por lote, tratamiento y por fecha. Como variables predictoras se utilizó la cantidad de larvas depredadoras, momias, áfidos infectados del hongo patógeno y la cantidad de áfidos alados, removiendo las de menor significancia hasta obtener el mejor modelo según el AIC y el criterio de información bayesiano (BIC).

Por último, se utilizó un modelo inflado con ceros con distribución binomial negativa para determinar si el cebo afectó la cantidad de hormigas. Este mismo tipo de modelo se utilizó para determinar si la cantidad de larvas depredadoras, de áfidos alados, de hongos entomopatógenos y de momias eran afectados por las hormigas, utilizando tanto las variables de cantidad de hormigas, tratamiento, aplicación del cebo y fecha como variables predictoras. Se eligió el mejor modelo para cada caso utilizando el criterio AIC. Todos los análisis se realizaron en el programa R 3.4.3 (R Core Team, 2016). Los promedios que se presentan en resultados son acompañados con la desviación estándar como medida de variación.

RESULTADOS

Cantidad de áfidos según la presencia de *Nylanderia fulva*

Se encontró un total de 12 especies de hormigas en los lotes sin presencia de *N. fulva* (Cuadro 1), de las cuales, *Pheidole* sp.1 fue la más abundante en tres de los lotes, alcanzando hasta 480 individuos en una sola trampa. Sin embargo, la especie que presentó la mayor abundancia en una sola trampa fue *Solenopsis geminata*, con un máximo de 824 individuos. Cabe destacar que en el lote 4 se obtuvo la presencia de *N. fulva* en una de las trampas con un total de 202 hormigas. Dicho lote es el que se encontraba contiguo al lote 5, en el cual se encontraba *N. fulva*. La planta que se ubicaba junto a dicha trampa presentó un total de 17 áfidos de la especie *Melanaphis sacchari*.

Cuadro 1: Especies de hormigas encontradas en los lotes sin presencia de *Nylanderia fulva*, la subfamilia a la que corresponden y sus respectivas abundancias por lote.

Especie	Subfamilia	Lote				Total
		1	2	3	4	
<i>Dorymyrmex</i> sp.	Dolichoderinae		3	93		96
<i>Linepithema</i> sp.	Dolichoderinae	462		795		1257
<i>Tapinoma</i> sp.	Dolichoderinae	186	1		22	209
<i>Ectatomma</i> sp.	Ectatomminae		1		4	5
<i>Camponotus</i> sp.1	Formicinae				30	30
<i>Camponotus</i> sp.2	Formicinae	9		1		10
<i>Nylanderia fulva</i>	Formicinae				202	212
<i>Cardiocondyla</i> sp.	Myrmicinae	2	2	1		4
<i>Monomorium</i> sp.	Myrmicinae				92	92
<i>Pheidole</i> sp.1	Myrmicinae	685	391	2117	1284	4477
<i>Pheidole</i> sp.2	Myrmicinae		134		313	447
<i>Solenopsis geminata</i>	Myrmicinae		1448	518	20	1986
<i>Odontomachus</i> sp.	Ponerinae		2		1	3
Total		1344	1991	3526	1968	8829

En los lotes con presencia de *N. fulva* no se encontró individuos de otras especies de hormigas en las trampas de cebo. La cantidad promedio de hormigas de esta especie que se encontró en las trampas fue de 266 ± 203 individuos con un máximo de 754. También hubo diferencias entre lotes en la cantidad de hormigas que se encontraban activas en la hoja

(Kruskall-Wallis = 74.40, g.l. = 7, $p < 0.001$, Fig. 3 D), siendo el lote 7 el que presentó valores más altos con respecto a los demás. Si se encontró evidencia de una relación positiva entre la cantidad de hormigas en las trampas y las que se encontraban activas en las hojas ($r_s = 0.49$, $p < 0.001$).

Por su parte, la cantidad de áfidos de *S. flava* es mayor en presencia de *N. fulva* ($W = 8187$, $n = 109$, $p = 0.003$), con un total de 138 áfidos comparado a 30 áfidos sin su presencia. Sin embargo, debido a la baja abundancia de este áfido, se procedió a analizar el efecto de la hormiga únicamente sobre la especie *M. sacchari*, para la cual se contabilizó un total de 20643 individuos en los lotes con presencia de *N. fulva*, con un promedio de 172 ± 374 individuos. En estos lotes se encontró áfidos en el 96% de las hojas, mientras que en ausencia de esta hormiga se encontraron en el 42% de las hojas muestreadas, con un total de 249 individuos y un promedio de 2 ± 6 individuos por hoja. Todos los lotes con presencia de *N. fulva* obtuvieron mayor cantidad de áfidos comparado a los lotes no invadidos por la hormiga (Kruskal-Wallis = 156.84, g.l. = 7, $p < 0.001$, Fig. 3 C); sin embargo, en el lote 8 se observó una cantidad de áfidos mucho mayor al de los demás lotes.

La correlación entre la abundancia y la densidad de individuos de *M. sacchari* por hoja es alta ($r_s = 0.968$, $p < 0.001$, Fig. 3 A y B); por lo tanto, debido a la concordancia entre ambas variables, se determinó que no es necesario utilizar la densidad de individuos por hoja, y que en estudios realizados en caña de azúcar es suficiente contabilizar la cantidad total de individuos para realizar análisis posteriores.

No se encontró momias en ninguno de los lotes sin *N. fulva*, mientras que en los que si se encontraba la hormiga se contabilizaron 110 momias, todas pertenecientes a la especie *M. sacchari*, lo que representa un 0.5% de parasitismo con respecto a la totalidad de áfidos. Sí se encontró alados en cultivos sin *N. fulva*, con un total de 10 de *M. sacchari* y 3 de *S. flava*; mientras que en presencia de la hormiga hubo 103 y 48 respectivamente. Con respecto a las larvas de mosca depredadoras, no se encontraron en los lotes sin *N. fulva*, mientras que en presencia de la hormiga se encontraron 35 individuos.

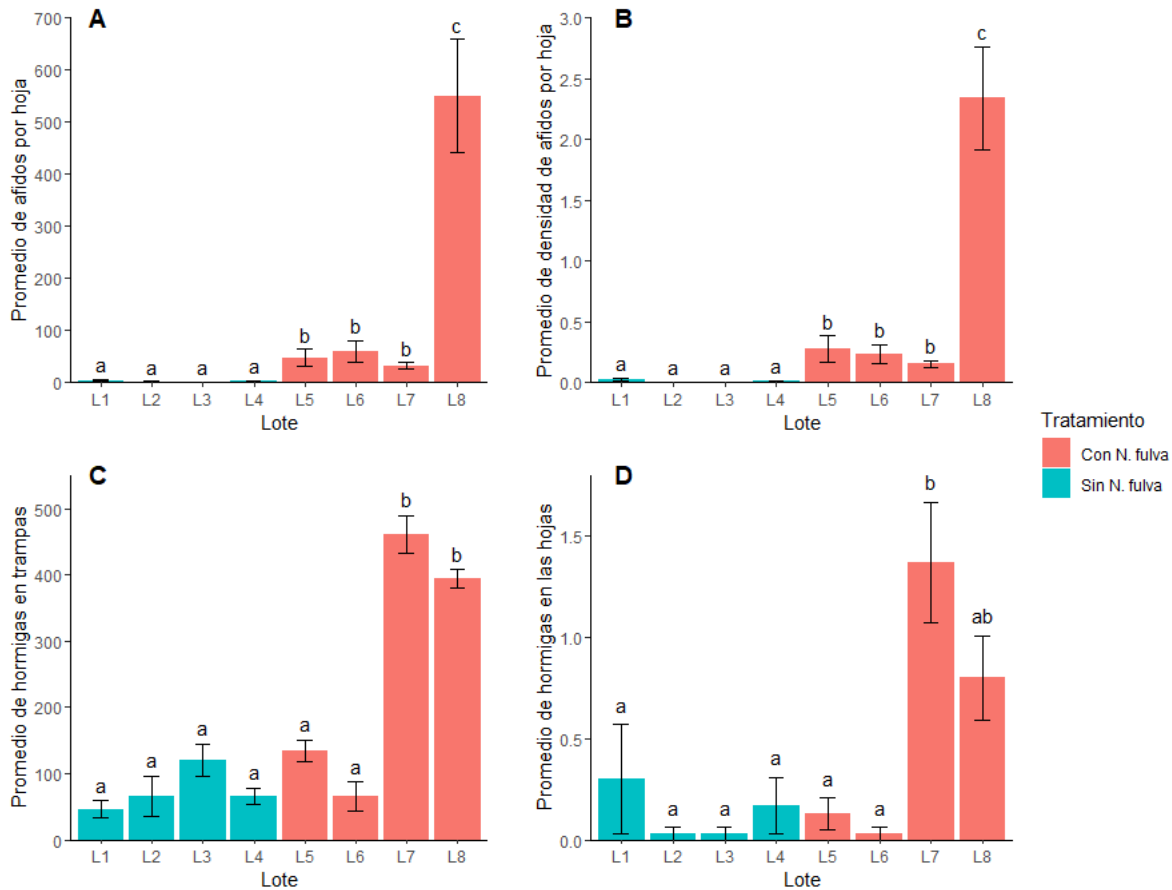


Fig. 3. Promedios de áfidos por hoja (A), densidad de áfidos por hoja (B), hormigas capturadas en trampas de cebo (C) y de cantidad de hormigas en las hojas (D) para los ocho lotes, diferenciando con color entre los que presentaban a la hormiga *Nylanderia fulva* y los que no. Los lotes que obtuvieron diferencias significativas según la prueba de Nemenyi se presentan con letras diferentes. Aquellos que no presentan diferencias obtienen la misma letra. Las barras de error representan el error estándar.

Entre los modelos utilizados para analizar si la cantidad de áfidos es afectada por la cantidad de hormigas, el de mejor ajuste fue en el que se tomó en cuenta la interacción entre la cantidad de hormigas y la identidad del lote ($\chi^2 = 91.41$, g.l. = 7, $p < 0.001$, Cuadro 2). En este se observa que sí hay un efecto positivo en los lotes 6 y 8, es decir, que conforme incrementa la cantidad de hormigas también lo hace la cantidad de áfidos, mientras que en los lotes 5 y 7 no hubo relación alguna.

Cuadro 2: Resultados del modelo con menor AIC del efecto de la cantidad de hormigas en las trampas sobre la cantidad de áfidos.

	Estimado	Error estándar	Valor Z	Valor p
Intercepto	3.13	0.48	6.41	< 0.001
Hormigas en la trampa	0.004	0.003	1.53	0.126
Lote 6	1.17	0.55	2.11	0.034
Lote 7	0.86	0.88	0.98	0.328
Lote 8	5.38	1.37	3.92	< 0.001
Hormigas en la trampa: Lote 6	-0.01	0.003	-3.05	0.002
Hormigas en la trampa: Lote 7	-0.006	0.003	-1.73	0.083
Hormigas en la trampa: Lote 8	-0.01	0.004	-2.37	0.017
Log (theta)	-0.44	0.12	-3.81	< 0.001

Crecimiento poblacional de áfidos *Melanaphis sacchari* según la presencia de *N. fulva*

La barrera utilizada para impedir el paso de las hormigas si produjo una diferencia significativa entre tratamientos ($W = 29234$, $n = 109$, $p = 0.001$); sin embargo, no fue totalmente efectiva. En el tratamiento control se contabilizó un total de 1074 hormigas entre todas las fechas, mientras que en el de exclusión se contabilizaron 164. Una de las razones por las que la barrera no fue completamente efectiva es que las hojas, al ser tan alargadas, en ocasiones el mismo crecimiento de la planta provocaba que hubiera conexiones con otras partes de la misma. Debido a que únicamente se le impidió el paso de las hormigas a la hoja seleccionada, estas si podían llegar a las partes de la planta donde ocurría dicha conexión. También sucedió que el mismo crecimiento en grosor de la planta provocó una abertura en la barrera por donde las hormigas podían pasar. Debido a esto, no se utilizó para el análisis aquellas hojas a las que se les contabilizó 10 o más hormigas entre todas las 12 fechas. También se eliminaron 4 hojas que se cayeron de manera prematura. Por lo tanto, en total se recopiló información de 109 hojas, de las cuales 60 eran del tratamiento control y 49 del tratamiento de exclusión.

El modelo con el mejor ajuste para predecir la cantidad de áfidos es aquel en el que se tomó en cuenta todas las variables predictoras (Cuadro 3). Únicamente el tratamiento de exclusión no tuvo un efecto significativo en el tamaño poblacional de los áfidos, pero tanto la cantidad de hormigas como la cantidad de áfidos alados, larvas de mosca depredadoras, momias

y la cantidad de áfidos infectados de hongos entomopatógenos tuvieron una relación positiva con la cantidad de áfidos presentes en las hojas (Cuadro 4). A pesar de que en este modelo no hay efecto de los tratamientos, llama la atención que tanto en el lote 1 como en el 2 la cantidad de áfidos tiende a ser mayor en el tratamiento de exclusión que en el control, contrario a lo que se predijo. Cabe recalcar que en el lote 2 la cantidad de áfidos es mucho menor (Fig. 4 B), lo cual concuerda con una cantidad de hormigas igualmente menor con respecto a los demás lotes (Fig. 4 E).

Cuadro 3: Resultados del modelo lineal de efectos mixtos utilizado para determinar la relación de la abundancia de los áfidos con la presencia de las hormigas y demás factores utilizados en el análisis.

	Estimado	Error estándar	g.l.	Valor-t	Valor-p
Intercepto	3.865	0.341	2	11.315	= 0.003
Fecha	-0.04827	0.005	72	-9.750	> 0.001
Tratamiento Exclusión	0.259	0.096	2	2.700	= 0.111
Larvas	0.567	0.052	1283	10.897	> 0.001
Hormigas	0.118	0.015	832	7.985	> 0.001
Alados	0.245	0.069	1283	3.555	> 0.001
Momias	0.193	0.092	1277	2.090	= 0.037
Hongo	0.003	0.0005	1012	6.220	> 0.001

Cuadro 4: Resultados del análisis de varianza aplicado al modelo lineal de efectos mixtos utilizado para determinar la relación de la abundancia de los áfidos con la presencia de las hormigas y demás factores utilizados en el análisis.

	Suma de cuadrados	Grados de Libertad	F	Pr (>F)
Fecha	160.661	1/72	95.05	> 0.001
Tratamiento	12.324	1/2	7.29	= 0.111
Larvas	200.701	1/1283	118.74	> 0.001
Hormigas	107.786	1/832	63.77	> 0.001
Alados	21.356	1/1283	12.63	> 0.001
Momias	7.379	1/1277	4.36	= 0.037
Hongo	65.394	1/1012	38.69	> 0.001

La aplicación del cebo tuvo un efecto drástico en la cantidad de hormigas ($\chi^2 = 100.88$, g.l. = 2, $p < 0.001$, Fig. 4), puesto que se puede observar que en los tres lotes hubo un decrecimiento hasta llegar a valores cercanos a cero, con un promedio de apenas 0.27 ± 1.29 individuos. También parece haber tenido un efecto sobre la cantidad de áfidos, puesto que se puede observar en el lote 1 que la curva decrece pronunciadamente justo después de la aplicación de dicho cebo (Fig. 4 A), mientras que en el lote 3 el efecto no es muy contundente (Fig. 4 C).

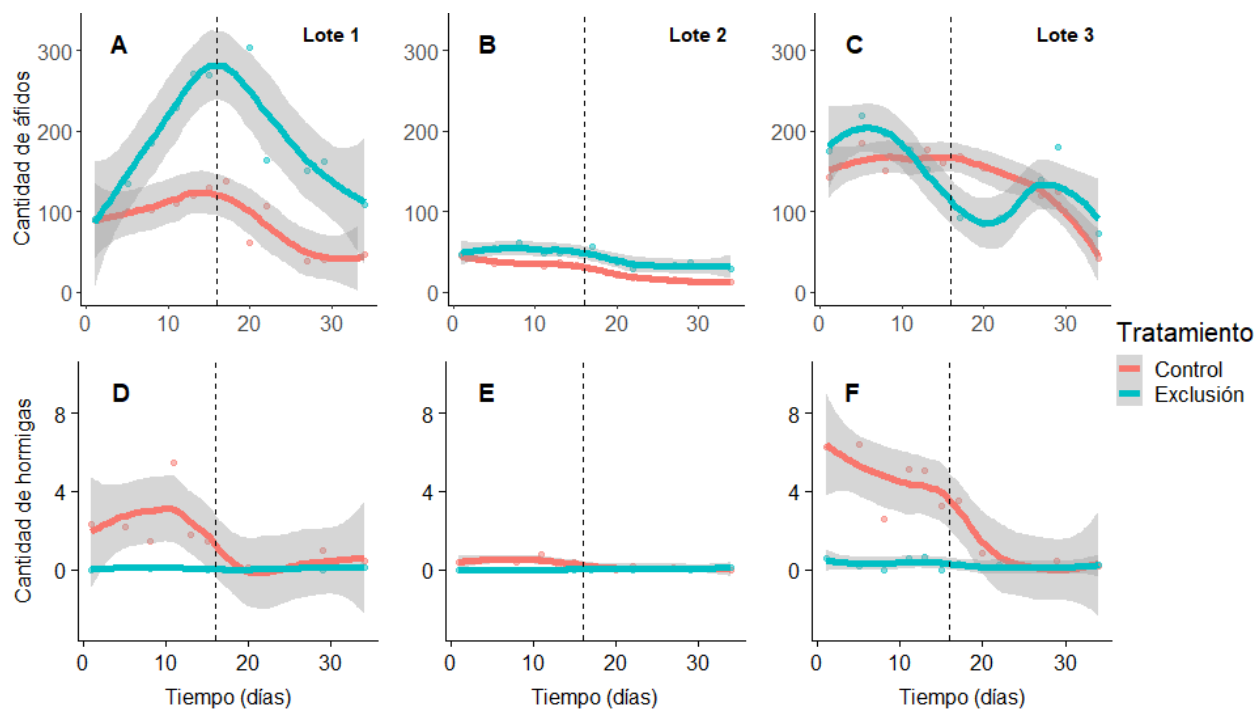


Fig. 4. Tendencia en la cantidad de áfidos bajo los tratamientos de exclusión de hormigas y control en los 3 lotes durante un transcurso de 34 días (A, B, C). Debajo de estos se encuentra la tendencia de la cantidad de hormigas respectiva a cada lote en la parte superior (D, E, F). Se presenta el promedio de cada día como círculos, así como una línea de tendencia con suavizador y el error estándar respectivo expresado como un área gris. También se presenta una línea punteada vertical indicando el antes y el después de la aplicación del cebo para el control de hormigas.

Los áfidos alados se mantienen en cantidades muy similares entre tratamientos y a lo largo de los 34 días muestreados (Fig. 5 A). Por su parte, se contabilizó un total de 93 hojas con presencia de larvas de moscas depredadoras entre todas las fechas. No es posible saber exactamente cuántos individuos se contabilizaron repetidamente en días posteriores a la primera vez que se observaron, puesto que no se realizó un muestreo controlado con la identidad de cada individuo. Sin embargo, se llegó a contabilizar un máximo de 8 en un dado momento en una misma hoja, con un promedio de 1.64 ± 1.13 individuos tomando en cuenta únicamente los casos cuando se encontró por lo menos una. Estas no solían mantenerse en las hojas por un período extenso de tiempo, puesto que únicamente en 13 casos se encontraron en por lo menos 3 fechas

consecutivas. No parece haber ningún efecto del tratamiento de exclusión de hormigas ni de la aplicación del cebo (Fig. 5 B).

Con respecto a las momias, se encontraron 109 en únicamente 44 hojas. Esta cantidad de momias no se vio afectada por el tiempo, por el tratamiento ni por la cantidad de hormigas. Por supuesto, en el primer día de muestreo se tienen valores más altos debido a que en este se tienen acumuladas todas las momias que ya se encontraban parasitadas antes de iniciar este experimento. En los próximos días podría también tenerse momias que fueron infectadas poco antes de aplicar los tratamientos, por lo tanto, para evaluar si las hormigas defienden a los áfidos de manera efectiva contra los parasitoides, se debe de enfocar en las últimas fechas de muestreo, en las cuales se observa que no hubo diferencias significativas entre tratamientos (Fig. 5 C).

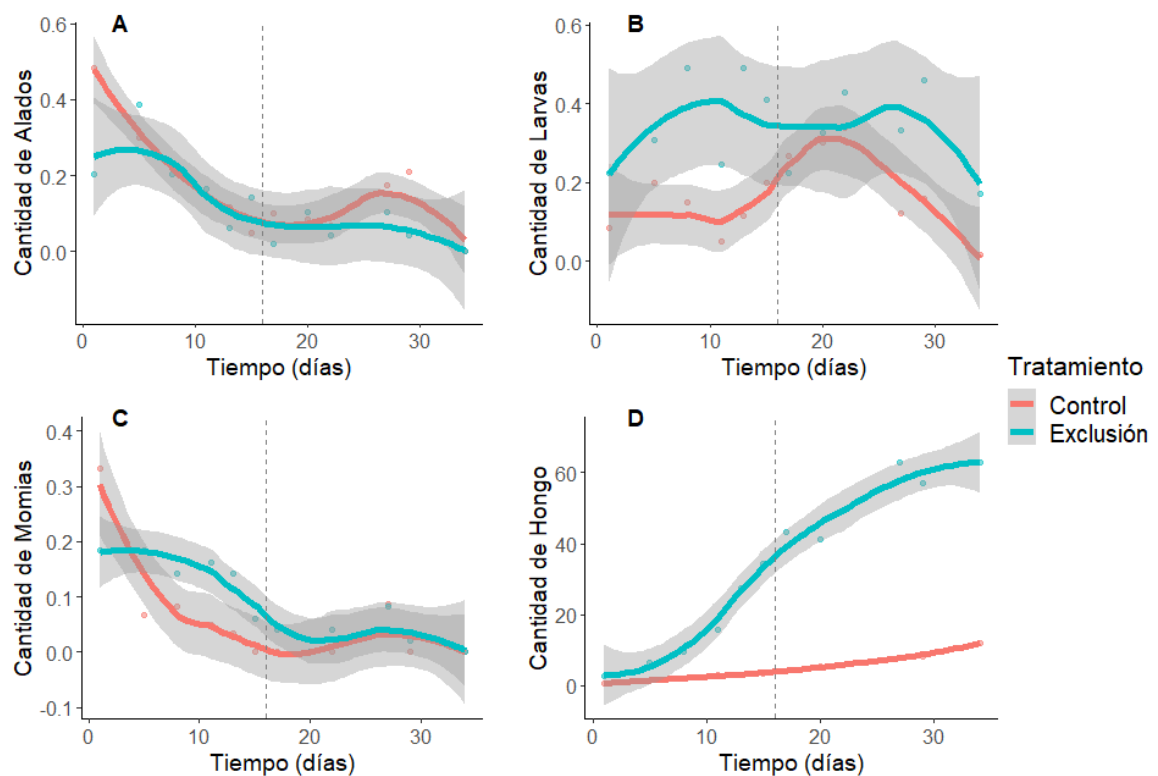


Fig. 5. Tendencia del promedio de la cantidad de áfidos alados (A), larvas de mosca depredadoras (B), momias (C) y de áfidos infectados con el hongo entomopatógeno (D) según los tratamientos de control y de exclusión en un transcurso de 34 días. Se presenta el promedio de cada día como círculos, así como una línea de tendencia con suavizador y el error estándar respectivo expresado como un área gris. También se presenta una línea punteada indicando el antes y el después de la aplicación del cebo.

La cantidad de áfidos infectados por hongos entomopatógenos incrementó con los días; sin embargo, la diferencia entre tratamientos es bastante pronunciada, dándose un incremento mayor en el tratamiento de exclusión de hormigas (Fig. 5 D). Tanto la cantidad de hormigas ($\chi^2 = 13.01$, g.l. = 1, $p < 0.001$) como la interacción entre la fecha y el tratamiento ($\chi^2 = 102.32$, g.l. = 3, $p < 0.001$) tuvieron un efecto negativo sobre la cantidad de estos hongos entomopatógenos.

DISCUSIÓN

Cantidad de áfidos según la presencia de *Nyanderia fulva*

El ensamble de especies de hormigas en lotes sin la presencia de *N. fulva* no parece tener un efecto importante sobre las poblaciones de áfidos, por lo menos al comparar los resultados con los lotes con presencia de *N. fulva*. A pesar de que la cantidad total de hormigas no presenta diferencia con 2 lotes con presencia de *N. fulva*, la cantidad de áfidos es significativamente menor. Entre las hormigas que fueron capturadas en las trampas, no necesariamente todas presentan el comportamiento de atender a los áfidos. Espadaler, Pérez-Hidalgo y Villalobos-Muller (2012) realizaron un listado de asociaciones entre hormigas y áfidos en Costa Rica, entre las cuales se observó especies de hormigas pertenecientes a los géneros *Linepithema*, *Ectatomma*, *Camponotus*, *Nyanderia*, *Monomorium*, *Pheidole* y *Solenopsis* atendiendo diferentes especies de áfidos. También se ha observado en Argentina que *Dorymyrmex tener* atiende áfidos y que es muy agresiva contra los enemigos naturales de estos, provocando así un incremento en la población de áfidos de la especie *Brachycaudus cardui* (Devegili, Lescano, Gianoli y Farji-Brener, 2020). Sin embargo, en el sitio donde se realizó dicho estudio, esta especie de hormiga era la más abundante, contrario a lo que ocurre en el presente estudio, donde la especie de *Dorymyrmex* encontrada es muy poco abundante.

Por su parte, a pesar de que no es común que las hormigas de la subfamilia Ponerinae se alimenten de la ligamaza de los áfidos, si hay registros de que especies del género *Odontomachus* pueden presentar este comportamiento (Evans y Leston, 1971), pero la preferencia por recursos más ricos en proteína deja en duda de que puedan provocar un beneficio significativo para los áfidos. Addicott (1979) observó la visitación de varias especies de hormigas a diferentes áfidos en Colorado, entre las que se encontraba *Tapinoma sessile* en bajas abundancias. Sin embargo, en su estudio no se obtuvieron resultados tan contundentes de que el ensamble de especies permitiera mantener poblaciones grandes de áfidos.

Es posible que muchas de las especies encontradas no frecuenten la ligamaza como recurso alimenticio, o que no presenten un comportamiento tan agresivo contra los enemigos naturales de los áfidos, por lo que las poblaciones de estos se mantienen menos numerosas. Además, la heterogeneidad en el ensamble de especies puede provocar que no haya una especie dominante como si ocurre en el caso de la presencia de *N. fulva*, por lo que, en caso de haber una

especie con el potencial de provocar incrementos en el número de áfidos, esto no ocurriría por presentar otras limitantes.

El hecho de que en los lotes invadidos por la hormiga *N. fulva* solo se encontrara esta especie no es raro, puesto que se ha reportado en otros trabajos que esta desplaza a la gran mayoría de especies de otras hormigas, probablemente con la única excepción de la hormiga de fuego, *Wasmannia auropunctata* (Aldana *et al.*, 1995). Las características de *N. fulva* como la alta agresión interespecífica y falta de agresión intraespecífica, además de la capacidad de anidar en muchos sitios propician que sea capaz de colonizar el ambiente con ventaja sobre las demás especies (Mcdonald, 2012). También cabe mencionar que en los sitios donde es introducida probablemente no se encuentren los enemigos naturales que tiene en los sitios donde es nativa (Calcaterra *et al.*, 2016). Por ejemplo, se ha observado que puede verse afectada por la mosca parasitoide *Pseudacteon convexicauda* (Diptera: Phoridae), la cual es una especie con distribución restringida a Argentina y Brasil (Brown, 2011). Por su parte, el microsporidio *Myrmecomorba nylanderiae* (Caudosporidae) es un patógeno que se ha encontrado únicamente en esta especie de hormiga, con la particularidad de que su descubrimiento se realizó en Texas, fuera del rango de distribución nativa de la hormiga (Powels *et al.*, 2015). Sin embargo, no se ha determinado si este microsporidio se encuentra en Costa Rica.

Con respecto a la cantidad de áfidos de la especie *S. flava*, hay una diferencia significativa en sitios con y sin la hormiga, siendo mayor en sitios con la hormiga. Sin embargo, la diferencia es de apenas 108 individuos, lo cual, en términos de tamaño poblacional de áfidos es muy poco, y además, es bastante reducida si se compara con la diferencia que hay en el caso de la especie *M. sacchari*. Esto se puede deber a que *S. flava* no produce ligamaza, por lo que las hormigas no tienden a interactuar con estos áfidos (Salazar-Blanco, Cadet-Piedra, Oviedo-Alfaro, Bolaños-Porras y Rodríguez-Morales, 2020). Se ha observado que la visitación de las hormigas sin presencia de enemigos naturales incrementa considerablemente la cantidad de áfidos (El-Ziady, 1960; Flatt y Weisser, 2000). Aunque la causa no se ha estudiado a profundidad, se hipotetiza que podría deberse a la estimulación de procesos fisiológicos. Sin la visitación de las hormigas, este efecto no se daría, y su tasa de reproducción sería la misma en sitios con y sin *N. fulva*. La pequeña diferencia que existe en las poblaciones de *S. flava* probablemente se deba a que *N. fulva* cambia las condiciones ambientales, reduciendo la

cantidad de depredadores como larvas de Coccinellidae y de Chrysopidae (Nagy, Cross y Markó, 2013).

Por su parte, para el áfido *M. sacchari* la diferencia en cantidad total de individuos entre lotes con y sin la hormiga es bastante considerable, siendo mayor en lotes con la hormiga. Sin embargo, se debe de tomar en cuenta que en el lote 8 la cantidad de áfidos es mucho más elevado, lo cual no parece ser únicamente un efecto de la visitación de *N. fulva* debido a la diferencia con los demás lotes. Las altas densidades poblacionales de *M. sacchari* se han observado bajo condiciones específicas de temperatura, humedad, edad de la planta al ser colonizada y época del año (Singh, Padmaja y Seethatama, 2004). Sin embargo, no se descarta que la presencia de *N. fulva* ayude a o haya sido la causa de que la población de áfidos sea tan elevada en este sitio.

El efecto de *N. fulva* sobre las poblaciones de *M. sacchari* podría verse más claro en los lotes 5, 6 y 7, los cuales tienen promedios de cantidad de áfidos bastante homogéneos entre ellos y presentan siempre una cantidad mayor con respecto a los lotes sin presencia de *N. fulva*. Es aún más evidente cuando se comparan los lotes 4 y 5, los cuales consisten en secciones del mismo cultivo con las mismas condiciones ambientales y de manejo. En estos se observa cómo a una diferencia de aproximadamente 100 metros entre cada lote ya hay un incremento de áfidos de la especie *M. sacchari* cuando *N. fulva* está presente. Este nivel de infestación es bastante similar al de los lotes 6 y 7, lo que hace pensar que es el incremento habitual que tendrían los áfidos en presencia de esta hormiga, pero la cantidad de lotes muestreados no es suficiente para realizar dicha conclusión.

Con respecto a las larvas de mosca depredadoras y momias, únicamente se encuentran en sitios con la presencia de *N. fulva*. Esto puede deberse a la baja cantidad de áfidos en sitios sin la hormiga, puesto que, en el caso de las larvas, se requiere una gran cantidad de áfidos para que una de estas pueda desarrollarse. Con un máximo de 43 áfidos en una sola hoja en lotes sin *N. fulva* no parece viable que una larva que se alimenta de más de esta cantidad por día subsista (Daza-Aguilar y Arcaya-Sánchez, 2021)

Lo mismo ocurre para los parasitoides, puesto que en sitios sin la hormiga invasora tampoco se encontró momias. Sin embargo, en este caso, los parasitoides no dependen de una cantidad tan elevada de áfidos, puesto que solo requieren de uno para cada huevo. Es posible que la cantidad de áfidos sea tan baja que no se produzca una cantidad de kairomonas (químico

emitido por un organismo que media una interacción interespecífica benéfica para el receptor) suficiente para que los parasitoides los puedan detectar (Lewis, Nordlund, Gueldner, Teal y Tumlinson, 1982). Por ejemplo, la misma ligamaza funciona como un mecanismo por el cual los parasitoides logran detectar a los áfidos, y se ha observado que hay una relación entre la cantidad de esta sustancia con la de parasitoides que llegan a visitar (Budenberg, 1990).

Por otro lado, las plantas también suelen producir volátiles en respuesta a la herbivoría, los cuales también pueden ser detectados por los parasitoides como señal de la presencia de áfidos (Lo Pinto, Wajnberg, Colazza, Curty y Fauvergue, 2004). La baja abundancia de estos últimos provocaría que la planta no produzca una cantidad de compuestos fácil de detectar. Además, se ha observado en algunas especies de áfidos la capacidad de inhibir la producción de dichos compuestos, lo cual es un mecanismo que reduciría la tasa de parasitismo y que tiene mayor efectividad cuando hay bajas abundancias de áfidos (Schwartzberg, Böröczky, y Tumlinson, 2011).

Según la teoría de forrajeo óptimo (Pyke, 1984), tanto moscas sírfidas como avispa parasitoides tenderían a volar a sitios con mejores condiciones y con mayores abundancias de áfidos para colocar sus huevos (Hubbard y Cook, 1978; Hemptinne, Dixon, Doucet y Petersen, 1993). Debido a que los lotes con y sin *N. fulva* se encuentran tan cercanos, los adultos de ambos grupos de enemigos naturales tenderían a concentrarse en sitios con la presencia de *N. fulva* debido al incremento en la abundancia de áfidos.

La abundancia de hormigas estimada por las trampas de cebo y por la observación de hormigas activas en las hojas no concuerda mucho con la cantidad de áfidos presentes en las hojas. Únicamente en los lotes 6 y 8 se obtuvo una relación entre la cantidad de hormigas y la cantidad de áfidos. Sin embargo, se puede observar que el lote 7 es el que presenta mayor cantidad de hormigas *N. fulva*, pero la menor cantidad de áfidos. Podría haber un efecto del diseño experimental, puesto que cada lote se muestreó una única vez en días diferentes, lo cual puede ser un problema porque la actividad de *N. fulva* es dependiente de condiciones ambientales. Los cultivos de caña de azúcar jóvenes pueden no proteger mucho a los áfidos contra el sol, y estas hormigas se ven afectadas por las altas temperaturas. McDonald (2015) realizó un muestreo capturando hormigas con cebo en condiciones de sol y de sombra, concluyendo que hay mayor actividad en sombra y dependiendo de la hora del día, puesto que *N. fulva* evita la exposición a temperaturas muy elevadas. No se realizaron mediciones de la

cobertura que proveían las plantas en cada lote ni de la temperatura en el suelo, pero es posible que, debido a que se muestrearon en días aparte, los lotes presenten diferentes abundancias de hormigas.

Crecimiento poblacional de áfidos *Melanaphis sacchari* según la presencia de *N. fulva*

Según el modelo utilizado para predecir la cantidad de áfidos en las hojas de caña de azúcar, no hubo diferencias entre tratamientos de control y exclusión. Por su parte, el cebo utilizado para eliminar hormigas si fue bastante efectivo, reduciendo en pocos días la abundancia de estas hasta valores cercanos a cero en los tres lotes (Fig.3). Estos resultados son similares a los obtenidos en Colombia, donde también analizaron su efecto en *N. fulva* (Chacón de Ulloa *et al.*, 2000; Echeverri-Rubiano, 2013). Parece haber una relación entre el decaimiento de la cantidad de hormigas y la de los áfidos; sin embargo, no se puede obtener resultados conclusivos, puesto que la reducción de áfidos también se debe al envejecimiento de la hoja (Singh *et al.*, 2004).

Cabe destacar que el nivel de infestación en cada lote tiene una relación con la cantidad de hormigas que se encuentren en el sitio, puesto que el lote con pocos áfidos también presenta pocas hormigas (Fig. 4). Con el diseño experimental empleado en este trabajo no se puede saber la causalidad de esta relación. Históricamente, siempre se ha tendido a observar cómo afecta la presencia de la hormiga al crecimiento poblacional de los áfidos (El-Ziady y Kennedy, 1956; Rodrigues y Bueno, 2001), pero no se observa el proceso viceversa.

No se puede dejar de lado el hecho de que en una relación mutualista ambos organismos se ven beneficiados (Stadler y Dixon, 2005). Los áfidos podrían incrementar sus poblaciones al ser protegidos por las hormigas (Rodrigues y Bueno, 2001) y también por estímulos fisiológicos que le permiten reproducirse más (El-Ziady, 1960; Flatt y Weisser, 2000), pero las hormigas también se ven beneficiadas al obtener una cantidad sustancial de alimento, lo cual también se traduciría en un incremento poblacional (Stadler y Dixon, 2005). Por lo tanto, al tratarse de un mutualismo, el incremento elevado de una especie iría de la mano con el incremento de la otra. Si en un sitio no se dan las condiciones para que una especie prospere, la otra tampoco lo hará al mismo grado que si ambas tuvieran las condiciones propicias, a no ser que haya otra especie con la que pueda realizar una asociación mutualista.

En este caso, los lotes se encontraban bastante cercanos, por lo que las características climáticas deben ser similares, pero el tipo de manejo del cultivo puede variar en algunos

aspectos. Por ejemplo, la cosecha se puede realizar con una quema involucrada o en verde (sin quema) (Ortiz-Laurel, Salgado-García, Catelán-Estrada y Córdova-Sánchez, 2012). Por supuesto, una quema podría afectar severamente las poblaciones de hormigas en un sitio; sin embargo, no hay estudios que hayan evaluado qué factores del tipo de manejo de cultivos de caña de azúcar pueden afectar las poblaciones de *N. fulva*. Por su parte, la variedad de las planta o eventos estocásticos podrían afectar la presencia de los áfidos (Cruz *et al.*, 2005; Akbar, Showler, Reagan y White, 2010).

Es posible que en el lote 2 no se den las condiciones propicias para alguno de los implicados en el mutualismo, y esto afectaría a la otra especie. Sin embargo, como se observó anteriormente en este trabajo, todos los sitios invadidos por *N. fulva* presentaron cantidades más elevadas de áfidos con respecto a sitios no invadidos. Esto es un indicio de que las hormigas afectan en mayor parte a las poblaciones de áfidos, puesto que el hecho de que estas hormigas no se encuentren en ciertos sitios no se debe a las bajas abundancias de áfidos, sino a que no han sido colonizados.

En el modelo se observa que todas las demás variables, excepto la fecha, presentan una relación positiva, lo cual únicamente se esperaba para las hormigas activas en las hojas y los áfidos alados (Cuadro 3 y 4). La relación entre la abundancia de hormigas y de áfidos en las hojas podría deberse tanto a que las hormigas mantienen condiciones propicias para los áfidos (pocos enemigos naturales y una estimulación en su reproducción) como a que la alta abundancia de áfidos atrae a las hormigas a alimentarse. Por tratarse de un mutualismo, ambas deben ser verdaderas; sin embargo, el efecto que las hormigas tengan sobre el crecimiento poblacional de los áfidos dependerá de la densidad que haya de estos en un momento dado (Breton y Addicott, 1992). Es decir, cuando la abundancia de áfidos es baja, el efecto de las hormigas en su crecimiento poblacional probablemente sea mayor, puesto que hay una proporción razonable entre ambas especies. Conforme la abundancia de áfidos aumenta, la cantidad de hormigas que atiende no sería suficiente para mantener el mismo efecto. Se puede observar que los promedios iniciales de áfidos pueden ser bastante elevados (Fig. 4), lo cual podría provocar que las hormigas ya no tengan un efecto tan pronunciado sobre estos. Difícilmente una o dos hormigas podrán atender centenas de áfidos. Por supuesto, el valor de la cantidad de hormigas activas se tomó de una manera donde no se sabe realmente cuantas hormigas visitan las hojas cada día,

pero proporciona una idea de cuantas atienden en un momento dado. Este efecto denso-dependiente podría ser la razón por la que no se detecten diferencias entre tratamientos.

Los áfidos alados tienen una abundancia ligeramente mayor en las primeras fechas del muestreo (Fig. 4 B), puesto que son los individuos que colonizan nuevas hojas (Harrison, 1980). Dicho muestreo se inició en la hoja +3 de la planta, la cual suele ser la más joven que se encuentra desenvuelta y no en la vaina apical, por lo que los áfidos tienden a colonizar estas hojas (Salazar-Blanco, 2012). La relación positiva entre la cantidad de áfidos ápteros y de alados probablemente se deba a que entre más individuos alados haya en una hoja, habrá más focos de reproducción en la misma. Sin embargo, se ha observado que, a altas densidades de áfidos, se tienden a formar más individuos alados para realizar su dispersión y no mantenerse en una hoja que se encuentra muy ocupada (Singh *et al.*, 2004). Este comportamiento también puede haber influido en la relación positiva entre ambas variables.

Por su parte, las larvas de mosca depredadoras también tienen una relación positiva con la cantidad de áfidos. Esto indica que, a pesar de estar depredándolos, no afectan significativamente las poblaciones de estos. Al contrario, la relación positiva se debería a que es más probable encontrar larvas de mosca en hojas con altas abundancias de áfidos, lo cual se observó también en un estudio donde se analizó la interacción entre el sírfido *Epistrophe nitidicollis* y el áfido *Aphis fabae* (Hemptinne *et al.*, 1993).

El bajo efecto que tienen estas larvas sobre la población de áfidos se puede deber a varios factores. Por ejemplo, el tiempo promedio que un huevo de *Ocyptamus gastrostactus* tarda en eclosionar es de 2 días, y en su estadio larval tardan aproximadamente 8 días, iniciando con un consumo bajo de áfidos y dependiente de la densidad de estos (Emmen y Quirós, 2006; Daza-Aguilar y Arcaya-Sánchez, 2021). Además, también hay un comportamiento de canibalismo en larvas de *Ocyptamus* sp. y una tendencia de las adultas a poner huevos individuales en diferentes hojas (Colares, Michaud, Bain y Torres, 2015), lo cual podría explicar el hecho de que casi siempre haya apenas una o dos larvas en una hoja al mismo tiempo. Considerando que las moscas adultas tienden a poner sus huevos en sitios con altas densidades de áfidos para garantizar el éxito de su progenie, que se encuentran en bajas abundancias por hoja y que tardan unos pocos días depredando áfidos, es posible que la presencia de estas no llegue a afectar considerablemente la abundancia de áfidos en las hojas donde son colocados.

Con respecto a los parasitoides, también se obtuvo una relación positiva con la cantidad de áfidos; sin embargo, con una abundancia de apenas 109 individuos observados en un transcurso de 34 días, y una tasa de parasitismo de 0.5%, es difícil pensar que podrían tener un efecto negativo significativo sobre los áfidos. Su relación positiva se debería a que, entre más áfidos haya en un sitio, la avispa adulta los podrá captar con mayor facilidad, puesto que, como se discutió anteriormente, incluso las plantas liberan compuestos como respuesta a la herbivoría, los cuales los parasitoides utilizan como señal indicativa de la presencia de áfidos (Lo Pinto *et al.*, 2004).

La baja abundancia de parasitoides podría deberse a la defensa que proveen las hormigas a los áfidos. Múltiples estudios han observado que en diversas interacciones entre hormigas y áfidos hay una reducción en el parasitismo comparado a la ausencia de hormigas (Stary, Lyon y Leclant, 1988; Rodrigues y Bueno, 2001; Van-Schelt, Hoogerbrugge, Becker, Meddelink y Blockmans, 2011). En otros estudios se ha observado que las hormigas tienden a remover a los áfidos parasitados (Frazer y Van Den Bosch, 1973; Persad y Hoy, 2004). Este no parece ser el caso de este estudio, puesto que no hay una diferencia en la cantidad de momias según el tratamiento, lo cual puede deberse también al efecto denso-dependiente de la asociación mutualista (Breton y Addicott, 1992). Difícilmente la cantidad de hormigas activas en las hojas pueden proteger una cantidad tan grande de áfidos contra los parasitoides, puesto que debería ser muy fácil para estos últimos encontrar un hospedero desatendido.

Es posible que la baja abundancia de parasitoides se deba a que el sitio no presente las condiciones óptimas, puesto que estos no dependen únicamente de una densidad alta de hospederos, sino de los recursos florales para la alimentación de los adultos. Estos suelen alimentarse de plantas con néctar bastante accesible como las del género *Asclepias* (James, Seymour, Lauby y Buckley, 2016) o de especies con nectarios extraflorales como las del género *Inga* (Ruiz, Oropeza y Toledo, 2011; Brown y Mathews 2008). Debido a que se trata de un monocultivo, y a que no hay mucha cobertura boscosa, podría no haber suficiente recurso floral para los parasitoides. Además, en estudios anteriores se ha observado que la cantidad de momias se reduce conforme se incrementa la distancia al borde de los parches boscosos (Anton *et al.*, 2007; Griffiths *et al.*, 2008)

Los áfidos infectados por el hongo entomopatógeno también tuvieron una relación positiva con la cantidad de áfidos sanos. No hay evidencia de que la presencia de un hongo

entomopatógeno eleve el nivel de reproducción de las poblaciones de áfidos, por lo que deben tener únicamente un efecto negativo. Además, los áfidos no se pueden reproducir infinitamente en una hoja de caña de azúcar mientras van siendo infectados por los hongos. Una vez más, vemos un problema de causalidad de los resultados, puesto que lo que estaría ocurriendo es que entre más áfidos sanos haya, mayor cantidad de infectados puede haber.

En este caso, es interesante el efecto que tienen los tratamientos sobre el hongo, puesto que la diferencia que hay entre presencia y ausencia de hormigas es bastante pronunciada. Se puede observar que la cantidad de áfidos infectados es cercana a cero al inicio del experimento en ambos tratamientos, lo cual se debería a que las colonias existentes son bastante jóvenes y no han tenido oportunidad de ser infectadas. Al transcurrir los días, en el tratamiento control se observa cómo va incrementando la cantidad de áfidos infectados de hongo, mientras que en el tratamiento de exclusión de hormigas la cantidad se mantiene muy cercana a cero con un crecimiento muy leve. Esto podría deberse a que al remover la ligamaza podrían estar reduciendo el medio en el cual proliferan los hongos (Novak, 1994). Sin embargo, esta tendencia también podría ser un indicio de que la hormiga *N. fulva* remueve los áfidos infectados para mantener las poblaciones sanas. Dicho comportamiento de remoción de áfidos infectados por hongos ha sido observado anteriormente (Nielsen *et al.*, 2010; Bird, Hesketh, Cross y Copland, 2010), pero nunca en *N. fulva*.

Debido a que no se observó diferencias poblacionales de áfidos entre tratamientos, la efectividad del hongo para controlar poblaciones de áfidos en presencia de la hormiga es cuestionable, y probablemente no sea efectivo cuando ya la plantación tiene altas densidades de áfidos. El incremento en la cantidad de áfidos infectados concuerda con el efecto que tendría el envejecimiento de la hoja, por lo que el resultado de su efectividad es muy difuso. Ambos factores influirían en el decrecimiento de las poblaciones de *M. sacchari*, puesto que se ha observado que el número de individuos sanos de esta especie decrece rápidamente después de haber alcanzado su punto máximo (Singh *et al.*, 2004). Para este entonces, ya habrían formado alados para colonizar las hojas más nuevas.

CONCLUSIONES

La presencia de la hormiga invasora *Nylanderia fulva* provoca un incremento en la cantidad de áfidos de la especie *Melanaphis sacchari* en los cultivos de caña de azúcar que ha logrado invadir. No obstante, no se observó un efecto directo sobre el crecimiento poblacional de estos, probablemente debido a un proceso denso-dependiente. Es posible que la hormiga tenga un efecto importante cuando las densidades poblacionales de áfidos son bajas, pero no tanto cuando hay una gran densidad, puesto que la cantidad de hormigas no da abasto para atender de manera frecuente a tantos individuos. Debido a esto, posiblemente los primeros meses de edad de las plantaciones sean los más críticos, puesto que podría ser cuando el efecto de la hormiga sea mayor sobre los áfidos. Sin embargo, queda por analizar el efecto de la hormiga sobre el tamaño poblacional de áfidos en diferentes edades de plantación.

La baja abundancia de parasitoides y de larvas depredadoras de áfidos probablemente se deba a factores de su historia natural como la duración de la etapa que afecta a los áfidos, canibalismo, competencia intraespecífica y el comportamiento de oviposición. También, las pobres condiciones que presenta un monocultivo para mantener a los adultos podrían influir. Sin embargo, no se descarta que *N. fulva* proteja a los áfidos contra los enemigos naturales, o que modifique el ambiente, haciéndolo menos propicio para su desarrollo. Por su parte, los hongos entomopatógenos si se ven bastante reducidos en presencia de esta hormiga, probablemente debido a que esta remueve los individuos infectados o a que al remover los excesos de ligamaza limiten el crecimiento de los hongos.

En este estudio se demostró que los agentes que se podrían utilizar para el control biológico de los áfidos serían bastante ineficientes una vez que la población sea muy elevada; y cuando no lo sea, es posible que las hormigas si tengan un efecto negativo. Para tratar de mantener bajo control las poblaciones de *N. fulva* se puede emplear el cebo tóxico utilizado en este estudio, el cual se demostró que es un método eficiente para reducir la cantidad de hormigas en el sistema. Por lo tanto, se sugiere realizar estudios empleando el cebo tóxico y control biológico en conjunto al inicio del ciclo del cultivo de caña de azúcar, de manera que se pueda sobrellevar las etapas críticas de las plantas con respecto al áfido *M. sacchari*.

REFERENCIAS

- Addicott, J. F. (1979). A multispecies aphid-ant association: density dependence and species-specific effects. *Canadian Journal of Zoology*, 57, 558-569.
- Akbar, W., Showler, A. T., Reagan, T. E. y White, W. H. (2010). Categorizing sugarcane cultivar resistance to the sugarcane aphid and yellow sugarcane aphid (Hemiptera: Aphididae). *Economic Entomology*, 103, 1431-1437.
- Aldana, R. C., Baena, M. L. y Ulloa, P. C. (1995). Introducción de la hormiga loca (*Paratrechina fulva*) a la Reserva Natural Laguna de Sonso (Valle del Cuaca, Colombia). *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, 3, 15-28.
- Anton, C., Zeisset, I., Musche, M., Durka, W., Boomsma, J. J. y Settele, J. (2007). Population structure of a large blue butterfly and its specialist parasitoid in a fragmented landscape. *Molecular Ecology*, 16, 3828-3838.
- Arcilla, A. M., Gómez L. A. y Chacón, P. U. (2002). Immature development and colony growth of crazy ant *Paratrechina fulva* under laboratory conditions (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 39, 307-321.
- Auad, A. M., Silva, S. E. B., Santos, J. C. y Vieira, T. M. (2015). Impact of fluctuating and constant temperature on key life history parameters of *Sipha flava* (Hemiptera: Aphididae). *Florida Entomologist*, 98, 424-429.
- Bird, A. E., Hesketh, H., Cross, J. y Copland, M. (2010). The common black ant, *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae), as a vector of the entomopathogen *Lecanicillium longispor* to rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea* (Homoptera: Aphididae). *Biocontrol Science and Technology*, 14, 757-767.
- Breton, L. M. y Addicott, J. F. (1992). Density-dependent mutualism in an aphid-ant interaction. *Ecology*, 73, 2175-2180.
- Brown, M. W. y Mathews, C. R. (2008). Conservation biological control of spirea aphid, *Aphis spiraecola* (Hemiptera: Aphididae) on apple by providing natural alternative food resources. *European Journal of Entomology*, 105, 537-540.
- Budenberg, W. J. (1990). Honeydew as a contact kairomone for aphid parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 55, 139-148.

- Calcaterra, L., Cabrera, S. y Briano, J. (2016). Local co-occurrence of several highly invasive ants in their native range: are they all ecologically dominant species? *Insectes Sociaux*, 63, 407-419.
- Chacón de Ulloa, P., Bustos, J., Aldana, R. C. y Baena, M. L. (2000). Control de la hormiga loca, *Paraterechina fulva* (Hymenoptera: Formicidae), con cebos tóxicos en la Reserva Natural Laguna de Sonso (Valle, Colombia). *Revista Colombiana de Entomología*, 26, 151-156.
- Chaves-Solera, M. (2019). Resultado final de la zafra 2018-2019 en Costa Rica: un periodo agroindustrial con grandes diferencias y contrastes. Liga Agrícola Industrial de la Caña de Azúcar. <https://servicios.laica.co.cr/laica-cv-biblioteca/index.php/Library/download/yWCKhLgwOeiOvQoFEuJKfdrtelkxnMYD>
- Chaves-Solera, M. A. (2020). Progenitores de caña de azúcar de las principales variedades sembradas comercialmente en Costa Rica: Revisión histórica periodo 1530-2020. *Entre Cañeros*, 18, 5-73.
- Chaves-Solera, M. A. y Bermúdez-Loría, A. Z. (2020). 80 años de vida institucional del sector cañero-azucarero costarricense: Breve recorrido por su historia. *Entre Cañeros*, 16, 5-70.
- Colares, F., Michaud, J. P., Bain, C. L. y Torres, J. B. (2015). Recruitment of aphidophagous arthropods to sorghum plants infested with *Melanaphis sacchari* and *Schizaphis graminum* (Hemiptera: Aphididae). *Biological Control*, 90, 16-24.
- Conejo-Ugalde, R. (2020). Protocolo de labores agrícolas realizadas en los cultivos de caña de azúcar (*Sccharum officinarum*) y café (*Coffea arabica*), en la empresa Cooperativa Agrícola Industrial Victoria R.L. Coopervictoria.
- Cruz, Y. G., Sousa, J. G., Díaz, O. A., Rodríguez, M., Manresa-Roque, M. M., Rodríguez-Díaz, I., Estévez-Martín, Y. H., Fernández, N. y Aguilera, L. (2005) Preferencia de *Melanaphis sacchari* (Zehnt) por 21 variedades comerciales de caña de azúcar. *Centro Agrícola*, 32, 19-25.
- Daza-Aguilar, J. y Arcaya-Sánchez, E. (2021). Aspectos biológicos y capacidad depredadora del sírfido *Ocyptamus gastrostactus* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Syrphidae) alimentado con *Aphis craccivora* Koch, 1854 (Hemiptera: Aphididae) en condiciones de laboratorio. *Revista Chilena de Entomología* 47, 105-113.

- Devegili, A. M., Lescano, M. N., Gianoli, E. y Farji-Brener, A. G. (2020). Defence variation within a guild of aphid-tending ants explains aphid population growth. *Ecological Entomology*, 45, 1180-1189.
- Echeverri-Rubiano, C. (2013). Evaluación de dos cebos tóxicos para el control de *Nylanderia fulva* (Formicidae) en cultivos de café. *Fitosanidad*, 17, 11-17.
- El-Ziady, S. (1960). Further effects of *Lasiusniger* L. on *Aphis fabae* Scopoli. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, 35, 1-3.
- El-Ziady, S. y Kennedy, J. S. (1956). Beneficial effects of the common garden ant, *Lasiusniger* L., on the black bean aphid *Aphis fabae* Scopoli. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, 31, 4-6.
- Emmen, D. A. y Quirós, D. I. (2006). Estudio preliminar sobre la capacidad de depredación de *Ocyptamus gastrostactus* (Diptera: Syrphidae) sobre *Toxoptera citricida* (Homoptera: Aphididae) en cítricos. *Tecnociencia*, 8, 153-166.
- Espadaler, X., Pérez-Hidalgo, N. y Villalobos-Muller, W. (2012). Ant-aphid relations in Costa Rica, Central America (Hymenoptera: Formicidae; Hemiptera: Aphididae). *Sociobiology*, 59, 959-970.
- Evans, H. y Leston, D. (1971). A ponerine ant (Hym., Formicidae) associated with Homoptera on cocoa in Ghana. *Bulletin of Entomological Research*, 61, 357-362.
- Fernández, F (Ed.). (2003). *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Colombia: Instituto Humbolt.
- Flatt, T. y Weisser, W. W. (2000). The effects of mutualistic ants on aphid life history traits. *Ecology*, 81, 3522-3529.
- Fournier, D. A., Skaug, H. J., Ancheta J., Ianelli, J., Magnusson, A., Maunder, M., Nielsen, A. y Sibert, J. (2012). “AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models.”. *Optim. Methods Softw.*, 27, pp. 233-249.
- Frazer, B. D. y Van Den Bosch, R. (1973). Biological control of the walnut aphid in California: The interrelationships of the aphid and its parasite. *Environmental Entomology*, 2, 561-568.
- Griffiths, G. J. K., Holland, J. M., Bailey, A. y Thomas, M. B. (2008). Efficacy and economics of shelter habitats for conservation biological control. *Biological Control*, 45, 200-209.

- Gruber, M. A. M., Janssen-May, S., Santoro, D., Cooling, M. y Wylie, R. (2021). Predicting socio-economic and biodiversity impacts of invasive species: Red imported fire ant in the developing western Pacific. *Ecological Management & Restoration*, 22, 89-99.
- Gutrich, J. J., VanGelder, E. y Loope, L. (2007). Potential economic impact of introduction and spread of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*, in Hawaii. *Environmental Science & Policy*, 10, 685-696.
- Halbert, S. E. y Manjunath, K. L. (2004). Asian citrus psyllids (Sternorrhyncha: Psyllidae) and greening disease of citrus: a literature review and assessment of risk in Florida. *Florida Entomologist*, 87, 330-353.
- Harrison, R. G. (1980). Dispersal polymorphisms in insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11, 95-118.
- Hemptinne, J. L., Dixon, A. F. G., Doucet, J. L. y Petersen, J. E. (1993). Optimal foraging by hoverflies (Diptera: Syrphidae) and ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): Mechanisms. *European Journal of Entomology*, 90, 451-455.
- Hentz, M. y Nuessly, G. (2004). Development, longevity, and fecundity of *Sipha flava* (Homoptera: Aphididae) feeding on *Sorghum bicolor*. *Environmental Entomology*, 33, 546-553.
- Hubbard, S. F. y Cook, R. M. (1978). Optimal foraging by parasitoid wasps. *Animal Ecology*, 47, 593-604.
- James, D. G., Seymour, L., Lauby, G. y Buckley, K. (2016). Beneficial insect attraction to milkweeds (*Asclepias speciose*, *Asclepias fascicularis*) in Washington state, USA. *Insects*, 7, 30.
- Johnson, B. (1959). Ants and form reversal in aphids. *Nature*, 184, 740-741.
- Kumar, S., LeBrun, E. G., Stohlren, T. J., Stabach, J. A., McDonald, D. L., Oi, D. H. y LaPolla, J. S. (2015). Evidence of niche shift and global invasion potential of the tawny crazy ant, *Nylanderia fulva*. *Ecology and Evolution*, 5, 4628-4641.
- La Polla, J. S., Brady, S. G. y Shattuck, S. O. (2011). Monograph of *Nylanderia* (Hymenoptera: Formicidae) of the world: An introduction to the systematics and biology of the genus. *Zootaxa*, 3110, 1-9.
- LAICA. (5 de mayo del 2021). *Cosechamos progreso*. <https://laica.cr/>

- Lewis, W. J., Nordlund, D. A., Gueldner, R. C., Teal, P. E. A. y Tumlinson, J. H. (1982). Kairomones and their use for management of entomophagous insects. *Chemical Ecology*, 8, 1323-1331.
- Lo Pinto, M., Wajnberg, E., Colazza, S., Curty, C. y Fauvergue, X. (2004). Olfactory response of two aphid parasitoids, *Lysiphlebus testaceipes* and *Aphidius colemani*, to aphid-infested plants from a distance. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 110, 159-164.
- Londoño, A. E. y Gómez, L. A. (1990). Efecto de la infestación de *Sipha flava* (Homoptera: Aphididae) sobre la producción de azúcar y posibilidades de su control mediante liberaciones de coccinélidos. En: Tercer Congreso de la Sociedad Colombiana de Técnicos de la Caña de Azúcar (TECNICAÑA). Memorias. Tomo I. pp. 261-270.
- McDonald, D. L. (2012). *Investigation of an invasive ant species: Nylanderia fulva colony extraction, management, diet preference, fecundity, and mechanical vector potential*. (Tesis de Doctorado). Universidad de Texas A & M, Texas, E.U.A.
- Nagy, C., Cross, J. V. y Markó, V. (2013). Sugar feeding of the common black ant, *Lasius niger* (L.), as a possible indirect method for reducing aphid populations on apple by disturbing ant-aphid mutualism. *Biological Control*, 65, 24-36.
- Navarrete, B., McAuslane, H., Deyrup, M. y Peña, J. E. (2013). Ants (Hymenoptera: Formicidae) associated with *Diaphorina citri* (Hemiptera: Liviidae) and their role in its biological control. *Florida Entomologist*, 96, 590-597.
- Nielsen, C., Agrawal, A. A. y Hajek, A. E. (2010). Ants defend aphids against lethal disease. *Biology Letters*, 6, 205-208.
- Novak, H. (1994). The influence of ant attendance on larval parasitism in hawthorn psyllids (Homoptera: Psyllidae). *Oecologia*, 99, 72-78.
- Ortiz-Laurel, H., Salgado-García, S., Catelán-Estrada, M. y Córdova-Sánchez, S. (2012). Perspectivas de la cosecha de la caña de azúcar cruda en México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 4, 767-773.
- Oviedo-Alfaro, R. y Bolaños-Porras, J. (19-31 de agosto 2018). *Estrategias de manejo y regulación de poblaciones de hormiga loca Nylanderia fulva (Hymenoptera: Formicidae) en plantaciones de caña de azúcar en el Valle Central*. VII Congreso Tecnológico del Departamento de Investigación y Extensión de la Caña de Azúcar. Colegio Agropecuario de San Carlos, Alajuela, Costa Rica.

- Pérez-Molina, S. H., Cauich-Cauich, J. R., Burgos-Campos, M. A., Arcocha-Gómez, E. y González-Valdivia, N. A. (2019). Efecto de *Beauveria bassiana* en el Control de *Melanaphis sacchari* en Chiná, Campeche. En Cetzal-Ix, W., Chay-Canul, A. L., Casanova-Lugo, F. C. y Martínez-Puc, J., (Eds.), *Agroecosistemas tropicales: Conservación de recursos naturales y seguridad alimentaria* (pp. 231-237). Tecnológico Nacional de México, Chiná, México.
- Persad, A. B. y Hoy, M. A. (2004). Predation by *Solenopsis invicta* and *Blattella asahinai* on *Toxoptera citricida* parasitized by *Lysiphlebus testaceipes* and *Lipolexis orefmae* on citrus in Florida. *Biological Control* 30, 531-537.
- Philpott, S. M. y Armbrecht, I. (2006). Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predation function. *Ecological Entomology*, 31, 369-377.
- Philpott, S. M., Uno, S. y Maldonado, J. (2006). The importance of ants and high-shade management to coffee pollination and fruit weigh in Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 15, 487-501.
- Plowes, R. M., Becnel, J. J., LeBrun, E. G., Oi, D. H., Valles, S. M., Jones, N. T. y Gilbert, L. E. (2015). *Myrmecomorba nylanderiae* gen. et sp. nov., a microsporidian parasite of tawny crazy ant *Nylanderia fulva*. *Invertebrate Pathology*, 129, 45-56.
- Pluke, R. W. H., Qureshi, J. A. y Stansly, P. A. (2008). Citrus flushing patterns, *Diaphorina citri* (Hemiptera: Psyllidae) populations and parasitism by *Tamarixia radiata* (Hymenoptera: Eulophidae) in Puerto Rico. *Florida Entomologist*, 91, 36-42.
- Porter, S. D. y Savignano, D. A. (1990). Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology*, 71, 2095-2106.
- Posada, F. J., Vélez, M., Hoyos, B. J., Cárdenas M. y Peláez, J. J. (2002). Reaparece la hormiga loca en la zona central cafetera. *Avances Técnicos Cenicafé*, 3, 2-3.
- Posada-Flórez, F. J., Téllez-Farfán, L., Simbaqueba, R. y Serna, F. (2014). Survey and bionomic observations of *Sipha flava* damaging kikuyo grass in two Colombian sites. *Actualidad & Divulgación Científica*, 17, 95-104.
- Pyke, G. H. (1984). Optimal foraging theory: A critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 523-575.
- R Core Team. (2016). R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing

- Ragsdale, D. W., McCornack, B. P., Venette, R. C., Potter, B. y MacRae, I. V. (2007). Economic threshold for soybean aphid (Hemiptera: Aphididae). *Economic Entomology*, 100, 1258-1267.
- Rangel, M. P., Tabares, E., Lentini, Z., Tohme, J., Mirkov, E., Victoria, J. y Ángel, F. (2002). Transformación de plantas de caña de azúcar susceptibles al síndrome de la hoja amarilla. *Revista Colombiana de Biotecnología*, 4, 54-60.
- Rodrigues, S. M. M. y Bueno, V. H. P. (2001). Parasitism of *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) (Hym.: Aphididae) on *Schizaphis graminum* (Rond.) and *Aphis gossypii* Glover (Hem.: Aphididae). *Neotropical Entomology*, 30, 625-629.
- Ruiz, L. C., Oropeza, A. y Toledo, J. (2011). Nuevas asociaciones de especies de parasitoides y *Anastrepha distincta* (Diptera: Tephritidae) en el Soconusco, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 27, 813-818.
- Salazar-Blanco, J. D. (2012). *Áfidos en el Cultivo de la Caña de Azúcar*. Liga Agrícola Industrial de la Caña de Azúcar, <https://servicios.laica.co.cr/laica-cv-biblioteca/index.php/Library/download/ClGSAsuppYOILTPyGTUwniOpqeBpKOIo>.
- Salazar-Blanco, J. D., Cadet-Piedra, E., Oviedo-Alfaro, R., Bolaños-Porras, J. y Rodríguez-Morales, A. (2020). *Acciones realizadas en el sector azucarero para el manejo y combate de la hormiga loca Nylanderia fula (Hymenoptera: Formicidae) y propuesta de un plan de investigación interinstitucional para su manejo y combate*. Liga Agrícola Industrial de la Caña de Azúcar, <https://servicios.laica.co.cr/laica-cv-biblioteca/index.php/Library/download/NKTZuSjGliOPLBJVyjUCSlBFRAcXqWvP>.
- Saranya, S., Ushakumari, R., Jacob, S. y Philip, B. (2010). Efficacy of different entomopathogenic fungi against cowpea aphid, *Aphis craccivora* (Koch). *Journal of Biopesticides*, 3, 138-142.
- Schneider, C. A.; Rasband, W. S. y Eliceiri, K. W. (2012). "NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis". *Nature Methods*, 9, 671-675,
- Schwartzberg, E. G., Böröczky, K. y Tumlinson, J. H. (2011). Pea aphids, *Acyrtosiphon pisum*, suppress induced plant volatiles in broad bean, *Vicia faba*. *Chemical Ecology*, 37, 1055-1062.

- Sharma, S., Oi, D. H. y Buss, E. A. (2013). Honeydew-producing hemipterans in Florida associated with *Nylanderia fulva* (Hymenoptera: Formicidae) an invasive crazy ant. *Florida Entomologist*, 96, 538-547.
- Singh, B. U., Padmaja, P. G. y Seetharama, N. (2004). Biology and management of the sugarcane aphid, *Melanaphis sacchari* (Zehntner) (Homoptera: Aphididae), in sorghum: a review. *Crop Protection*, 23, 739-755.
- Skaug, H., Fournier, D., Bolker, B., Magnusson, A. y Nielsen, A. (2016-01-19). Generalized Linear Mixed Models using 'AD Model Builder'. R package version 0.8.3.3.
- Stadler, B. y Dixon, A. F. G. (2005). Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 36, 345-372.
- Stary, P., Lyon, J. P. y Leclant, F. (1988). Biocontrol of aphids by the introduced *Lysiphlebus testaceipes* (Cress.) (Hym., Aphidiidae) in Mediterranean France. *Journal of Applied Entomology*, 105, 74-87.
- Suárez, A. V., Holway, D. A. y Ward, P. S. (2005). The role of opportunity in the unintentional introduction of nonnative ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 17032-17035.
- Tatchell, G. M. (1989). An estimate of the potential economic losses to some crops due to aphids in Britain. *Crop Protection*, 8, 25-29.
- Tegelaar, K., Hagman, M., Glinwood, R., Pettersson, J. y Leimar, O. (2012). Ant-aphid mutualism: the influence of ants on the aphid summer cycle. *Oikos*, 121, 61-66.
- Van-Schelt, J., Hoogerbrugge, H., Becker, N., Meddelink, G. y Blockmans, K. (2011). Comparing *Aphidius colemani* and *Aphidius matricariae* on *Myzus persicae* ssp. *nicotianae* in sweet pepper. *Integrated Control in Protected Crops, Temperature Climate*, 68, 169-172.
- Vázquez, L. L., Peña, E. y López, D. (2002). Evaluación de diferentes atrayentes e insecticidas para cebo formícida. *Fitosanidad*, 6, 19-23.
- Voegtlin, D., Villalobos, W., Vinicio-Sánchez, M., Saborío-R, G. y Rivera, C. (2003). A guide to the winged aphids (Homoptera) of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 51, Suplemento 2, 1-214.

- Wetterer, J. K. y Keularts, J. L. W. (2008). Population explosion of the hairy crazy ant, *Paratrechina pubens* (Hymenoptera: Formicidae), on St. Croix, US Virgin Islands. *Florida Entomologist*, 91, 423-427.
- Wetterer, J. K., Davis, O. y Williamson, J. R. (2014). Boom and bust of the tawny crazy ant, *Nylanderia fulva* (Hymenoptera: Formicidae), on St. Croix, US Virgin Islands. *Florida Entomologist*, 97, 1099-1103.
- Zenner-Polanía, I. (1990). Biological aspects of the “Hormiga Loca” *Paratrechina* (*Nylanderia*) *fulva* (Mayr), in Colombia. En Vander-Meer, R. K., Jaffe, K. y Cedenio, A. (Eds.) *Applied Myrmecology: A world perspective* (pp. 290-297). Routledge, Nueva York, EEUU.