

**RESPUESTA COMPORTAMENTAL DEL PARASITOIDE  
*CEPHALONOMIA STEPHANODERIS* (HYMENOPTERA: BETHYLIDAE)  
A ESTÍMULOS QUÍMICOS DE SU HUÉSPED *HYPOTHENEMUS HAMPEI*  
(COLEOPTERA: CURCULIONIDAE)**

**JOSÉ MANUEL FELIPE-SILVESTRE, JAIME GÓMEZ,  
JUAN F. BARRERA & JULIO C. ROJAS<sup>1</sup>**

El Colegio de la Frontera Sur, Departamento de Entomología Tropical, Apdo. Postal 36, Tapachula,  
Chiapas, México.

<sup>1</sup>Autor para correspondencia, jrojas@ecosur.mx

**RESUMEN** La avispa *Cephalonomia stephanoderis* Betrem (Hymenoptera: Bethyridae) es un parasitoide primario de la broca del café, *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Curculionidae), la principal plaga de este cultivo en el mundo. El presente trabajo fue realizado para investigar si estímulos químicos provenientes de la broca del café y de sus desechos alimenticios y fecales (DAF) influyen en el comportamiento de *C. stephanoderis* en condiciones de laboratorio, como un primer paso hacia el entendimiento del comportamiento de búsqueda de huésped de este parasitoide. Las hembras de *C. stephanoderis* fueron atraídas a la larga distancia por los DAF de su huésped, pero no por los estados inmaduros o por los adultos de la broca del café. A corta distancia el parasitoide fue atraído por compuestos liberados por los inmaduros de la broca del café. Compuestos presentes en los adultos e inmaduros de *H. hampei* y en sus DAF afectaron la locomoción de *C. stephanoderis*.

**DESCRIPTORES** Búsqueda de huésped, estímulo químico, ectoparasitoide, broca del café.

**ABSTRACT** The wasp *Cephalonomia stephanoderis* Betrem (Hymenoptera: Bethyridae) is a primary parasitoid that attacks pre-pupae and pupae of the coffee berry borer (CBB), *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Curculionidae), the most serious pest of coffee in the world. We performed a series of experiments in the laboratory to investigate the role of chemical cues used by *C. stephanoderis* during host location. In a Y-tube olfactometer, CBB immatures and adults were not attractive to female parasitoids, whereas the mixture of dust and frass collected from the infested coffee berries was highly attractive. At a short distance in a windless olfactometer, *C. stephanoderis* was attracted to CBB immatures and dust/frass. The locomotory behavior of parasitoids was clearly affected by methanolic and hexanic extracts of CBB adults and immatures, and dust/frass.

**KEYWORDS** Host location, chemical cues, ectoparasitoid, coffee berry borer.

## INTRODUCCIÓN

Los estudios ecológicos que evalúan el comportamiento de los parasitoides pueden darnos una idea de la eficacia de las especies como agentes de control biológico (Mattiacci et al. 1999). Esta eficacia depende en gran

medida de su comportamiento de localización del huésped. Durante la localización del huésped, los parasitoides pueden usar señales complejas de corto y largo alcance como señales visuales, químicas, auditivas y táctiles (Godfray 1994). Por lo general, el estímulo químico juega un papel preponderante en este

proceso (Vet & Dicke 1992). Los compuestos químicos —infoquímicos— que mediatizan este comportamiento pueden originarse del herbívoro, de su alimento, de organismos asociados o de las interacciones de todos ellos.

La avispa *Cephalonomia stephanoderis* Betrem (Hymenoptera: Bethyridae) es parasitoide primario de la broca del café, *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Curculionidae). Las hembras de este parasitoide se alimentan y ovipositan externamente sobre prepupas y pupas de *H. hampei* (Barrera et al. 1989, Abraham et al. 1990). Las hembras ponen un solo huevecillo por huésped, y no pueden madurar los huevecillos hasta que no se hayan alimentado (Lauziere et al. 2000). Esta especie es originaria de África y fue introducida a México en 1988 para ser usada como un agente de control biológico de la broca del café y desde entonces varios aspectos de su biología han sido estudiados en detalle (Barrera 1994, Barrera et al. 2000). La información obtenida ha mostrado que *C. stephanoderis* presenta buenos atributos para el control biológico de *H. hampei*, tales como ciclo de vida más corto que su huésped, alta fecundidad y mayor longevidad, relación sexual a favor de las hembras, actividad parasitaria y depredadora, excelente capacidad de establecimiento y la facilidad de criarse en laboratorio (Barrera 1994). Barrera (op. cit.) afirma que teóricamente *C. stephanoderis* tiene alta capacidad de búsqueda de huésped; sin embargo, este comportamiento ha sido poco estudiado y los resultados obtenidos no han sido consistentes (Artiaga López 1993, Felipe Silvestre et al. 2003).

El presente trabajo fue realizado para investigar si estímulos químicos provenientes de *H. hampei* y de sus desechos alimenticios y fecales (DAF) influyen en el comportamiento de *C. stephanoderis* en condiciones de laboratorio, como un primer paso hacia el entendimiento del comportamiento de búsqueda de huésped de este parasitoide.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Material biológico.** Los estados inmaduros, adultos y los DAF de la broca fueron obtenidos de frutos de café (*Coffea arabica* L.) infestados, colectados en plantaciones cercanas a Tapachula, Chiapas, México. Se utilizaron parasitoides de dos días de edad y sin experiencia en oviposición, los cuales fueron criados usando la técnica y condiciones descritas por Barrera et al. (1989).

**Atracción a larga distancia.** La respuesta de las hembras de *C. stephanoderis* a adultos, inmaduros o los DAF de la broca fue evaluada en un olfatómetro de tipo “Y” similar en diseño y operación al descrito por Rojas et al. (2006). El olfatómetro está hecho de dos cámaras de vidrio unidas a los brazos del tubo de 5.0 cm en forma de “Y”. Las fuentes de olor evaluadas fueron colocadas en las cámaras de vidrio. El olor fue proyectado por aire previamente purificado con carbón activado. Se usó un flujo de 0.2 l/min controlado con un par de flujómetros (Gilmont Instruments, Barnant Co., Barrington, IL, EUA). Los parasitoides fueron colocados en grupos de cinco en tubos de plástico (7.0 cm de longitud por 0.8 cm de diámetro interno). Una hora antes de ser evaluados, los parasitoides fueron aclimatados a las condiciones en donde se realizarían las pruebas (luz blanca con una intensidad de 1767 luxes, temperatura de  $26 \pm 1^\circ\text{C}$  y humedad relativa de 60-70%). Antes de iniciar cada prueba, el tubo que contenía los parasitoides fue conectado al final del tubo “Y”. La elección de los parasitoides por cualquiera de las dos cámaras de vidrio del olfatómetro fue registrada en un periodo máximo de 10 min. El bioensayo terminó una vez que los parasitoides llegaron al final de alguna de las dos cámaras, o que permanecieron en el tubo de liberación después de 10 min de observación. Después de cada observación el olfatómetro fue desarmado y lavado con agua, jabón neutro y

acetona, y secado a 100 °C por dos horas y enfriado por 10 min antes de ser utilizado. La posición de las cámaras que contenían las fuentes olorosas fue rotada después de cada repetición para evitar cualquier sesgo experimental. Los parasitoides fueron usados una sola vez. En total se realizaron 20 repeticiones por tratamiento, cada una consistente de cinco parasitoides.

Los materiales evaluados en este experimento fueron: 12 adultos, 12 inmaduros (seis larvas y seis pupas) y 30 mg de los DAF de *H. hampei* sin lavar y lavados con metanol y hexano. Los adultos e inmaduros fueron lavados con hexano o metanol por 1 min y antes de ser ofrecidos a los parasitoides se permitió que el disolvente residual se evaporara por 3 min. Los DAF fueron lavados por 60 min, y colocados posteriormente en una caja Petri para permitir que el disolvente residual se evaporara antes de evaluar su actividad. Después de este tiempo, los materiales a evaluar fueron introducidos al olfatómetro. La hipótesis nula de que los insectos no mostraron preferencia por alguno de los tratamientos evaluados (p. ej. proporción de respuesta hipotetizada de 50:50) fue analizada usando una prueba *G* con corrección de Williams (Sokal & Rohlf 1995). Los insectos que no eligieron ninguno de los tratamientos fueron excluidos de los análisis.

**Atracción a corta distancia.** La posible atracción a corta distancia de la broca del café y sus desechos a *C. stephanoderis* fue evaluada en una caja Petri de cristal (5.5 cm diámetro x 0.9 cm altura). En el fondo de la caja fue puesto papel filtro en donde fueron colocados los materiales a evaluar. Los materiales evaluados fueron colocados en el centro de la caja y en un extremo fue liberado un parasitoide. Dos parámetros fueron registrados: i) el tiempo transcurrido desde que fue liberado el parasitoide hasta que hizo contacto con el material biológico y ii) el tiempo de permanencia sobre el material

biológico. Los materiales biológicos evaluados fueron los siguientes: i) 12 inmaduros (seis larvas y seis pupas), ii) 12 inmaduros lavados por 1 min con hexano, iii) 12 inmaduros lavados por 1 min con metanol, iv) ca. 30 mg de DAF, v) ca. 30 mg de DAF lavado por 60 min con hexano, y vi) ca. 30 mg de DAF lavado por 60 min con metanol. Cada material fue probado de manera independiente y después de cada repetición el papel filtro fue cambiado. En total se realizaron 50 repeticiones por tratamiento. Los datos fueron analizados por análisis de varianza y la prueba de Tukey (5%).

**Influencia de extractos de la broca y sus desechos sobre la locomoción de *C. stephanoderis*.** En este experimento se evaluó si los extractos hexánicos y metanólicos de los adultos, inmaduros de broca y los DAF afectaban la capacidad locomotora de los parasitoides. Un gramo de inmaduros, adultos o de los DAF fue depositado en un vial de vidrio al cual se le agregó 1 ml de hexano o metanol. El tiempo de extracción fue de 5 min. Para la evaluación de los extractos se utilizó una caja Petri (5.5 cm diámetro x 0.9 cm altura) con un papel filtro dividido en cuatro partes iguales y en un círculo central de 1.2 cm de diámetro. Con una micropipeta se aplicaron 100 µl del extracto correspondiente en dos cuadrantes alternados (50 µl en cada cuadrante) marcados sobre el papel filtro. En los dos cuadrantes restantes se aplicaron 100 µl de disolvente, ya sea hexano o metanol, dependiendo del tipo de extracto usado. Un parasitoide fue liberado en el círculo central y fue registrado el tiempo que permaneció en dicho cuadrante. Por cada extracto evaluado se realizaron 30 repeticiones. El tiempo de permanencia fue analizado por la prueba *U* de Mann-Whitney.

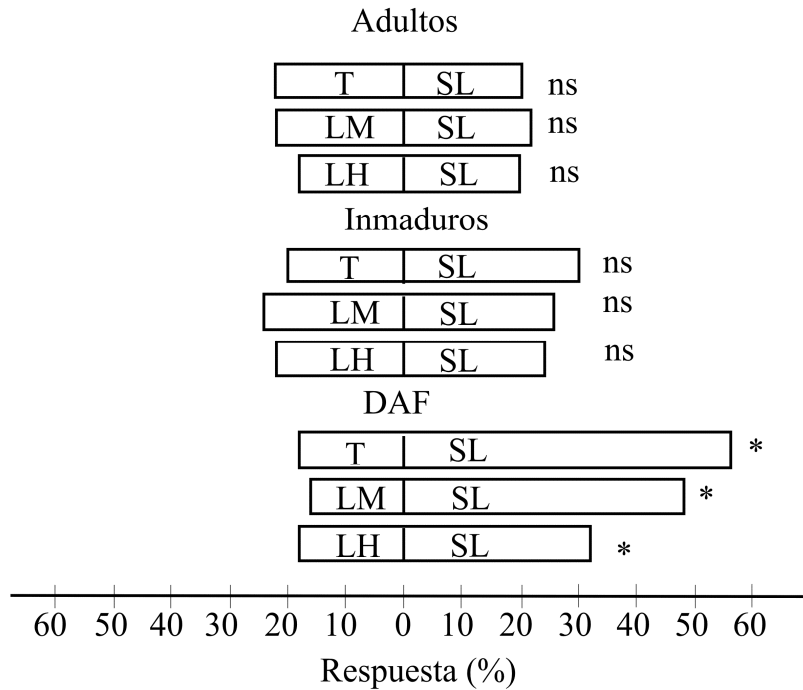


Fig. 1. Respuesta de las hembras de *Cephalonomia stephanoderis* a adultos, inmaduros y DAF de *Hypothenemus hampei*, en pruebas de no elección en el olfatómetro tipo “Y”. T: testigo (aire limpio); SL: sin lavar; LM: lavado con metanol; LH: lavado con hexano. Diferencias entre histogramas apareados (prueba de G) es indicada por ns: no significativa; \*,  $P < 0.05$ .

## RESULTADOS

**Atracción a larga distancia.** En las pruebas en el olfatómetro tipo “Y” se encontró que los adultos y los inmaduros de la broca del café no fueron atractivos para el parasitoides. En contraste, los parasitoides fueron fuertemente atraídos a los DAF. La atractividad de los DAF se perdió cuando estos fueron lavados con los disolventes (Fig. 1).

**Atracción a corta distancia.** Se encontró que los parasitoides tardaron alrededor de 3 min en contactar a los inmaduros de broca sin lavar. El tiempo de contacto no fue afectado significativamente cuando los inmaduros fueron lavados con metanol. En contraste, los parasitoides tardaron aproximadamente 6 min

en encontrar a los inmaduros cuando éstos fueron lavados con hexano (Fig. 2). Una vez contactado el huésped, los parasitoides permanecieron más tiempo sobre los inmaduros no lavados y aquellos lavados con metanol que sobre los inmaduros lavados con hexano (Fig. 2), aunque esta diferencia no fue significativa. Por otro lado se observó que los parasitoides tardaron el mismo tiempo en contactar los DAF sin lavar y los lavados con disolventes, pero tardaron significativamente menos tiempo en contactar los DAF lavados con metanol que los lavados con hexano (Fig. 3). El tiempo de permanencia de los parasitoides sobre los DAF no fue afectado por el lavado con los disolventes (Fig. 3).

**Influencia de extractos de la broca y sus desechos sobre la locomoción de *C. stephanoderis*.** Los extractos metanólicos y hexánicos de los adultos, inmaduros y DAF,

afectaron la actividad locomotora de *C. stephanoderis* en comparación con el testigo (Fig. 4). El extracto metanólico de los DAF fue el más activo. En el caso de los extractos

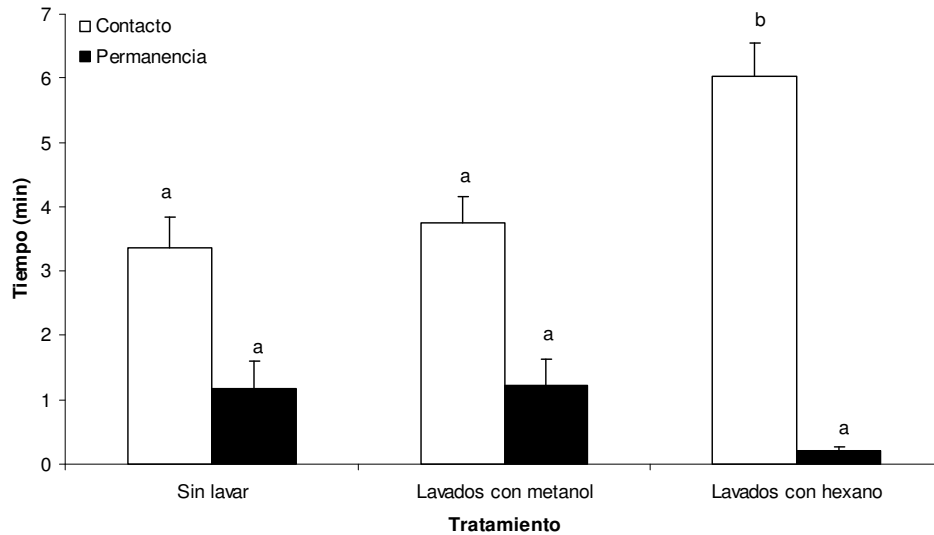


Fig. 2. Tiempo de contacto y permanencia de hembras de *Cephalonomia stephanoderis* sobre inmaduros de *Hypothenemus hampei* evaluados en cajas Petri. Histogramas dentro de cada parámetro (contacto o permanencia) compartiendo la misma letra no son significativamente diferentes por la prueba de Tukey ( $P > 0.05$ ).

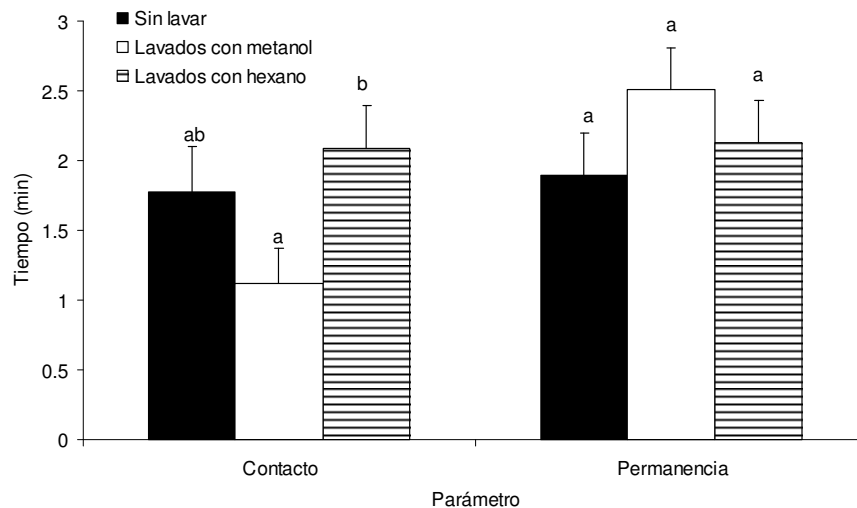


Fig. 3. Tiempo de contacto y permanencia de hembras de *Cephalonomia stephanoderis* sobre los DAF de *Hypothenemus hampei*, evaluados en cajas Petri. Histogramas dentro de cada parámetro (contacto o permanencia) compartiendo la misma letra no son significativamente diferentes por la prueba de Tukey ( $P > 0.05$ ).

hexánicos, el extracto más activo fue el de los DAF, seguido por el de inmaduros.

## DISCUSIÓN

El comportamiento de selección de huésped por parasitoides es por lo común dividido en tres etapas: la localización del hábitat del huésped, la localización del huésped y la aceptación del huésped (Vinson 1976), y es guiado siguiendo la detección de varios estímulos relacionados con el huésped. En este trabajo se investigó el papel de los estímulos químicos provenientes del complejo café-broca durante el proceso de localización del huésped por *C. stephanoderis*.

Primeramente, se demostró que los parasitoides fueron atraídos a distancia a los DAF, pero no a los adultos e inmaduros de *H. hampei*. En contraste con *C. stephanoderis*, la especie relacionada *Prorops nasuta* Waterston fue atraída a distancia por compuestos volátiles provenientes de los estados inmaduros de *H. hampei*, así como a compuestos de los DAF (Chiu et al. 2006).

El parasitoide de adultos de la broca del café, *Phymastichus coffea* LaSalle, fue atraído a los DAF de su huésped, así como a los frutos de café dañados artificialmente (Rojas et al. 2006). La atracción de *C. stephanoderis* a los DAF puede ser explicada debido a que este parasitoide ataca inmaduros de la broca y los DAF están íntimamente asociados con éstos, entonces los volátiles provenientes de los DAF se convierten en una señal altamente confiable de la presencia de su huésped.

Los resultados también sugieren que los inmaduros de *H. hampei* contienen compuestos atractivos a corta distancia para *C. stephanoderis*. Howard & Flinn (1990) han documentado que el parasitoide *Cephalonomia waterstoni* Gahan es atraído a corta distancia a compuestos depositados por larvas de su huésped *Cryptolestes ferrugineus* (Stephens). Una situación similar se reportó para *Cephalonomia tarsalis* (Ashmead) que

también usa estímulos químicos de la cutícula de su huésped *Oryzaephilus surinamensis* (L.) para localizarlo (Howard et al. 1998).

Finalmente, el presente estudio también mostró que *H. hampei* y sus DAF contienen compuestos químicos que afectan el comportamiento locomotor de *C. stephanoderis*. Es posible que la actividad hacia los adultos e inmaduros de la broca del café sea debido a la contaminación con los DAF; la menor actividad de los extractos de adultos e inmaduros parece darle fuerza a esta sugerencia. Generalmente, cuando un parasitoide encuentra productos de su huésped, provoca un cambio en su comportamiento locomotor, conservándolo sobre una planta infestada e incrementando la posibilidad de descubrir a un huésped potencial (Vinson 1998).

Actualmente se desconoce el origen de los compuestos que mediatizan el comportamiento de *C. stephanoderis*, pero existen varias posibilidades. En muchos sistemas tritróficos ha sido demostrado que los parasitoides son atraídos a los volátiles inducidos por el daño de los herbívoros (Turlings & Wäckers 2004). Si bien, *C. stephanoderis* puede ser atraído a frutos infestados por *H. hampei* (Artiaga López 1993, Chiu & Rojas datos no publicados), análisis químicos han mostrado que los frutos de café no emiten volátiles inducidos por el daño de la broca del café (Rojas 2005), por lo que la actividad hacia dichos frutos se puede atribuir a compuestos presentes en los frutos o en los DAF. Los compuestos que mediatizan el comportamiento de localización del huésped por *C. stephanoderis* podrían ser parte de los frutos del café, ser productos del metabolismo de los insectos o ser producidos por los microorganismos asociados a los inmaduros y DAF. En los casos de *P. nasuta* y *P. coffea*, el café parece tener un papel importante en la atraktividad de los DAF, ya que cuando éstos provienen de la dieta artificial no son activos (Chiu et al. 2006, Rojas et al. 2006). El

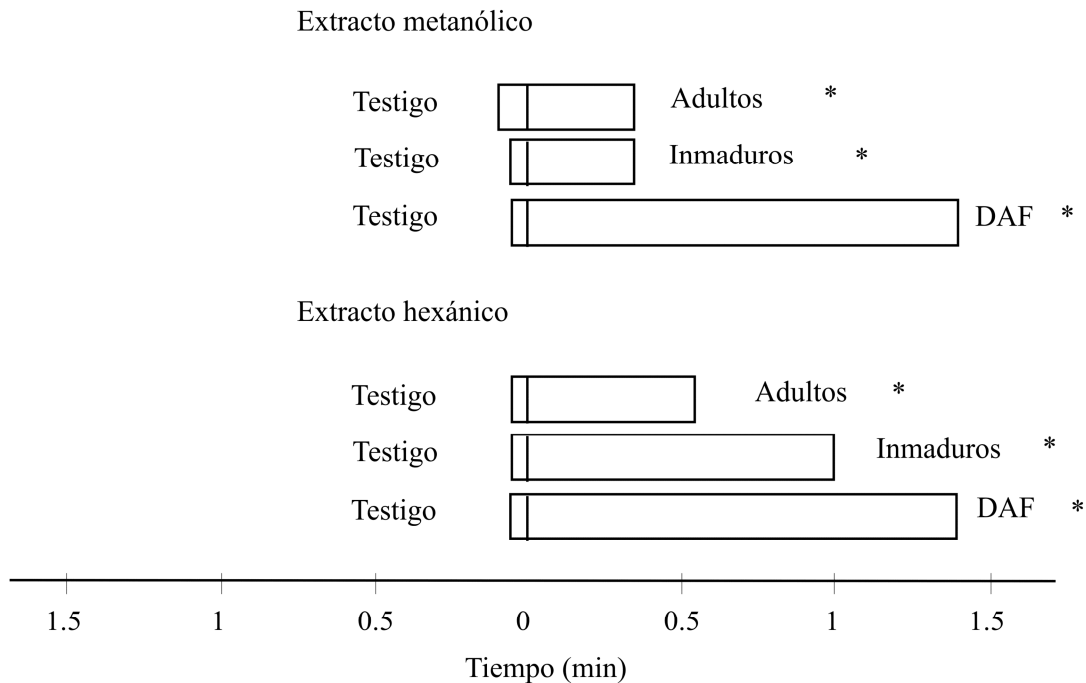


Fig. 4. Tiempo de permanencia (min) de las hembras de *Cephalonomia stephanoderis* en extractos metanólicos y hexánicos de adultos, inmaduros y DAF de *Hypothenemus hampei* comparados con un testigo (disolvente) evaluados en cajas Petri. Diferencias entre histogramas apareados (prueba U de Mann-Whitney) es indicada por \*,  $P < 0.05$ .

compuesto que afecta el comportamiento de *Orgilus lepidus* Muesebeck, un parasitoide de *Phthorimaea operculella* (Zeller), proviene de la papa y es excretado por las larvas del herbívoro (Nordlund et al., 1988). El parasitoide *Microplitis demolitor* Wilkinson es atraído a 3-octanona y guaiacol, compuestos presentes en las heces de su huésped *Pseudoplusia includens* Walker (Ramachandran et al. 1991). El primer compuesto, sin embargo, también fue encontrado en plantas de soya, las cuales sirvieron de alimento de *P. includens*. Las heces de *Sitophilus granarius* (L.) contienen  $\alpha$ -tocoferol,  $\beta$ -tocoferol,  $\beta$ -tocotrienol, colesterol, ergosterol y  $\beta$ -sitosterol que son usados por su parasitoide *Lariophagus distinguendus* (Foerster), como estímulos para reconocerlo (Steidle & Ruther 2000); la mayoría de estos compuestos

proviene de los granos de trigo, excepto el colesterol, que es biosintetizado por *S. granarium* a partir de precursores presentes en los granos. La actividad locomotora de *Diadromus pulchellus* Wesm., un parasitoide del herbívoro *Acrolepiopsis assectella* L. que se alimenta de plantas del género *Alium*, es considerablemente influenciada por disulfuros emitidos por heces larvales de *A. assectella* (Thibout et al. 1995). Estos compuestos son producidos por el metabolismo de sulfóxidos de alquenilcisteína por parte de bacterias presentes en *Alium*. Las bacterias pasan a través del tracto digestivo de la larva y son descargadas junto con pequeñas trozos de material vegetal.

Hasta el momento se desconoce la identidad química de los compuestos responsables de la atractividad a distancia de

los DAF, pero el hecho de que la actividad de éstos se haya perdido al lavarlos con hexano y metanol, sugiere que una mezcla compleja de compuestos, incluyendo compuestos no polares más volátiles y compuestos polares menos volátiles, es responsable de la atracción. En contraste, debido a que los compuestos atractivos a corta distancia fueron extraídos con hexano, sugiere que se trata de compuestos no polares volátiles. Los responsables de afectar la actividad locomotora parecen ser compuestos polares y no polares debido a que fueron extraídos con metanol y hexano, respectivamente. A pesar de que muchos estudios han documentado la importancia de los estímulos químicos durante el proceso de búsqueda de huésped por parasitoides, muy pocos han identificado químicamente los compuestos responsables (Auger et al. 1989, Ramachandran et al. 1991, Rutledge 1996, Steidle & Ruther 2000).

En conclusión, el parasitoide *C. stephanoderis* fue atraído a larga distancia por los DAF de su huésped, en tanto que a corta distancia el parasitoide fue atraído por compuestos liberados por los inmaduros de la broca del café. Los compuestos presentes en el huésped y sus desechos afectan la locomoción de *C. stephanoderis*. Al momento se desconoce la identidad química de los compuestos responsables de influir el comportamiento de localización de huésped de *C. stephanoderis*, pero los datos obtenidos en este trabajo indican que se trata de mezclas de compuestos. Se requieren estudios para elucidar el origen y la identidad química de los compuestos que afectan el comportamiento de *C. stephanoderis*. Los infoquímicos pueden ser usados para mejorar la eficiencia de *C. stephanoderis* a través del manejo comportamental (Vet & Dicke 1992).

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al CONACYT (proyecto No. 40338-Q), por el apoyo

económico brindado para la realización de este trabajo.

#### LITERATURA REVISADA

- Abraham, Y. J., D. Moore & G. Godwin. 1990.** Rearing and aspects of biology of *Cephalonomia stephanoderis* and *Prorops nasuta* (Hymenoptera: Bethyilidae) parasitoids of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). Bull. Entomol. Res. 80: 121-128.
- Artiaga López, T. 1993.** Respuesta olfativa de *Cephalonomia stephanoderis* Betrem (Hymenoptera: Bethyilidae) al complejo fruto de café-broca *Hypothenemus hampei* Ferrari (Coleoptera: Scolytidae). Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Chiapas, Chiapas, México.
- Auger, J., C. Lecomte, J. Paris & E. Thibout. 1989.** Identification of leek-moth and diamondback-moth frass volatiles that stimulate parasitoid, *Diadromus pulchellus*. J. Chem. Ecol. 15: 1391-1398.
- Barrera, J. F., J. Gómez, F. Infante, A. Castillo & W. de la Rosa. 1989.** Biologie de *Cephalonomia stephanoderis* Betrem (Hymenoptera: Bethyilidae) en laboratoire. I. Cycle biologique, capacité d'oviposition et émergence du fruti du caféier. Café Cacao Thé 33: 101-108.
- Barrera, J. F., F. Infante, W. de la Rosa, A. Castillo & J. Gómez. 2000.** Control biológico de la broca del café, p. 211- 229. In: M. H. Badii, A. E. Flores & L. J. Galán Wong (eds.), Fundamentos y perspectivas de control biológico. Universidad Autónoma de Nuevo León, Nuevo León, México.
- Barrera, J. F. 1994.** Dynamique des populations du scolyte des fruits du caféier, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae), et lutte biologique avec le parasitoide *Cephalonomia stephanoderis* (Hymenop-

- tera: Bethylidae), au Chiapas, Mexique. Ph.D. Thesis. Université Paul Sabatier. Toulouse, France.
- Chiu, P., A. Virgen & J. C. Rojas. 2006.** Atracción de *Prorops nasuta*, un parasitoide de la broca del café, a los estímulos olfativos asociados al huésped. *Entomología Mexicana* 5: 404-409.
- Felipe Silvestre, J. M., J. C. Rojas, J. Gomez & J. Barrera. 2003.** El papel del estímulo químico durante la búsqueda de huésped del parasitoide *Cephalonomia stephanoderis* (Hymenoptera: Bethylidae), p. 118-122. *In: Memorias del XXVI Congreso Nacional de Control Biológico. Sociedad Mexicana de Control Biológico, Guadalajara, Jalisco, México.*
- Godfray, H. C. J. 1994.** Parasitoids: Behavioural and Evolutionary Ecology. Princeton University Press.
- Howard, R. W. & P. W. Flinn. 1990.** Larval trails of *Cryptolestes ferrugineus* (Coleoptera: Cucujidae) as kairomonal host-finding cues for the parasitoid *Cephalonomia waterstoni* (Hymenoptera: Bethylidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 83: 239-245.
- Howard, R. W., M. Charlton & R. E. Charlton. 1998.** Host-finding, host recognition, and host-acceptance behavior of *Cephalonomia tarsalis* (Hymenoptera: Bethylidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91: 879-889.
- Lauziere, I., G. Perez-Lachaud & J. Brodeur. 2000.** Effect of female body size and adult feeding on the fecundity and longevity of the parasitoid *Cephalonomia stephanoderis* Betrem (Hymenoptera: Bethylidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 93: 103-109.
- Mattiacci, L., E. Huntter & S. Dorn. 1999.** Host location of *Hyssopus pallidus*, a larval parasitoid of the codling moth, *Cydia pomonella*. *Biol. Control* 15: 241-251.
- Nordlund, D. A., W. J. Lewis & M. A. Altieri. 1988.** Influence of plant produced allelochemicals on the host and prey selection behaviors of entomophagous insects, p. 65-90. *In: P. Barbosa & D. K. Letourneau (eds.), Novel aspects of insect-plant interactions. Willey, NY, USA.*
- Ramachandran, R., D. L. Norris, J. K. Phillips & T. W. Phillips. 1991.** Volatiles mediating plant-herbivore-natural enemy interactions: soybean looper frass volatiles, 3-octanone and guaiacol, as kairomones for the parasitoid *Microplitis demolitor*. *J. Agric. Food Chem.* 39: 2310-2317.
- Rojas, J. C. 2005.** Ecología química de la broca del café y sus parasitoides, p. 14-21. *In: J. F. Barrera (ed.), Situación actual y perspectivas de la investigación y manejo de la broca del café en Costa Rica, Cuba, Guatemala y México. El Colegio de la Frontera Sur y Sociedad Mexicana de Entomología.*
- Rojas, J. C., A. Castillo & A. Virgen. 2006.** Chemical cues used by *Phymastichus coffea*, a parasitoid of the coffee berry borer adults, *Hypothenemus hampei*. *Biol. Contr.* 37: 141-147.
- Rutledge, C. E. 1996.** Survey of identified kairomones and synomones used by insect parasitoids to locate and accept their hosts. *Chemoecology* 7: 121-131.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1995.** Biometry, the principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Company, NY, USA.
- Steidle, J. L. M. & J. Ruther. 2000.** Chemicals used for recognition by the granary weevil parasitoid *Lariophagus distinguendus*. *J. Chem. Ecol.* 26: 2665-2675.
- Thibout, E., J. F. Guillot, S. Ferary, P. Limouzin & J. Auger. 1995.** Origin and identification of bacteria which produce kairomones in the frass of *Acrolepiopsis assectella* (Lep., Hyponomeutoidea). *Experientia* 51: 1073-1075.

- Turlings, T. C. J. & F. L. Wackers. 2004.** Recruitment of predators and parasitoids by herbivore-damaged plants, p. 21-75. *In*: R. T. Cardé & J. Millar (eds.), *Advances in chemical ecology*. Cambridge University Press, UK.
- Vet, L. E. & M. Dicke. 1992.** Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 141-172.
- Vinson, S. B. 1976.** Host selection by insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 21: 109-133.
- Vinson, S. B. 1998.** The general host selection behavior of parasitoid Hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous species. *Biol. Contr.* 11: 79-96.

*Recibido: 13 de octubre del 2006*

*Aceptado: 12 de marzo del 2007*