



Depredación de semillas de *Acacia belairioides* (Fabaceae) por brúquidos (Coleoptera: Chysomelidae: Bruchinae) y sus efectos en la germinación

Seed predation *Acacia belairioides* (Fabaceae) by bruchids (Coleoptera: Chysomelidae: Bruchinae) and its effect on germination

Jorge A. Sánchez^{1*}, Dariel López², Ileana Fernández¹, José Luis Gómez³ y Mayté Pernús¹

Palabras clave: dormancia física, infestación por brúquidos, serpentina, *Stator bottimeri*

Key words: bruchid infestation, physical dormancy, serpentine, *Stator bottimeri*

Recibido: 20/11/2016

Aceptado: 18/03/2017

RESUMEN

Acacia belairioides es un árbol endémico que crece en matorrales xeromorfos espinosos sobre serpentina de la provincia de Holguín, Cuba. La especie se encuentra en Peligro Crítico de extinción y produce semillas con dormancia física. En el presente trabajo se identificaron las especies de brúquidos que infestaron a las semillas de *A. belairioides*, el tipo de daño y su relación con características seminales. También se evaluó el efecto que podría tener el ataque de los brúquidos sobre la dormancia física y la germinación. La infestación fue de 32.5% y se identificaron dos especies de brúquidos (*Stator bottimeri* y *Sennius fallax*) no endémicas. El tamaño de la semilla no se relacionó con la cantidad de semillas infestadas, ni tampoco con el contenido de humedad inicial de la semilla o con la distribución de biomasa a la cubierta seminal. Las semillas dañadas con un hoyo en la cubierta seminal (opérculo de emergencia del adulto) no germinaron. En cambio, las semillas con un orificio de penetración de la larva lograron una germinación final de 19.3%, que fue superior al tratamiento control o semillas intactas (8.4%). Se discute el posible papel ecológico de la actividad de los brúquidos sobre la eliminación parcial de la dormancia física de las semillas de *A. belairioides* y su relación con el ambiente.

ABSTRACT

Acacia belairioides is an endemic tree that grows in serpentine xeromorphic thorny scrub of the province of Holguín, Cuba. *A. belairioides* is a Critically Endangered species and produces seeds with physical dormancy. In the present work, the species of bruchids that infested the seeds of *A. belairioides*, the type of damage and their relation with seed characteristics were identified. The effect of bruchid attack on physical dormancy and germination was also evaluated. The infestation was 32.5% and two non-endemic bruchid species (*Stator bottimeri* and *Sennius fallax*) were identified. The seed size was not related to the number of infested seeds, nor to the seed initial moisture content or to the biomass distribution to the seed coat. The seeds damaged with a hole in the seed coat (adult emergency operculum) did not germinate. In contrast, seeds with a penetration hole of the larva achieved a final germination of 19.3%, which was superior to the control treatment or intact seeds (8.4%). The possible ecological role of the bruchids activity on the partial elimination of the physical dormancy of *A. belairioides* seeds and their relationship with the environment is discussed.

* Autor para correspondencia: jasanchez@ecologia.cu

¹ Instituto de Ecología y Sistemática, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, Carretera de Varona 11835 e/ Oriente y Lindero, Calabazar, Boyeros, La Habana 19, C.P. 11900. La Habana, Cuba.

² Centro de Bioplantas, Universidad de Ciego de Ávila,

Ministerio de Educación Superior, Carretera a Morón, km 9½, Ciego de Ávila, C.P. 69450, Cuba;

³ Jardín Botánico de Holguín, Centro de Investigaciones y Servicios Ambientales y Tecnológicos de Holguín, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, Carretera al Valle de Mayabe, km. 5 ½, Holguín, C.P. 80100, Cuba

INTRODUCCIÓN

Acacia belairioides Urb. (Fabaceae: Mimosoideae) es una especie endémica estricta del matorral xerófilo de las serpentinitas de Holguín, Cuba. Esta planta se considera en Peligro Crítico de extinción y se encuentra entre las 50 especies más amenazadas del archipiélago cubano (Carmenate, 2013; González-Torres *et al.*, 2016). *A. belairioides* tiene potencial para usarse en proyectos de restauración, debido a que produce semillas viables con dormancia física (D. López *et al.*, datos no publicados), lo que permite propagarla en vivero y almacenarla en bancos de germoplasma. Además, podría generar condiciones ambientales adecuadas (árbol nodriza o facilitador) para el establecimiento de otras especies, como sucede en especies de Fabaceae de zonas semiáridas (e.g., Pavón *et al.*, 2011). Sin embargo, a pesar de estos atractivos para la restauración, no existe información básica sobre rasgos de historia de vida, como mecanismos de germinación, depredadores de semillas, longevidad seminal, etc. De hecho, la información sobre ecofisiología de la germinación de las plantas nativas cubanas, en particular de los endémicos, es muy limitada (Sánchez *et al.*, 2015) y solo existe una contribución para ecosistemas sobre rocas serpentinitas, donde se determinaron rasgos de semillas, requerimientos germinativos y longevidad potencial de semillas de *Spirotecoma holguinensis* (Britton) Alain (López *et al.*, 2016).

Comprender la biología de la semilla de *A. belairioides* es el paso previo para poder establecer protocolos de germinación que permitan propagar la especie en viveros, proyectos de reforzamiento y de restauración ecológica. Sin embargo, la germinación y la emergencia de las plántulas son eventos demográficos complejos que dependen de muchos factores intrínsecos de las semillas (como la cubierta seminal impermeable, la presencia de inhibidores, la existencia de embriones inmaduros, etc.) y también de factores extrínsecos (Baskin y Baskin, 2014; Jaganathan *et al.*, 2016). Entre los factores externos que regulan la germinación sobresalen la temperatura y la humedad (Dürr *et al.*, 2015); pero también se destaca la depredación de semillas por los insectos, que afecta tanto la germinación como el establecimiento de las plántulas y por consiguiente, la estructura y dinámica de las comunidades (Janzen, 1980; Barnes, 2001; Andersen *et al.*, 2016).

Las semillas de *Acacia*, como muchas otras especies de Fabaceae, son infestadas por brúquidos o gorgojos (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) (Or y Ward,

2003; Romero *et al.*, 2009; Yirgu, 2016). En Cuba, la subfamilia Bruchinae se encuentra conformada por 36 especies, de ellas, solo ocho son endémicas y cuatro introducidas (Peck, 2005); estas últimas, consideradas plagas de los granos almacenados (Domínguez y Marrero, 2010). No obstante, muy poco se ha estudiado sobre la incidencia de estas plagas en semillas de plantas nativas cubanas; aunque se conoce que en algunas especies del género *Acacia* los brúquidos eliminan la dormancia física por la escarificación mecánica que ejercen sobre la cubierta seminal y con esto, favorecen la entrada de agua y aumentan la germinación (Wiegand *et al.*, 1999; Jaganathan *et al.*, 2016). También, se conoce que la depredación es una importante fuerza selectiva que puede modelar distintas estrategias relacionadas con el tamaño y la cantidad de semillas y frutos (Crawley, 2000).

De lo anterior se deduce que no siempre la acción de los brúquidos es perjudicial para la germinación; y por tanto, estos podrían tener algún rol en la eliminación de la dormancia y en el establecimiento de las plántulas. Los objetivos del presente estudio fueron: 1) identificar las especies de brúquidos que infestan a las semillas de *A. belairioides*, el tipo de daño y su relación con características seminales y 2) evaluar el efecto (positivo o negativo) que podría tener el ataque de los brúquidos sobre la dormancia física y la germinación.

MATERIALES Y MÉTODOS

La especie y área de estudio

Acacia belairioides (= *Vachellia belairioides*), conocido comúnmente como "alfiler", es un árbol de hasta 7.0 m de altura. El fruto es una legumbre dehiscente de forma más o menos cilíndrica, algo curvada como una hoz, de 6.0-8.0 cm de largo, que contiene de 3-12 semillas elípticas, lateralmente comprimidas y pardas (Carmenate, 2013). El periodo de dispersión del fruto/semillas ocurre desde abril hasta junio, pero puede llegar hasta julio. La población de *A. belairioides* ocupa cuatro localidades en un área inferior a 800 km² en el núcleo ultramáfico de la provincia de Holguín. Se ha encontrado en las localidades de La Cejita, Los Ranchos, Cejas de Melones, Cerro Galano y San Andrés. La subpoblación que se investigó es la de Ceja de Melones (20°58' N, 76°04' O), que ocupa un área de 45 ha, donde han sido censados 364 adultos (J. L. Gómez *et al.*, datos no publicados). La vegetación natural donde crece la especie es matorral xeromorfo espinoso sobre serpentina (cuabal), que está afectado por la acción del hombre con fines agrícolas y forestales (Carmenate, 2013). La temperatura media anual oscila

entre 24.7°C y 26.7°C. Las precipitaciones en el año 2014 fueron de 1099.8 mm (ONEI, 2015), aunque la media histórica oscila entre 800-1200 mm (Borhidi, 1996) y tiende a disminuir en el presente siglo. La mayor probabilidad de las precipitaciones ocurre en los meses comprendidos entre mayo y octubre (ONEI, 2015); con dos picos de lluvia, uno entre mayo - junio y otro entre septiembre - octubre, intercalado con un corto periodo seco entre julio - agosto (Borhidi, 1996). Según este autor, en el distrito fitogeográfico Holguinense el clima es bixérico (i.e., dos estaciones secas). La primera estación está comprendida dentro de la época lluviosa (ya mencionada) y la segunda, entre los meses de noviembre a abril, como en la mayoría del territorio cubano.

Recolección de semillas

Las semillas frescas se tomaron directamente del suelo, debido a que la recolecta se realizó al final de la estación de dispersión, en julio del 2014, en más de siete individuos adultos que crecen en la localidad de Ceja de Melones. Inmediatamente todo el material se almacenó en bolsas de papel y se trasladó al Laboratorio de Semillas del Instituto de Ecología y Sistemática (La Habana, Cuba), para la identificación de los insectos y los ensayos de germinación. Las semillas intactas presentaron una viabilidad inicial superior al 98%, determinado mediante la prueba de Tetrazolium (TZ) (ISTA, 2007).

Infestación por brúquidos y características de las semillas

Las semillas se examinaron bajo microscopio estereoscópico para la identificación de individuos de Bruchinae. Los ejemplares se cogieron con pinzas entomológicas y se colocaron dentro de un frasco con alcohol etílico a 70%. Posteriormente se montaron en alfileres entomológicos y se determinaron las especies, utilizando diferentes claves (Clarence, 1973; 1976; Kingsolver, 2004) y comparándolos directamente con los ejemplares de la Colección Entomológica del Instituto de Ecología y Sistemática. El porcentaje de infestación por brúquidos se estableció en una muestra de 2500 semillas que se clasificaron en sanas y dañadas. Esta última categoría se separó en semillas con orificios en la cubierta seminal (i.e., opérculo de emergencia del adulto) y semillas con huevos depositados sobre la cubierta (i.e., con orificio de penetración de larva). Se contó el número de hoyos y de huevos depositados en cada semilla.

También se determinó la relación que se establece entre el tamaño de la semilla y la infestación por brúquidos. Para ello, se determinó el tamaño (mm) de cada semilla infestada, utilizando un pie de rey Mitutuyo de 0.02 mm

de precisión. Asimismo se seleccionaron al azar 50 semillas sanas para determinarle individualmente su masa seca (g), contenido de humedad inicial (%), el largo del eje mayor (mm) y la cantidad de biomasa asignada a las cubiertas seminales (%). La masa seca y el contenido de humedad inicial de la semilla se obtuvieron a partir del secado de las semillas durante 17 horas en una estufa a $103 \pm 2^\circ\text{C}$, según las normas del ISTA (2007). Para calcular la fracción (o asignación) de la masa seca de la semilla destinada a las cubiertas, se dividió el valor de este componente seminal entre la masa seca total de la semilla (Sánchez *et al.*, 2009).

Germinación de semillas dañadas por brúquidos

Se diseñó un experimento completamente aleatorizado con cuatro tratamientos pregerminativos para determinar el efecto de los brúquidos sobre la conducta germinativa. Los tratamientos consistieron en: semillas intactas (sin daños por brúquidos y sin tratamiento de escarificación artificial); semillas sanas sometidas a escarificación con ácido sulfúrico (98%) durante 30 minutos; semillas con un huevo depositado sobre la cubierta seminal, y semillas con un hoyo u opérculo en la cubierta. La prueba de germinación se realizó bajo luz difusa a temperatura alterna de 25/35°C (8 horas para la temperatura más alta del termoperíodo y 12 horas a 25°C, con transición entre estas de 4 horas) y sobre papel de filtro humedecido con agua destilada estéril en placas de Petri de 9 cm de diámetro. Por tratamiento se emplearon cinco réplicas de 25 semillas cada una. El criterio para la germinación fue la emergencia de la radícula. El conteo de la germinación se efectuó durante 30 días. Se determinaron el día de inicio de la germinación, el porcentaje de germinación final y el porcentaje de semillas muertas. Esta última variable se evaluó presionando las semillas no germinadas con una aguja para conocer si contenían un embrión blanco y firme (semillas vivas) o un embrión suave o gris, indicativo este último de no viabilidad seminal (semillas muertas).

Análisis estadístico

La asociación entre los rasgos seminales se estableció mediante el coeficiente de correlación lineal de Pearson. Los rasgos de germinación evaluados no cumplieron las premisas paramétricas; por tanto, para detectar posibles diferencias en el comportamiento germinativo entre tratamientos de escarificación (artificial vs. natural), se aplicó un análisis de varianza multivariado sobre la base de permutaciones –PERMANOVA– (Anderson 2001). El PERMANOVA se realizó por una matriz de distancia euclidiana, después de 9999 iteraciones. Las pruebas estadísticas se realizaron en el programa PAST versión 3.11 (Hammer, 2015).

RESULTADOS

Infestación por brúquidos y características de las semillas

Se identificaron dos especies de brúquidos (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) como depredadoras de semillas de *A. belairioides*, una perteneciente al género *Stator* (*S. bottimeri* Kingsolver) y otra del género *Sennius* (*S. fallax* Boheman). De las 2500 semillas analizadas, 812 (32.5%) estuvieron infestadas por los brúquidos. De ellas, 427 (52.6%) mostraron huevos depositados en la superficie de la cubierta seminal y 384 (47.4%) presentaron hoyos u opérculos de emergencia del adulto (Fig. 1). En la mayoría de las semillas infestadas predominó la presencia de un huevo, o bien un hoyo por semilla (96.2% y 93.5%, respectivamente). La longitud de las semillas infestadas presentó una variabilidad de 7.7 a 4.3 mm y un valor promedio de 5.4 mm (Fig. 2) y su frecuencia de distribución no mostró diferencia significativa de una distribución normal ($\chi^2 = 12.5$; $P > 0.05$).



Figura 1. Semillas de *Acacia belairioides* con huevos (A) y hoyos en la cubierta seminal (B) por la actividad de los brúquidos.

Figure 1. Seeds of *Acacia belairioides* with eggs (A) and seed-coat perforations (B) by bruchids activity.

La masa seca promedio de las semillas fue de 18.7 mg (máximo 25.7 mg y mínimo 11.5 mg) y el contenido de humedad promedio fue de 13.2% (máximo 21.6% y mínimo 6.0%). El porcentaje de masa seca destinado a las cubiertas seminales mostró una variabilidad de 90.0 a 31.2% y un valor promedio de 58.5%. Por su parte,

ninguna de estas variables mostraron correlaciones estadísticamente significativas entre ellas ($P > 0.05$), ni tampoco con el largo de las semillas intactas.

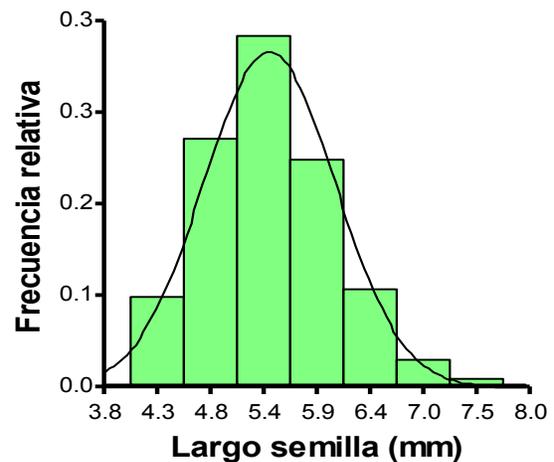


Figura 2. Histograma del largo de las semillas infestadas ($n = 812$). La línea corresponde a la distribución normal estándar.

Figure 2. Distribution of the length of infested seeds ($n = 812$). The line corresponds to the standard normal distribution.

Germinación de semillas dañadas por brúquidos

El comportamiento germinativo ($F=257.3$; $P < 0.0001$) se afectó significativamente por los tratamientos de escarificación que se aplicaron (Tabla 1). El tratamiento de escarificación natural provocado por un orificio de penetración (i.e., huevo depositado en la cubierta) incrementó significativamente el porcentaje de germinación final y la velocidad de este proceso con relación a las semillas intactas (o con dormancia física); pero este incremento fue significativamente inferior al que presentaron las semillas sometidas a escarificación ácida. La germinación de las semillas con un opérculo de emergencia fue nula, y se obtuvo un 100% de mortalidad. Todas las semillas dañadas por los brúquidos se hidrataron, independientemente de su respuesta germinativa (datos no mostrados).

Tabla 1. Efecto de la escarificación ácida y la actividad de los brúquidos sobre el comportamiento germinativo (media \pm EE) de semillas de *Acacia belairioides*.

Table 1. Effect of acid scarification and bruchids activity on the germination behavior (media \pm SE) of seeds of *Acacia belairioides*.

Variables	Semillas intactas	Semillas con escarificación ácida	Semillas con orificio de penetración	Semillas con opérculo de emergencia
Germinación final (%)	8.4 \pm 1.8	93.9 \pm 2.2	19.3 \pm 3.4	0 \pm 0
Inicio germinación (días)	20.1 \pm 6.2	2.0 \pm 0	4.2 \pm 0.2	0 \pm 0
Semillas muertas (%)	0 \pm 0	2.6 \pm 1.6	80.7 \pm 3.4	100 \pm 0

DISCUSIÓN

El porcentaje de infestación de las semillas de *A. belairioides* por brúquidos fue relativamente bajo (32.5%) comparado con los resultados que se han obtenido en semillas de *Acacia* y en otras Fabaceae (Janzen, 1980; Or y Ward, 2003). Los niveles de infestación por brúquidos varían ampliamente entre especies de *Acacia* y son mayores cuando las semillas se recolectan del suelo (Romero *et al.*, 2009; Andersen *et al.*, 2016), provocando daños hasta más de un 95%. Nuestros resultados podrían deberse a que se encontraron dos especies de brúquidos (*Stator bottimeri* y *Sennius fallax*); además, en la muestra se observaron individuos de *Muscidifurax raptor*; (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae), al parecer un parasitoides de los brúquidos (D. D. Cruz, datos no publicados). Se conoce que las interacciones de competencia (entre las especies de brúquidos) y de parasitismos podrían explicar, en parte, el bajo valor de infestación (Pavón *et al.*, 2011; Hernández y Falcó, 2014). Por su parte, en el presente trabajo se registra por primera vez *A. belairioides* como planta hospedera de *S. bottimeri*, debido a que anteriormente se había informado en *Acacia farnesiana* (L.) Willd. para la Florida y Cuba (Kingsolver 1972; Álvarez y Kingsolver, 1997). *S. fallax* se ha notificado en Cuba para especies de *Cassia* (Álvarez y Kingsolver, 1997), por lo cual, *A. belairioides* también constituye un nuevo registro de planta hospedera para esta especie. Cabe señalar que *S. bottimeri* probablemente sea la especie de brúquido que más infeste las semillas de *A. belairioides*, pues en julio del 2015 se volvió a encontrar en el mismo sitio de recolecta (datos no mostrados).

En la mayoría de las semillas infestadas predominó la presencia de un opérculo de emergencia del adulto, esto podría deberse a la dureza de la cubierta seminal, o bien a los pocos recursos nutricionales que ofrecen las semillas (Orozco-Almanza *et al.*, 2003; Romero *et al.*, 2006). Según Or y Ward (2003), el número de brúquidos que se desarrolla en cada semilla depende del tamaño de la semilla y del brúquido; así, pequeñas especies de brúquidos pueden infestar una sola semilla.

También, en especies de sistemas tropicales se ha encontrado que existe una relación directa entre el tamaño de la semilla y el porcentaje de infestación (Kingsolver, 1980; Orozco-Almanza *et al.*, 2003); sin embargo, esta predicción no se cumplió para nuestro estudio (Fig. 2), aunque podría aparecer si la recolecta se realiza en otros meses, o bien cuando se estudie las otras subpoblaciones de *A. belairioides*. Por otra parte, se

conoce que la dureza de la semilla es un efectivo rasgo anti-depredador (e.g., Paulsen *et al.* (2014). Afirmación que se sustenta en la relación negativa que existe entre el incremento de la dureza de la semilla (i.e., aumento de la profundidad de la dormancia física) y la disminución del contenido de humedad de la semilla y del tamaño seminal (Baskin y Baskin, 2014; Jaganathan, 2016). Esta hipótesis ha sido comprobada recientemente a nivel interespecífico y dentro y entre poblaciones de una misma especie en correspondencia con el ambiente en que se desarrollan las semillas (Andersen *et al.*, 2016; Jaganathan, 2016; Ferreras *et al.*, 2017). En *A. belairioides* no se comprobó, pues no se establecieron correlaciones entre los rasgos seminales a pesar de existir una amplia variabilidad para la masa seca de la semilla, el contenido de humedad y la distribución de biomasa a las cubiertas seminales.

Las semillas dañadas con un opérculo de emergencia del adulto no germinaron, lo cual ha sido informado en un gran número de trabajos (e.g., Pavón *et al.*, 2011; Yirgu, 2016). Este efecto se debe al daño provocado al embrión y alto consumo de tejidos de reservas que afecta la viabilidad de las semillas y el vigor de las plántulas (Janzen, 1980; Or y Ward, 2003). No obstante, cuando el grado de infestación no es tan profundo, el efecto negativo de los brúquidos sobre la germinación es parcial, tal como se demostró en las semillas con solo un huevo depositado sobre la cubierta seminal. Con este tratamiento de escarificación natural se logró incrementar y acelerar significativamente la germinación de una fracción del lote (19.3%) con relación a las semillas intactas (8.4%). Este resultado es bajo si se tiene en cuenta los beneficios informados por la actividad trófica de los brúquidos para algunas especies (incrementos de hasta un 100%; Or y Ward, 2003) y el porcentaje de germinación final alcanzado con el tratamiento de escarificación con ácido sulfúrico (93.9%). Sin embargo, el incremento de la germinación por la actividad de los brúquidos podría permitir el establecimiento de la especie en condiciones naturales y con esto asegurar una cohorte de plántulas. Es válido señalar que la germinación y establecimiento de las plántulas de esta nueva generación no solo dependerán del nivel de daño de los brúquidos, sino también de que las semillas lleguen a un micrositio adecuado con alto contenido de humedad, pues la época de recolecta en el suelo (julio) coincide con el corto periodo de seca (de julio a agosto) que existe en el hábitat de *A. belairioides* durante la época lluviosa (Borhidi, 1996).

La estrategia de establecimiento en micrositos con condiciones de humedad muy particulares con relación al

hábitat, ha sido propuesta para especies con dormancia física en ambientes extremos (como los matorrales xeromorfos espinosos) y que enfrentan además procesos estocásticos, como el fuego y la sequía (Baskin y Baskin, 2014; Ferreras *et al.*, 2017). De hecho, el proceso de facilitación para la coexistencia de las plantas en las serpentininas cubanas recientemente se comprobó por Oviedo *et al.* (2014), y se conoce que cuando se reduce la irradiación y la temperatura del sustrato por la cobertura vegetal, se incrementa la disponibilidad de agua y de nutrientes para las plántulas en comunidades vegetales sustentadas sobre suelos serpentiniticos (Verdú y Valiente-Banuet, 2008).

Por su parte, la triple interacción beneficiosa que se ha informado entre los frutos de las especies de *Acacia*, los brúquidos y los grandes mamíferos herbívoros (Or y Ward, 2003), no debe aparecer en el sitio de estudio (matorral xeromorfo espinoso), pues no existen grandes mamíferos que actúen como dispersores naturales de la especie, ni tan siquiera se ha informado la presencia de roedores de la familia Capromyidae; y tampoco las características del fruto apuntan a un síndrome de dispersión por aves. Por tanto, si existe tal interacción, deberá establecerse con especies no nativas (ratones y ganado vacuno) que asisten al sitio de estudio. Ensayos experimentales para dilucidar esta hipótesis son factibles.

En conclusión, se demostró que las semillas de *A. belairioides* son infestadas por al menos dos especies de brúquidos y que su efecto sobre la germinación depende del nivel de daño que ocasionen en las semillas. La recolecta de semilla en el campo para acciones de conservación *in situ* y *ex situ* debe realizarse teniendo en cuenta los signos de infestación por brúquidos. Para garantizar resultados exitosos debe evitarse la recolecta de semillas infestadas pues su germinación fue baja respecto a las semillas intactas sometidas a escarificación artificial. Finalmente, se deberán realizar experimentos de campos para determinar el verdadero papel ecológico de esta interacción sobre la germinación y establecimiento de *A. belairioides* en diferentes micrositios.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por proyectos de conservación de Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund y del programa Idea Wild.

LITERATURA CITADA

Álvarez D, Kingsolver JM. 1997. A preliminary list of the Bruchidae (Coleoptera) of Cuba. *Entomological News*. 108: 215-221.

- Andersen GL, Krzywinski K, Gjessing HK, Pierce RH. 2016. Seed viability and germination success of *Acacia tortilis* along land-use and aridity gradients in the Eastern Sahara. *Ecology and Evolution*. 6: 256–266.
- Anderson MJ. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*. 26: 32-46.
- Barnes ME. 2001. Seed predation, germination and seedling establishment of *Acacia erioloba* in northern Botswana. *Journal of Arid Environments*. 49: 541–554.
- Baskin CC, Baskin JM. 2014. *Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination*. Academic Elsevier, San Diego, CA. USA.
- Borhidi A. 1996. *Phytogeography and vegetation ecology of Cuba*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Carmenate W. 2013. *Acacia belairioides* Urb. *Bissea* 7: 6-7.
- Clarence DJ. 1973. A revision of the genus *Sennius* of North and Central America (Coleoptera: Bruchidae). *Technical Bulletin*. 1462: 1-135.
- Clarence DJ. 1976. Systematics of *Stator* of North and Central America (Coleoptera: Bruchidae). *Technical Bulletin*. 1537: 1-101.
- Crawley MJ. 2000. Seed predators and plant population dynamics. En: Fenner M (ed.) *The Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*, 167-182, CABI Publishing, Wallingford.
- Domínguez JE, Marrero L. 2010. Catálogo de la entomofauna asociada a almacenes de alimentos en la provincia de Matanzas. *Fitosanidad*. 14: 1-13.
- Dürr C, Dickie JB, Yang XY, Pritchard HW. 2015. Ranges of critical temperature and water potential values for the germination of species worldwide: Contribution to a seed trait database. *Agricultural and Forest Meteorology*. 200: 222-232.
- Ferreras AE, Zeballos SR, Funes G. 2017. Inter- and intra-population variability in physical dormancy along a precipitation gradient. *Acta Botanica Brasílica*. 31: 141-146.
- González-Torres LR, Palmarola A, González-Oliva L, Bécquer ER, Testé E, Barrios D. 2016. Lista Roja de la flora de Cuba. *Bissea*. 10: 33-283.
- Hammer Ø. 2015. *PAST. Paleontological statistics. Version 3.11. Reference Manual*. Natural History Museum. University of Oslo.
- Hernández A, Falcó JV. 2014. Quantitative parameters and ecological implications of a specialized tritrophic interaction involving a seed-feeding tortricid, *Pseudargyrotoza conwagana*, a braconid parasitoid, *Bracon otiosus*, and the wild privet, *Ligustrum vulgare*. *Journal of Insect Science*. 14: 1-19.
- ISTA (International Seed Testing Association). 2007. *International rules for seed testing*. Bassersdorf, Zürich.
- Jaganathan GK. 2016. Influence of maternal environment in developing different levels of physical dormancy and its ecological significance. *Plant Ecology*. 217: 71-79.
- Jaganathan GK, Yule K, Liu B. 2016. On the evolutionary and ecological value of breaking dormancy by endozoochory. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 22: 11-22.
- Janzen DH. 1980. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *Journal of Ecology*. 68: 929-952.

- Kingsolver JM. 1972.** Synopsis of the genus *Stator* Bridwell in the West Indies, with descriptions of new species. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 74: 219-229.
- Kingsolver JM. 1980.** The quadridentatus group of *Acanthoscelides*: descriptions of three new species, notes, synonymies and a new name (Coleoptera, Bruchidae). *Brenesia*. 17: 281–294.
- Kingsolver JM. 2004.** Handbook of the Bruchidae of the United States and Canada (Insecta, Coleoptera) Volume I. *Technical Bulletin*. 1912: 1-324.
- López D, Gómez JL, Sánchez JA, González JL. 2016.** Rasgos de semillas y germinación de *Spirotecoma holguinensis* (Bignoniaceae), árbol endémico de las serpentininas del este de Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional*. 37: 191-201.
- ONEI (Oficina Nacional de Estadísticas e Información). 2015.** Anuario Estadístico Provincia Holguín 2014. Oficina Nacional de Estadística e Información Provincia Holguín. Holguín. Cuba.
- Or K, Ward D. 2003.** Three-way interactions between *Acacia*, large mammalian herbivores and bruchid beetles- a review. *African Journal of Ecology*. 41: 257-265.
- Orozco-Almanza MS, León-García de LP, Grether R, García-Moya E. 2003.** Germination of four species of the genus *Mimosa* (Leguminosae) in a semi-arid zone of Central Mexico. *Journal of Arid Environments*. 55: 75-92.
- Oviedo R, Faife-Cabrera M, Noa-Monzón A, Arroyo J, Valiente-Banuet A, Verdú M. 2014.** Facilitation allows plant coexistence in Cuba serpentine soils. *Plant Biology*. 16: 711-716.
- Paulsen TR, Högstedt G, Thompson K, Vadvik V, Eliassen S. 2014.** Conditions favoring hard seededness as a dispersal and predator escape strategy. *Journal of Ecology*. 102: 1475-1484.
- Pavón NP, Ballato-Santos J, Pérez-Pérez C. 2011.** Germinación y establecimiento de *Mimosa aculeaticarpa* var. *biuncifera* (Fabaceae-Mimosoideae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82: 653-661.
- Peck SB. 2005.** A checklist of the beetles of Cuba with data on distributions and bionomics (Insecta: Coleoptera). *Arthropods of Florida and Neighboring Land Areas*. 18:1-241.
- Romero G, Romero J, Ramos RY, Burgos A, Valdez J, Flores A. 2009.** Gorgojos de la familia Bruchidae (Coleoptera) asociados a semillas de plantas silvestres destinadas para germoplasma. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*. 44: 333–342.
- Romero NJ, Rosario MG, Johnson CD. 2006.** Ecology of *Stator dissimilis* Johnson & Kingsolver (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) in seeds of *Lepechinia* (Lamiaceae) a new host genus for bruchines, with an ecological comparison to other species of *Stator*. *The Coleopterists Bulletin*. 60: 81-85.
- Sánchez JA, Montejo L, Gamboa A, Albert-Puentes D, Hernández F. 2015.** Germinación y dormancia de arbustos y trepadoras del bosque siempreverde de la Sierra del Rosario, Cuba. *Pastos y Forrajes*. 38: 11-28.
- Sánchez JA, Muñoz B, Montejo, L. 2009.** Rasgos de semillas de árboles en un bosque siempreverde tropical de la Sierra del Rosario, Cuba. *Pastos y Forrajes*. 32: 141-16.
- Verdú M, Valiente-Banuet A. 2008.** The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *American Naturalist*. 172: 751–760.
- Wiegand K, Jeltsch F, Ward D. 1999.** Analysis of the population dynamics of *Acacia* trees in the Negev desert, Israel with a spatially-explicit computer simulation model. *Ecological Modelling*. 117: 203-224.
- Yirgu A. 2016.** Predispersal seed predation on three *Vachellia* species and one *Senegalia* species (Fabaceae: Mimosoideae) in the Rift Valley of Ethiopia and Menagesha forest, Ethiopia. *International Journal of Tropical Science*. 36: 91-96.