

## DESCRIPCIÓN DEL CICLO BIOLÓGICO DE *CARYEDON ACACIAE* (GYLLENHAL, 1833) EN LA ACACIA SUDAFRICANA (*ACACIA KARROO* HAYNES) EN EL SUR DE LA PENÍNSULA IBÉRICA (COLEOPTERA: BRUCHIDAE)

Rafael Yus Ramos<sup>1</sup> & Pedro Coello García<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Urb. "El Jardín" nº 22, 29700 Vélez-Málaga (Málaga)

<sup>2</sup> C/ Milongas nº 7 (Camposoto), 11100 San Fernando (Cádiz)

**Resumen:** *Caryedon acaciae* (Gyllenhal, 1833) es un brúquido nuevo para la fauna europea, al demostrarse su reproducción espontánea en el sur de la Península Ibérica en semillas de la acacia sudafricana, lo que la convierte en una nueva plaga potencial para algunas especies de acacias, a la vez que un recurso para la lucha biológica contra acacias invasivas. Su biología es mal conocida y a menudo las referencias son atribuibles a otras especies con las que se ha confundido. En el presente artículo se describe el ciclo biológico de esta especie y diversos datos sobre su comportamiento reproductor.

**Palabras clave:** Coleoptera, Bruchidae, *Caryedon acaciae*, acacia sudafricana, plaga potencial, control biológico, Europa, Península Ibérica.

### Description of the biological cycle of *Caryedon acaciae* (Gyllenhal, 1833) on the South African acacia (*Acacia karroo* Haynes) in the south of the Iberian Peninsula (Coleoptera: Bruchidae)

**Abstract:** *Caryedon acaciae* (Gyllenhal, 1833) is a bruchid new to the European fauna, as it is developing spontaneously in the south of the Iberian Peninsula in the seeds of the South African acacia, which means it is a new potential pest for some acacia species and, on the other hand, a resource for biological control against invasive acacias. Its biology is poorly known and often the references are attributable to misidentified species. The present article describes the biological cycle of this species, with numerous data on its reproductive behaviour.

**Key words:** Coleoptera, Bruchidae, *Caryedon acaciae*, South African acacia, potential pest, biological control, Europe, Iberian Peninsula.

### Introducción

Recientemente fue hallada la especie *Caryedon acaciae* (Gyllenhal, 1833) en una localidad de la provincia de Cádiz, lo que representó la primera cita para la Península Ibérica y Europa (Yus y Coello, 2007). *Caryedon acaciae* es una de las pocas especies de Bruchidae de la subfamilia Pachymerinae que se haya encontrado en la Península Ibérica, dada la distribución preferentemente tropical y subtropical de las especies de esta subfamilia. Las características morfológicas de sus estadios pre-imaginales (desconocidas hasta ahora) se dieron a conocer recientemente (Yus y Coello, 2007), al tiempo que caracterizamos mejor la morfología del imago para una identificación más segura (Fig. 1-b,c).

Nuestras observaciones realizadas sobre una población de esta especie establecida en una localidad de Cádiz nos permiten asegurar que también es la única especie de Pachymerinae que está perfectamente asentada en Europa, pues todas las demás halladas (ej. *Caryedon serratus*) sólo se han encontrado puntualmente asociadas a granos almacenados importados, sin llegar a establecerse en el medio natural. *Caryedon serratus* fue detectada en la Península Ibérica en cacahuets importados (Yus Ramos, 1977), pero nunca se detectó en el medio natural, si bien recientemente la hemos hallado establecida en Tenerife (Canarias) sobre tamarindo (*Tamarindus indica*) (Yus Ramos, 2008a), pero ello se explica porque la climatología de estas islas sí es apropiada para la biología de esta clase de insectos.

La biología de esta especie no es bien conocida, desconociéndose incluso aspectos tan relevantes sobre su condición de especie univoltina o multivoltina. Ciertamente,

existe un trabajo previo de Cancela da Fonseca (1956) que detalla aspectos de la biología de una especie que era etiquetada como *Pachymerus acaciae* Gyll., que aunque de género erróneo, se refiere a la misma especie que estamos considerando. Sin embargo, por los detalles que da el autor sobre su biología trófica (la define como la "plaga más importante" de cacahuets de la Guinea Portuguesa) llegamos a la conclusión de que se trata inequívocamente de otra especie, *Caryedon serratus* (Olivier), que efectivamente es una plaga de cacahuets que incluso ha llegado a registrarse ocasionalmente en la Península Ibérica en partidas importadas (Yus Ramos, 1977).

Dada la importancia del hecho de que esta especie está establecida en el sur de la Península Ibérica y la ausencia de estudios biológicos, durante el año 2007-2008 procedimos al estudio de las características de su ciclo biológico y detalles sobre su comportamiento reproductor, en la acacia sudafricana (*Acacia karroo*). Esta acacia es un arbusto espinoso que puede alcanzar un porte casi arbóreo, cuya presencia en este territorio obedece a antiguas introducciones en la Península Ibérica con fines ornamentales, pero más frecuentemente como seto vivo por su carácter fuertemente espinoso (Fig. 1-a). En este arbusto encontramos simultáneamente otra especie de brúquido de origen norteafricano (*Bruchidius raddianae* Anton y Delobel), descrito anteriormente (Yus y Coello, 2008a) y cuyo ciclo biológico (Yus y Coello, 2008b) presenta algunas diferencias importantes respecto al de la especie que aquí nos ocupa.

## Material y métodos

El estudio se centró en una serie de arbustos de acacia sudáfrica (*Acacia karroo* (Hayne)) que forman linderos o bien pies sueltos en tres localidades diferentes de la provincia de Cádiz (España): San Fernando, Carretera de Campano-Chiclana y El Colorado (Conil). A diferencia de *Bruchidius raddianae*, que también tiene a esta planta como fitohuésped, *Caryedon acaciae* no fue encontrado en los arbustos estudiados en la localidad de Cerro de la Viña (Torre del Mar), por lo que hasta la fecha Cádiz es la única provincia en la que se ha detectado esta especie.

Los ejemplares se recolectaron inicialmente para su determinación y estudio morfológico en las mencionadas localidades de la provincia de Cádiz. Salvo algunos ejemplares que fueron capturados mediante red de rastreo sobre las ramas del arbusto, la mayor parte de los mismos se obtuvieron a partir de los detritos con semillas que se encuentran al pie del arbusto. Estos detritos se introducían en bolsas de plástico y se pasaban a cajas con tapas transparentes en el laboratorio. Los imagos se recogían principalmente de noche, al emerger y deambular por las tapas de las cajas.

Para los estudios biológicos se tomaron ejemplares vivos o recién emergidos y se introdujeron en cajas de plástico transparente agujereada, en cuya base se colocaba una hoja de papel de filtro que se humedecía ligeramente con agua destilada. Se añadía a la caja cabezuelas de flores de acacia (para reponerlas periódicamente, antes de que comenzaran a enmohecerse, se congelaba un buen lote de ellas) para alimentar a los adultos y vainas maduras para observar el comportamiento reproductivo y el proceso de entrada de la larva I a la semilla. Las observaciones se hacían directamente y en ocasiones bajo la lupa binocular estereoscópica. Las vainas infestadas se apartaban y se dejaban incubar, en condiciones de laboratorio, en cajas de Petri con una base de papel de filtro. Para observar los diferentes estadios pre-imaginales endófitos se abrían vainas o semillas infestadas con una periodicidad quincenal durante el invierno y semanal durante la primavera-verano. Dado el endurecimiento de las semillas maduras, para abrirlas se reblandecían poniéndolas en remojo 24 h.

Todas las observaciones se realizaron de manera periódica, siguiendo un protocolo rutinario y anotando las observaciones en un diario. Eventualmente se pusieron en marcha algunos experimentos para observar determinados comportamientos complejos, como el apareamiento, la puesta o la pupación, así como la tolerancia hacia otros fitohuéspedes.

## Plantas huéspedes

Como todos los brúquidos, *C. acaciae* es una especie endófita espermófaga en su fase pre-imaginal, mostrando preferencia por especies de la subfamilia Mimosoideae (Leguminosae), concretamente especies del género *Acacia*, de donde toma su nombre específico. En la bibliografía clásica figuran numerosas especies que, sospechosamente, pertenecen a grupos tan dispares como las Mimosoideas, Caesalpinioideas y Combretáceas. De hecho, Delobel *et al.* (1995) ya constató en su estudio sobre los *Caryedon* de Senegal una gran cantidad de confusiones, encontrándola con seguridad, por el método de incubación, en *Acacia nilotica adansonii* y en *A. sieberiana*, y admitiendo como válidas otras citas (de

Tabla I. Especies citadas de huéspedes de *C. acaciae*

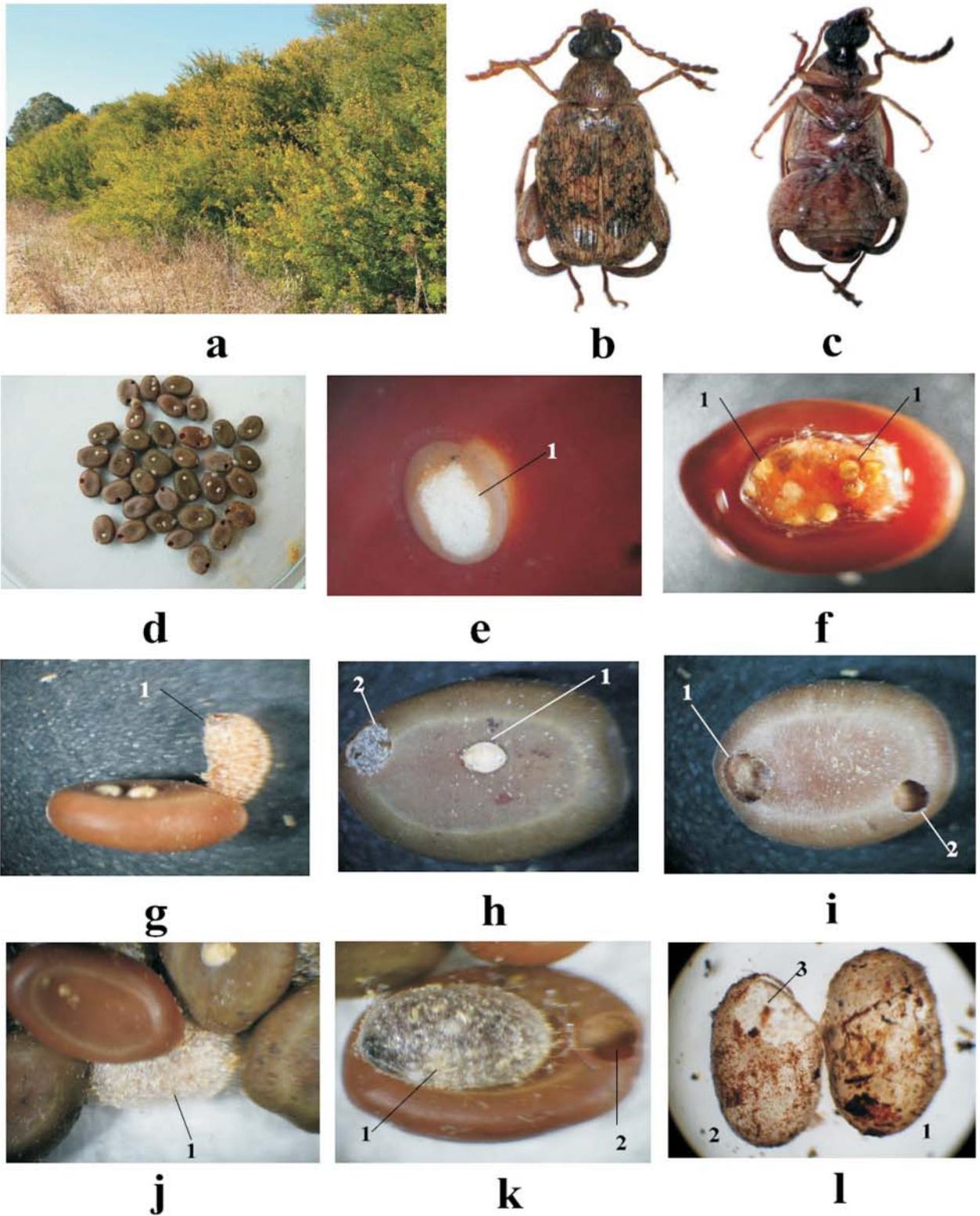
- <i>Acacia auriculiformis</i>	- <i>Acacia nilotica tomentosa</i>
- <i>Acacia borleae</i>	- <i>Acacia polyacantha</i>
- <i>Acacia farnesiana</i>	- <i>Acacia polyacantha campylacantha</i>
- <i>Acacia kochii</i>	- <i>Acacia reficiens</i>
- <i>Acacia nilotica (=arabica)</i>	- <i>Acacia seyal</i>
- <i>Acacia nilotica astringens</i>	- <i>Acacia sieberiana</i>
- <i>Acacia nilotica adansonii</i>	- <i>Acacia tortilis</i>
- <i>Acacia nilotica nilotica</i>	- <i>Acacia tortilis raddiana</i>

Senegal y otros países africanos), tales como *Acacia nilotica tomentosa*, *A. polyacantha*, *A. senegal* y *Acacia seyal*. De este modo, en la monografía de Johnson *et al.* (2004) (Tabla I), sólo se admite un grupo de especies del género *Acacia* (Mimosoideas) más acorde con la natural oligofagia de estos insectos. De hecho, el estudio filogenético realizado por Silvain y Delobel (1998) muestra una fuerte relación entre cladogénesis y asociación de plantas huéspedes, mostrando una afinidad de esta especie por el género *Acacia*, en el grupo de los llamados “comedores de Mimosoideas”.

Como se ha indicado anteriormente, *Caryedon acaciae* también ha sido señalada, bajo denominaciones dispares, en *Arachis hypogea* y en *Tamarindus indica*, pero estas citas no están comprobadas y es muy posible que se trate de confusiones con *Caryedon serratus* o bien la muy próxima (y a menudo confundida) *Caryedon gonagra*, que son plagas persistentes de ambas especies de huéspedes. Respecto del resto de las citas, estas confusiones frecuentes nos mueven a considerarlas como citas provisionales necesitadas de confirmación.

A la vista de estos datos, la planta huésped en la que se desarrolla en el sur de la Península Ibérica (al menos en la provincia de Cádiz), la acacia sudáfrica, *Acacia karroo*, es una nueva cita de huésped para este brúquido, no habiendo sido señalada en ningún lugar, tampoco en la zona de origen de esta acacia (Sudáfrica), donde en principio, si damos por buena la cita de Motschulsky (1874) del Cabo de Buena Esperanza, es muy posible que esta relación se reproduzca en este lugar. En cambio, en el sur de la Península Ibérica esta especie no ha sido hallada en ninguna otra especie de *Acacia*, aunque serían precisos muestreos más extensos en las acacias cultivadas y espontáneas de esta región, para determinar su estatus real.

La evolución fenológica de esta planta en Cádiz se detalla en otro artículo (Yus y Coello, 2008b). Resumiendo dicho estudio, indicaremos que aunque en su patria de origen *Acacia karroo* es caducifolia, en las localidades de estudio no llegan a perder todas las hojas, aunque ciertamente amarillean durante el invierno y muchas llegan a caer favorecidas por el arrastre del viento o la lluvia. La floración comienza a finales de Mayo, produciéndose continuos brotes nuevos hasta el mes de septiembre, quedando algunas cabezuelas en parte del otoño y desapareciendo a finales de esta estación. Los frutos van apareciendo de forma escalonada según el momento de la floración, apareciendo los primeros a finales de julio, que maduran entre agosto y septiembre, pero apareciendo frutos maduros hasta principios del otoño. El carácter dehiscente del fruto permite liberar las semillas a partir del otoño, si bien siempre hay una nutrida despensa de semillas en el suelo, procedentes de ciclos anteriores.



**Fig. 1.** Comportamiento reproductor de *Caryedon acaciae*. **a.** Arbustos de *Acacia karroo* donde se estudió el ciclo; **b.** Imago (visión dorsal); **c.** Imago (visión ventral); **d.** Semillas de *A. karroo* con agujeros de emergencia de *C. acaciae*; **e.** Huevo de *C. acaciae* (1. virutas de la penetración de la larva I); **f.** Huevo de *C. acaciae* parasitado (1. Cuerpos de parasitoides); **g.**(1). Larva IV de *C. acaciae* aprisionada en su agujero de emergencia; **h.** Semilla de *A. karroo* (1. huevo; 2. capullo pupal en el agujero de emergencia); **i.** Semilla de *A. karroo* (1. agujero de emergencia de *C. acaciae*; 2. agujero de emergencia de *B. raddianae*); **j.** Capullo pupal entre semillas aglutinadas; **k.** Capullo pupal sobre una semilla de *A. karroo*; **l.** Capullo pupal (1. Cerrado; 2. Abierto; 3. Detalle del agujero de emergencia del imago).

A pesar de la afinidad de *C. acaciae* por especies Mimosoideas del género *Acacia*, este insecto muestra cierta capacidad de adaptación para nutrirse de otras plantas apartadas filogenéticamente. Así, hicimos un experimento proporcionando semillas de acacia de tres espinas (*Gleditsia triacanthos*), una especie norteamericana de la subfamilia Casesalpinoideas. El resultado fue que no sólo pusieron huevos sobre estas semillas, sino que todas las larvas I lograron penetrar en las semillas, y finalmente emerger imagos de gran tamaño, lo cual explicamos por la disponibilidad de mucha más cantidad de recursos nutritivos que la pequeña semilla de *Acacia karroo*. Sin embargo, es posible que dichos imagos no sean fértiles pues ya Delobel *et al.* (2000) indicaron que en estos casos el desarrollo postembrionario no era normal. Nosotros mismos hemos diseccionado el aparato genital femenino de estos ejemplares observando algunas irregularidades en su constitución. Con todo, consideramos que ésta es una muestra de la gran capacidad adaptativa que tiene esta especie. Delobel *et al.* (2000) señalaron que pese a que la natural oligofagia de los *Caryedon* mueven a la hembra a realizar una cuidadosa selección de sus hospedadores, a veces se comenten “errores” con puestas en fitohuéspedes apartados de su espectro alimentario. Por otra parte, ellos también observaron que *C. acaciae*, que normalmente pone huevos en *Acacia sieberiana*, a veces lo hace en guijarros que tienen forma, textura y tamaño semejante a las semillas de dicho fitohuésped. Para algunos autores (ej. Siemens *et al.*, 1991), este comportamiento de puestas anómalas, que ha sido citado para otras especies, posiblemente tenga un valor adaptativo, pues gracias a estos errores la especie va seleccionando estirpes capacitadas en vencer las barreras contra la herbivoría de fitohuéspedes filogenéticamente apartados del espectro normal.

### Características del medio

Las localidades anteriormente señaladas de la provincia de Cádiz, las únicas en las que hasta ahora se ha encontrado esta especie, se encuentran en una zona llana del litoral atlántico, con un clima intermedio entre el oceánico y el mediterráneo, registrando una temperatura media anual de 18 °C, que en verano es de 21,4 °C, no subiendo más de los 24,9°C, normalmente en agosto, y bajando a 11,5 °C en invierno; su situación litoral hace que la oscilación térmica anual no suba de los 11-12 °C; en cuanto a la pluviosidad anual, es moderada, en torno a los 520 mm repartidas en 74 días, recibiendo las mayores lluvias (el 45%) durante el invierno, especialmente en diciembre (107 mm). Se trata pues de localidades de clima suave, con una pluviosidad moderada, con inviernos suaves y veranos tórridos y una humedad de influencia atlántica. Sin embargo, este clima del sur de la Península Ibérica es mucho menos tórrido y más húmedo que el de otras localidades donde se encuentra esta especie. Por ejemplo, descartando las citas de Marruecos y de Argelia, por ser sospechosas de confusiones, la localidad más cercana es la de Etiopía, en la que existen zonas subtropicales y tropicales de clima bien diferente. Sabemos que esta especie llega a desarrollarse en latitudes tan bajas como Zaire, Mozambique, Kenia, Tanzania, Rwanda, etc., localidades de clima tropical. Sin embargo, sabemos que el fitohuésped hallado en Cádiz, *Acacia karroo*, se encuentra de forma natural en zonas de clima semi-

árido de Sudáfrica, y la especie se ha citado en esta zona (Motschulsky, 1874), aunque sin señalar su fitohuésped.

Todo ello nos lleva a concluir que *Caryedon acaciae* muestra cierto grado de tolerancia hacia las condiciones climáticas, pero con preferencia hacia lugares de clima semiárido, subtropical o tropical, utilizando fitohuéspedes diferentes según las zonas en las que se desarrolla y adaptándose a la fenología singular de dichos fitohuéspedes en cada región. Como hipótesis a verificar, consideramos que su reciente hallazgo en una zona de clima templado como las localidades de Cádiz, junto a otras especies de origen africano (ej. *Bruchidius raddianae*) podría estar revelando cambios microclimáticos derivados del proceso global de calentamiento por efecto invernadero.

### Ciclo biológico de *C. acaciae*

Con objeto de determinar el desarrollo del insecto a lo largo del año, hemos realizado un seguimiento continuo en la naturaleza, empezando las observaciones en julio del año 2007 y terminando en el mismo mes del año 2008, centrándonos en una de las localidades en las que se ha hallado el insecto (Carretera de Chiclana-Campano, Cádiz). Como resultado de estas observaciones, complementadas con otras realizadas en condiciones de laboratorio, hemos obtenido dos ciclos en dicho periodo, el primero de corta duración, realizándose en tan sólo un mes (entre agosto y septiembre) y otro más largo, por detenerse en estado de pupa durante los meses de otoño-invierno, que abarca desde octubre a julio-agosto del año siguiente. Se trata por tanto de una especie multivoltina, inusual en las demás especies de brúquidos de la Península Ibérica (Tabla II), descontando las que completan ciclos en almacenes de grano y que por tal condición son plagas. En el género *Caryedon*, sin embargo, el multivoltinismo parece ser facultativo, pues se produce cuando las circunstancias son apropiadas, ya que, como señalara Pevett (1966), para *C. gonagra*, una misma especie puede tener una diapausa invernal en unos países mientras que la misma se reproduce continuamente en otros si dispone de alimento. En efecto *C. gonagra* completa varios ciclos al año gracias a la disponibilidad continua de semillas secas mientras maduran las del siguiente año.

Efectivamente, en agosto del 2007 se cogieron adultos recién emergidos de semillas secas recolectadas en el suelo. Estos adultos se aparearon en el laboratorio y pusieron huevos, que eclosionaron y dieron los 4 estadios larvales, hasta completar el imago, que emergió a mediados de septiembre del mismo año. En seguida, aún en el laboratorio, se observó que, sin comer nada, se aparearon y pusieron huevos fecundos, que presumiblemente forman ya una segunda generación para el 2008. Esto nos condujo a considerar que la especie es multivoltina, al menos en condiciones de laboratorio. Las observaciones de campo ratificaron esta hipótesis, pues los imagos emergidos en agosto de 2007 se reprodujeron y dieron lugar a todas las fases del ciclo biológico en menos de un mes, para finalmente dar lugar a los nuevos imagos, que a su vez pusieron huevos en semillas nuevas, lo que indicaba el inicio de otro ciclo.

De este modo concluimos que el primer ciclo comienza con los imagos del 2º ciclo que emergen desde el mes de abril, pero no se aparean hasta que la planta empieza a producir frutos maduros, hacia mediados del mes de agosto. La

Tabla II. Ciclo biológico de *Caryedon acaciae*

E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
-	-	-	(EM <sup>2</sup> )	EM <sup>2</sup>	EM <sup>2</sup>	EM <sup>2</sup>	(EM <sup>2</sup> )	EM <sup>1</sup>	-	-	-
-	-	-	(IM <sup>2</sup> )	IM <sup>2</sup>	IM <sup>2</sup>	IM <sup>2</sup>	IM <sup>2</sup>	IM <sup>1</sup>	(IM <sup>1</sup> )	-	-
-	-	-	-	-	-	-	HU <sup>1</sup>	HU <sup>2</sup>	HU <sup>2</sup>	-	-
-	-	-	-	-	-	-	EC <sup>1</sup>	EC <sup>2</sup>	EC <sup>2</sup>	-	-
-	-	-	-	-	-	-	L1 <sup>1</sup>	L1 <sup>2</sup>	L1 <sup>2</sup>	-	-
-	-	-	-	-	-	-	L2 <sup>1</sup>	L2 <sup>2</sup>	L2 <sup>2</sup>	-	-
-	-	-	-	-	-	-	L3 <sup>1</sup>	L3 <sup>1</sup>	L3 <sup>2</sup>	-	-
-	-	-	-	-	-	-	L4 <sup>1</sup>	L4 <sup>1</sup>	L4 <sup>2</sup>	(L4 <sup>2</sup> )	-
-	-	-	-	-	-	-	PP <sup>1</sup>	PP <sup>1</sup>	PP <sup>2</sup>	PP <sup>2</sup>	-
PU <sup>2</sup>	PU <sup>2</sup>	PU <sup>2</sup>	PU <sup>2</sup>	(PU <sup>2</sup> )	-	-	PU <sup>1</sup>	-	PU <sup>2</sup>	PU <sup>2</sup>	PU <sup>2</sup>
2º Ciclo						1º Ciclo			2º Ciclo		
IM: Imago (IM <sup>1</sup> =1ª generación;IM <sup>2</sup> =2ª generac.)						L3: Larva 3ª (instar 3)					
HU: Huevo						L4: Larva 4ª (instar 4)					
EC: Eclosión						PP: Prepupa					
L1: Larva 1ª (instar 1)						PU: Pupa					
L2: Larva 2ª (instar 2)						EM: Emergencia del imago					

Tabla III. Duración aproximada de los distintos estadios de desarrollo del 1º ciclo

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
H	H	H	H	H	H	H	H	H	L <sup>1</sup>	L <sup>1</sup>	L <sup>1</sup>	L <sup>1</sup>	L <sup>2</sup>	L <sup>2</sup>	L <sup>2</sup>	L <sup>3</sup>	L <sup>3</sup>	L <sup>3</sup>	L <sup>4</sup>	L <sup>4</sup>	L <sup>4</sup>	L <sup>4</sup>	P <sup>P</sup>	P	P	P	P	P	I

I = Imago; H = huevo; L<sup>1</sup> = Larva I; L<sup>2</sup> = Larva II; L<sup>3</sup> = Larva III; L<sup>4</sup> = Larva IV; P<sup>P</sup> = Prepupa; P = Pupa

puesta se realiza en este mismo mes y al cabo de una semana la larva I se introduce en la semilla y completa su desarrollo hasta imago en menos de un mes, pasando por cuatro estadios larvales y un periodo pupal, tras lo cual emergen los adultos hacia mediados del mes de septiembre (Fig. 2). Estos adultos se aparean y, desde mediados de septiembre, se aparean y hacen puestas sobre semillas secas del suelo, iniciándose el 2º ciclo, que se interrumpe hacia octubre en estado de pupa, manteniéndose como tal durante todo el invierno, emergiendo hacia el mes de abril, para iniciar un nuevo ciclo (Tabla II).

El hecho de que este multivoltinismo también se haya encontrado en *Bruchidius raddianae*, especie africana también hallada en la misma localidad y fitohuésped, de la que se había citado anteriormente sólo un ciclo, pero que en Cádiz llega a producir dos (Yus y Coello, 2008b), nos lleva a considerar que posiblemente este multivoltinismo sea facultativo, produciéndose en esta localidad por la abundante y continua aportación de recursos nutritivos, ya que la planta produce frutos maduros en un amplio periodo de tiempo. Por otra parte, *Caryedon acaciae*, a diferencia de *B. raddianae*, muestra preferencia por las semillas secas caídas en el suelo, por lo que en principio potencialmente podrían completar aún más ciclos de no ser por la disminución de la temperatura en el invierno.

En la Tabla III se representa la duración aproximada de los diferentes estadios de desarrollo durante el 1º ciclo, según observaciones en condiciones de laboratorio, entre mediados de agosto y mediados de septiembre del 2007. Este ciclo tiene aproximadamente treinta días de duración, de forma que la incubación se produce en un promedio de 8-9 días, tras lo cual se produce la eclosión y a continuación van apareciendo los distintos estadios larvales, aproximadamente con unos 3-4 días de duración cada uno. Hacia el día 24 van apareciendo prepupas, que en un solo día se transforman en pupas. La pupación transcurre durante un promedio de unos cinco días, al término de la cual se produce la emergencia del adulto.

El 2º ciclo es más complicado de temporalizar. Nuestras observaciones nos indican que desde mediados de

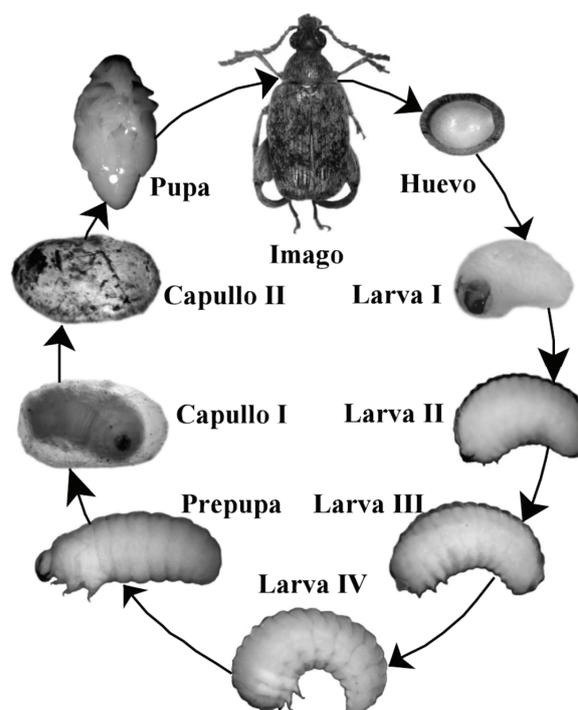


Fig. 2. Esquema del ciclo biológico de *Caryedon acaciae*.

septiembre del año en curso comienzan los apareamientos y puestas, detectándose larvas en distintas fases hasta el otoño, en que, coincidiendo con el descenso de las temperaturas, la larva IV inicia la construcción de su capullo o cocón y en estado de pupa pasa gran parte del invierno (hibernación), emergiendo escalonadamente a partir de abril del año siguiente, con la nueva elevación de las temperaturas de la primavera.

### Comportamiento reproductor

La escasez de registros de esta especie en la copa del arbus-to, y su relativa abundancia en el suelo nos condujo a consi-

derar que esta especie, a diferencia de la mayoría de los brúquidos, desarrolla gran parte de su vida en el suelo. Por otra parte, diversos experimentos en laboratorio, nos mostraron que los imagos se muestran más activos en la oscuridad, empezando de forma natural al anochecer, deteniéndose al accionar la luz artificial, lo que significa que son lucífugos (otros brúquidos buscarían la fuente de luz). Ambas observaciones llevan a la conclusión de que *C. acaciae* es un brúquido adaptado a la vida en el suelo, en el mantillo u hojarasca que se forma en la base del arbusto, donde se van acumulando las semillas de una generación a otra.

Entre las interacciones de este insecto hemos observado dos de especial interés. En primer lugar hay que señalar la competencia intraespecífica entre las larvas por el mismo recurso nutritivo, pues la puesta a veces se concentra excesivamente en una misma semilla (hemos contabilizado hasta 8 huevos/semilla) cuando la realidad demuestra que sólo pueden emerger una larva por cada semilla como máximo, pues obviamente la cantidad de recursos nutricionales es limitada. Esto nos lleva a la conclusión de que aunque se demuestra que todas las larvas I logran penetrar, el hecho de que finalmente sólo salga una larvas IV indica que éstas impidieron el desarrollo de las restantes, sea por depredación (canibalismo) o por inanición ante la falta de recursos. Otros brúquidos procuran espaciar sus puestas marcando los huevos con secreciones olorosas que disuadan a otras hembras, disminuyendo con ello el problema de competencia entre larvas, pero en condiciones de laboratorio, tal vez por la escasez de recursos, estas mismas especies ponen huevos en una densidad ilimitada.

También es interesante destacar las relaciones de competencia interespecífica que se producen por la semilla como recurso nutritivo de muchas especies, tanto de insectos como de micromamíferos. En efecto, la semilla también es recurso nutritivo de otro brúquido, *Bruchidius raddianae*, tal como hemos detallado en otro lugar (Yus y Coello, 2008b), con cierta ventaja de *B. raddianae* pues éste se anticipa en la penetración en la semilla al poder penetrar a través de la vaina cuando aún no se ha secado la semilla, de modo que cuando ésta cae al suelo ya tiene avanzado su desarrollo larval. Por alguna razón esta interacción se evita pues no hemos visto ningún caso de coexistencia de larvas de ambas especies en una misma semilla, siendo posible que la tasa de depredación de *B. raddianae* no sea tan alta como para mermar los recursos para *C. acaciae*, pues efectivamente la producción de semillas es muy alta y cuando ya están secas no pueden ser atacadas por *B. raddianae*. Luego la competencia interespecífica entre estas dos especies se mitiga con el deslinde de nichos ecológicos diferenciados: *B. raddianae* se especializa en semillas de la copa, cuando aún están verdes, y *C. acaciae* lo hace en semillas del suelo, cuando ya están secas. A pesar de ello, a veces se encuentran semillas con dos agujeros de emergencia, uno de *B. raddianae* y otro de *C. acaciae* (Fig.1-i), lo cual puede explicarse por la menor envergadura corporal del primer brúquido. Estas interacciones se complican por la intervención de mamíferos depredadores de semillas, como demostraron Or y Ward (2003) con otros brúquidos de acacias, y que aquí no se abordan.

En cuanto a los enemigos naturales de esta especie, no hemos podido determinarlos, pero pensamos que seguramente el ramoneo de semillas por parte de micromamíferos

en el mantillo, seguramente se saldrá con una tasa no determinada de depredación de larvas incluidas en dichas semillas. Otros animales, propios del mantillo, podrían depredar directamente imagos o pupas, si bien advertimos que la pigmentación general del insecto podría ser protectora porque apenas se diferencia del colorido general del mantillo. Finalmente habría que considerar también los parasitoides (Chalcidoidea) cuya acción depredadora de larvas está constatada en otras especies similares a las que nos ocupa, pero que en este trabajo no fueron determinados (Fig. 1-f).

Como sucede con otros brúquidos, en libertad, estos insectos son de movimientos rápidos, levantando el vuelo muy rápidamente. Su sistema de defensa habitual (aparte de la pasiva derivada de su pigmentación críptica) es la huida con un rápido levantamiento de vuelo, pero cuando están acosados simulan la muerte, si bien en este caso las patas posteriores no están tan fuertemente replegadas como en la muerte real. A diferencia de otros brúquidos, si el acoso persiste, mantienen la simulación y lo hacen durante un tiempo más prolongado.

#### **a.-Apareamiento**

Los primeros imagos aparecen ya en primavera pero las emergencias se escalonan hasta principios del verano. Algunas especies de brúquidos, especialmente nos univoltinos, necesitan ingerir cierta cantidad de néctar y polen para poder madurar sus gónadas antes del apareamiento. Hicimos la comprobación en condiciones de laboratorio, observando que el adulto acudía con avidez a las flores de acacia que se les suministraba. Esto podría estar relacionado con esta necesidad fisiológica, pero hicimos un experimento con imagos recién emergidos, y por tanto en ayunas, a los que no se les suministró flores, observándose que se apareaban y ponían huevos con toda normalidad. Este comportamiento puede ser clave para la vida del insecto en el suelo, y explica el hecho de que casi nunca se capture en la copa, donde están las flores. En efecto, Prevett (1966) ya observó este comportamiento en *Caryedon gonagra*, que empiezan a aparearse recién emergidos, completamente en ayunas, produciéndose la puesta en menos de 24 horas.

A diferencia de su vecina especie *B. raddianae*, el apareamiento de *C. aciae* es de tipo común, es decir, tras el reconocimiento, el macho se sitúa en el dorso de la hembra, golpea con sus antenas la parte anterior de la misma, ésta abre el pigidio para mostrar parte del ovopositor y el macho saca una buena parte del lóbulo mediano y se acopla al ovopositor de la hembra. Al poco tiempo se separan y cada uno sigue su propia rutina. El apareamiento, como otras actividades del insecto se realiza preferentemente en la oscuridad, a partir del anochecer.

#### **b.-Puesta**

La primera puesta del año se produce a mediados de agosto, escalonándose hacia finales de este mes y la segunda se produce inmediatamente después de la eclosión de mediados de septiembre. Tras la inspección de multitud de vainas maduras de *A. karroo* no advertimos ni un solo huevo de *C. acaciae*, como sucedería en otras especies de *Caryedon*, como *C. serratus*, que incluso llega a invadir las legumbres carnosas de *Tamarindus*. La explicación de ello es que la puesta de esta especie corresponde al tipo I descrito por

Johnson y Romero (2004), es decir, directamente en la semilla (Fig. 1-d,e), un tipo de puesta, considerado como primitivo, propia de especies incapaces de perforar las paredes de la vaina de la legumbre, lo que requiere que el fruto sea dehiscente. En el caso de *Acacia karroo*, sus legumbres son dehiscentes, pero no dejan caer las semillas hasta bien avanzada la madurez, pues exige que las vainas se retuerzan y con ello desprender las semillas. Este dato no sería problemático para el segundo ciclo, que encuentra las semillas en el suelo, pero no explica el desarrollo del primer ciclo. Una explicación posible es que en el primer ciclo la hembra pone los huevos sobre las semillas de legumbres parcialmente abiertas, aún no retorcidas ni desprendidas de la copa. De hecho hicimos un experimento para ver si hacía puestas en legumbres en este estado y el comportamiento fue positivo. Pero esto parece contradecirse con el hecho de que apenas se logra recolectar imagos en la copa. Una posible explicación es que, dadas las costumbres nocturnas del insecto, la puesta se produzca durante la noche, momento en que el insecto subiría a la copa para hacer las puestas. Otra hipótesis es que el insecto aproveche semillas del año anterior en este ciclo y las del año en curso para el segundo ciclo.

Los huevos, descritos en un trabajo anterior (Yus y Coello, 2007), son de forma circular, convexa por la parte superior y plana por la parte inferior, en el contacto con las paredes de la vaina (Fig. 1-d, h1). Quedan fuertemente adheridos a la superficie de la testa de la semilla, gracias a una secreción pegajosa del ovopositor de la hembra. Inicialmente son de tonos claros hialinos, haciéndose más blanquecinos y opacos conforme se desarrolla, contrayéndose la masa blanquecina hasta adquirir el contorno del embrión. En el medio natural se advierten un máximo de 2-3 huevos por semilla, pero en condiciones de laboratorio suele ser de 4-5 huevos (Fig. 1-d), excepcionalmente hasta 7 huevos/semilla.

### c.-Eclosión y penetración

Al final de la incubación, después de unos siete días desde la puesta, el huevo se torna blanco-amarillento compacto, parecido a una gota de cal, lo cual indica que la larva ha salido del huevo por debajo y ha empezado a entrar en la vaina, sin salir al exterior, ya que este cambio de color se debe a la acumulación de detritos procedentes del proceso de perforación de la larva sobre la testa (Fig. 1-e1). Para ello, la larva I, en posición ventral, hace una incisión en el corion mediante su placa protorácica (oviruptor), señalando con ello el punto de penetración. Luego empieza a roer las paredes de la testa, utilizando como palanca las paredes del corion. La galería de entrada es inicialmente cilíndrica, y al llegar a los cotiledones se ensancha para producir la cámara larval I. La ventaja de este tipo de puesta directa sobre la semilla es que elimina la necesidad de penetración a través de las paredes de la vaina y con ello acorta el ciclo.

### d.-Desarrollo endófito

Una vez dentro de la semilla, la larva I muda y desarrolla las restantes fase larvales, hasta alcanzar el estadio de larva IV. Para ello, cada larva roe circularmente los cotiledones, creando una pequeña cámara, que se va haciendo progresivamente más grande conforme avanza el desarrollo. Al llegar a la fase de larva IV, esta larva, a diferencia de la mayoría de los brúquidos, no se prepara para la pupación dentro de

Tabla IV. Evolución de los estadios pre-imaginales de *Caryedon acaciae*

	LARVA I	LARVA II	LARVA III	LARVA IV
Longitud	1,1-1,2	2,0-2,1	2,5-2,6	3,5-4,2
Anchura	0,4-0,5	0,7-0,8	1,0-1,1	1,9-2,0

Crecimiento pre-imaginal *Caryedon acaciae*

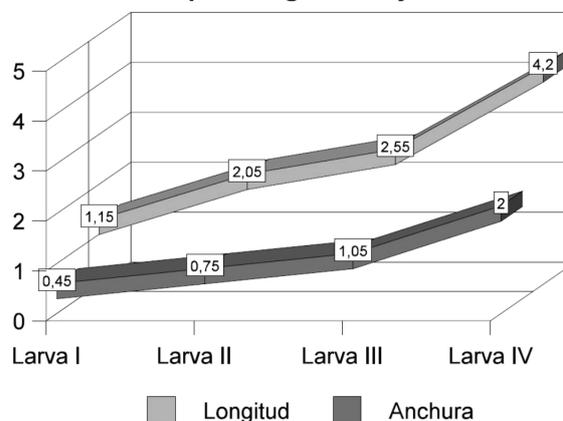


Fig. 3. Desarrollo corporal de las fases preimaginales de *C. acaciae*.

la semilla, sino que lo hace fuera de ella. Este comportamiento se corresponde con la presencia de patas funcionales en la larva IV (que en la mayoría de los brúquidos es prácticamente ápoda). De este modo, en lugar de preparar la cámara pupal y la ventana del opérculo como hacen otros brúquidos (véase Yus y Coello, 2008b), esta larva sale al exterior, desplazándose con gran rapidez. Durante la emergencia de la larva IV (ya en prepupa), a veces el orificio realizado es demasiado estrecho y el cuerpo de la larva demasiado ancho. En este caso se observa que la larva muere con su cuerpo a medio salir, atrancada en el orificio (Fig. 1-g).

Para determinar el ritmo de crecimiento de los estadios pre-imaginales, se procedió a tomar unas medidas de longitud y anchura corporales, cuyos datos se proporcionan en la Tabla IV.

Para visualizarlos mejor, en la Fig. 3 se muestra una representación gráfica de dichos datos. Como se puede comprobar, el ritmo de crecimiento del periodo pre-imaginal es sostenido entre la larva I y la larva III, produciéndose un incremento notable entre la larva III y la larva IV, momento en que adquiere su máximo desarrollo, al contrario de lo que ocurre en otras especies que hacen la pupación dentro de la semilla. Efectivamente, la larva IV es proporcionalmente más robusta, lo cual puede tener relación con la necesidad de desplazamiento en el exterior.

### f.-Emergencia del imago

Como hemos indicado anteriormente, a diferencia de otros brúquidos, perteneciendo más al grupo I de los señalados por Prevett (1966) para las especies de *Caryedon* de Nigeria, es decir, especies en las que la emergencia del fruto no es del imago sino de la larva IV, en cuyo caso dicha larva no es ápoda sino que tiene patas funcionales por un proceso de rediferenciación único en los Bruchidae (Fig. 2). En efecto, *C. acaciae* no construye una cámara pupal con su

opérculo o “ventana” antes de la pupación, sino que la larva IV se limita a hacer el agujero de emergencia, también circular, por donde emerge la larva o bien el adulto, pues pueden darse dos situaciones. En unos casos la larva IV aprovecha la cámara larval para convertirla en cámara pupal, abriendo un agujero de emergencia bajo el cual teje un capullo o *cocon* de tonos blanquecinos que se tornan luego amarillentos, y que envuelve a la larva, formándose a continuación la prepupa y la pupa (Fig. 2 y 1-h2). Pero en otros casos, la larva sale al exterior y busca en las inmediaciones un lugar donde tejer el capullo (Fig. 1-k); en este caso primero aglutina una serie de detritos (granos de arena, trozos de hojas, etc.) a su alrededor, buscando cierto grado de refugio, camuflaje o protección, y a continuación inicia la construcción del capullo, pero nunca sumergiéndose en la tierra. En condiciones de laboratorio hemos observado que los capullos se tejen siempre por debajo de algún objeto (ej. papel de filtro) y si faltan hacen una cubierta aglutinando semillas encima del capullo (Fig. 1-j1).

En observaciones realizadas en el laboratorio hemos comprobado que la larva IV tarda tan sólo de 1-3 horas (media de 70 minutos) en tejer su capullo pupal, ayudándose de las patas para realizar esta operación (lo cual da una función adicional al inusual desarrollo de las patas en esta fase). Por otra parte, si se deterioran las paredes del capullo, la larva IV parchea perfectamente el desperfecto con una gran celeridad.

Southgate (1979) planteaba el problema de la pupación en el suelo en especies de *Caryedon* que están en semillas que aún no han caído al suelo y se mantienen fijas en las ramas, ya que en este caso el suelo está lejos y no está claro cómo llegar a él para tejer el capullo, sugiriendo como hipótesis que la larva IV se dejaría caer al suelo con un hilo de seda para amortiguar la caída. En *Acacia karroo*, muchas legumbres maduras y secas se mantienen, efectivamente, en la copa, aunque gran parte de las semillas son expulsadas al retorcerse la vaina. Pero ciertamente, al menos en el primer ciclo, es posible que la pupación se realice en gran parte en las vainas aún colgadas de las ramas. No hemos visto ningún rastro del mecanismo propuesto por Southgate, pero sí hemos advertido que la larva IV no siempre sale de la cámara larval, sino que frecuentemente aprovecha la misma para tejer allí mismo su capullo, a veces sobresaliendo algo al exterior, lo cual podría ser la estrategia adoptada, al menos en el primer ciclo.

Tras la pupación, que tarda sólo unos días en el primer ciclo y se detiene en el segundo ciclo durante todo el invierno y parte del otoño, se produce la emergencia del adulto, para lo cual éste roe circularmente un extremo del capullo y sale por dicho agujero al exterior.

El patrón básico de agujero de emergencia practicado por la larva IV (Fig.4) es el de un agujero en el extremo de la semilla, unas veces en el extremo opuesto al lugar de entrada (a), y otras veces próximo a éste (c). A veces se ven tres huecos, pero solo dos agujeros de entrada, de los que sólo prospera un agujero de emergencia (d), lo que indica que sólo prosperó una de las larvas introducidas. Algunas veces la emergencia es lateral (e) o distal (f). Algunas semillas tienen dos agujeros de emergencia (g, h), pero en estos casos puede deberse a que uno de los agujeros es de un himenóptero parasitoide (g), o bien el otro agujero corresponde a la emergencia de otra especie de brúquido de menor

tamaño, que en este caso suele ser *Bruchidius raddianae* (h) en el fitohuésped que nos ocupa. No se han encontrado semillas con dos agujeros de emergencia de *C. acaciae*, posiblemente porque no hay alimento suficiente en la semilla para ambas larvas. Como se ha indicado anteriormente, este comportamiento es consecuencia de las relaciones de competencia intra e interespecíficas.

La variabilidad de talla del imago es muy alta, encontrándose ejemplares tan pequeños o más que *Bruchidius raddianae* y ejemplares grandes y robustos. Esto puede observarse en los agujeros de emergencia cuyo diámetro varía entre 1,2 mm (para los de menor talla) a 2,5 mm (para los de mayor talla).

### Implicaciones en la gestión forestal

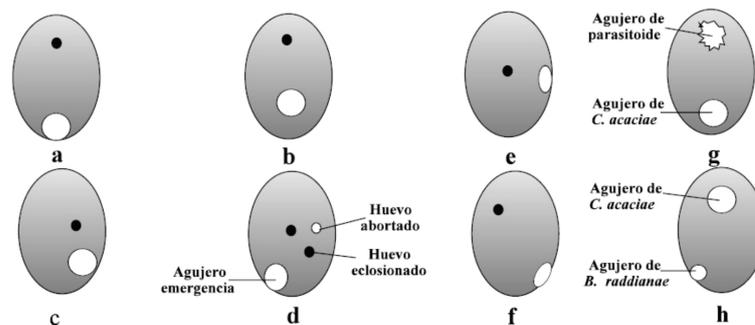
*Caryedon acaciae*, como todos los brúquidos, es un insecto espermóforo, desarrollándose a expensas de los tejidos internos de las semillas de diversas especies del género *Acacia*. Por su tamaño, un solo individuo es suficiente para acabar con todo el tejido de reserva de los cotiledones, imposibilitando con ello la germinación de la semilla. Esto puede llegar a tener implicaciones para la economía y la ecología de los sistemas sociales y ecológicos de zonas de África donde las acacias son recursos muy explotados y necesarios para detener la erosión y desertización (Miller, 1996).

Por otra parte hay que considerar su capacidad multivoltinista, es decir, de producir más de un ciclo anual, siempre que las condiciones ambientales sean apropiadas y existan semillas secas. En la Península Ibérica, la disponibilidad de semillas en el suelo durante un amplio periodo entre verano y otoño, le permite realizar dos ciclos, deteniendo el ritmo reproductivo sólo por las desfavorables condiciones ambientales del invierno. Hemos observado que en el laboratorio, con un clima más suave, el insecto detiene igualmente el ciclo durante el invierno, pero los ciclos los hace más cortos que en el medio natural. De este modo, esta especie está perfectamente adaptada para desarrollarse indefinidamente en un almacén, mientras haya recursos nutritivos suficientes, como sucede con otras especies de brúquidos, conceptuadas como plagas por tal motivo (ej. *Caryedon serratus*, *C. gonagra*).

Finalmente, nuestra experiencia nos demuestra que *C. acaciae* puede sortear las barreras defensivas de plantas alejadas filogenéticamente de su espectro alimenticio natural, por lo que tiene capacidad de ampliar su natural oligofagia en caso de necesidad, lo que supone una potencial amenaza para los árboles y arbustos de leguminosas autóctonas y importados con fines ornamentales en nuestro país, aunque ciertamente por ahora no parece extenderse más allá de las localidades y fitohuésped hasta ahora detectados.

Pero, esta capacidad de ataque de este insecto podría ser interesante en otros lugares donde *Acacia karroo* y otras acacias causan estragos en las comunidades vegetales naturales, como sucede en Australia y Nueva Zelanda. En efecto, en estos países existe una dilatada experiencia en la introducción de brúquidos para controlar la expansión de determinadas especies invasivas. Sin embargo, el desconocimiento de la existencia de esta plaga en la acacia sudafricana ha impedido usarla para el control biológico de dicha planta. Así pues, el presente estudio establece las bases para

**Fig. 4.** Tipos de localización de agujeros de emergencia de la larva IV y otras estructuras visibles en la superficie de la semilla (explicación en el texto).



la utilización de *C. acaciae* (sola o en combinación con *Bruchidius raddianae*) para el control biológico de la acacia sudafricana (*Acacia karroo*) en dichos países.

## Conclusiones

Según los datos de que disponemos, *Caryedon acaciae* es el único representante de la subfamilia Pachymerinae (Coleoptera: Bruchidae) asentado en el Mediterráneo Oriental y Europa. En este continente se han detectado puntualmente algunos paquimerinos, como la plaga *Caryedon serratus*, pero siempre en partidas importadas que incluían fitohuéspedes de estas especies, generalmente de origen tropical o subtropical, pero sin llegar a aclimatarse. Su descubrimiento en el sur de la Península Ibérica, en varias localidades de la provincia de Cádiz no obedece, sin embargo, a una importación accidental, sino a poblaciones plenamente asentadas, con gran potencial reproductivo, aunque ciertamente todavía no muy extendidas y restringidos únicamente a una especie de fitohuésped.

Esta especie, de origen impreciso, pero distribuida preferentemente por zonas tropicales y subtropicales de África, siempre ha sido señalada sobre diversas especies de *Acacia*, mostrando su afinidad por estas leguminosas Mimosoideas. Sin embargo, hasta ahora nunca se había citado sobre la acacia sudafricana *Acacia karroo*, que es sobre la que se desarrolla exclusivamente en las mencionadas localidades del sur de Europa. Esta planta es una leguminosa espinosa que se introdujo en España con fines ornamentales y para formar setos vivos. La alta tasa de depredación de este brúquido sobre sus semillas, a la que se suma la procedente de otro brúquido que coexiste con éste (*Bruchidius raddianae*), la convierte en una seria plaga para esta planta. Por este motivo, este insecto también podría representar un agente biológico importante para el control del avance de esta planta en países como Nueva Zelanda o Australia donde, una vez introducidas accidentalmente, ha llegado a ser un problema ecológico, al carecer de depredadores naturales y afectar a los ecosistemas naturales de estos países.

En el presente estudio del ciclo biológico constatamos que *C. acaciae* desarrolla al menos dos ciclos al año, por lo que es una especie multivoltina. Esto es posible por las características climatológicas del medio y la fenología de la

planta, que permiten disponer de flores y semillas durante un amplio periodo de unos 6-7 meses y bajo un clima cálido y suave. El primer ciclo se produce rápidamente porque ocurre en los meses del verano, pudiendo desarrollarse en aproximadamente un mes (desde mediados de agosto a mediados de septiembre). El segundo ciclo, en cambio, es muy largo porque la pupación coincide con el descenso de las temperaturas en otoño, lo que provoca una pausa hibernante que dura hasta la primavera, pero no inician la reproducción hasta que no aparecen los primeros frutos, ya entrado el verano.

Como otros *Caryedon*, esta especie muestra un comportamiento reproductor diferente de la mayoría de los brúquidos. En primer lugar, la puesta se realiza siempre directamente sobre semillas secas (estén en el árbol o en el suelo), por lo que sus fitohuéspedes siempre deben tener frutos dehiscentes, no tolerando la barrera de la vaina de la legumbre para alcanzar la semilla. Por otra parte, al menos en este fitohuésped, no puede desarrollarse más que una larva por semilla, pues ésta no ofrece suficientes recursos nutritivos para más de una larva. La larva IV no es ápoda ni construye una ventana opercular para la salida del imago, como la mayoría de los brúquidos, sino que tiene patas funcionales, moviéndose ágilmente y realizando la pupación dentro de un capullo o *cocon* bien en la misma cámara larval (convertida entonces en pupal) o bien fuera de la semilla, en el mantillo del suelo.

*C. acaciae* no es la única especie espermófaga de *Acacia karroo* ya que, al menos en las localidades señaladas, comparte estos recursos nutritivos con otro brúquido africano también asentado en la Península Ibérica, *B. raddianae*. Esta aparente competencia interespecífica se soluciona con la diversificación de los correspondientes biotopos, de modo que, mientras *B. raddianae* se ha especializado en depredar las semillas cuando el fruto aún no se ha secado y cuelga de las ramas, *C. acaciae* se ha adaptado a depredar las semillas cuando el fruto y las semillas ya están secas, sea en el árbol o, más generalmente en el suelo. De hecho *C. acaciae* muestra una perfecta adaptación a la vida en el mantillo que hay al pie del fitohuésped, disponiendo de semillas secas, presentando una pigmentación críptica y desplegando un comportamiento nocturno.

## Referencias bibliográficas

- CANCELA DA FONSECA, J. 1956. *Contribuição para o estudo da ecologia de Pachymerus acaciae* Gyll. (Coleoptera, Bruchidae). Estudos, Ensaios e Documentos XIX. Ministerio de Ultramar. Junta de Investigações do Ultramar. Lisboa, 125 pp.
- DELOBEL, A., H. DELOBEL, M. TRAN, M. SEMBÉNE, M. & S. H. HAN 1995. Observations sur les relations trophiques entre les bruches du genre *Caryedon* (Coléoptères. Bruchidae) et leurs plantes hôtes sauvages au Senegal. *Bull. Inst. Fond. Afr. Noire Cheikh Anta Diop, Dakar* (ser.A), **48**: 79-88.
- DELOBEL, A., M. TRAN & M. SEMBENE 2000. Influence du choix alimentaire sur la fécondité et le développement larvaire des *Caryedon* des Légumineuses (Coleoptera: Bruchidae) au Sénégal. *Ann.Soc.Entomol.* (NS), **36**(1): 61-73.
- JOHNSON, C. D. & J. ROMERO-NÁPOLES 2004. A review of evolution of oviposition guilds in the Bruchidae (Coleoptera). *Revista Brasileira de Entomologia*, **48**(3): 401-408.
- JOHNSON, C. D., B. J. SOUTHGATE & A. DELOBEL 2004. A revision of the Caryedontini (Coleoptera: Bruchidae: Pachymerinae) of Africa and the Middle East. *Memoirs of American Entomological Society*, **44**: 1-200
- MILLER, M. F. 1996. *Acacia* Seed Predation by Bruchids in an African Savanna Ecosystem, *Journ. Appl. Ecol.*, **33**(5): 1137-1144.
- MOTSCHULSKY, T. V. 1874. Enumeration des nouvelles espèces de Coléoptères rapportés de ses voyages. *Bulletin de la Société imperiale des naturalists de Moscou*, **46**(2): 203-252
- OR, K. & D. WARD 2003. Three-way interactions between *Acacia*, large mammalian herbivores and bruchid beetles. A review. *Afr.Journ.Ecol.*, **41**: 257-265.
- PREVETT, P. F. 1966. Observations on biology in the genus *Caryedon* Schönherr (Coleoptera: Bruchidae) in Northern Nigeria, with a list of associated parasitic Hymenoptera. *Proc. R. Ent. Soc.London* (A), **41**(1-3): 9-16
- SILVAIN, J. F. & A. DELOBEL 1998. Phylogeny of West African *Caryedon* (Coleoptera: Bruchidae): Congruence between Molecular and Morphological Data. *Mol.Phylogen.Evol.*, **9**(3): 533-541.
- SIEMENS, D. H., C. D. JOHNSON & R. L. WOODMAN 1991. Determinants of host range in Bruchid Beetles. *Ecology*, **73**(5): 1560-1566.
- SOUTHGATE, B. J. 1979. Biology of the Bruchidae. *Ann. Rev. Entomol.*, **24**: 449-473.
- YUS RAMOS, R. 1977. *Estudio taxonómico-biológico de la Familia Bruchidae (Col.) en la Península Ibérica e Islas Baleares*. Trabajos y Monografías de la Estación Experimental "La Mayora" (CSIC) nº 2. Málaga.
- YUS RAMOS, R. & P. COELLO GARCÍA 2007. *Caryedon acaciae* (Gyllenhal, 1833), nueva cita para la Península Ibérica y Europa (Coleoptera: Bruchidae). Descripción de estadios pre-imaginales y del adulto. *Boletín de la Sociedad Aragonesa de Entomología*, **41**: 423-436
- YUS RAMOS, R. & P. COELLO GARCÍA 2008a. Un nuevo brúquido de origen africano para la fauna ibero-balear y europea: *Bruchidius raddianae* Anton y Delobel, 2003 (Coleoptera: Bruchidae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **42**: 413-424.
- YUS RAMOS, R. & P. COELLO GARCÍA 2008b. Ciclo biológico y comportamiento reproductor de *Bruchidius raddianae* Anton y Delobel, 2003 (Coleoptera: Bruchidae) en la acacia sudafricana (*Acacia karroo* Haynes) en la Península Ibérica. *Boletín de la Sociedad Aragonesa de Entomología*, **43**: 297-308.