

Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas

Facultad de Ciencias Agropecuarias

Centro de Estudios Jardín Botánico de Villa Clara



Tesis en opción al Título Académico de Máster en Conservación de la  
Biodiversidad

Mención: Flora y Vegetación

**Biología reproductiva y demografía de *Melocactus guitartii* León  
(*Cactaceae*)**

Autor: Lic. Edgardo Díaz Alvarez

Tutor: Dr. Michel Faife Cabrera

Santa Clara

2017

## **Agradecimientos:**

Me gustaría agradecer en primer lugar al personal del Área Protegida “Lebrije”, sin su trabajo y buena acogida esta tesis nunca hubiese visto la luz.

También a Planta! por el apoyo facilitado que fue vital para la realización de todo el trabajo contenido en esta tesis.

A mi tutor Dr. Michel Faife Cabrera por todo el esfuerzo y las largas horas de insomnio dedicadas a este trabajo.

A Enma Torres Roche por toda la ayuda brindada en la colecta y análisis de los datos y en la redacción de este documento.

A la Dra Lisbet González Oliva por su ayuda y sus acertados comentarios y críticas que ayudaron a perfeccionar este documento.

A Arnaldo Toledo Sotolongo por su asistencia con el diseño gráfico y el tratamiento de las imágenes que se presentan en este documento.

A Dr. Roberto Fernández Blanco por sus correcciones y ayuda con el idioma y la redacción.

Al comité académico de la maestría en “Conservación de la Biodiversidad” por el seguimiento realizado al desarrollo de esta tesis.

A los estudiantes de la carrera biología que desde 2014 me han acompañado y asistido en la colecta de información vital para esta tesis.

Al personal del Centro de Estudios Jardín Botánico de Villa Clara por las facilidades y la ayuda aportadas.

Y a todos los que de una forma u otra contribuyeron a llevar esta tesis a buen término, que no fueron pocos.

A todos muchas gracias.

## Resumen

*Melocactus gutartii* León es una especie endémica en peligro crítico de extinción con cinco poblaciones conocidas. La población con mejor estado de conservación se ubica en la localidad “Dagamal”, Sancti Spiritus. Observaciones preliminares sugieren que la especie es capaz de autopolinizarse y que la mencionada población sufre grandes variaciones de tamaño. El objetivo fundamental de esta tesis fue determinar las posibles causas de la alta variabilidad del tamaño de la población de *M. gutartii* en Dagamal. Para ello se estudió la biología reproductiva de la especie así como la estructura y dinámica de la mencionada población, además de la relación existente entre ambos elementos. Los resultados de la biología reproductiva coinciden con un síndrome ornitófilico. Sin embargo, *Chlorostilbon ricordii*, especie identificada como principal polinizador, muestra muy baja eficiencia. Se comprobó que la especie es capaz de autopolinizarse y que la misma es fundamentalmente autógama, posiblemente como respuesta adaptativa a la baja eficiencia de la polinización. No obstante, esta podría estar generando altos niveles de homocigosis que afecten la adaptabilidad de sus individuos. La población sufre amplias variaciones del número de individuos oculta por una fuerte densidad-dependencia. Dicha variación posiblemente esté relacionada con la autogamia y es responsable de la alta probabilidad de extinción estimada para esa población (89.5%) y el tiempo medio para la extinción (80 años). La autogamia y los altos niveles de homocigosis, podrían disminuir la adaptabilidad de los individuos ante cambios ambientales, cuyo reflejo a nivel poblacional podrían ser las amplias variaciones registradas.

## Índice

1. Introducción .....	1
2. Revisión bibliográfica .....	4
2.1 <i>Melocactus gutartii</i> : estatus taxonómico, distribución y morfología.....	4
2.2 Biología reproductiva y demografía: importancia para la conservación.....	6
2.3 Biología floral de <i>Melocactus</i> .....	8
2.3.1 Morfología Floral de <i>Melocactus</i> .....	8
2.3.2 Antesis, longevidad floral y producción de néctar.....	10
2.4 Ecología de la polinización.....	11
2.4.1 Visitantes florales: comportamiento y frecuencia de visitas.....	11
2.4.2 Eficiencia de la Polinización.....	13
2.5 Sistema reproductivo .....	14
2.5.1 Medidas de éxito de los sistemas reproductivos .....	15
2.6 Ecología Poblacional .....	17
2.6.1 Tablas de Vida y curvas de supervivencia .....	18
2.6.2 Estructura Poblacional .....	19
2.6.3 Análisis de Viabilidad de las poblaciones .....	20
3. Materiales y Métodos .....	22
3.1 Especie y localidad de estudio.....	22
3.2 Biología floral.....	22
3.3 Ecología de la polinización.....	24
3.4 Sistema reproductivo .....	25
3.5 Ecología poblacional .....	27

3.5.1	Tabla de Vida.....	27
3.5.2	Variación a largo plazo de la estructura de la población de <i>Melocactus gutartii</i> .....	28
3.5.3	Análisis de viabilidad poblacional (PVA) .....	28
4.	Resultados .....	30
4.1	Biología floral.....	30
4.1.1	Morfología floral.....	30
4.1.2	Antesis y longevidad floral .....	31
4.1.3	Volumen y concentración de néctar.....	32
4.2	Ecología de la polinización.....	33
4.2.1	Visitantes florales y patrones de visita.....	33
4.2.2	Eficiencia de los polinizadores .....	35
4.3	Sistema reproductivo .....	36
4.4	Ecología poblacional .....	40
4.4.1	Tabla de vida.....	40
4.4.2	Variación a largo plazo de la estructura de la población de <i>Melocactus gutartii</i> .....	41
4.4.3	Análisis de viabilidad de las poblaciones (PVA).....	42
5.	Discusión.....	45
5.1	Biología reproductiva .....	45
5.2	Ecología poblacional .....	54
5.2.1	Tablas de vida .....	54
5.2.2	Variación a largo plazo de la estructura de la población de <i>Melocactus gutartii</i> .....	56
5.2.3	Análisis de viabilidad de las poblaciones (PVA).....	60
5.2.4	Implicaciones en la conservación .....	62
6.	Conclusiones .....	64

7. Recomendaciones..... 65

8. Bibliografía..... 66

## 1. Introducción

En el mundo existen aproximadamente 2000 especies de plantas suculentas amenazadas, dentro de las cuales destaca la familia Cactaceae. Entre las amenazas principales que enfrenta la familia se encuentra la extracción de individuos desde los ecosistemas naturales con fines ornamentales, la degradación de sus hábitats y la comercialización de plantas o partes de estas (Oldfield, 1997). Uno de los géneros de Cactaceae sometido a sobreexplotación con fines comerciales es *Melocactus*, con reportes de esta amenaza en la mayor parte de sus 36 especies (Nassar *et al.*, 2007). Es por ello que varias de ellas se encuentran en peligro de extinción (Oldfield, 1997). En particular, en Cuba, existen varias especies pertenecientes a este género (Rodríguez, 2005; Rigerszki *et al.*, 2007) y sus amenazas son similares a las del resto del mundo. Según Gonzalez-Torres *et al.* (2016) todas ellas poseen alguna categoría de amenaza.

Aunque se han realizado ciertos esfuerzos a favor de la conservación de las plantas, esta tarea se dificulta cuando se desconocen los elementos fundamentales de la biología y ciclo de vida de las especies a conservar. Por ello, los estudios que analicen los diferentes aspectos de la eficacia biológica (*fitness*), y su interrelación a través del ciclo de vida de las especies, permitirán tener una visión más integradora de su capacidad adaptativa (García y Ehrlén, 2009).

Según Nassar y Ramírez (2004) las especies del género *Melocactus* podrían verse beneficiadas por estudios de su biología reproductiva. Sin embargo, estos mismos autores declaran que dichos estudios son insuficientes, destacando la necesidad e importancia de los mismos. No obstante, la integración de estudios de la biología reproductiva y los patrones demográficos de una especie constituye un paso cualitativamente superior, pues permitiría analizar las influencias del éxito en unas etapas del ciclo de vida sobre el éxito de otras (García y Ehrlén, 2009). De esta forma se podría realizar un análisis del *fitness* total de una especie dada, lo cual facilitaría la toma de decisiones para la conservación de dicha especie. Sin embargo, los estudios que integren conocimientos de diferentes etapas del ciclo de vida de las especies son escasos (García y Ehrlén, 2009).

*Melocactus guitartii* León, es una especie endémica (León, 1934) En Peligro Crítico de Extinción (CR) basado en los criterios A4acd;B2ab (ii,iii,v) (Gonzalez-Torres *et al.*, 2016). Según los criterios declarados se conoce que la especie sufre de una fuerte disminución del número de individuos ( $\geq 80\%$ ) y que las causas de esta disminución pueden no haber cesado o no ser completamente comprendidas. Este criterio concuerda con Betancourt-Pérez *et al.* (2015) que declaran que la especie se encuentra amenazada por las invasiones biológicas, la actividad ganadera y mal uso del fuego. Otras de las características que avalan la categoría de amenaza asignada son: una escasa área de ocupación, la fragmentación de hábitat y la disminución en el número de individuos adultos (Gonzalez-Torres *et al.*, 2016). Estas características son parcialmente consistentes con Hernández *et al.* (2005) que declara que de esta especie se conocen cinco poblaciones, todas en la provincia de Sancti Spíritus. La existencia de estas cinco poblaciones dentro de la misma provincia sugiere que la especie efectivamente sufre de fragmentación.

A partir de los argumentos planteados se deduce que la especie posee baja probabilidad de persistencia debido a las amenazas que enfrenta y a la disminución de sus tamaños poblacionales. De las poblaciones estudiadas por Hernández *et al.* (2005) la que ostenta mayor tamaño y mejor estado de conservación es la ubicada en la finca “Dagamal” en las cercanías de la Reserva Florística Manejada “Lebrije”, esta se encuentra afectada por una alta mortalidad de sus individuos. Las restantes poblaciones de la especie se encuentran en igual o peores condiciones que esta, por tanto, los resultados del análisis de esta población se podrán aplicar a la conservación de toda la especie. A pesar del conocimiento que existe sobre *M. guitartii* falta por conocer los efectos de las amenazas sobre sus poblaciones. Además, resulta necesario comprender cuáles son las adaptaciones con que cuenta la especie para afrontar las amenazas planteadas. Esta situación puede tener su causa tanto en la biología reproductiva, como en los mecanismos de supervivencia y adaptación de la población.

El estudio de la biología reproductiva de *M. guitartii* podría aportar información valiosa sobre su capacidad para perpetuarse en el tiempo y la adaptación a su ambiente. Por ejemplo, la caracterización de las interacciones de esta especie con el conjunto de polinizadores potenciales

ayudará a inferir cómo es el flujo genético dentro de las poblaciones de la especie. A su vez, algunas características como la capacidad de la especie para producir nuevos individuos y el origen (parental) de los mismos tienen efectos demográficos (García y Ehrlén, 2009). El tipo de cruzamiento puede afectar la variabilidad genética de un individuo y esta afecta su capacidad para sobrevivir (Traveset, 2000). Es por eso que la frecuencia de cada tipo de cruzamiento puede afectar la estabilidad de las poblaciones. La magnitud de esta afectación se puede caracterizar mediante la aplicación de estudios poblacionales. Las tablas de vida y los análisis de la dinámica de poblaciones permitirán caracterizar la supervivencia y mortalidad de los individuos de *M. guitartii*. Además, mediante la aplicación de un Análisis de Viabilidad de las Poblaciones (PVA por sus siglas en inglés) se podrán conocer las implicaciones de estos fenómenos sobre la supervivencia de la especie. De esta forma se podrán sugerir pautas de manejo que mejoren la situación actual de la especie. Por ello, en la presente tesis se proponen los siguientes objetivos:

#### Objetivo General

Determinar la salud de la población de *M. guitartii* en Dagamal y su relación con la biología reproductiva de la especie.

#### *Objetivos específicos*

1. Caracterizar la biología floral de la población de *M. guitartii* en Dagamal, Sancti Spiritus.
2. Caracterizar la ecología de la polinización en la población en estudio.
3. Identificar el sistema reproductivo de *M. guitartii*.
4. Describir la dinámica actual y las tendencias de la población de *M. guitartii* en Dagamal.
5. Inferir la relación entre el sistema reproductivo y la demografía de *M. guitartii* en “Dagamal”.

## 2. Revisión bibliográfica

### 2.1 *Melocactus gutartii*: estatus taxonómico, distribución y morfología

La Familia Cactaceae, es una de las más interesantes y ampliamente extendidas de las zonas áridas y semiáridas del hemisferio occidental. Presenta adaptaciones peculiares para soportar la escasez de agua, que le permite a sus individuos ser perennes y siempreverdes a pesar de las extremas condiciones de sequía que generalmente presentan los ambientes en los que habita. La familia comprende aproximadamente entre 1500 y 2000 especies distribuidas desde el norte de Canadá hasta la Patagonia, en Argentina. Frecuentemente forman parte de la vegetación conocida como matorral xerófilo. Aunque también crecen en bosques templados, tropicales y subtropicales (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000).

Los cactus son importantes fuentes de agua y alimento para los animales en sus hábitats naturales, pero además han ganado valor agrícola y ornamental en muchos países a nivel mundial (Nassar *et al.*, 2007). No obstante, Oldfield (1997) reporta que las especies de esta familia están siendo amenazadas por el desarrollo agrícola y la deforestación, la urbanización, la minería y la colección para horticultura. La extracción de individuos de su hábitat natural con fines ornamentales ha puesto en peligro a muchas de las especies de la familia (Taylor, 1991; Oldfield, 1997; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Zamith *et al.*, 2013). En 1997 se reportaban alrededor de 100 especies de cactus para las Antillas, al menos 40 amenazadas de extinción a nivel mundial (Oldfield, 1997). En Cuba, actualmente se reconocen 39 especies de cactus amenazados (20 en peligro crítico, seis en peligro, seis vulnerables, tres de preocupación menor y dos con datos deficientes), 28 de ellas endémicas (Gonzalez-Torres *et al.*, 2016). Uno de los géneros que presentan varias especies con diferentes categorías de amenaza en nuestro país es el género *Melocactus*. Siendo *Melocactus gutartii* León una de estas especies (Gonzalez-Torres *et al.*, 2016).

El género *Melocactus* comprende un grupo homogéneo de 36 especies de cactus pequeños y globosos muy comunes en áreas áridas y semiáridas del hemisferio occidental (Nassar y Ramírez, 2004; Nassar *et al.*, 2007). En Cuba se conocen 11 especies pertenecientes a este

género (Mészáros, 1976; Areces-Mallea, 1993; Rigerszki *et al.*, 2007). Las poblaciones naturales de varias de sus especies fueron particularmente afectadas por sobreexplotación con fines hortícolas sobre la década de 1970. Las principales especies comercializadas fueron: *M. harlowii*, *M. matanzanus*, *M. actinacanthus* y *M. guitartii*, (Oldfield, 1997), actualmente todas estas están amenazadas de extinción (Gonzalez-Torres *et al.*, 2016).

La especie *Melocactus guitartii* León se considera como un endémico local de la provincia Sancti Spíritus, Cuba (León, 1934). Sin embargo, existe otro criterio que considera que tanto la especie en cuestión como la especie *M. holguinensis* constituyen sinonimia de *M. curvispinus* (Taylor, 1991). También en dicho trabajo se publicó una clasificación infragenérica informal que agrupa a las especies que comparten flores mayores de 30 mm en un mismo grupo llamado por el autor como grupo *M. curvispinus*. No obstante, en dicha publicación el autor refiere no haber tenido la oportunidad de revisar materiales confiables de los taxa cubanos y tampoco se incluyen análisis de caracteres reproductivos. Dichos caracteres pueden ser vitales para la determinación de las especies (Pandey *et al.*, 2016). Por estas razones se decidió seguir en este documento el criterio taxonómico de León (1934).

*Melocactus guitartii* León es un cactus pequeño, unicaule, globoso, de 11 cm de alto por 15 cm de diámetro. Posee 12 costillas verticales anchas con areolas a 2 cm de distancia. Las areolas tienen de nueve a diez espinas radiales de color rojizo de hasta 2.5 cm de largo, dos espinas centrales de 3-3.5 cm. El cefalio es de 7.5-8 cm de diámetro con cerdas rojizas sobresaliendo de la lana blanca. Cada planta adulta produce varias bayas claviformes que contienen abundantes semillas de color negro lustroso (León, 1934). Esta especie se considera endémica de Cuba Central. Sus cinco poblaciones conocidas se encuentran en la provincia de Sancti Spíritus (León, 1934; Hernández *et al.*, 2005). Posee categoría de Peligro Crítico según la Lista Roja de la Flora Vascular Cubana (Berzaín *et al.*, 2005).

Esta especie se desarrolla en suelos poco profundos sobre afloramientos de roca volcánica (Hernández *et al.*, 2005). La especie parece estar sometida a estados sucesivos de alta humedad y sequía fisiológica provocada por la escasez del suelo donde viven y el régimen pluviométrico a que está sometida. Este presenta alternancia de períodos lluviosos y poco lluviosos con una

media de precipitaciones de 1450 a 1470 mm anual (Cepeda-García *et al.*, 2015). Según observaciones preliminares la especie es capaz de reproducirse a lo largo de todo el año. De ella se conocen cinco poblaciones: Manaquitas, La Rana, Los Tramojos, Piedra Gorda y Dagamal. Las tres primeras han sido previamente censadas por Hernández *et al.* (2005). Estas poblaciones en conjunto agrupan unos 3000 individuos.

## **2.2 Biología reproductiva y demografía: importancia para la conservación**

El estudio de las interacciones planta-animal y su relación con las poblaciones de plantas es crucial para gestionar la diversidad y las amenazas a las que se enfrenta (García y Ehrlén, 2009). Sin embargo, para comprender los procesos reproductivos que afectan el *fitness* de las especies es necesario un estudio de su biología floral (Nassar *et al.*, 2007), en este tipo de estudio se deben analizar aspectos tanto morfológicos como funcionales (Nassar *et al.*, 2007). Todo ello, en conjunto, permitirá obtener una visión integradora del éxito reproductivo de la especie. Otros elementos a tener en cuenta son: la identidad de los visitantes florales, su patrón diario de visitas (Locatelli y Machado, 1999; Nassar *et al.*, 2007) y la eficiencia de los polinizadores (Fagua y Ackerman, 2011).

Por otra parte, el estudio del sistema reproductivo de las especies permitirá conocer la susceptibilidad de la capacidad reproductiva intrínseca ante el proceso de polinización (Traveset, 2000). Pues las especies que no son auto-compatibles dependen grandemente del proceso de aclamo y transferencia de polen. Si la especie es auto-compatible, aún podría necesitar de visitantes florales que promuevan la deposición de polen. Por el contrario, si la especie es auto-compatible y autógama podría sufrir de endogamia, provocada por una deficiente polinización cruzada. En este caso las relaciones genéticas implicadas podrían causar una disminución en la supervivencia de los individuos (Traveset, 2000). Este conjunto de estudios permitirá obtener una visión integradora del aporte que hace la función reproductiva a la supervivencia de las especies.

Los procesos que afecten la supervivencia de los individuos también generan consecuencias que se pueden observar en otras etapas del ciclo de vida y por tanto afectan el *fitness* total de la

especie (García y Ehrlén, 2009). Para esclarecer las posibles implicaciones que en cada una de estas etapas tiene sobre dicho *fitness* se pueden desarrollar diferentes análisis.

El estudio de la germinación permitirá caracterizar la efectividad de los diferentes sistemas de polinización mediante su capacidad para producir nuevos individuos (Fagua y Ackerman, 2011). Las tablas de vida pueden caracterizar la mortalidad y supervivencia de los individuos durante diferentes momentos del ciclo vital (Begon *et al.*, 2006). Los análisis de estructura de las poblaciones permitirán identificar aquellas categorías etarias donde se concentra la mayor cantidad de individuos. En los casos en que se disponga de varios años de datos se podrá además dilucidar la vulnerabilidad de estas etapas ante cambios ambientales. Este tipo de estudios también permite conocer la existencia o no de denso-dependencia (Smith y Smith, 2012). Todos estos elementos son de vital importancia para conocer el *fitness* total de la población y la influencia que cada uno de estos procesos tiene sobre los otros. Sin embargo, ninguno de estos estudios permite proyectar la supervivencia de una población dada. Los análisis de viabilidad de las poblaciones (PVA) son las herramientas utilizadas a este efecto (Morris y Doak, 2002).

Los PVA utilizan información sobre la variabilidad de características demográficas como la supervivencia y mortalidad de los individuos ante cambios ambientales, y sobre esa base son capaces de modelar las posibilidades de supervivencia de una población determinada (Morris y Doak, 2002). Sin embargo, sin un análisis que integre los resultados de los estudios sugeridos anteriormente para caracterizar cada uno de los estados del ciclo de vida, con los resultados de los PVA resultaría extremadamente difícil comprender las causas de los patrones modelados. Desde el punto de vista conservacionista el estudio integrado de estos elementos aporta información imprescindible en el diseño de estrategias de manejo efectivas (García y Ehrlén, 2009). Estas estrategias deben tomar en cuenta también amenazas externas como la sobreexplotación y/o extracción de individuos de su hábitat, el cambio climático, y la transformación y degradación de ecosistemas (Oldfield, 1997).

## 2.3 Biología floral de *Melocactus*

### 2.3.1 Morfología Floral de *Melocactus*

Según Simpson (2006) la familia Cactaceae presenta inflorescencias determinadas axilares y rara vez en cimas terminales. Sin embargo, Judd *et al.* (2008) defienden que en realidad las inflorescencias en esta familia se encuentran usualmente reducidas a una sola flor en posición terminal. Sin embargo, muchas veces la misma se encuentra en el ápice de una rama modificada, por lo que aparenta ser axilar. Este último criterio parece ser el más acertado. Ambas fuentes coinciden en que las especies de la familia presentan flores solitarias.

Las flores usualmente son perfectas, con simetría radial, tépalos numerosos dispuestos en espiral y el ovario ínfero. Los tépalos pueden ser todos coloreados con forma de pétalos o, en algunos casos, los tépalos del anillo exterior se encuentran reducidos y sin presencia de colores llamativos semejando sépalos que rodean al resto de los tépalos con función de aclamo. Los estambres son siempre numerosos y las flores pueden presentar entre tres y numerosos carpelos soldados. Los ovarios contienen numerosos óvulos, usualmente campilotropos. El nectario se presenta como un anillo en la superficie interior del hipanto (Simpson, 2006; Judd *et al.*, 2008). Estas flores presentan anteras con dos tecas y dehiscencia longitudinal. El gineceo es sincárpico y tricarpelar con un solo estilo que se ramifica hacia el final para formar los lóbulos del estigma (Simpson, 2006).

A pesar de la amplia variabilidad dentro de esta familia, el género *Melocactus* presenta un patrón floral consistente, con muy poca variabilidad morfológica (Taylor, 1991). Las flores sus representantes miden entre 15-43 mm x 4-25 mm, usualmente no sobrepasan la cota de los 30 mm de largo x 16 mm de ancho, por lo que las flores del género se consideran pequeñas en comparación con las del resto de la familia (Taylor, 1991). Los estudios más recientes referidos al género son aquellos realizados por Locatelli y Machado (1999) con *Melocactus zehntneri*; Nassar y Ramírez (2004) trabajando con *M. curvispinus*, Colaço *et al.* (2006) dedicado a *M. glusecens* y *M. paucispinus* y Nassar *et al.* (2007) con *M. andinus* y *M. schatzlii*. El análisis de los trabajos anteriores deja clara la amplia variabilidad que presenta la morfología floral en el

género, con flores de 7-30 mm de longitud. En particular las flores de *M. curvispinus*, presentan entre 20 y 30 mm de largo (Nassar y Ramírez, 2004). Carácter que ha sido considerado de importancia taxonómica por (Taylor, 1991).

Otros elementos del patrón general de estas flores incluyen el ovario ínfero. Una estructura tubular con una amplia cámara del néctar que se extiende desde el hipanto hasta el primer conjunto de anteras (Nassar y Ramírez, 2004). El androceo consiste en un denso anillo de anteras con abundante polen. Los colores rosado intenso a rojo magenta de la corola se mantienen como una generalidad en el género (Taylor, 1991; Locatelli y Machado, 1999; Nassar y Ramírez, 2004; Nassar *et al.*, 2007). Otra característica variable en las flores del género es que los segmentos internos del perianto pueden o no permanecer erectos durante la antesis (Taylor, 1991). Varios de estos elementos apoyan el criterio de que estas especies son ornitofilas (Taylor, 1991), pues concuerdan con las características de este síndrome descritas por Faegri y Van der Pijl (1979).

Una característica sobresaliente dentro del género y que está estrechamente ligada a las flores es la presencia de cefalio. Una estructura especializada ubicada en posición apical, compuesta por una masa compacta de pelos y cerdas (León, 1934). Luego de la antesis dos tercios o más de la flor permanecen dentro del cefalio. Se reporta cierta variabilidad en cuanto a la extensión de la flor que sobresale del cefalio (Taylor, 1991). La amplia mayoría de las especies del género presentan flores completamente embebidas dentro del cefalio y los segmentos del perianto se abren formando un tubo inconspicuo en la superficie (Taylor, 1991). Sin embargo, en las especies del grupo *curvispinus sensu* Taylor (1991) la parte superior de las flores sobresale del cefalio (Taylor, 1991).

En sus estudios sobre la morfología floral de las especies de *Melocactus* Nassar y Ramírez (2004) y Nassar *et al.* (2007) incluyen además otras variables morfológicas de relevancia para la biología reproductiva, estas son: el diámetro del tubo de la corola, el número de óvulos por flor y la distancia entre el estigma y las anteras (hercogamia de aproximación). Esta última característica es de importancia para la biología reproductiva pues limita la autopogamia autónoma haciendo a las especies dependientes de la visita de polinizadores que las

autopolinicen (Taylor, 1991). Según este mismo autor este fenómeno ocurre particularmente en el grupo *curvispinus* en el cual se encuentra también *M. guitartii*. Sin embargo, Nassar y Ramírez (2004) que la hercogamia de las flores en *M. curvispinus* se relaja al final de su vida. Este proceso según Nassar y Ramírez (2004) es un mecanismo que asegura la autogamia autónoma en caso de ausencia de visitas de polinizadores.

### 2.3.2 Antesis, longevidad floral y producción de néctar

Las flores de *Melocactus* se desarrollan completamente dentro del cefalio hasta 24 horas o menos antes de la antesis (Taylor, 1991). Luego de la aparición de los botones florales en la superficie del cefalio estos crecen rápidamente, de forma que su delicada estructura está muy poco tiempo expuesta a potenciales daños causados por insectos u otros agentes antes de la polinización de las mismas. La antesis es usualmente breve, típicamente ocurre a mediados o final de la tarde y se cierran esa misma noche o al atardecer (Taylor, 1991; Locatelli y Machado, 1999; Nassar y Ramírez, 2004; Colaço *et al.*, 2006; Nassar *et al.*, 2007) característica consistente con el síndrome ornitófilo. No obstante, se ha referido un patrón de antesis diferente en *M. andinus* Nassar *et al.* (2007) determinaron que esta especie abre sus flores entre las 2:00 pm y las 5:00 pm, y que las mismas permanecen abiertas durante toda la noche hasta el día siguiente donde pueden permanecer abiertas más o menos hasta las tres de la tarde dependiendo de las condiciones de humedad. Dentro del género las flores usualmente no abren en días consecutivos. Solo existen algunos reportes de que esto puede ocurrir, pero siempre con respecto a plantas cultivadas, lo que no parece probable que ocurra en el hábitat natural de las mismas (Taylor, 1991).

Una característica típica de las flores en el género es la producción de néctar (Taylor, 1991). Característica concordante con el síndrome ornitófilo (Faegri y Van der Pijl, 1979). La cantidad y concentración del néctar producido por las diferentes especies varía de acuerdo a las condiciones ambientales y las exigencias de las diferentes especies de colibríes de los que dependen. Estudios previos reportan cantidades tan variables como 4,4  $\mu$ l para *M. schatzlii* y un total de 20,7  $\mu$ l para *M. andinus* (Nassar *et al.*, 2007). Otras mediciones incluyen entre 35 y 41

μl para *M. zehntneri* (Locatelli y Machado, 1999) y el valor máximo referido es de 163,1 μl para *M. curvispinus* (Nassar y Ramírez, 2004).

La concentración de azúcar en el néctar, por el contrario es considerablemente similar, 23% para *M. schatzlii* y *M. andinus*, 27% para *M. zehntneri* y 30,2% para *M. curvispinus* (Locatelli y Machado, 1999; Nassar y Ramírez, 2004; Nassar *et al.*, 2007). Estas concentraciones se encuentran dentro o cercanas al rango 17-26% de especies comúnmente visitadas por colibríes (Pyke y Waser, 1981; Perret *et al.*, 2001; Nicolson y Fleming, 2003; McDade y Weeks, 2004; Wolff, 2006).

Según Pyke y Waser (1981) la secreción de néctar más diluido en plantas polinizadas por colibríes es una consecuencia evolutiva de la combinación de dos funciones importantes: garantizar la obtención de agua por parte de los colibríes y favorecer el flujo polínico con una mayor tasa de visita de los colibríes. Esta situación ocurre en las especies del género *Melocactus*, la primera función podría estar justificada por las condiciones ambientales en que se desarrollan las especies del género. Además, la producción de néctar más diluido podría favorecer también el flujo polínico pues un néctar menos energético favorecería una mayor tasa de visita de los colibríes.

## **2.4 Ecología de la polinización**

La cantidad y calidad del polen depositado en el estigma puede ser un factor determinante en el éxito reproductivo de una planta, afectando tanto el número como la calidad de las semillas producidas (Davis *et al.*, 2004; Briggs *et al.*, 2016). La ecología de la polinización aborda el comportamiento del polinizador, la frecuencia de visitas y su eficiencia (*e.g.*, la carga polínica transportada, la tasa de deposición de polen en el estigma de otra flor conoespecífica y/o finalmente la efectiva fertilización del óvulo) (Faria y Araujo, 2010).

### **2.4.1 Visitantes florales: comportamiento y frecuencia de visitas**

La morfología de las flores en el género *Melocactus* concuerda con las características descritas para el síndrome ornitofilo (Faegri y Van der Pijl, 1979). Los estudios realizados hasta el

momento sugieren que son los colibríes los visitantes florales más asiduos (Taylor, 1991; Locatelli y Machado, 1999; Nassar y Ramírez, 2004; Colaço *et al.*, 2006; Nassar *et al.*, 2007). Estas aves realizan entre el 50 y el 90% de las visitas. El porcentaje de estas aumenta a medida que avanza la tarde (Nassar y Ramírez, 2004; Colaço *et al.*, 2006; Nassar *et al.*, 2007), aunque en estos trabajos no se aclara si este aumento ocurre por un mayor número de visitas de aves o por una disminución en el número de visitas de otros grupos taxonómicos. También se reportan otros polinizadores y visitantes florales como abejas solitarias, diferentes tipos de mariposas e incluso lagartos en *M. macracanthos* (Taylor, 1991; Nassar y Ramírez, 2004). También pequeñas abejas del género *Ceratina* para la especie *M. curvispinus* (Nassar y Ramírez, 2004). Otros visitantes florales observados son las hormigas (Nassar *et al.*, 2007) y pequeños escarabajos (Colaço *et al.*, 2006).

En todos los casos en que se han reportado colibríes como polinizadores de especies de *Melocactus* la conducta de polinización descrita sigue patrones muy similares (Nassar y Ramírez, 2004; Colaço *et al.*, 2006; Nassar *et al.*, 2007). Las aves sobrevuelan las flores entre uno y tres segundos, o más escasamente perchan brevemente en el cefalio. Estas aves visitan las flores de varios individuos (1-5) dentro de un parche y regresan a ellos luego de intervalos de tiempo variables (5–50 min) (Nassar y Ramírez, 2004; Colaço *et al.*, 2006). Durante las visitas, los colibríes introducen sus picos parcial o totalmente en el tubo floral y contactan el perianto y el estigma de las flores. Otro elemento interesante reportado es la conducta territorial de estas aves que parecen establecer territorios de forrajeo exclusivo como se infiere por la conducta de expulsión hacia otros individuos que intentan visitar las flores (Locatelli y Machado, 1999; Nassar y Ramírez, 2004; Colaço *et al.*, 2006). Este es un fenómeno a tener en cuenta al diseñar posibles acciones de manejo de poblaciones con problemas en el flujo polínico, pues podría limitar la tasa de visitas de estos polinizadores.

Otros polinizadores como las abejas sobrevuelan antes de posarse en el perianto y penetrar en la flor y tienden a concentrar sus visitas en unas pocas plantas vecinas. La conducta de las mariposas también incluye el sobrevuelo de la flor, posarse en el perianto, pero estas en lugar de penetrar en las mismas introducen su probocis haciendo contacto con las estructuras florales

(Locatelli y Machado, 1999; Nassar y Ramírez, 2004; Colaço *et al.*, 2006). En el caso de las hormigas se han reportado varias morfoespecies, las cuales realizan visitas legítimas a la flor con alta probabilidad de que solo realicen polinización autógena (Locatelli y Machado, 1999; Nassar y Ramírez, 2004; Colaço *et al.*, 2006; Nassar *et al.*, 2007).

#### 2.4.2 Eficiencia de la Polinización

La polinización depende en su mayoría de un vector que mueva la carga polínica desde el donante hasta el receptor de polen (Inouye, 1994). El vector ya sea biótico o abiótico constituye un factor externo a la planta, de ahí que el proceso de transporte del polen esté determinado por la calidad con que el vector sea capaz de realizar este proceso. Varios trabajos se han enfocado en analizar la calidad con que los diferentes vectores son capaces de cumplir estos procesos.

En la literatura se registran diversos términos y definiciones relacionados con la eficiencia, la efectividad y la eficacia de los polinizadores (Inouye, 1994). Inouye (1994) plantea que eficiencia, efectividad y eficacia se han utilizado indistintamente como sinónimos y para denominar elementos de diferente naturaleza. En años más recientes hay una profusa bibliografía donde se utilizan fundamentalmente los términos eficiencia y efectividad, también de manera ambigua (Engel y Irwin, 2003; Miller *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2014). No obstante es la definición de Medel *et al.* (2009) la que se considera más ajustada a los intereses de este documento. Dichos autores definen la eficiencia de la polinización como: “La contribución al éxito reproductivo de la planta realizada un polinizador en cada visita”.

La eficiencia puede ser medida de diferentes formas, las más comunes se basan en tasas de remoción de polen (eficiencia masculina), tasas de deposición de polen o razones fruto/flor y semillas/óvulos (eficiencia femenina) (Inouye, 1994). De estas medidas las tasas de producción de frutos y semillas son las más adecuadas según Rodríguez-Rodríguez *et al.* (2013) pues incluyen una medida del éxito de otros procesos como la germinación del polen y la fecundación de los óvulos. Estos otros procesos si bien no dependen directamente del desempeño del vector sí poseen un impacto sobre la cantidad de semillas producidas por las plantas y por tanto de la capacidad de determinada población de mantener su viabilidad.

La importancia de estos estudios es evidente si tenemos en cuenta que, no importa la cantidad de polen generado, la producción de semillas siempre estará influenciada por la eficiencia de los polinizadores (Aizen y Harder, 2007). De esta forma, la eficiencia de los polinizadores puede limitar la capacidad reproductiva de las plantas (limitación polínica) y por lo tanto también su desarrollo poblacional. No obstante, debe tenerse en cuenta que las especies pudieran adaptarse a esta “limitación polínica” ajustando su balance energético para garantizar la supervivencia de los óvulos fecundados. Una modificación de esa “limitación polínica” podría afectar el éxito en otras etapas del ciclo de vida, afectando el *fitness total* de la población (García y Ehrlén, 2009). Aún así, la eficiencia de los polinizadores puede determinar una densidad mínima de individuos bajo la cual la supervivencia de la población podría verse comprometida (Aizen y Harder, 2007). Además, esta densidad estará también determinada por la variabilidad y resiliencia tanto del ecosistema, como del ensamble de polinizadores en estudio (Traveset, 2000). De esta forma, las afectaciones al hábitat donde se desarrolla la especie puede provocar una simplificación de la trama ecológica. En consecuencia, provocará la pérdida o cambio en la identidad de las especies de polinizadores. Este fenómeno resulta en una disminución en la eficiencia de estos, que a su vez conllevaría al aumento del riesgo de extinción de la especie en cuestión (Traveset, 2000). En especies que sean capaces de autopolinizarse este efecto puede verse amortiguado por un aumento en la tasa de autopolinización, pero puede esperarse entonces un despegue en los niveles de endogamia de la población (Figueredo *et al.*, 2010).

## **2.5 Sistema reproductivo**

El sistema reproductivo de las plantas es el resultado de largos períodos evolutivos en los que distintas presiones ambientales, unidas a la propia información genética de la especie, han generado diversas soluciones para asegurar la perpetuación de los genes (Shivanna, 2015).

El sistema reproductivo de las plantas puede ser hermafrodita, que potencia la autopolinización (Brunet y Eckert, 1998). La autopolinización puede depender de la actividad de los polinizadores o ser autónoma cuando no depende de la acción de polinizadores (Lloyd, 1979; Etcheverry *et al.*, 2003). Sin embargo, esta situación favorece que exista depresión por endogamia (Lloyd, 1979; Brunet y Eckert, 1998). En cambio, otras plantas presentan una

xenogamia facultativa, lo cual significa que bajo ciertas condiciones las plantas pueden autofecundarse (Navarro *et al.*, 1993). Mientras que en otras especies vegetales la autoincompatibilidad hace a las especies xenógamas estrictas. Esta puede ser una estrategia para garantizar la polinización cruzada (Anderson, 2003) y mantener así la diversidad genética en las poblaciones.

Según Nassar y Ramírez (2004) el sistema reproductivo de las especies que son capaces de fecundarse tanto con polen propio como con polen proveniente de otros individuos puede clasificarse como sistema reproductivo mixto. Es nuestro criterio que este término es el más adecuado, en comparación con xenogamia facultativa. Preferimos sistema reproductivo mixto pues xenogamia facultativa implica cierto nivel de prioridad a la xenogamia, relegando a la autogamia a un segundo plano, elemento que no ocurre necesariamente en la naturaleza. Como es el caso de las especies del género *Melocactus*.

La autocompatibilidad predomina en las especies del género *Melocactus* (Nassar y Ramírez, 2004). El hecho de que los colibríes sean los principales polinizadores de estas especies puede limitar seriamente el flujo polínico entre las diferentes poblaciones ya que este tipo de ave se caracteriza por altos niveles de territorialidad (Wolf *et al.*, 1976). Esto puede generar un aislamiento genético que explicaría la existencia de mayores diferencias interpoblacionales que intrapoblacionales en algunos caracteres (Taylor, 1991).

#### 2.5.1 Medidas de éxito de los sistemas reproductivos

En las especies con sistemas reproductivos mixtos es posible que los diferentes tipos de cruzamientos presenten diferentes niveles de éxito reproductivo (Zapata y Arroyo, 1978). Es por eso que se han desarrollado diferentes métodos para medir este éxito. Al respecto Zapata y Arroyo (1978) desarrollaron los índices de autoincompatibilidad (ISI), y autopolinización automática (IAS). Estos representan una medida cuantitativa que permite catalogar a las especies según su sistema reproductivo, basados en las razones fruto/flor y semilla/óvulo.

Estos índices son calculados dividiendo los valores de las razones antes mencionadas. El cálculo del ISI se realiza dividiendo respectivamente las razones fruto/flor o semilla/óvulo obtenidas

mediante autogamia asistida entre las razones fruto/flor o semilla/ovulo obtenidas mediante xenogamia (Zapata y Arroyo, 1978; Jaimes y Ramírez, 1999). Por su parte el IAS se calcula utilizando una metodología semejante pero en este caso se utilizaran las razones resultantes de los cruzamientos autogamia autónoma como numerador y autogamia asistida como denominador (Zapata y Arroyo, 1978). Otros autores también utilizan un índice de autogamia (IA) el cual se calcula sobre la base de las mismas razones antes mencionadas pero en este caso dividiendo las obtenida a partir de polinización autónoma entre las obtenidas mediante xenogamia (Nassar y Ramírez, 2004; Nassar *et al.*, 2007; Fagua y Ackerman, 2011). Todos estos índices operan sobre el supuesto de que el tipo de cruzamiento con mayor éxito será el xenógamo, es por eso que sus valores deben oscilar entre cero y uno.

Mediante estas tasas se puede caracterizar el éxito reproductivo de cada uno de los posibles tipos de cruzamiento de una especie y con ellos describir su sistema reproductivo. Si una especie posee un ISI igual a uno será considerada una especie autocompatible, si el ISI es de 0.2, o menos, la especie será considerada autoincompatible, mientras que si exhibe un valor intermedio será considerada de autocompatibilidad incompleta. Por otra parte, una especie vegetal que posea un IAS igual a uno será considerada completamente autógena, si el IAS se encuentra entre cero y uno esta se considerará parcialmente autógena (Zapata y Arroyo, 1978; Jaimes y Ramírez, 1999). En el caso de IA, a las especies que posean un índice superior a 0.2 se consideraran como autógenas (Nassar *et al.*, 2007).

Sin embargo, estos índices de éxito reproductivo se limitan a la fructificación y producción de semillas, mientras que los efectos genéticos de las distintas alternativas de cruzamiento en una especie pueden manifestarse en etapas posteriores del ciclo de vida de las plantas, afectando el éxito de determinado cruzamiento. Es por eso que también se ha propuesto la utilización de estudios de germinación con las semillas resultantes de los tratamientos anteriormente mencionados como otra medida del éxito de los diferentes sistemas de cruzamientos de una especie y su aporte a la supervivencia de la población (Fagua y Ackerman, 2011).

Los métodos más utilizados evaluar la germinación son: 1) la capacidad de germinación o germinabilidad (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997; De la Barrera y Nobel, 2003; Naranjo *et al.*, 2003; Faife-Cabrera y Toledo-Reina, 2007; Larrea-Alcázar y López, 2008; Fernandes-Abud *et al.*,

2012; Ortiz *et al.*, 2014), que es el porcentaje total de germinación; 2) el tiempo mínimo de imbibición, retardo en la germinación, período entre la siembra y el inicio de la germinación (Naranjo *et al.*, 2003; Faife-Cabrera y Toledo-Reina, 2007; Larrea-Alcázar y López, 2008; Fernandes-Abud *et al.*, 2012); 3) el T<sub>50</sub> o tiempo en el que se alcanza el 50% de la capacidad de germinación, o también, velocidad o energía de germinación, como el tiempo transcurrido hasta que germine el 50% de las semillas (Naranjo *et al.*, 2003; Faife-Cabrera y Toledo-Reina, 2007; Fernandes-Abud *et al.*, 2012).

## **2.6 Ecología Poblacional**

El desarrollo de las poblaciones está condicionado por tres elementos fundamentales, la supervivencia, el reclutamiento y la reproducción (Morris y Doak, 2002). Sin embargo, el aporte de los individuos a estos tres componentes no es constante a lo largo de toda su vida, de ahí que las poblaciones puedan ser subdivididas en categorías etarias (Smith y Smith, 2012). Sin embargo, en las plantas existe mayor plasticidad y resultan más convenientes las "clases de estado" (Elzinga *et al.*, 1998). No obstante, dichas clases de estado deben ser reconocibles en el campo y poseer significado ecológico para que sean apropiadas (Elzinga *et al.*, 1998). Entre las más frecuentemente utilizadas están las clases de tamaño (o talla) basadas en altura, cobertura, diámetro del tronco o del individuo, número de rebrotes, entre otros (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 2004; Esparza-Olguín *et al.*, 2005; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007). El uso de estas categorías se justifica porque la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad de los individuos están directamente relacionados con la talla del mismo, en la mayoría de las especies vegetales (Menges y Quintana-Ascencio, 2004).

Por otra parte, las categorías "etarias" también se pueden establecer a partir del uso del criterio reproductivo o la conjunción de éste con algún criterio morfológico (Menges, 1990; Menges y Quintana-Ascencio, 2004; Kolehmainen y Mutikainen, 2007; Pascarella *et al.*, 2007). En este sentido una de las aproximaciones más relevantes es la de Gatsuk *et al.* (1980), basada en el análisis ontogenético de alrededor de 100 especies vegetales. Estos autores partieron de la división del ciclo de vida en tres periodos de vida principales de acuerdo al criterio reproductor: pre-reproductor, reproductor y post-reproductor. A estos adicionaron un cuarto periodo o estado

de vida (latente), seguida de su subdivisión utilizando características morfológicas (frecuentemente la formación y cambio en las estructuras) anatómicas, ecológicas o fisiológicas. Así fueron delimitados 10 estados de vida: semilla (latente); plántula, juvenil, inmaduro y virgen (pre-reproductor); joven, maduro y viejo (reproductor); y subsenil y senil (post-reproductor). No obstante, con frecuencia, en la práctica son identificados y cuantificados sólo algunos de los estados (Menges, 1990; Menges y Quintana-Ascencio, 2004; Kolehmainen y Mutikainen, 2007; Pascarella *et al.*, 2007). En el género *Melocactus* se ha utilizado la presencia del cefalio como indicador de la madurez de las plantas, clasificándolas en adultos o juveniles dependiendo si ha desarrollado o no esta estructura (Luz-freire *et al.*, 2014).

### 2.6.1 Tablas de Vida y curvas de supervivencia

Las tablas de vida constituyen un método para la cuantificación etario-específica de la mortalidad y en plantas son de particular importancia para el estudio de la supervivencia y mortalidad de las plántulas (Smith y Smith, 2012). Para la construcción de una tabla de vida es necesario identificar los individuos de una cohorte (conjunto de individuos nacidos en un momento dado) y cuantificar su destino hasta la muerte de estos (Begon *et al.*, 2006; Smith y Smith, 2012). Una tabla de vida consta de ocho columnas: fase o categoría etaria ( $X$ ), cantidad de individuos vivos del total de la cohorte en una categoría  $X$  ( $n_{(x)}$ ), tasa de supervivencia etario-específica ( $l_{(x)}$ ), tasa de mortalidad ( $d_{(x)}$ ), tasa de mortalidad etario-específica ( $q_{(x)}$ ), promedio de individuos vivos durante una categoría ( $L_{(x)}$ ), tiempo medio por vivir ( $T_{(x)}$ ) y esperanza de vida ( $e_{(x)}$ ) (Smith y Smith, 2012). Los datos resultantes de la supervivencia de los individuos por categoría etaria pueden ser graficados *versus* la edad de los individuos y de esta forma construir las curvas de supervivencia de la especie, que permiten caracterizar la estrategia de supervivencia de la población (Smith y Smith, 2012).

En el caso de las especies de la familia Cactaceae no se han encontrado hasta el momento referencias donde utilicen este tipo de herramienta en el estudio de la dinámica de sus poblaciones. No obstante, los resultados de Esparza-Olguín *et al.* (2002) resaltan la aplicabilidad de esta herramienta en el estudio de la supervivencia de las plántulas. Estos autores utiliza curvas de supervivencia de plántulas, para estimar el reclutamiento en *Neobuxbaumia*

*macrocephala*. Ello sugiere la utilización de tablas de vida a pesar de no ser directamente declarado por los autores. Metodologías similares fueron utilizadas por otros autores (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 2004; Clark-Tapia *et al.*, 2005; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007). De cualquier forma la construcción de una tabla de vida de las plántulas de una especie determinada podría ayudar a esclarecer el verdadero aporte de esta categoría etaria a la dinámica de la población en general.

### 2.6.2 Estructura Poblacional

La característica demográfica fundamental de una población es su tamaño poblacional (Sutherland 1995). Sin embargo, el análisis de la estructura de la misma es mucho más informativo, puesto que dos poblaciones de la misma especie pueden tener idéntico tamaño pero diferente estructura (Elzinga *et al.*, 1998). Dicha estructura demográfica, y su variación en tiempo y espacio, provee información esencial sobre los estados cruciales del ciclo de vida, e incluso, sobre la efectividad de los diferentes tipos de manejo (Silvertown *et al.*, 1996; Oostermeijer *et al.*, 2003). La ausencia o escasez de individuos en cualquier categoría, especialmente de pre-reproductores, señala hacia potenciales poblaciones en declive, mientras que un gran número de juveniles y adultos jóvenes puede ser indicativo de una población estable e incluso en expansión (Primack *et al.*, 2001). No obstante, esto dependerá también de las estrategias de vida de la especie en cuestión, así como de la supervivencia diferencial de los individuos en cada categoría.

Aunque los estudios de análisis de estructura etaria de las poblaciones son limitados, existen algunos referentes como parte de los estudios demográficos realizados mediante aplicación de matrices de transición. La mayoría de los estudios en Cactaceae reportan altas producciones de semillas, muy bajos niveles de supervivencia y reclutamiento en las categorías iniciales del ciclo de vida y alto grado de supervivencia en las categorías superiores del ciclo de vida (Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 2004; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

### 2.6.3 Análisis de Viabilidad de las poblaciones

Los análisis de viabilidad de las poblaciones (PVA por sus siglas en inglés) consisten en la utilización de una amplia variedad de métodos cuantitativos para predecir el *status* más probable de una o varias poblaciones en el futuro. Es decir, la posibilidad de que el tamaño de dicha población se encuentre sobre un mínimo en un tiempo dado. En otras palabras, los PVA nos permitirán modelar la probabilidad de extinción de una población en el futuro (Morris y Doak, 2002).

Entre las limitaciones fundamentales para la realización de estos modelos se encuentra la disponibilidad de datos con calidad y cantidad suficientes para obtener resultados confiables. Por esta razón, Morris *et al.* (1999) sugieren escoger el método en correspondencia con los datos disponibles y no viceversa. Los análisis pueden ser clasificados como análisis basados en conteos poblacionales, análisis demográficos y análisis de múltiples sitios (Morris y Doak, 2002).

El análisis basado en conteos se refiere a los PVA que utilizan el modelo de difusión de Dennis *et al.* (1991), el cual tiene como ventaja que utiliza para su construcción datos relativamente fáciles de tomar. Este tipo de modelos solo necesitan datos del tamaño de la población a estudiar, lo que lo convierte en el más sencillo de aplicar. Sin embargo, tienen como desventaja que no tienen en cuenta las diferencias entre los individuos de diferentes categorías etarias de la población (Morris y Doak, 2002). Esta incapacidad para reconocer las diferencias en cuanto al aporte al crecimiento poblacional que realizan los individuos en diferentes categorías etarias provocan una sensible pérdida de información (Morris y Doak, 2002). Como los efectos de la competencia intra-específica sobre la dinámica de la población. Además, estos modelos típicamente necesitan largas secuencias temporales de conteos que le permitan muestrear correctamente los patrones de variabilidad de la población en cuestión. Los análisis realizados con este modelo típicamente involucran alrededor de 10 años de datos (Morris y Doak, 2002). Esta cantidad de información no existe para muchas especies lo que limita la aplicación de esta herramienta.

Los PVA demográficos son referidos a aquellos que se realizan sobre la base de matrices de poblaciones estructuradas (Caswell, 2001). Estos tienen la ventaja de que proveen una información mucho más detallada del aporte de cada clase de edad al crecimiento de la población como un todo, y permiten esclarecer cuales de estos resultan vitales para la demografía de la especie (García, 2003). No obstante, este tipo de modelos necesita más de cinco años de datos de alta calidad donde se debe conocer la supervivencia, reclutamiento y fecundidad de cada individuo involucrado en el estudio.

Por último, el llamado análisis de sitios múltiples más que una herramienta diferente resulta de la aplicación de uno u otro de los métodos ya mencionados a la demografía de una metapoblación. Por tanto, posee las ventajas y limitaciones de sus métodos subyacentes solo que además es necesario incluir información sobre la correlación entre las condiciones ambientales entre las localidades de las subpoblaciones y la movilidad de individuos o genes entre estos sitios (Morris y Doak, 2002).

En la familia Cactaceae no existen antecedentes de PVA de ninguno de los tipos anteriormente mencionados. Aunque Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet (2004). Utilizaron una aproximación matricial para evaluar la demografía de *Neobuxbaumia macrocephala*.

### **3. Materiales y Métodos**

#### **3.1 Especie y localidad de estudio**

*Melocactus guitartii* León (León, 1934) se considera endémica de Cuba Central. Sus cinco poblaciones conocidas se encuentran en la provincia de Sancti Spíritus (León, 1934; Hernández *et al.*, 2005). Posee categoría de Peligro Crítico según la Lista Roja de la Flora de Cuba (Gonzalez-Torres *et al.*, 2016). El presente estudio fue realizado en las cercanías de la Reserva Florística Manejada “Lebrije” a los 22° 03 N y 79° 08 W. El lugar es una colina baja con abundantes afloramientos de roca volcánica. Recibe una media de precipitaciones anual de 1450 a 1470 mm (Cepeda-García *et al.*, 2015), con fuerte escurrimiento, que mantiene un arroyo permanente en la base de la colina. Este arroyo aunque no parece ser una fuente de agua de importancia para la planta, si es accesible por varias especies de potenciales polinizadores de esta. Este sitio está siendo utilizado en el pastoreo de ganado al menos desde la década del '70 (Betancourt-Pérez *et al.*, 2015). Sin embargo, durante los años '90 y principio de la década de 2000 la actividad ganadera prácticamente se detuvo. Durante este período el área fue invadida por *Dychrostachys cinerea* (L.) Wight & Arn., compitiendo agresivamente con las especies nativas y presumiblemente limitando el desarrollo de *M. guitartii* en el área (Betancourt-Pérez *et al.*, 2015).

#### **3.2 Biología floral**

Para estudiar la biología floral el trabajo se enfocó en tres elementos: 1. la antesis y longevidad de las flores, 2. el volumen y concentración del néctar producido y 3. La morfología de las flores. En el estudio de la morfología floral se recolectaron 20 flores de 20 individuos diferentes, procedentes de la localidad “Dagamal” en la provincia de Sancti Spiritus. A partir de estas se describió la forma y color del perianto de la flor. Las flores fueron conservadas en alcohol a 70% y transportadas en tubos *ependorff* de 2 ml hasta el laboratorio. Cada flor fue fotografiada en vista longitudinal y transversal. Posteriormente, el perianto de cada flor fue diseccionado para fotografiar el interior de las flores. Las imágenes fueron tomadas con una cámara Cannon EOS 600 y la ayuda de un brazo ajustable.

A partir de las imágenes obtenidas se midieron las variables morfológicas: 1) altura del ovario, 2) diámetro del ovario, 3) altura de la flor, 4) altura de la cámara del néctar, 5) diámetro del tubo de la corola, 6) diámetro de la corola y 7) la distancia entre el estigma y el conjunto de anteras más cercano a este (hercogamia) (Fig.1), con la ayuda del software ImageJ (Rasband, 2008). Posteriormente, los ovarios de estas flores fueron diseccionados y se cuantificó la cantidad de óvulos por flor. También fueron calculados el volumen del ovario a partir de la altura y el diámetro medidos al ovario (estimado como volumen del cono). Así mismo, se calculó el volumen del espacio entre el hipanto y el primer conjunto de filamentos (cámara del néctar)(Nassar y Ramírez, 2004), a partir de la altura de dicha cámara y el diámetro del tubo de la corola (estimado como el volumen de un cilindro).

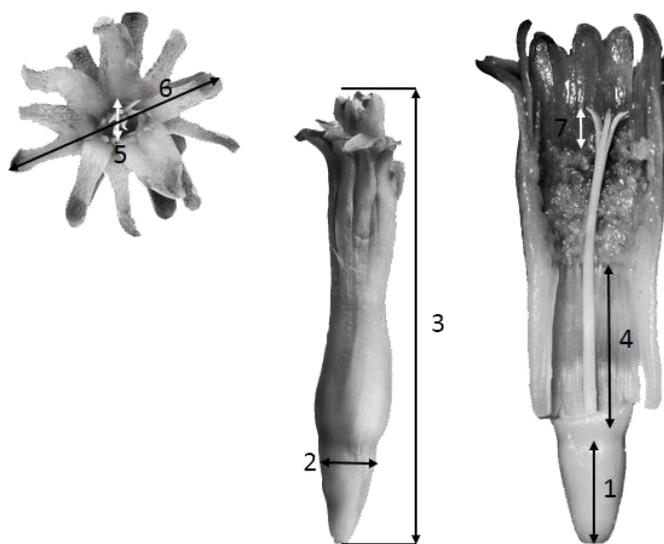


Figura 1. Medidas morfológicas tomadas a las flores de *Melocactus gutartii*. 1. altura del ovario 2. diámetro del ovario 3. altura de la flor 4. altura de la cámara del néctar 5. diámetro del tubo de la corola 6. diámetro de la corola 7. Hercogamia.

El estudio de la antesis y longevidad de las flores se realizó a un total de 10 flores, las cuales fueron observadas desde antes de la antesis hasta el cierre de las mismas. En cada caso se anotó

la hora de emergencia del botón, la hora de apertura y la hora de cierre de la flor, de esta forma se obtuvo la longevidad de las flores.

El volumen y concentración del néctar se estudió en tres días, en los meses de julio y agosto de 2015. Fueron seleccionadas un total de 33 flores antes de que ocurriera la antesis. Las flores fueron seleccionadas de manera tal que la distancia entre ellas permitiera mantener una secuencia fija a intervalos regulares de una hora. Es por ello que la cantidad de flores por día dependió de la cantidad de flores en la población y la distancia entre ellas. En cada caso las flores fueron embolsadas y a las mismas se les midió el volumen del néctar producido con ayuda de capilares de vidrio de 5 o 10  $\mu\text{l}$ . La concentración de néctar se midió con un refractómetro manual. Las mediciones se realizaron a intervalos regulares de tiempo y siguiendo siempre una misma secuencia.

### **3.3 Ecología de la polinización**

La ecología de la polinización se estudió mediante observaciones directas, las mismas fueron realizadas en el mes de agosto de 2014 y de 2015. Se realizaron cerca de 45 h 30 min de observaciones a un total de 142 flores, en grupos que oscilaron entre 2 y 9 flores. En cada caso se anotó: la hora de visita, la identidad de la especie visitante, la cantidad de flores visitadas, si realizaban o no contacto con las estructuras reproductoras, el tipo de recompensa que buscaban y cuando fue posible el lugar desde donde vino y hacia donde se dirigió luego de la polinización. Con estos datos se calculó la tasa de visitas total como el promedio de visitas por flor. También se calculó la tasa de visitas por especie por hora. Esta tasa se calculó como el promedio de visitas por flor realizada por una especie determinada a una hora dada. Estos resultados fueron graficados junto al patrón diario de producción de néctar. También se describió la conducta de los diferentes polinizadores durante la visita. Adicionalmente se realizó una regresión lineal del número de visitas vs la cantidad de flores por grupos, para determinar si los polinizadores seleccionan positivamente grupos con mayor número de flores.

También se estudió la eficiencia de los polinizadores, para ello se emascularon 33 flores, que fueron embolsadas hasta luego de la antesis. Una vez terminada la antesis las flores se

expusieron a solo una visita de un agente polinizador. Con posterioridad a la visita, la flor fue marcada con un código de colores que permitiera identificar el visitante floral en cuestión y reembolsada. Los frutos resultantes fueron recolectados dos meses después, en los casos en que no se produjo fruto se revisó dentro del cefalio para verificar que este no estuviera aún en formación. Los frutos recolectados fueron conservados en sobres de papel y llevados al laboratorio para el conteo de sus semillas. Posteriormente se calcularon las tasas de producción de frutos y semillas como las razones fruto/flor y semilla/óvulo respectivamente, como estimadores de la eficiencia de los polinizadores por visita (Miller *et al.*, 2014).

### **3.4 Sistema reproductivo**

El sistema reproductivo se estudió mediante un experimento, todos los individuos involucrados fueron sometidos a los mismos tratamientos siguiendo un diseño en bloque. Para el mismo se seleccionaron 10 individuos adultos a los cuales, a lo largo de dos años, se le efectuaron los tratamientos: flores polinizadas con polen procedente de otra planta (xenogamia); flores autopolinizadas de forma natural (autogamia autónoma); flores polinizadas manualmente con polen de la misma flor (autogamia asistida) ; flores emasculadas y aisladas de los polinizadores (agamospermia) y flores polinizadas manualmente con polen procedente de otra flor de la misma planta (geitonogamia), en este caso no fue posible alcanzar las diez réplicas, pues la especie produce pocas flores por día (en los dos años que duró el estudio solo en cuatro de las 10 plantas utilizadas emergieron dos flores en un mismo cefalio, número mínimo de flores por planta necesarias para poder realizar este tratamiento) (Nassar *et al.*, 2007). Todas las flores fueron embolsadas con bolsas de tul de color blanco, con el objetivo de aislarlas de polinizadores potenciales. En cada tratamiento se registró el número de flores por individuos y dos meses después el número de frutos resultante. Los frutos resultantes fueron colectados y las semillas producidas fueron contadas. Los resultados de los conteos de semillas y óvulos fueron utilizados para calcular la razón semilla/óvulo, que fue utilizada como una medida de la efectividad de cada tratamiento realizado. Además, con los datos resultantes se calcularon los índices de autoincompatibilidad (ISI) y autopolinización autónoma (IAS) (Zapata y Arroyo, 1978; Jaimes y Ramírez, 1999), como medida semicuantitativa para determinar el tipo de

sistema reproductivo de la especie. Estos índices fueron calculados tanto al nivel de producción de frutos por flor, como al nivel de producción de semillas por óvulo según recomiendan Nassar y Ramírez (2004).

El total de semillas resultantes de los tratamientos Autogamia Autónoma y Autogamia asistida, así como las obtenidas durante el estudio de eficiencia de polinizadores (polinizadas por *Chlorostilbon ricordii* y *Phoebis spp.*) se agruparon por tipo de polinización y de cada conjunto se seleccionaron al azar 150 semillas. Las semillas seleccionadas fueron sembradas en sustrato proveniente del hábitat natural de la especie. Todas las semillas fueron sembradas en bandejas de poliestireno de 13x19 pocillos a razón de cuatro semillas por pocillo. Los tratamientos se colocaron bajo techo, pero expuestos a condiciones de temperatura, humedad e iluminación naturales. Se regaron diariamente con un aspersor para evitar el arrastre de semillas.

El número de semillas germinadas se registró diariamente, se consideró como criterio de germinación la emisión de la radícula siguiendo los criterios de (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997; De la Barrera y Nobel, 2003; Naranjo *et al.*, 2003; Faife-Cabrera y Toledo-Reina, 2007; Jiménez-Aguilar y Flores, 2010; Romo-Campos *et al.*, 2010; Socolowski *et al.*, 2010; Zamith *et al.*, 2013). Se continuó la observación hasta que no se produjera germinación de semillas al menos por cuatro días consecutivos.

Se caracterizó el proceso de germinación de las semillas utilizando las variables: 1. % total de semillas germinadas (capacidad de germinación, CG); 2. Número de días transcurridos entre la siembra y el inicio de la germinación (tiempo mínimo de imbibición,  $T_m$ ); y 3. el tiempo necesario para alcanzar el 50% de la CG (velocidad de germinación,  $T_{50}$ ). Se construyeron las curvas de germinación de cada uno de los tratamientos. Además, se calcularon las pendientes de las curvas en intervalos diarios, las cuales se utilizaron como medida diaria de la velocidad de germinación. Los tratamientos se compararon entre sí en cuanto a la velocidad diaria de germinación mediante una prueba de ANOVA. También se aplicó un test de Tukey para identificar los grupos con diferencias significativas en cuanto a su velocidad diaria de germinación. Las significaciones estadísticas fueron probadas para un valor  $\alpha = 0.05$ . Todos los

análisis estadísticos y gráficos en este documento fueron realizados en el programa RStudio ver. 0.99 (RCoreTeam, 2016).

Por otra parte, se analizaron las funciones de supervivencia ajustadas a los tratamientos de autogamia autónoma (A.Au.) y xenogamia (X) según el criterios de Lee y Wang (2003). En el caso de la xenogamia se utilizó la suma de los resultados obtenidos en los tratamientos de polinización por *C. ricordii* y *P. philia*. Los valores resultantes fueron tratados como medidas de éxito de la descendencia resultante de la autoautogamia y de la xenogamia. Con estos resultados se calculó un índice de depresión por endogamia (Lande y Schemske, 1985).

### **3.5 Ecología poblacional**

El estudio de la ecología de la población se subdividió en tres aspectos fundamentales: Análisis de la estructura de la población, Construcción de las tablas de vida de las plántulas y el Análisis de Viabilidad de las Poblaciones (PVA). Este último se realizó siguiendo el método de (Dennis *et al.*, 1991) modificado por Morris y Doak (2002).

#### **3.5.1 Tabla de Vida**

La tabla de vida de las plántulas se construyó para una cohorte obtenida entre los meses de septiembre de 2015 y junio de 2016. La cohorte se obtuvo a partir de 306 semillas de 20 frutos diferentes procedentes de la población en estudio. Estas semillas fueron sembradas en condiciones *ex situ* en un jardín particular. Utilizando tanto suelo como rocas de las presentes en el hábitat natural de la especie se recrearon las condiciones de sustrato poco profundo semejante a las condiciones del microhábitat en que se encuentran las plántulas.

Las plántulas fueron contadas semanalmente durante dos meses (septiembre y octubre) hasta una vez terminado el proceso de germinación. Luego del fin de la germinación los individuos fueron contados todos los meses entre noviembre de 2015 y junio de 2016. Con los datos resultantes se construyó una tabla de vida de las plántulas siguiendo la metodología referida por Smith y Smith (2012).

### 3.5.2 Variación a largo plazo de la estructura de la población de *Melocactus gutartii*

Para caracterizar la estructura de la población se utilizaron tres estados del ciclo de vida delimitados siguiendo el criterio reproductivo recomendado por Smith y Smith (2012). Todos los individuos que no habían desarrollado cefalio fueron considerados juveniles; los individuos con cefalio más o menos desarrollado pero sin haber florecido por primera vez conformaron el estado pre-adulto y se consideraron adultos aquellos individuos que florecieron al menos una vez.

Para el análisis fueron monitoreados anualmente entre 2006 y 2015 todos los individuos presentes en una sección contante de la población, consistente en ocho parcelas fijas ubicadas al oeste de la población de “Dagamal” en un área de 6176.3 m<sup>2</sup>. A cada individuo le fue registrado el estado del ciclo de vida por el que transitaba en el momento de cada muestreo. Con los datos resultantes se construyó un gráfico que resume la tendencia de la estructura de dicha población durante nueve años.

### 3.5.3 Análisis de viabilidad poblacional (PVA)

Se realizó un análisis de viabilidad a la población mencionada, siguiendo la metodología de Dennis *et al.* (1991) modificada por Morris y Doak (2002) y utilizando los datos de conteos resultantes del monitoreo realizado a la población entre los años 2006 y 2015. Mediante el mismo se modeló la probabilidad de extinción basado en los valores obtenidos de  $\mu$  y  $\sigma^2$ . Estos valores se corresponden con la velocidad de cambio de la media del tamaño poblacional ( $\mu$ ) y la variabilidad del tamaño de la población en diferentes momentos con respecto al valor medio ( $\sigma^2$ ). Se construyó la curva acumulativa de la probabilidad de extinción (CDF) de la población y de esta curva se extrajo la mediana del tiempo para la extinción de esta población. Debido a que los resultados estimados de  $\lambda$  fueron mayores que la unidad, los resultados de esta curva se refieren solo a la parte del cono de realizaciones posibles que alcanza la extinción, no al cono en su totalidad. Por esta razón, es necesario ajustar el resultado según las recomendaciones de Morris y Doak (2002) para obtener la probabilidad acumulativa de extinción correspondiente a todo el cono de probabilidades.

Debido a que el modelo utilizado no es capaz de dilucidar las diferencias reproductivas y de supervivencia entre los individuos pertenecientes a diferentes estados del ciclo de vida, ni las interacciones que se establecen entre ellos. Se decidió repetir el análisis utilizando solo los adultos de la población midiendo iguales variables. Los resultados fueron comparados entre sí para analizar el efecto de la densodependencia de la especie sobre los resultados obtenidos. Se escogió esta clase de edad basado en que los individuos de la misma ya han alcanzado el fin de su desarrollo vegetativo y, como consecuencia, son menos vulnerables que los individuos juveniles a los cambios ambientales y a la competencia intra-específica.

## 4. Resultados

### 4.1 Biología floral

#### 4.1.1 Morfología floral

El perianto de las flores colectadas de *M. gutartii* estuvo conformado por un conjunto de tépalos de color rojo. Los mismos se funden entre sí dando a la corola la forma de un tubo estrecho (aprox.  $0.25 \pm 0.03$  cm de diámetro), que limita al fondo con el ovario. Las flores mostraron una amplia cámara del néctar ( $0.24 \pm 0.03$  cm<sup>3</sup>).

Tabla I. Medias aritméticas (desviaciones estándar) de las variables que caracterizan a las flores de la población estudiada de *Melocactus gutartii*. Las variables marcadas con \* están en cm<sup>3</sup> y el resto en cm, excepto el número de óvulos que se expresa en unidades (u).

<b>Variable</b>	<b><math>\bar{X}</math> (<math>\sigma</math>)</b>	<b>Valor Máximo</b>	<b>Valor Mínimo</b>
<b>Altura del ovario</b>	0.64 (0.08)	0.78	0.48
<b>Ovario</b>			
<b>Diámetro del ovario</b>	0.44 (0.02)	0.48	0.40
<b>Altura de la flor</b>	3.29 (0.21)	3.60	2.81
<b>Altura de la cámara del néctar</b>	1.02 (0.08)	1.15	0.86
<b>Diámetro de la corola</b>	0.54 (0.03)	0.61	0.48
<b>Diámetro del tubo corola</b>	0.25 (0.03)	0.30	0.18
<b>Hercogamia</b>	0.16 (0.07)	0.27	0.04
<b>Número de óvulos</b>	341.80 (72.88)	506.00	184.00
<b>Volumen del Ovario*</b>	0.05 (0.005)	0.04	0.06
<b>Volumen de la cámara del néctar*</b>	0.24 (0.03)	0.30	0.18

Desde el límite superior de la cámara del néctar hasta unos pocos milímetros por debajo del borde superior de la flor, la pared interna de la misma se encontró profusamente ocupada por las anteras. Las flores presentaron hercogamia ( $0.16 \pm 0.07$ ) sin embargo, la distancia entre estigma y anteras presentó una amplia variabilidad con un mínimo de 0.04 y un máximo de 0.027 cm. El número de óvulos ( $341.8 \pm 72.88$ ) fue la característica más variable con un mínimo de 184 y un máximo de 506 unidades. En tanto el volumen del ovario ( $0.05 \pm 0.005$ ) mostró la menor variabilidad, pues osciló entre 0.04 y 0.06 cm<sup>3</sup>. Otro elemento morfológico que resaltó fue que las flores sobresalieron ampliamente del cefalio.

Los resultados obtenidos en la medición de las variables morfológicas de las flores de la población de “Dagamal” de la especie en estudio se muestran en la Tabla 1.

#### 4.1.2 Antesis y longevidad floral

Los botones de *M. gutartii* emergen del cefalio entre las 10:30 y las 11:20 aproximadamente. Previa a la emergencia del botón floral es imposible detectar si existirá o no floración en una planta. Posterior a la emergencia del botón floral tiene lugar la antesis, la cual resultó dividido en dos momentos. Un primer momento en el que los tépalos más externos comienzan a separarse, pero la flor permanece cerrada por los tépalos internos. Y un segundo momento donde ocurre la apertura completa de la flor. Este primer momento tuvo lugar entre las 11:42 y las 12:21. La apertura total de la flor tuvo lugar entre las 13:14 y las 14:01. Luego de la antesis, las flores se mantuvieron abiertas durante aproximadamente seis horas. El cierre de estas flores tuvo lugar al atardecer, entre las 19:39 y las 20:09.

Como resultado del seguimiento realizado en los experimentos de sistema reproductivo y eficiencia de polinizadores se observó que las flores ya cerradas se secan y permanecen en el cefalio por semanas, incluso meses (se observaron hasta dos meses después de la antesis), tanto aquellas que fueron fecundadas como las que no.

#### 4.1.3 Volumen y concentración de néctar

La producción de néctar comenzó alrededor de la hora de la antesis. Sin embargo, los volúmenes producidos inicialmente fueron tan pequeños que no pudieron medirse hasta aproximadamente una hora después de la antesis. A lo largo de la vida de la flor el promedio del volumen total de néctar producido por flor fue de 3,36  $\mu\text{L}$  (con un máximo de 16,75  $\mu\text{L}$  y un mínimo de 0  $\mu\text{L}$ ). Del total de flores medidas solo dos no produjeron néctar, mientras que el resto presentó evidencia de resíntesis del recurso. El patrón diario de producción de néctar resultó unimodal con un máximo de producción alrededor de las 16:00. A partir de este momento el volumen de néctar comenzó a disminuir hasta las 18:00. Luego de esta hora el volumen se hizo tan escaso que no pudo medirse (Fig.2).

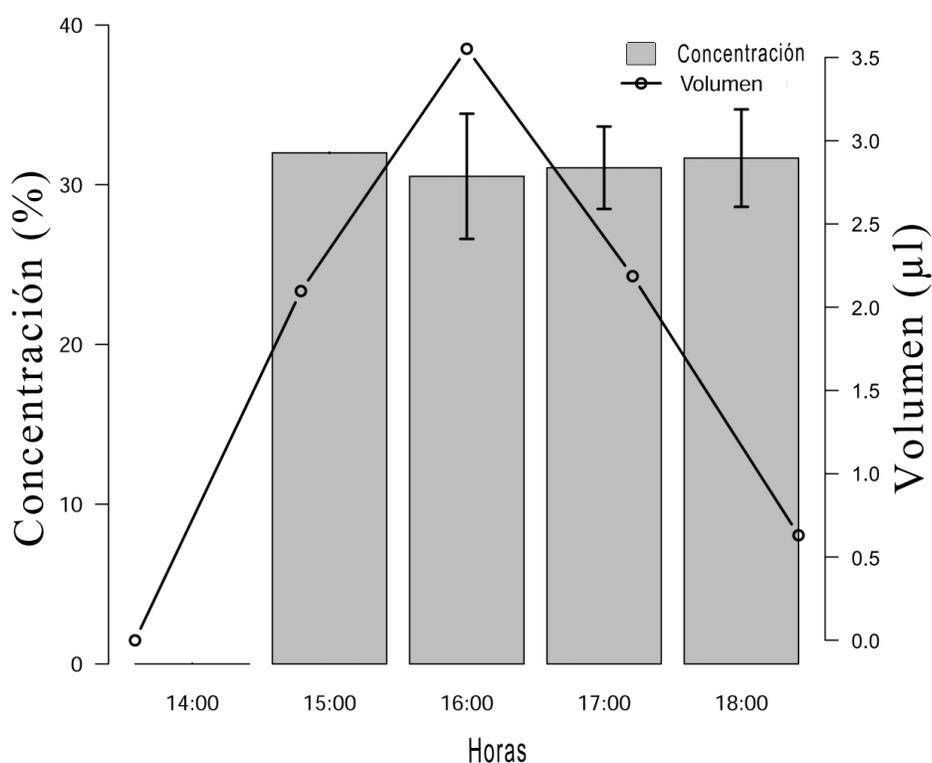


Figura 2. Patrón diario de producción de néctar ( $\mu\text{l}$ ) y su concentración (%) en flores de *M. guitartii* en la población de Dagamal, Sancti Spíritus.

Las flores estudiadas presentaron un néctar medianamente concentrado. La concentración del néctar fue relativamente constante durante toda la vida de la flor. La concentración promedio fue de 31,02% y esta varió entre un mínimo de 22% y un máximo de 32%. La concentración mínima se observó a las 16:00, hora a la que las flores alcanzan su pico de producción del recurso.

## 4.2 Ecología de la polinización

### 4.2.1 Visitantes florales y patrones de visita

Fueron registradas 271 visitas durante todo el período de vida de la flor de *M. guitartii*, con una tasa de 1.91 visitas/flor. Estas visitas fueron realizadas por individuos de seis especies diferentes: *Chlorostilbon ricordii* Gervais, *Phoebis philea* L., *Phoebis sennae* L., otra especie del orden Lepidoptera que no pudo ser identificada y dos especies de hormigas (*Wasmania auropunctata* Roger y *Pseudomirmex elongatus* Mayr.) Todas las especies aladas observadas hicieron contacto con las estructuras reproductivas. Por su parte, las hormigas fueron observadas forrajeando en el área basal del interior de las flores. Estas consumieron néctar y acarrearón grandes cantidades de polen, llegando incluso a eliminar la mayor parte de las anteras de las flores. Estas especies no fueron observadas haciendo contacto con el estigma, aunque sí se pudo observar deposición de polen en estigmas de flores que fueron visitadas solo por hormigas. Por esta razón no puede descartarse que las hormigas puedan facilitar la deposición de polen en los estigmas.

Los polinizadores más abundantes fueron *Chlorostilbon ricordii* y *Phoebis philia* que realizaron el 93.30 % de las visitas (57,1 % y 36.2 % del total de visitas, respectivamente). Las tasas de visitas por flor fueron 1.09 para *C. ricordii* y 0.36 para *P. philia*. Los colibríes realizaron las visitas en pleno vuelo y la duración de las mismas fue de 1-3 segundos. Los polinizadores mostraron preferencia por las zonas que presentan mayores agrupaciones de flores (pendiente 3.07; valor  $p=0.02<$ ;  $R^2=0.2241$ ). Comúnmente estos animales llegaban a las flores desde zonas alejadas, presumiblemente otros grupos de flores, y realizaban las visitas a todas o la mayoría de las flores disponibles en ese lugar.

En el caso de los colibríes, las visitas dentro del clúster seguían una secuencia fija. Este patrón se repitió a intervalos de tiempo más o menos regulares, con el polinizador desplazándose siempre en el mismo sentido. En muy pocas ocasiones el individuo visitó flores dentro del clúster que no hubiesen sido visitadas en recorridos previos, lo que sugiere que se trataba siempre del mismo individuo. También se pudo observar que durante la secuencia, o bien al final de la misma, estos animales perchaban fundamentalmente sobre *Agave legreliana* para luego seguir su camino.

Todas las especies de lepidópteros siguieron una conducta de visita semejante, con un patrón de selección más bien azaroso. Estos animales se posaron sobre el cefalio entre siete y diez segundos por visita. Desde esta posición introdujeron la probóscide en la flor, extrayendo el néctar e interactuando con el polen. Este grupo de polinizadores fue observado visitando flores de otras especies en la localidad, fundamentalmente de *Portulaca sp.*, pero no así los colibríes.

El análisis temporal de las tasas de visitas/flor/hora por tipo de polinizador mostró que tanto las visitas de mariposas como las de aves mostraron un patrón unimodal. En el caso de las visitas de mariposas se obtuvo un máximo de 0.06 visitas por flor sobre las 15:00 h, aunque las visitas comenzaron desde las 14:00 h. A partir de las 15:00 h el número de visitas de este grupo de polinizadores comienza a disminuir alcanzando un mínimo de 0.003 visitas por flor sobre las 17:00 h, luego de lo cual no se registraron visitas de este grupo de polinizadores. Por su parte aunque también los colibríes comenzaron sus visitas a las 14:00 h y describen un patrón unimodal, estos alcanzaron su mayor tasa de visitas sobre las 16:00 h, siendo esta de 0.04 visitas por flor. Este grupo de polinizadores se mantuvo visitando a las flores durante todo el período de vida de estas. En conjunto las mariposas alcanzaron su pico de visitas antes que los colibríes y una hora antes de que la planta alcanzó su máximo de producción de néctar. Además, las visitas de mariposas terminaron dos horas antes del cierre de las flores. Por su parte los colibríes alcanzaron su máxima tasa de visita al unísono con el período de mayor producción de néctar de las flores. También explotaron mejor la disponibilidad del néctar pues se mantuvieron visitando hasta el cierre de las flores. Los colibríes mostraron un mejor ajuste de sus visitas con

el patrón de producción de néctar en la especie. Mientras que las mariposas exhibieron un ligero desfasaje con respecto tanto al patrón diario de producción de néctar como (Fig. 3).

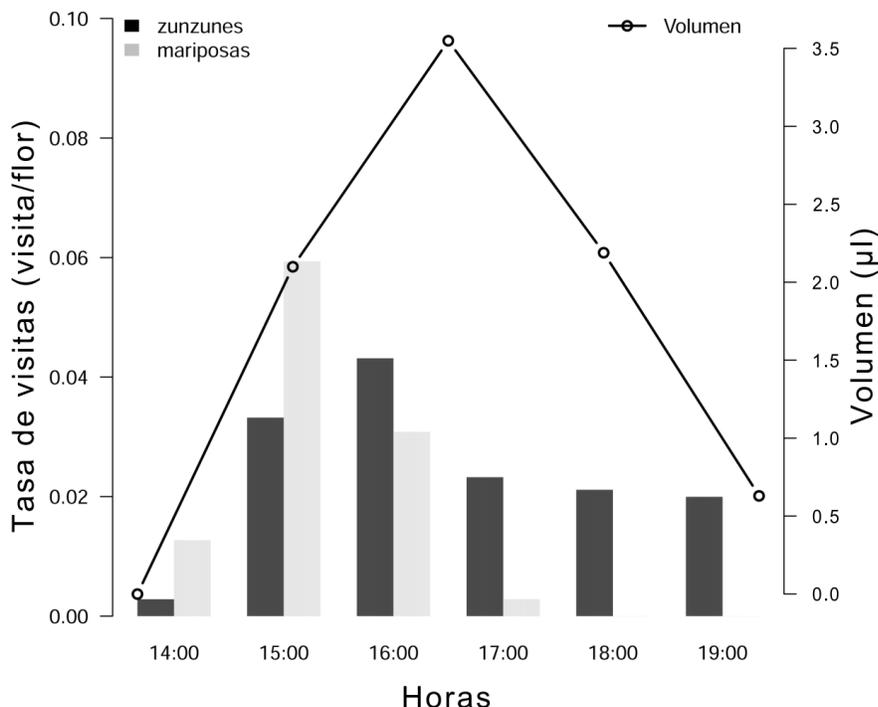


Figura 3. Patrón temporal de las tasas de visitas a flores de *M. gutartii* de los dos grupos funcionales de polinizadores observados (mariposas y colibríes) y producción diaria de néctar (en µl) en la población de Dagamal, Sancti Spíritus.

#### 4.2.2 Eficiencia de los polinizadores

Las flores utilizadas en el estudio de la eficiencia de los polinizadores fueron visitadas solo por dos de las especies de polinizadores observadas, *Chlorostilbon ricordii* y *Phoebis philea*. De las 24 flores visitadas por *C. ricordii* solo se obtuvieron dos frutos. Esto se corresponde con una tasa fruto/flor igual a 0.083, mientras que la tasa semilla/óvulo promedio fue de 0.443, resultando en la fecundación del 3.6 % de los óvulos existentes por visita.

Por otra parte, solo se obtuvo un fruto resultante de las visitas realizadas por los individuos de *Phoebis philea*, para una tasa fruto/flor de 0.111 y una tasa semilla/óvulo de 0.5. Esto equivale aproximadamente a un 5.5 % de los óvulos existentes en las flores visitadas por esta especie.

El análisis de la eficiencia de los polinizadores, a partir de una única visita, refleja las bajas tasas de xenogamia. Los datos obtenidos permiten realizar un análisis teórico de la eficiencia conjunta de los polinizadores observados. Por ello se utilizan las razones fruto/flor y semilla/óvulo como medida de la eficiencia por visitas de cada polinizador. El porcentaje de semillas producidas en la población mediante transferencia de polen entre individuos mediada por el conjunto de polinizadores (xenogamia) responde a la fórmula (1).

$$N_x = \sum_{i=1}^M V_i * E_{fi} * E_{si} \quad (1)$$

Donde:

$N_x$ : Porcentaje de semillas obtenidas mediante xenogamia en la población;  $i$ : Tipo de polinizador;  $M$ : Cantidad de polinizadores registrados;  $V_i$ : Tasa de visitas registrada para el polinizador “ $i$ ”;  $E_{fi}$ : Razón fruto/flor registrada luego de una visita del polinizador “ $i$ ”;  $E_{si}$ : Razón semilla/óvulo registrada luego de una visita del polinizador “ $i$ ”.

Esta fórmula considera que en un conjunto de flores el porcentaje de semillas obtenidas de manera natural mediante xenogamia corresponde a una función acumulativa. Dicha función depende de la eficiencia de cada polinizador, de la cantidad de visitas de cada uno de ellos y de la disponibilidad de óvulos sin fecundar en las flores. La cantidad de óvulos disponibles no se tuvo en cuenta en la fórmula pues dada la baja tasa de visitas y la baja eficiencia de polinizadores que se registraron, se consideró que los óvulos no fecundados se mantienen siempre en exceso. La aplicación de la fórmula (1) a la población en estudio arrojó una eficiencia total de los polinizadores de solamente del 8,43%.

### **4.3 Sistema reproductivo**

El estudio del sistema reproductivo arrojó que las flores que estuvieron expuestas a autogamia produjeron mayor número de semillas que aquellas que estuvieron expuestas a xenogamia. La autogamia autónoma resultó ser el sistema reproductivo con mayor producción de semillas ( $266 \pm 50.4$ ), seguido de cerca por la autogamia asistida ( $258.42 \pm 43.72$ ). También resaltó la gran diferencia en la producción de semillas que se registró entre estos tratamientos y la xenogamia

( $153.14 \pm 63.24$ ), siendo esta de más de 100 semillas. También se pudo comprobar que la especie no es capaz de producir frutos o semillas sin ser polinizadas. Los resultados del conteo de semillas de los frutos obtenidos mediante diferentes tratamientos realizados se muestran en la Fig. 4.

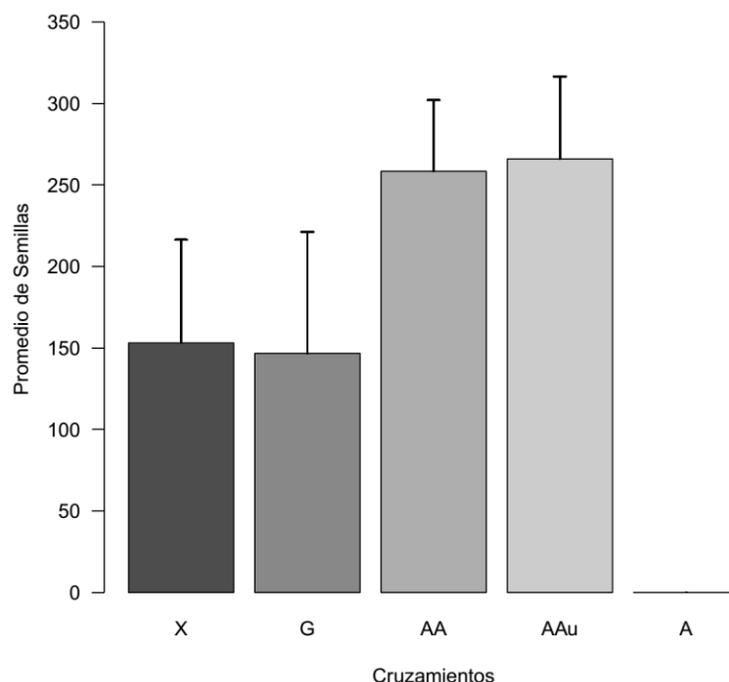


Figura 4. Promedio de semillas producidas por tipo de cruzamiento realizado en el estudio del sistema reproductivo de *M. gutartii*. xenogamia (X), geitonogamia (G), autogamia Asistida (AA), autogamia autónoma (AAu), agamosperma (A). La columna referida a la geitonogamia fue calculada solo con cuatro frutos, debido a la baja disponibilidad de flores abiertas durante el estudio.

La autogamia autónoma resultó ser el sistema reproductivo más efectivo (fruto/flor = 1, semilla/óvulo = 0.78), seguida por la autogamia asistida (flor/fruto = 0.7, semilla/óvulo = 0.77) Tabla II. Los índices de autoincompatibilidad y autogamia tanto para las tasas fruto/flor ( $ISI_f$ ,  $IAS_f$ ) como para las tasas semilla/óvulo ( $ISI_s$ ,  $IAS_s$ ) fueron en todos los casos mayores o iguales a la unidad ( $ISI_f = 1$ ,  $ISI_s = 1.69$ ,  $IAS_f = 1.43$ ,  $IAS_s = 1.03$ ).

Las semillas resultantes de la autogamia germinaron mejor que las obtenidas mediante xenogamia (38% y 41% vs 25% y 11%, respectivamente) Fig. 5. Estas semillas también

mostraron una mayor velocidad de germinación ( $T_{50}$ ) (22 y 23 días vs 26 y 30 días respectivamente). La germinación comenzó a los 14 días de iniciado el experimento, con la excepción de las semillas provenientes de flores polinizadas por *Phoebis philia* que tardaron seis días más (Fig. 5).

Tabla II. Razones fruto/flor y semilla/óvulo calculados a partir de los conteos de frutos y semillas obtenidos como resultado de los diferentes tratamientos del estudio del sistema reproductivo de *M. gutartii*. La tasa fruto/flor del tratamiento geitonogamia se refiere solo a los cuatro tratamientos que fue posible realizar.

<b>Tratamientos</b>	<b>fruto/flor</b>	<b>semilla/óvulo</b>
<b>Xenogamia</b>	0.70	0.45
<b>Geitonogamia</b>	1	0.43
<b>Autogamia Asistida</b>	0.70	0.77
<b>Autogamia Autónoma</b>	1.00	0.78
<b>Agamospermia</b>	0	0

La comparación de las pendientes de las cuatro curvas de germinación mostró que existen diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos analizados en cuanto a la velocidad diaria de germinación ( $F= 4.8$ ,  $p=0.003$ ). Sin embargo, la prueba de Tukey aplicada a estos grupos demostró que estas diferencias existen solo entre los dos tratamientos de autogamia y la polinización por *P. philia*, mientras que las semillas obtenidas mediante polinización por *C. ricordii* no mostró diferencias en cuanto a la velocidad diaria de germinación con ninguno de los tres tratamientos restantes (Tabla III). El valor estimado del índice de resistencia a la depresión por endogamia ( $\delta$ ) resultó ser de 0.25.

Tabla III. Comparación de las pendientes obtenidas en el estudio de germinación de las semillas resultantes de los tratamientos realizados: (A.Au) Autogamia Autónoma, (A. A) Autogamia Asistida, (X. C.) Xenogamia mediante *Chlorostilbon ricordii* y (X. P.) Xenogamia mediante *Phoebis philia*. Se muestran los valores de significación estadística (p) de la prueba de Tukey aplicada a los diferentes grupos (se resaltan los valores estadísticamente significativos). Los superíndices muestran los grupos formados.

	A.Au <sup>a</sup>	A.A <sup>a</sup>	X. P. <sup>b</sup>
A.A <sup>a</sup>	0.99		
X. P. <sup>b</sup>	<b>0.01</b>	<b>0.005</b>	
X. C. <sup>ab</sup>	0.44	0.27	0.39

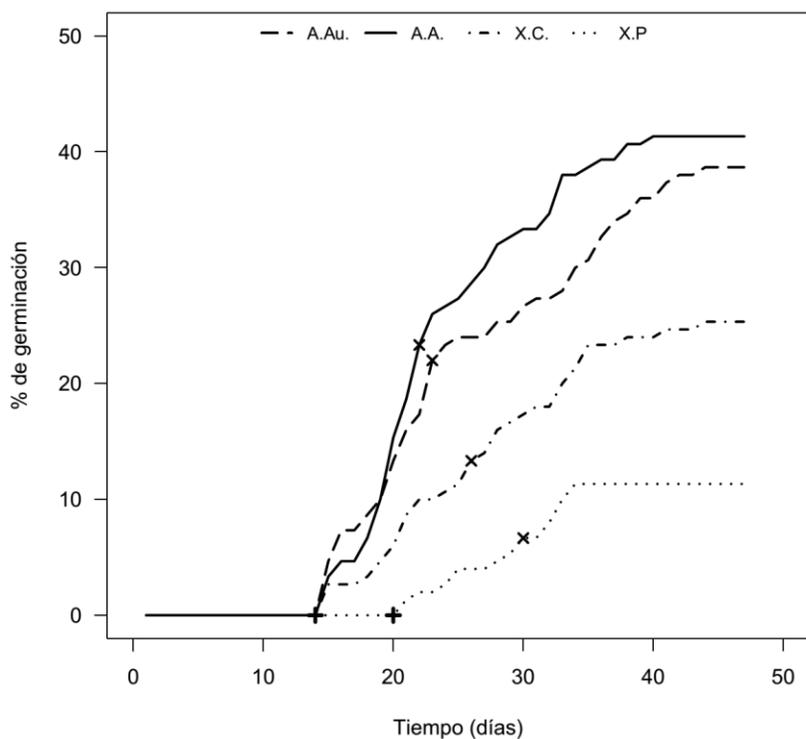


Figura. 5 Porcentajes acumulados de germinación de cada uno de los tratamientos analizados. Autogamia autónoma (A. Au.), Autogamia Asistida (A.A.), Xenogamia por *Chlorostilbon ricordii* (X.C.), Xenogamia por *Phoebis philia* (X.P.). Tiempo Mínimo de Inhibición (Tm) (+) y el tiempo necesario para alcanzar ½ de la capacidad de germinación (T50) (x) y capacidad de germinación (CG) equivale al punto donde cada una de las curvas se estabiliza.

## 4.4 Ecología poblacional

### 4.4.1 Tabla de vida

Los datos de la tabla de vida fueron obtenidos de manera *ex situ*, sin embargo, las condiciones de humedad, disponibilidad de suelo y densidad de plántulas obtenidas semejan las encontradas en condiciones naturales. La tabla de vida de las plántulas muestra que los mayores niveles de mortalidad etario-específica se concentran en los tres primeros meses de vida, en los cuales el número de sobrevivientes se reduce al 57% (Tabla IV). Luego del tercer mes de vida (noviembre) la mortalidad etario-específica cae abruptamente para mantenerse en niveles cercanos a cero. Se registró un 53% de supervivencia de los individuos a los seis meses de vida y luego de esta fecha la supervivencia se estabiliza manteniéndose relativamente constante sobre el 50% de los individuos sembrados (Fig. 6) hasta el noveno mes de vida.

Tabla IV. Tabla de vida construida para una cohorte de plántulas de *M. gutartii* sembrada *ex situ* simulando las condiciones naturales de vida de la especie. En la tabla no se incluye el mes de octubre pues durante el conteo correspondiente al mismo aún no había terminado la germinación. Se resumen los datos de tiempo a partir de la siembra (x), Número de individuos ( $n_x$ ), Tasa de supervivencia ( $l_x$ ), Tasa de mortalidad ( $d_x$ ), Tasa de mortalidad etario-específica ( $q_x$ ), Tiempo de vida por categoría ( $L_x$ ), Tiempo medio por vivir ( $T_x$ ) y Esperanza de vida ( $e_x$ ).

X	$N_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$T_x$	$e_x$
Sept (mes 1)	306	1.000	0.359	0.359	0.820	4.788	4.788
Nov (mes 2)	196	0.641	0.069	0.107	0.606	3.967	6.194
Dic (mes 3)	175	0.572	0.007	0.011	0.569	3.361	5.877
En (mes 4)	173	0.565	0.029	0.052	0.551	2.792	4.939
Feb (mes 5)	164	0.536	0.000	0.000	0.536	2.242	4.183
Mar (mes 6)	164	0.536	0.020	0.037	0.526	1.706	3.183
Abr (mes 7)	158	0.516	0.020	0.038	0.507	1.180	2.285
May (mes 8)	152	0.497	0.072	0.145	0.461	0.673	1.355
Jun (mes 9)	130	0.425					

Durante el noveno mes de vida (junio) tuvo lugar un marcado crecimiento de algunos de los individuos, coincidente con el inicio de la temporada lluviosa provocando un aumento en la

mortalidad. Estas características provocan que la esperanza de vida (ex) durante las primeras etapas de vida de los individuos sea muy baja (5 a 6 meses).

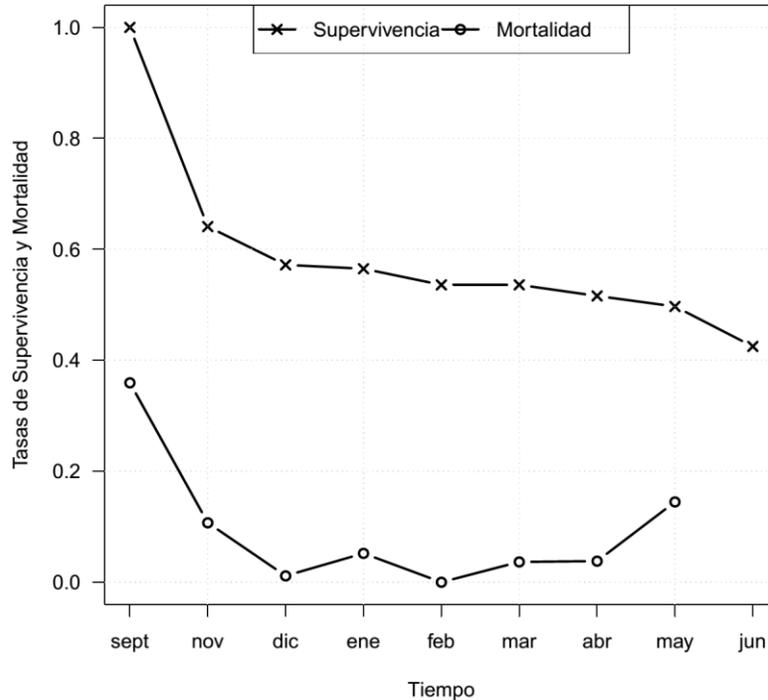


Figura 6. Curvas de supervivencia y mortalidad etario-específicas de una cohorte de plántulas de *M. gutartii*.

#### 4.4.2 Variación a largo plazo de la estructura de la población de *Melocactus gutartii*

El número total de individuos muestreados, osciló entre 2795 y 4090, con una variación interanual máxima de 1295 individuos (Fig. 7). Durante el estudio se pudo observar que el tiempo necesario para que los individuos alcancen la adultez oscila entre los dos a tres años.

La estructura etaria de la población muestra que el número de los adultos y los juveniles describe un patrón de proporción inversa. En 2008 el número de adultos creció abruptamente a más de 3600 individuos y luego se mantuvo oscilando alrededor de los 3000 hasta 2013. En el año 2014, durante el conteo de los individuos se pudo observar una infección fúngica bien extendida en la población, en varios casos se pudo constatar la mortalidad de los individuos enfermos. En

ese año, el número de adultos cayó abruptamente hasta 504 individuos, similar al número inicial registrado en 2006 y 2007, y se mantuvo muy cercano a este número hasta el final de este estudio en 2015. En contraposición, los juveniles disminuyeron proporcionalmente en 2008, de 2193 a 348 individuos. Se mantuvieron a ese nivel hasta el año 2014, en el que su número aumentó abruptamente hasta un total de 2827 individuos. El número de pre-adultos fue bajo durante todo el estudio y nunca superó los 250 individuos (Fig. 7).

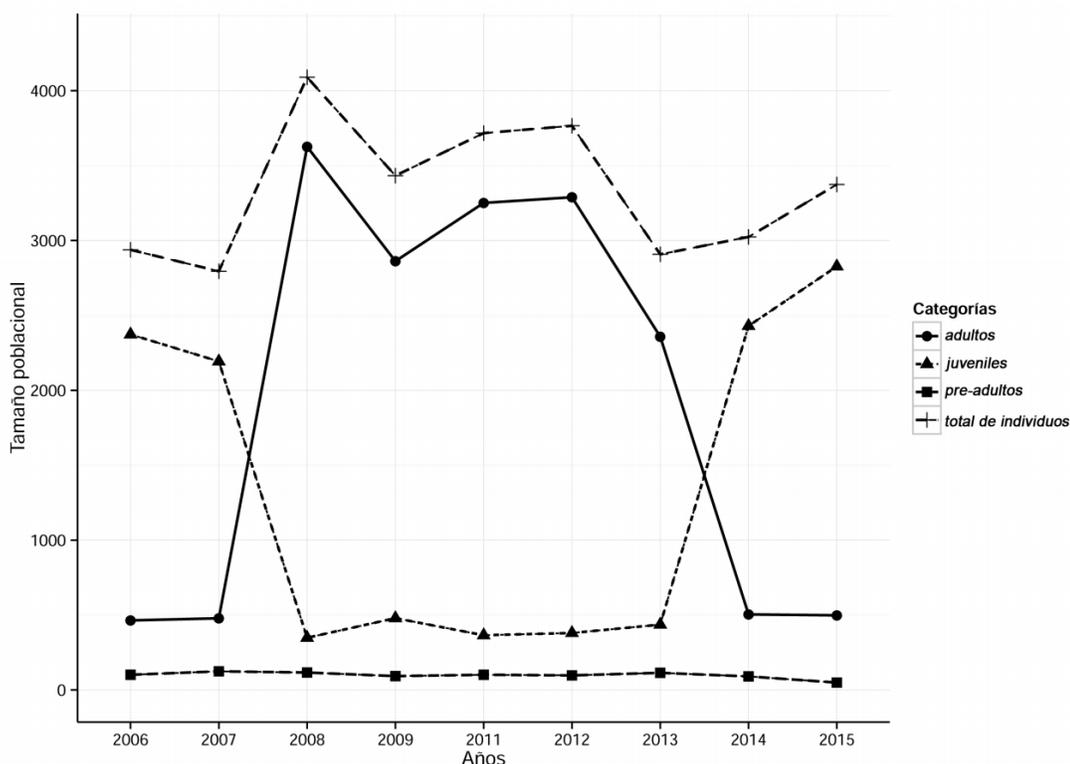


Figura 7. Estructura de la población de *Melocactus gutartii* en la localidad de “Dagamal”, Sancti Spíritus, entre los años 2006 y 2015.

#### 4.4.3 Analisis de viabilidad de las poblaciones (PVA)

La población de *Melocactus gutartii* en “Dagamal” mostró un tamaño población relativamente estable, con valores de crecimiento poblacional positivos, pero muy cercanos a cero según ambos modelos ( $\mu = 0.015$  o  $0.008$  respectivamente). Sin embargo, al comparar estos en cuanto a la variabilidad del tamaño de la población, la misma presentó valores marcadamente diferentes. En el modelo referido a toda la población la variable  $\sigma^2$  presentó un valor de  $0.037$ ,

mientras que en el construido solo con adultos el valor de esta variable fue de 0.950. Esta diferencia en cuanto a la variabilidad del tamaño poblacional provocó un aumento en la probabilidad de extinción de 0.001 en el primer modelo a 0.895 en el segundo. Otra consecuencia fue el incremento del tiempo medio para la extinción. La Tabla V muestra los resultados obtenidos en los análisis de viabilidad realizados a la población.

Tabla V. Parámetros poblacionales resultantes de los Análisis de Viabilidad de las Poblaciones (PVA) realizados a la población de *M. gutartii* localizada en “Dagamal”. En la segunda columna se muestran los resultados del análisis llevado a cabo para la población completa y en la tercera los resultados del análisis realizado teniendo en cuenta solo los adultos de dicha población.  $\mu$ : media de cambio interanual del número de individuos de la población,  $\sigma^2$ : varianza del cambio interanual del número de individuos de la población, N: tamaño poblacional.

<b>Parámetros poblacionales</b>	<b>Población completa</b>	<b>Solo adultos</b>
<b><math>\lambda</math> (intervalo de confianza 95%)</b>	1.03 (0.91 a 1.17)	1.62 (0.72 a 3.64)
<b><math>\mu</math></b>	0.015	0.008
<b><math>\sigma^2</math></b>	0.037	0.950
<b>N Inicial</b>	13228.0 ind.	3513.0 ind.
<b>Umbral de extinción</b>	10.0 ind.	10.0 ind.
<b>Probabilidad de extinción</b>	0.001	0.895
<b>Tiempo medio para la extinción</b>	467.90 años	746.97 años

La Figura 8 muestra la función acumulativa de la probabilidad de extinción tanto para la población completa como para el análisis realizado solo a los adultos. De este análisis resultó una mediana del tiempo para la extinción de 410 años, en el análisis de la población completa, y de 65 años para el análisis en que se tuvieron en cuenta solo los adultos. Sin embargo, como

en ambos caso los valores resultantes de  $\lambda$  fueron mayores que 1, la Función Acumulativa de Distribución (CDF) de la probabilidad de extinción está referida solo a la parte del cono de probabilidades que alcanza la extinción y no a toda la población (Morris *et al.*, 1999). La CDF de probabilidad de extinción corregida, según los criterios de Morris y Doak (2002), mostró una mediana del tiempo de extinción para todo el cono de posibilidades mayor de 1000 años para la población completa, pero fue solo de 80 años para el modelo realizado con los adultos (Fig. 8).

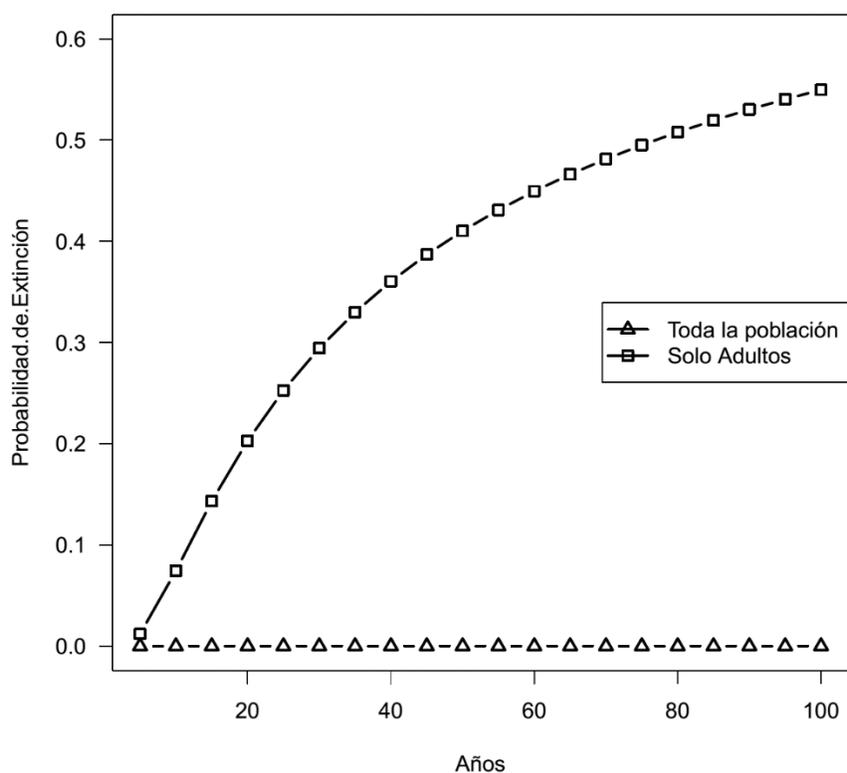


Figura 8. Función de Distribución Acumulativa (CDF) de probabilidad de extinción resultante de los análisis de viabilidad (PVA) realizados a la población de *M. guitartii* localizada en “Dagamal”, Sancti Spíritus.

## 5. Discusión

### 5.1 Biología reproductiva

La estructura general de las flores de *M. guitartii* coincide con la morfología floral descrita para el resto de género (Taylor, 1991). La altura de las flores, así como su disposición en el cefalio, corroboran el criterio de Taylor (1991) de que esta especie pertenece al grupo *Curvispinus* delimitado por él. Las variables morfológicas medidas al ser comparadas con los resultados de Nassar y Ramírez (2004) corroboran que existen varias semejanzas entre las flores de *M. guitartii* y las flores de *M. curvispinus* (ver Tabla I).

A pesar de las semejanzas encontradas, también se encontraron algunos elementos que difieren entre las dos especies. Entre los elementos destaca que no se encontró hercogamia reversa en *M. guitartii*. Sin embargo, no se puede descartar la posibilidad de que la especie posea esta característica debido a que, según se reporta para *M. curvispinus* (Nassar y Ramírez, 2004), la hercogamia de aproximación en dicha especie disminuye a medida que avanza la tarde, y en el presente estudio las flores siempre fueron colectadas justo después de la antesis.

Se encontraron otras diferencias con respecto al tamaño reportado por Nassar y Ramírez (2004) para las flores continentales. Estas últimas resultaron ser dos terceras partes del tamaño de las del presente estudio (7-8 mm más pequeñas). Además, el diámetro del tubo de la corola de las flores de *M. guitartii* resultó ser solamente la quinta parte del diámetro del tubo de la corola de las flores de *M. curvispinus*, según lo encontrado por Nassar y Ramírez (2004). La divergencia entre especies podría deberse a presiones selectivas diferentes, mediadas por polinizadores (Stebbins, 1970). En este caso, los polinizadores con estructuras bucales cortas (abejas del género *Ceratina*) encontrados por Nassar y Ramírez (2004) en poblaciones venezolanas de *M. curvispinus* podrían ser los responsables de la selección diferencial. Elemento que cobra sentido pues estos visitantes estuvieron entre los polinizadores principales (28.75 visitas efectivas por planta al día) y podrían seleccionar individuos que poseen flores más pequeñas y anchas, que le resultan más accesibles.

Por otra parte, es posible que el mayor tamaño floral y menor diámetro del tubo de la corola de la especie cubana sean rasgos conservados. Este criterio es consistente con los resultados obtenidos en el estudio del sistema reproductivo de la especie que mostraron que es autocompatible y capaz de autopolinizarse. Dichos resultados avalan la existencia de un sistema reproductivo mixto. A pesar de esta clasificación, el análisis cuantitativo de los índices de autoincompatibilidad (ISI) y autopolinización autónoma (IAS) muestran una amplia preponderancia de la producción de semillas mediante autogamia (ver 4.3). Criterio que se sustenta en los resultados obtenidos del estudio de la eficiencia de los polinizadores. La baja eficiencia de polinizadores registrada y una tasa de visitas de menos de dos visitas por flor al día (ver 4.2.2) determinan un porcentaje máximo de semillas producidas mediante xenogamia de 8.43 %. Es por ello que se considera que la especie en estudio a pesar de poseer un sistema reproductivo mixto, puede ser considerada predominantemente autógena.

La alta incidencia de la autogamia podría haber actuado como una fuerza conservativa de las características morfológicas de las flores (Traveset, 2000). De los visitantes florales registrados solo se pudo comprobar que hicieran contacto con ambas estructuras reproductivas aquellos que tuvieron estructuras bucales largas. Por tanto solo los colibríes y mariposas pueden ser considerados como polinizadores de la especie, reforzando el proceso de conservación de los caracteres florales. Así, pueden haberse preservado características morfológicas que sugieren un síndrome ornitófilo (Faegri y Van der Pijl, 1979), aunque no se descarta la posibilidad de otros polinizadores. Este elemento se pudo corroborar con las observaciones de polinizadores (ver secc. 4.4.1). Por tanto, las diferencias morfológicas encontradas entre las flores de ambas especies se podrían explicar porque las flores de una sufren presiones selectivas (Nassar y Ramírez, 2004), mientras que las de la otra se encuentran bajo la acción de fuerzas conservativas (Traveset, 2000).

Otros aspectos de la biología floral de *M. gutartii* también parecen afines a la polinización por aves. Todos los polinizadores observados en nuestro estudio poseen estructuras bucales alargadas. Además, las tasas de visita registradas refuerzan el criterio de la presión selectiva ejercida por polinizadores de estructuras bucales largas (ver epígrafe 4.2.1). Los resultados

obtenidos en cuanto a la antesis y la longevidad floral, así como aquellos referidos al volumen de néctar producido se corresponden con los reportados para otras especies del género (Locatelli y Machado, 1999; Nassar y Ramírez, 2004; Colaço *et al.*, 2006). En todos los casos citados las especies también eran morfológicamente y funcionalmente concordantes con lo reportado para el síndrome ornitófilico (Faegri y Van der Pijl, 1979; Wolf *et al.*, 1976) y polinizadas por colibríes.

Otro elemento que parece corroborar la importancia de los colibríes como polinizadores de esta especie es la sincronía observada entre el patrón diario de síntesis de néctar y el porcentaje de visitas realizadas por estos animales a lo largo del período de antesis (ver Fig. 3). Esta sincronía sugiere la existencia de una adaptación planta-polinizador. Sin embargo, para el resto de las especies estudiadas, también se han reportado colibríes como principales polinizadores (Taylor, 1991; Nassar *et al.*, 2007). En el presente estudio dichos polinizadores, aunque presentes, mostraron muy baja eficiencia como polinizadores (fecundan el 3.6 % de los ovulos presentes en las flores visitadas). En su conjunto estos resultados sugieren que la ornitofilia parece ser un carácter conservado en *M. guitartii*.

El análisis anterior sugiere que la especie en estudio proviene de una especie ornitófila. Dicha especie al sufrir deficiencias en la polinización ha evolucionado hacia un sistema reproductivo fundamentalmente autógeno (ver Tabla II). Este sistema reproductivo parece actuar como una fuerza conservativa preservando caracteres ancestrales de la especie (Traveset, 2000). De ahí que la misma muestre rasgos semejantes a los del resto de las especies del género que sí dependen en gran medida de los colibríes como polinizadores principales. Este criterio se refuerza parcialmente con los resultados de otros estudios en especies del género *Melocactus*, donde también se relacionan la morfología de las flores con sus visitantes florales (Nassar *et al.*, 2007; Colaço *et al.*, 2006).

Por otra parte, las observaciones de mariposas polinizadoras de *M. guitartii* sugiere la posibilidad de competencia por néctar con los colibríes. Dicha consideración está apoyada por el total de visitas realizadas por este grupo que superó a las de *C. ricordii*. Este criterio es también concordante con Colaço *et al.* (2006) quienes encontraron también a *Phoebis philea*

como polinizador de *M. paucispinus*. Sin embargo, los resultados de la eficiencia de este grupo de animales como polinizadores les resta importancia como posibles vectores de polen en la especie. La concentración de solutos totales en el néctar de *M. guitartii* es consistente con las preferidas por las especies de insectos polinizadores diurnos (Chalcoff *et al.*, 2006). Pero también estas concentraciones son preferidas por los colibríes cuando existe disponibilidad de agua (Pyke y Waser, 1981), como es el caso del ecosistema en estudio.

Sin embargo, existen otras características de estas flores que no coinciden plenamente con las preferencias de los grupos funcionales mariposas y colibríes. Por ejemplo, el período de antesis y el patrón diario de síntesis de néctar no se corresponde plenamente con el patrón de visitas de las mariposas (ver Fig. 3). Aunque, esta falta de correspondencia no es suficiente para impedir la interacción entre la planta y el mencionado polinizador. Por otra parte, el volumen de néctar producido por las flores de *M. guitartii* es extremadamente bajo (3.55  $\mu$ l), aproximadamente 1  $\mu$ l menos que *M. schatzlii* (Nassar *et al.*, 2007). Esto convierte a *M. guitartii* en la especie con menor producción de néctar registrada en el género hasta el momento. Tal producción de néctar no es comúnmente encontrada entre las especies polinizadas por colibríes, pero si está dentro del límite mínimo reportado para otras especies ornitófilas (Wolf *et al.*, 1976). Estos resultados son altamente contrastantes con los encontrados para *M. curvispinus* por Nassar y Ramírez (2004) (con 163,1  $\mu$ l por flor, cerca de 46 veces superior a la encontrada en este estudio para *M. guitartii*).

El período de vida de las flores y el volumen y concentración del néctar que producen sugieren que la biología floral de *M. guitartii* presenta cierto nivel de desacople con sus visitantes florales. Este desacople parece estar relacionado con bajas tasas de visita y de eficiencia de los polinizadores. Como consecuencia, *Melocactus guitartii* parece poseer un grupo de caracteres florales que son el resultado de la evolución de un modelo óptimo de polinización (Aigner, 2001). Este puede haber tenido lugar mediante selección positiva por ambos tipos de polinizadores. Según Aigner (2001) el establecimiento de un sistema de polinización más generalista tiene lugar debido a que las características que lo conforman generan una ganancia

en el éxito reproductivo que supera la disminución provocada por la pérdida de la especialización.

Tomando en consideración la idea planteada por Aigner (2001), en una especie podría fijarse cualquier conjunto de características que no provoque una gran disminución de su éxito reproductivo. Es por ello que en *M. gutartii*, el desajuste entre los caracteres florales y las características de los polinizadores podría ser el resultado de la escasa influencia de los polinizadores en el éxito reproductivo de la especie. Como resultado, podría existir un relajamiento en la selección de caracteres florales relacionados con el aclamo. A su vez, este relajamiento podría estar fomentado por las bajas tasas de visita y la baja eficiencia de los polinizadores (Jacquemyn y Brys, 2008) (porcentaje máximo de semillas con origen xenógamo de 8.43 %).

Es posible que el fenómeno enunciado haya tenido lugar durante la colonización de la isla (Traveset, 2000) por parte de una especie cuyo sistema reproductivo también es mixto. Esta posibilidad concuerda con los resultados de Nassar y Ramírez (2004) en *M. curvispinus* y Fagua y Ackerman (2011) en *M. intortus* que también encontraron sistemas reproductivos mixtos en dichas especies. Las nuevas condiciones a las que se enfrentó esta especie posiblemente incluyó nuevos agentes polinizadores con menor eficiencia que pudieron provocar la selección diferencial de genotipos autógamos. El aumento de estos genotipos en las poblaciones insulares puede haber sido la causa de la disminución del volumen de néctar y la alta concentración del mismo. Esto es posible debido a que el aumento de la autogamia en la población hace a la planta menos dependiente de la atracción de polinizadores. Es por ello que la autogamia parece ser la responsable de la relajación en la selección de caracteres florales.

Otra explicación a la disminución en el volumen del néctar surge de una posible redistribución de la energía. Según Bawa (1980) es posible que el ahorro de energía resultante de la pérdida de una estructura o función en las plantas genere un excedente de energía que podría ser reinvertido en otros procesos que garanticen un aumento en el éxito reproductivo. En este caso la energía ahorrada con la disminución del volumen del néctar podría estar siendo reutilizada por la planta en otras funciones fisiológicas que mejoren la producción de frutos y semillas. Este

criterio está en concordancia con Aigner (2001) pues de esta forma aumentaría el éxito reproductivo de la especie mediante reasignación energética sin afectar la polinización. Dicha reasignación energética en este caso específico podría estar provocando la pérdida en el aclamo (de la Barrera y Nobel, 2004). Sin embargo, el efecto reproductivo de dicha pérdida podría ser compensado por la autopolinización (Aigner, 2001).

Por otra parte, una fuerte y sostenida disminución en el número de visitas de los polinizadores podría explicar la disminución del volumen de néctar producido, como sugieren los resultados obtenidos por Nassar y Ramírez (2004); Colaço *et al.* (2006); Nassar *et al.* (2007); Fagua y Ackerman (2011) en otras seis especies del género. El criterio anterior está sustentado por la baja tasa de visita encontrada (1.91 visitas/flor). Es también posible que la utilización de este recurso por parte de las hormigas provocara la selección de individuos capaces de producir néctar en bajas cantidades. Otros estudios del género corroboran que las especies visitadas por hormigas son aquellas con menor producción de néctar (*op. cit.*). Sin embargo, no se ha podido comprobar la influencia de estos visitantes sobre el flujo polínico de la especie, y por tanto se desconoce su capacidad para seleccionar caracteres.

Otro resultado que confirmó la importancia de la autogamia para *M. gutartii* fue que, sin importar si la autogamia fue realizada de manera autónoma o manualmente, los frutos resultantes de la autogamia poseen una mejor capacidad para producir semillas, semejante a lo encontrado por Locatelli y Machado (1999). Tales resultados sugieren que la especie se encuentra bien adaptada a la autogamia (ver Tabla II), como lo confirman los valores de los índices de autoincompatibilidad (ISI) y de autopolinización autónoma (IAS). Siendo así, las especies de hormigas observadas como visitantes florales podrían jugar un importante papel promoviendo la autopolinización.

Adicionalmente a la alta tasa de autopolinización autónoma, también se pudo comprobar la existencia de geitonogamia en la especie (ver Fig. 4), aunque es escasa dada la baja producción de más de una flor por planta por día (solo cuatro plantas de 10 produjeron dos flores o más al unísono durante los dos años que duró el estudio). No obstante, teniendo en cuenta sus consecuencias genéticas, la contribución de este cruzamiento debe tenerse en cuenta como

semejante al de la autopolinización. También se comprobó que no existe agamospermia en la especie, a semejanza de lo encontrado en *M. curvispinus* (Nassar y Ramírez, 2004) y otras especies (Nassar *et al.*, 2007; Fagua y Ackerman, 2011). La no existencia de agamospermia en la especie nos permite asegurar que los resultados obtenidos en el resto de los cruzamientos, así como los obtenidos en el estudio de germinación, no están falseados por la producción de semillas sin fecundación.

Por otra parte, el estudio de germinación demuestra que las semillas obtenidas mediante autopolinización germinan mejor (casi dos veces más) que las obtenidas mediante xenogamia, también consistente con una mejor adaptación a la autogamia (Fagua y Ackerman, 2011). Sin embargo, la comparación entre las pendientes de las curvas de germinación no descarta que las variaciones (en cuanto a la velocidad de germinación del tratamiento xenogamia por colibrí y las de los tratamientos de autopolinización) sean resultados del azar. Aunque sí permite diferenciar al tratamiento *Phoebis philia* de los tratamientos de autopolinización, siendo el primero el de menor velocidad de germinación. A pesar de estos resultados, es cierto que existe un pequeño pero sostenido retraso en la germinación de las semillas resultantes de la polinización por colibrí respecto a las obtenidas mediante autogamia. Esto se evidencia en el  $T_{50}$  alcanzado por este tratamiento seis días después de las obtenidas por autogamia. Estos resultados podrían significar que existen diferencias en cuanto al *fitness* entre las semillas de los tratamientos autógamos y xenógamos. Sin embargo, estos no son observables a escala diaria, sino que se hacen evidentes a intervalos temporales mayores.

El análisis conjunto del porcentaje de semillas obtenido con origen autógeno y el estudio de germinación sugieren que la mayoría de los individuos de la población actual son resultado de la autogamia. Por lo tanto, se puede inferir que dicha población soporta altas tasas de endogamia, característica que comparte con otras especies que habitan en islas (Traveset, 2000). Según Lande y Schemske (1985) la alta resistencia a la endogamia es una característica que permite a las especies soportar altos niveles de autogamia sin sufrir depresión por endogamia. Con frecuencia esto ocurre en poblaciones con la capacidad preexistente de autopolinizarse (Lande y Schemske, 1985). Cuando la herencia del gen que facilita la autopolinización se

encuentra desligado de genes deletéreos en estado homocigótico, es posible un aumento de la autopolinización en la población sin un aumento en la depresión por endogamia (Lande y Schemske, 1985). Dichos autores establecen que en poblaciones con bajos niveles de depresión por endogamia el éxito de la progenie resultante de la autopolinización será mayor que  $\frac{1}{2}$  del éxito de la progenie resultante de xenogamia. En consecuencia, las poblaciones cuyo índice de depresión por endogamia es menor de 0.5 se corresponden a poblaciones con predominio de la autogamia y con un mínimo de influencia de la depresión por endogamia (*op. cit.*).

Se comprobó que en esta planta los resultados del índice de resistencia a la autogamia propuesto por Lande y Schemske (1985) se corresponde con una especie fundamentalmente autógena con bajos niveles de depresión por endogamia ( $0.25 \leq 0.5$ ) (ver 4.3). Posiblemente todo el proceso evolutivo de la biología reproductiva tuvo lugar amparado en la alta tolerancia que mostró la especie a la endogamia. Tolerancia que hizo posible el aumento de la autogamia en las poblaciones insulares sin sufrir depresión por endogamia.

En este tipo de poblaciones los alelos recesivos deletéreos han sido purgados (Traveset, 2000). Esta característica permitirá que los individuos de dicha población sobrevivan aún con altos niveles de homocigosis, como es de esperar en poblaciones predominantemente autógenas (Traveset, 2000). *M. guitartii* parece mostrar esta característica, en contraposición a *M. intortus* (Fagua y Ackerman, 2011), única especie de la familia encontrada en la literatura que fue sujeta a este tipo de análisis. Este contraste parece ser causado por las diferencias registradas entre ambas especies en el servicio de polinización que reciben [*i.e.* 0.76 visitas/flor/hora promedio en *M. intortus* vs 0.27/visitas/flor/hora promedio en *M. guitartii* (=1.91 visitas/flor/día)].

La elevada proporción de individuos resultantes de autogamia, sugerida por la tasa de autopolinización, resulta consistente con la posibilidad de altos niveles de homocigosis para varios *loci* en la población en estudio (al menos 91.57 %). Esta alta homocigosis podría erosionar la variabilidad genética de las poblaciones de la especie y con ello su capacidad adaptativa, similar al criterio propuesto por Traveset (2000). Dicha erosión podría afectar la capacidad de adaptación y supervivencia de los individuos ante cambios ambientales

relativamente bruscos (Traveset, 2000). Por tanto, esto podría afectar la supervivencia de la población como un todo.

Adicionalmente, la degradación del ecosistema circundante como resultado de la actividad humana (Cepeda-García *et al.*, 2015) podría haber afectado aún más el exiguo flujo polínico de *M. gutartii* en este lugar semejante a lo referido por Figueredo *et al.* (2010). Se conoce desde la década del '70 que la especie parece estar sometida a una fuerte modificación de su ecosistema (Mészáros, 1976). La degradación del ecosistema tuvo lugar presumiblemente mucho antes, pues este autor reporta que ya en este momento el lugar se encontraba invadido por *Dichrostachis cinerea* como resultado de la actividad ganadera. Esta modificación podría haber afectado la polinización de *M. gutartii*, semejante al criterio de Traveset *et al.* (2003). Dicha afectación, en una especie tolerante a la endogamia, podría haber aumentado el porcentaje de autogamia en la población acelerando el proceso evolutivo que modificó el sistema reproductivo de la especie. Este elemento cobra sentido si se tiene en cuenta que la baja tasa de visita por flor se debe a que el polinizador deja un gran número de flores en la población sin visitar.

Si tenemos en cuenta esta característica de la conducta de los colibríes, un aumento en el tamaño de la población de colibríes podría mejorar el flujo polínico en la población de *M. gutartii*. Este criterio se basa en que a pesar de la baja eficiencia mostrada por la especie, los colibríes visitan varias veces las flores seleccionadas. El aumento sugerido en el número de colibríes podría tener lugar incluso a pesar de la territorialidad de estos polinizadores. Se ha reportado para otras especies de colibríes que el "territorio" que estas aves defienden es el conjunto de flores que cada individuo selecciona (Wolf *et al.*, 1976), no un área determinada. Al existir una considerable cantidad de flores en la población que no son visitadas es posible que la misma sea capaz de sostener más individuos de colibríes (se observaron solo dos individuos a la vez en la población). El bajo tamaño poblacional de estas aves podría ser el resultado de deficiencias en el ecosistema, por tanto un manejo del área con enfoque ecosistémico podría mejorar la tasa de visitas de la especie.

## 85.2 Ecología poblacional

### 5.2.1 Tablas de vida

La tabla de vida construida sugiere que la germinación es la etapa de mayor mortalidad de las plántulas, al menos durante los meses estudiados (ver Tabla IV). No obstante, debe tenerse en cuenta que este valor de mortalidad incluye, las semillas muertas, las plántulas que murieron luego de la germinación y las semillas que podrían presentar dormancia. Dado que en el estudio realizado no fue posible discriminar si existe dormancia, y la cuantía de esta es necesario tenerla en cuenta, pues las semillas con dormancia constituyen una falsa mortalidad. Sin embargo, estudios de viabilidad de las semillas de esta especie mostraron una viabilidad de menos de 55% (Torres-Bilbao, 2014). La comparación de esta viabilidad de semillas con los resultados obtenidos en este trabajo sobre la supervivencia luego de la germinación (64.1%) sugiere que en nuestro caso la dormancia fue inexistente o muy escasa. Criterio que permite considerar como válidos los resultados de supervivencia de la tabla de vida.

La alta mortalidad durante las primeras etapas de vida puede tener lugar debido a que, durante este período, las plantas aún no han desarrollado apropiadamente las estructuras que le permitan adaptarse a las condiciones del ambiente en que viven. Como resultado, son muy vulnerables a condiciones ambientales adversas (Harper y White, 1974). Esta situación sería más extrema en casos, como el presente, en que la especie se desarrolla en ambientes especialmente adversos, caracterizados por alto stress hídrico y suelos poco profundos. Es por ello que la alta tasa de mortalidad etario-específica encontrada durante los primeros meses de vida de la especie puede ser considerada un componente normal del ciclo de vida de la especie. De manera similar ocurre con *Harrisia fragans* (Rae y Ebert, 2002). Igualmente, los resultados de la germinación obtenidos por otros autores (Fagua y Ackerman, 2011; Rojas-Aréchiga *et al.*, 2013; Torres-Bilbao, 2014) sugieren que en otro grupo de especies de la familia un bajo porcentaje de individuos supera las primeras etapas del ciclo de vida. La frecuencia relativamente alta de esta característica en especies de la familia sugiere que la alta mortalidad durante la germinación en *M. guitartii* tiene lugar por causas ajenas a la depresión por endogamia, pues esta aparece en

especies de las que no existen sospechas de depresión por endogamia (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997).

Por otra parte, la alta producción de semillas podría haber evolucionado en esta y otras especies de la familia como una estrategia demográfica ante la elevada mortalidad. Este es una característica que tipifica a los estrategas de tipo r (Smith y Smith, 2012). Por tanto, el efecto proporcional de la reproducción sobre la supervivencia de la población posiblemente sea mayor que el de otros procesos del ciclo de vida (García y Ehrlén, 2009), haciendo a aquel más importante para la viabilidad de la especie. Sin embargo, debido a esta misma causa la predominancia de individuos germinados que son resultado de la autogamia (discutida anteriormente) (ver Fig. 5 y Tabla IV) podría tener implicaciones negativas para la variabilidad genética de la población. Este elemento podría aumentar la mortalidad de los individuos de la población (Traveset, 2000).

La supervivencia de las plántulas se estabiliza sobre el 53% entre el quinto y el sexto mes de vida, acompañada de una mortalidad etario-específica que alcanza valores de cero (ver Fig. 6). No obstante, a partir del séptimo mes la mortalidad etario-específica aumenta ligeramente y mantiene este patrón constante al menos hasta el noveno mes (junio). Esto puede deberse a que el crecimiento que sufren las plantas es continuo pero a velocidades diferentes. Las diferencias en el crecimiento de las plántulas y la escasez de espacio y sustrato en la que se encuentran, sugieren un aumento en la competencia con el transcurso del tiempo. El aumento de la competencia posiblemente provoque la muerte de los individuos con menor nivel de desarrollo, provocando un aumento de la mortalidad.

Los resultados obtenidos sugieren que los individuos de la especie se enfrentan a una primera etapa en la que predomina la mortalidad denso-independiente y una segunda etapa dominada por la mortalidad denso-dependiente. Las causas de la mortalidad denso-independiente parecen ser, la tasa de germinación y la vulnerabilidad ante condiciones ambientales. Por otra parte, la mortalidad denso-dependiente podría estar ser causada por la elevada densidad de individuos supervivientes y la talla de los mismos que genera un aumento de la competencia intra-específica. La competencia pudo verse acelerada por el rápido crecimiento de algunos

individuos, posiblemente provocado por el inicio de la temporada lluviosa. Es por ello que se esperaría que el aumento de la mortalidad etario-específica se mantenga constante durante el resto del período lluvioso, a partir del noveno mes (junio), período que no fue posible incluir en el experimento. Es posible que la mortalidad etario-específica se establezca luego del período lluvioso y se mantenga de esta forma durante parte de la etapa juvenil de las plantas, mientras estas compiten por espacio y recursos.

### 5.2.2 Variación a largo plazo de la estructura de la población de *Melocactus gutartii*

El análisis a largo plazo de la variación en la estructura de la población de *Melocactus gutartii* mostró que el tamaño de dicha población varía con una amplitud moderada, equivalente a 1295 individuos (31.66% del tamaño máximo de la población). La estabilidad mostrada por la estructura poblacional podría ser resultado de la sistematicidad en las labores de manejo de la especie, lo cual pudo haber disminuido la estocasticidad ambiental en la población de acuerdo con los criterios de Akçakaya (2000) y Morris y Doak (2002). Dicha estabilidad parece haber disminuido los niveles de mortalidad denso-independiente y por tanto favoreció la supervivencia de los individuos adultos durante el período 2008-2013 (ver Fig.7).

Un análisis más detallado de la variación de la estructura de esta población muestra que esta variación moderada es el resultado de la relación inversa presentada por las categorías etarias adulto y juvenil (ver Fig. 7). Al inicio del estudio se encontró una población con aproximadamente cinco veces más juveniles que adultos (2373 y 464 respectivamente). Este fenómeno pudo ser causado por la degradación del hábitat y posterior invasión del mismo por *D. cinerea*. Estos problemas ambientales pudieron generar una fuerte competencia por espacio y una reducción del área de nicho potencial y con ellos disminuir el número de adultos. Sin embargo, la capacidad reproductiva de los sobrevivientes no se afectó pues, como se discutió anteriormente, la posible disminución de polinizadores pudo solventarse por el aumento en la frecuencia de óvulos fecundados mediante autogamia, de acuerdo a los criterios de Traveset (2000). En consecuencia, parece que tuvo lugar un drástico aumento en la densidad poblacional. Este fenómeno pudo estar acentuado por la especificidad de hábitat que posee *M. gutartii*, lo cual hace aún más crítico el efecto de la competencia, pues limita el área disponible y capacidad

para propagarse. Este incremento, posiblemente, acarrió un aumento de la mortalidad denso-dependiente, reforzando la mortalidad generada por competencia con *D. cinerea*. Aparentemente dicha mortalidad ocurre antes del reclutamiento hacia la categoría “pre-adultos” y podría explicar el bajo número de adultos con respecto a los juveniles, dando lugar a la estructura poblacional encontrada en 2006.

Ese mismo año 2006 tuvo lugar en la población el inicio de un programa de manejo de la especie por parte del personal de área protegida “Lebrije” (Betancourt-Pérez *et al.*, 2015). La eliminación de especies invasoras en el área podría haber liberado hábitat utilizable por *M. gutartii*. En consecuencia tuvo lugar un relajamiento de la competencia conllevando a un aumento en el reclutamiento de adultos. Este aumento del reclutamiento podría ser el resultado del gran número de individuos supervivientes gracias al manejo iniciado en 2006. Sin embargo, este fenómeno debió agotar rápidamente el micro-hábitat disponible evitando que el aumento en la supervivencia tuviera lugar en años subsiguientes. El resultado de este manejo comenzó a observarse luego de dos años, cuando tiene lugar un fuerte aumento del número de adultos en la población. La secuencia temporal de estos acontecimientos concuerda con el tiempo necesario para que los individuos de la especie alcancen la madurez. A partir de 2008 la estructura de la población cambia radicalmente, el número de individuos adultos pasa a ser cerca de 10 veces mayor que el de los juveniles hasta 2013 (ver Fig. 7).

El mantenimiento durante seis años de la estructura descrita también podría explicarse mediante competencia intra-específica. Un alto número de adultos en la población pudo agotar la disponibilidad de nicho y mediante este mecanismo controlar el número de juveniles. Otro elemento que refuerza este criterio está dado por la diferencia de talla entre adultos y juveniles. La mayor talla de los adultos justificaría la ventaja competitiva de estos. Una situación semejante fue descrita como denso-dependencia con anterioridad por Polis y Farley (1980) en una población de escorpiones desérticos. A pesar de las evidentes diferencias entre ambas especies, en ambos casos existe una fuerte relación negativa entre adultos y juveniles que parece ser la causante de los altos niveles de mortalidad denso-dependiente (ver Fig. 7).

Los fenómenos descritos concuerdan con el criterio de Smith y Smith (2012) que establecen que la denso-dependencia en una población es el resultado de la competencia intraespecífica que se intensifica a medida que la densidad de los individuos de dicha población aumenta. Procesos como la fragmentación, la degradación de hábitat y las invasiones biológicas pueden aumentar la densidad de ciertas poblaciones (Primack *et al.*, 2001). Estos procesos, al disminuir el área de nicho potencial de la especie, evitan que la misma se propague (Smith y Smith, 2012). En la población en estudio los resultados obtenidos no corresponden con densidades, sino con número de individuos. A pesar de ello, dado que los conteos fueron realizados en un área constante se puede asegurar que el patrón descrito por el número de individuos es semejante al descrito por el de sus densidades.

Otro elemento concordante con la idea de la presencia de denso-dependencia en la población tuvo lugar durante 2014. Ese año la población mostró una fuerte disminución del número de adultos, del rango de los 1500 individuos, sugiriendo que los mismos son susceptibles a las variaciones ambientales fuertes (aumento de la humedad, enfermedades, etc). Desde el punto de vista poblacional, esta elevada mortalidad relajó nuevamente la competencia intra-específica entre adultos y juveniles, permitiendo el establecimiento de grandes cantidades de juveniles. En consecuencia, la población desarrolló la estructura registrada durante los dos años subsiguientes, la cual es muy semejante a la existente al inicio del estudio.

La integración de los argumentos discutidos permite afirmar la existencia de denso-dependencia en esta población. Según Akçakaya (2000) esta denso-dependencia puede ser un mecanismo de control del crecimiento poblacional que se contrapone al alto potencial reproductivo de la especie. De aquí que, ante períodos de gran mortalidad de los adultos el control se relaja permitiendo el establecimiento de grandes cantidades de individuos en cortos períodos de tiempo de acuerdo con los criterios expuestos por Smith y Smith (2012). Este fenómeno puede constituir un mecanismo de adaptación ante catástrofes. Dicha característica también sugiere que la especie se desarrolla como un estratega *r* según lo expuesto por Smith y Smith (2012). La denso-dependencia además posee el efecto de oscurecer, en los estudios basados en conteos poblacionales, el verdadero nivel de estocasticidad que sufre la población. Por tanto, los estudios

que no tengan en cuenta esta característica subestiman el verdadero riesgo a que la misma se enfrenta como lo sugieren Morris y Doak (2002).

Por su parte, la categoría pre-adulto no parece tomar parte en esta relación debido a que la misma es muy efímera, presumiblemente de períodos menores al año. Esta categoría sufre intensos procesos de reclutamiento hacia la categoría superior, lo cual restringe su número en la población. A su vez, el bajo número de individuos en esta categoría disminuye los efectos de la competencia intra-específica que esta experimenta. Los individuos que arriban a pre-adultos son los supervivientes de un intenso proceso de competencia por el micro-hábitat. Por ello, es común encontrarlos solos o en baja cuantía dentro de pequeñas agrupaciones de adultos. Como consecuencia, a nivel poblacional, dicha categoría muestra un patrón de variación interanual estable y aparentemente ajeno a la relación inversa que presentan las otras dos categorías etarias.

A pesar de lo expuesto hasta el momento también existe la posibilidad de que los datos registrados formen parte de un ciclo natural que se desarrolla en la población a largo plazo. Según Smith y Smith (2012) uno de los mecanismos de desarrollo de la densidad-dependencia en las poblaciones tiene lugar mediante la dispersión de enfermedades que aumenten la mortalidad de los individuos. Este mecanismo tiene lugar cuando existe un gran número de individuos en la población que favorece el contagio. En el caso específico de *M. gutartii* en “Dagamal” la alta mortalidad de adultos que tuvo lugar en 2013 podría ser consecuencia del aumento del número de individuos. En ese caso todo el fenómeno estudiado podría constituir parte del ciclo demográfico de la especie. En cuyo caso, podría ser que en el futuro cercano esta población experimente la recuperación del número de individuos adultos, mediante el reclutamiento de las plantas nacidas durante 2014. Esa asunción aparentemente tranquilizadora esconde un gran peligro, pues de ser esto cierto significaría que la misma sufre grandes fluctuaciones en el número de efectivos poblacionales de manera natural. Aquellas poblaciones que sufren mayor variación del número de sus individuos están sujetas a una mayor probabilidad de enfrentar la extinción según Morris y Doak (2002).

De existir dicho ciclo natural, podría ser que el mismo se vea acentuado por el sistema reproductivo de la especie. Aunque la misma sufre bajos niveles de depresión por endogamia

es probable que los individuos que se formen mediante autopolinización posean altos niveles de homocigosis (Traveset, 2000). Por ende, es de esperar que ante ciertos cambios ambientales se incremente la mortalidad, dado que los individuos con altos niveles de homocigosis tienen menor capacidad para adaptarse a las variaciones ambientales (Ayala, 1994; Traveset, 2000). Este elemento presenta gran significación en la población en estudio, dada la alta incidencia de la autogamia.

Las características más sobresalientes de la población estudiada son: la alta variabilidad del número de individuos que la conforma, y que esta variabilidad se encuentra opacada por la denso-dependencia que sus poblaciones experimentan. En consecuencia se puede afirmar que la población estudiada posiblemente corre un alto riesgo de extinción que parece estar basado en las características demográficas y reproductivas de la especie. Resulta relevante también que la denso-dependencia registrada, unido al potencial reproductivo de la especie, limitan la percepción del riesgo de extinción que sufre la especie. En consecuencia la especie recibe menor atención que la necesaria.

### 5.2.3 Análisis de viabilidad de las poblaciones (PVA)

La denso-dependencia registrada en la población afecta la capacidad de los modelos basados en conteos poblacionales para registrar la verdadera estocasticidad que sufre la población. Por ello, los dos modelos poblacionales realizados muestran grandes diferencias entre sí (ver Tabla. V). Este fenómeno hace imposible un correcto análisis de la viabilidad de dicha población. Como consecuencia, los resultados del análisis de viabilidad (PVA) realizado para la población como un todo resultan demasiado optimistas a pesar de los grandes niveles de estocasticidad que sufre la misma, según Morris y Doak (2002). Por otra parte, el modelo basado solamente en la variabilidad de los adultos elimina el efecto de la denso-dependencia entre adultos y juveniles y permite realizar una lectura más fiel de la estocasticidad que sufre la población y sus efectos sobre la supervivencia de la misma.

Las diferencias encontradas entre ambos análisis parecen ser el resultado del impacto que tiene la variabilidad del número de individuos en la viabilidad de las poblaciones (Morris y Doak,

2002). Este fenómeno se explica porque el efecto compensatorio de la denso-dependencia disminuye la magnitud de la varianza de las medias poblacionales proyectadas ( $\sigma^2$ ) a nivel de la población completa, lo cual no ocurre en el modelo construido solo con los adultos. Otro elemento que disminuye la sensibilidad del modelo para la población completa surge de que la herramienta matemática utilizada asume iguales probabilidades de supervivencia para todos los individuos (Morris y Doak, 2002). Esta asunción no se cumple en el modelo construido para la población completa pues este agrupa individuos de varias categorías, las cuales podrían tener diferentes probabilidades de supervivencia (Martínez-Ávalos *et al.*, 2007).

A pesar de que el modelo solo con los adultos resulta ligeramente pesimista es más ajustado a la realidad según Morris y Doak (2002). Pues se realiza con el tamaño efectivo de la población, al tener en cuenta solo los individuos capaces de reproducirse. Además, Morris *et al.* (1999) recomiendan mostrar preferencia por lo modelos pesimistas, dado que la alternativa de seguir modelos optimistas podría provocar la extinción de poblaciones erróneamente consideradas fuera de peligro. En general, se puede asumir que el modelo construido solo para los adultos ofrece resultados más precisos que el modelo construido para la población completa, debido a que el mismo es más sensible a la variación del número de individuos de la población. Por esta razón dicho modelo muestra mejor la verdadera estocasticidad que sufre la población.

El modelo construido solo para adultos, a pesar de ser pesimista, resulta alarmante dado que predice casi un 90% de probabilidad de extinción. Este valor justifica la necesidad de manejo de la población en cuestión. Por otra parte, la media del tiempo para la extinción fue extremadamente larga (ver Tabla V), lo que a primera vista podría ser interpretado como una disminución del nivel de prioridad en la conservación de la especie. No obstante, se recomienda fuertemente por Morris *et al.* (1999) y Morris y Doak (2002) dar mayor atención a la mediana de la probabilidad de extinción dado que es una medida más fiable.

Según la mediana de la probabilidad de extinción, la población tiene un 50% de probabilidades de alcanzar la extinción en los próximos 80 años (ver Fig. 8), lo cual refuerza la necesidad de mantener acciones de conservación en la especie. Este elemento gana en relevancia si se tiene en cuenta que la población estudiada es la que muestra mejor estado de conservación de todas

las poblaciones conocidas (Barrios-Valdés y Díaz-Alvarez *en prensa*). Por lo tanto, no resulta descabellado asumir que el resto de las poblaciones posee una condición igual o peor que la encontrada en este estudio. Es por ello que, a efectos de la conservación de la especie, se puede asumir que los resultados de este trabajo constituyen un reflejo del grado de amenaza que afecta a la especie como un todo.

Dado que los datos fueron tomados en una población que se encuentra actualmente bajo acciones de manejo, nuestros resultados muestran la importancia del mismo. Sin esfuerzos encaminados a estabilizar las condiciones de vida de la especie, los resultados encontrados podrían ser mucho peores. Aun así, la población podría verse aún más beneficiada por la liberación de micro-hábitat utilizable por la especie, que en el presente aún se encuentra invadido por *D. cinerea*.

El análisis conjunto de la dinámica poblacional y el sistema reproductivo de esta especie sugiere que la autogamia encontrada en la población tiene efectos demográficos negativos. A pesar de ser un mecanismo que garantiza la supervivencia de la especie y protege su capacidad reproductiva ante nuevos ecosistemas o deficiencias con el servicio de polinización. El alto porcentaje de semillas resultado de la autogamia afecta la heterocigosidad de la población. En consecuencia, la variabilidad del número de individuos de la población parece ser una respuesta demográfica al aumento de la endogamia (ver los valores de  $\sigma^2$ , Tabla V). Posiblemente este sea el resultado de la adición de la estocasticidad genética a la estocasticidad ambiental que sufre la especie (ver Fig. 7). Como resultado de esta variabilidad, la supervivencia y viabilidad de la población se ven afectadas (ver Tabla V y Fig. 8). Por ello, se puede afirmar que existe un efecto negativo del sistema reproductivo de la especie sobre el *fitness* y viabilidad de la población estudiada (ver Fig.8).

#### 5.2.4 Implicaciones en la conservación

Los resultados obtenidos durante este trabajo confirman la categoría asignada a la especie en la Lista Roja de la Flora de Cuba (Gonzalez-Torres *et al.*, 2016). Específicamente la alta tasa de autogamia de la especie y amenazas como: las invasiones biológicas, la fragmentación y la

degradación de hábitat y fundamentalmente las grandes fluctuaciones del tamaño poblacional registradas constituyen elementos que afectan seriamente la supervivencia de la especie.

Cualquier intento de mejorar las posibilidades de supervivencia de esta población, y presumiblemente del resto de las poblaciones de la especie, dependerá del manejo del hábitat de la especie. Mediante el manejo del hábitat se favorece la estabilidad ambiental y con ello se podrá disminuir la magnitud de las oscilaciones en el número de individuos de la población. A su vez, se podrá disminuir la posibilidad de extinción de la población. No obstante, la amplia variabilidad registrada en la población parece tener una causa genética subyacente. Mediante el incremento de las poblaciones de polinizadores, resultante de la rehabilitación de los ecosistemas circundantes, podría lograrse un mejor flujo genético y con ello disminuir la susceptibilidad de los individuos de la población a los cambios ambientales. Dicha rehabilitación resulta de vital importancia para el aumento en el flujo genético de la población que permitirá, en cierta medida, la recuperación de la variabilidad de su genofondo. Con ello, se podría incrementar la resistencia de los individuos ante cambios ambientales, así como la capacidad de la población de perpetuarse en el tiempo.

## 6. Conclusiones

1. Las características florales de *Melocactus gutartii* sugieren un síndrome de polinización ornitófilico.
2. La especie muestra una baja diversidad de polinizadores y sus principales polinizadores [*Chlorostilbon ricordii* (colibrí) y *Phoebis philia* (mariposa)] muestran muy baja eficiencia.
3. La autogamia es el sistema reproductivo predominante en la especie.
4. La dinámica de la población de Dagamal, Sancti Spíritus, se caracteriza por una alta capacidad reproductiva, una alta tasa de mortalidad durante la germinación, eventos puntuales de alta mortalidad que reflejan alta susceptibilidad a los cambios ambientales y gran reclutamiento como respuesta adaptativa.
5. La alta mortalidad y reclutamiento de la población esta mediada por la denso-dependencia que se expresa en el efecto de las variaciones del número de individuos juveniles sobre los adultos y viceversa.
6. La alta probabilidad de extinción de la población demuestra el grado de amenaza que presenta la misma, así como la necesidad de acciones de manejo para evitar su desaparición.
7. De la predominancia de la autogamia en la especie se infiere una elevada frecuencia de homocigosis en la población, lo que disminuye la capacidad de la especie para adaptarse a los cambios ambientales, aumentando las oscilaciones del tamaño poblacional y por ende su probabilidad de desaparecer.

## 7. Recomendaciones

1. Realizar acciones de rehabilitación del ecosistema natural de *Melocactus gutartii* y las áreas aledañas que permita un crecimiento de las poblaciones de polinizadores para de esta forma aumentar la frecuencia y extensión de la xenogamia en la especie.
2. Continuar con las acciones de manejo de la población estudiada y extender el mismo hacia otras poblaciones, para de esta forma aumentar las posibilidades de supervivencia de la especie.
3. Mantener el monitoreo realizado en la población para comprobar si los eventos descritos forman parte, o no, de un ciclo de mayor escala temporal, determinando además la frecuencia de estos y la magnitud de la variación en el número de individuos que genera en la población.
4. Realizar estudios matriciales y análisis de viabilidad de poblaciones estructuradas que permitan esclarecer mejor el aporte de cada una de las categorías etarias a la viabilidad de la población.
5. Realizar estudios de genética de esta población que permitan cuantificar la frecuencia real de la homocigosis en la población y su impacto sobre la supervivencia de los individuos homocigóticos.

## 8. Bibliografía

- Aigner, P. A. 2001. Optimality modeling and fitness trade-offs when should plants become pollinator specialists? *Oikos*, 95, 177-184.
- Aizen, M. A. y Harder, L. D. 2007. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: Effects of pollen quantity and quality. *Ecology*, 88, 271-281.
- Akçakaya, H. R. 2000. Population Viability Analyses with Demographically and Spatially Structured Models. *Ecological Bulletins*, 48, 23-38.
- Anderson, S. H. 2003. The relative importance of birds and insects as pollinators of the New Zealand flora. *New Zealand Journal of Ecology*, 27, 83-94.
- Areces-Mallea, A. E. 1993. A new species of *Melocactus* (Cactaceae) from Central Cuba. *Phytologia*, 74, 421-427.
- Ayala, F. J. 1994. *La teoría de la evolución. De Darwin a los últimos avances de la genética*, Temas de hoy, Madrid, España.
- Bawa, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11, 15-39.
- Begon, M., Townsend, C. R. y Harper, J. L. 2006. *Ecology from Individuals to Ecosystems*, Blackwell Publishing, Victoria, Australia
- Berazaín, R., Areces, F., Lara, J. C. L. y González-Torres, L. R. 2005. *Lista roja de la flora vascular cubana*, Gráficas Apel, Gijón.
- Betancourt-Pérez, J., Paz-Guerra, A., Díaz-Alvarez, E. y Faife-Cabrera, M. 2015. *Melocactus guitartii* León: La conservación de un endémico de la flora espiritana. *Flora y Fauna*, 19, 17-20.
- Briggs, H. M., Anderson, L. M., Atalla, L. M., Delva, A. M., Dobbs, E. K. y Brosi, B. J. 2016. Heterospecific pollen deposition in *Delphinium barbeyi*: linking stigmatic pollen loads to reproductive output in the field. *Annals of Botany*, 117, 341-347.
- Brunet, J. y Eckert, C. G. 1998. Effects of floral morphology and display on outcrossing in Blue Columbine, *Aquilegia caerulea* (Ranunculaceae). *Functional Ecology*, 12, 596-606.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models: Construction, analysis and interpretation*, Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Cepeda-García, O., García-Santiesteban, G., Conte-Pimienta, I., Soris-Viamonte, A. E., Paz-Guerra, A., Betancourt-Pérez, J., Meneses-Concepción, J. M., Torres-Placencia, E., Santamaría-Pérez, N., Reina-Gomez, F., Fernandez-Torres, T. y Gutierrez-Pérez, M. A. 2015. Plan de Manejo: Reserva Florística Manejada "Lebrije". Sancti Spiritus: Misterio de la Agricultura.
- Clark-Tapia, R., Mandujano, M. C., Valverde, T., Mendoza, A. y Molina-Freaner, F. 2005. How important is clonal recruitment for population maintenance in rare plant species?: The case of the narrow endemic cactus, *Stenocereus eruca*, in Baja California, México. *Biological Conservation*, 124, 123-132.
- Colaço, M. A. S., Fonseca, R. B. S., Lambert, S. M., Costa, C. B. N., Machado, C. G. y Borda, E. L. 2006. Biología reproductiva de *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo e *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (Cactaceae), na Chapada Diamantina, Nordeste do Brasil. *Revista Brasil. Bot.*, 29, 239-249.

- Chalcoff, V. R., Aizen, M. A. y Galetto, L. 2006. Nectar concentration and composition of 26 species from the temperate forest of South America. *Annals of Botany*, 97, 413-421.
- Davis, H. G., Taylor, C. M., Lambrinos, J. G. y Strong, R. D. 2004. Pollen limitation causes an Allee effect in a wind-pollinated invasive grass (*Spartina alterniflora*). *PNAS*, 101, 13804-13807.
- De la Barrera, E. y Nobel, P. S. 2003. Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. *Journal of Arid Environments*, 2-10.
- de la Barrera, E. y Nobel, P. S. 2004. Nectar: properties, floral aspects and speculations on origins. *TRENDS in Plant Science*, 9, 65-69.
- Dennis, B., Munholland, P. L. y Scott, J. M. 1991. Estimation of growth and extinction parameters for endangered species. *Ecological Monographs*, 61, 115-143.
- Elzinga, C. L., Salzer, D. W. y Willoughby, J. W. 1998. *MEASURING & MONITORING Plant Populations*, Bureau of Land Management, EE.UU., 477.
- Engel, E. C. y Irwin, R. E. 2003. Linking pollinator visitation rate and pollen receipt. *American Journal of Botany*, 90, 1612-1618.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T. y Mandujano, M. C. 2005. Comparative demographic analysis of three (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* 47, 229-245.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T. y Vilchis-Anaya, E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation*, 103, 349-359.
- Etcheverry, A. V., Protomastro, J. J. y Westerkamp, C. 2003. Delayed autonomous self-pollination in the colonizer *Crotalaria micans* (Fabaceae: Papilionoideae): structural and functional aspects. *Plant Systematics and Evolution*, 239, 15-28.
- Faegri, K. y Van der Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology.*, Pergamon Press., Toronto.
- Fagua, J. C. y Ackerman, J. D. 2011. Consequences of floral visits by ants and invasive honeybees to the hummingbird-pollinated, Caribbean cactus *Melocactus intortus*. *Plant Species Biology*, 26, 193-204.
- Faife-Cabrera, M. y Toledo-Reina, S. P. 2007. Viabilidad de semillas de *Melocactus gutartii* León conservadas por seis y doce meses. *Centro Agrícola*, 34, 47-50.
- Faria, R. R. y Araujo, A. C. 2010. Pollination ecology of *Ruellia angustiflora* (Ness) Lindau ex Rambo (Acanthaceae) in the Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Flora*, 205, 106-111.
- Fernandes-Abud, H., Roberto-Gonçalves, N., de Sousa-Pereira, M., de Góes-Esperón, R. y Esmeraldo-Bezerra, A. M. 2012. Germination and morphological characterization of the fruits, seeds, and seedlings of *Pilosocereus gounellei*. *Brazilian Journal of Botany*, 35, 11-16.
- Figueredo, C. J., Nassar, J. M., García-Rivas, A. E. y González-Carcacía, J. A. 2010. Population genetic diversity and structure of *Pilosocereus tillianus* (Cactaceae, Cereae), a columnar cactus endemic to the Venezuelan Andes. *Journal of Arid Environments*, 74, 1392-1398.
- García, M. B. 2003. Demographic viability of a relict population of the critically endangered plant *Borderea chouardii*. *Conservation Biology*, 17, 1672-1680.

- García, M. B. y Ehrlén, J. 2009. Evaluación de los efectos demográficos y evolutivos de las interacciones planta-animal mediante modelos matriciales. In: Medel, R., Aizen, M. A. & Zamora, R. (eds.) *Ecología y evolución de las interacciones planta-animal*. Santiago de Chile: Editorial Universitaria.
- Gatsuk, L. E., Smirnova, O. V., Vorontzova, L. I., B., Z. L. y Zhukova, L. A. 1980. Age states of plants of various growth forms: A review. *Journal of Ecology*, 68, 675-696.
- Godínez-Alvarez, H. y Valiente-Banuet, A. 2004. Demography of the columnar cactus *Neobuxbaumia macrocephala*: a comparative approach using population projection matrices. *Plant Ecology*, 174, 109-118.
- Gonzalez-Torres, L. R., Palmarola, A., Gonzalez-Oliva, L., Becker, E. R., Testé, E. y Barrios, D. (eds.) 2016. *Lista roja de la flora de Cuba*, Bissea 10 (número especial): 1-337.
- Harper, J. L. y White, J. 1974. The demography of plants. *Annual review of Ecology and Systematics*, 5, 419-463.
- Hernández, A., Toledo, S. P., Marí, J. A., Hondal, L. N. y García, V. M. 2005. La familia Cactaceae en la provincia Sancti Spíritus, Cuba Central. In: Gonzalez-Torres, L. R., Palmarola, A. & Rodriguez, A., eds. *Memorias del taller de conservación de cactus cubanos*. Jardín Botánico Nacional. Universidad de La Habana. Ed. Feijoo.
- Inouye, D. W. 1994. A model and lexicon for pollen fate. *American Journal of Botany*, 81, 1517-1530.
- Jacquemyn, H. y Brys, R. 2008. Density-dependent mating and reproductive assurance in the temperate forest herb *Paris quadrifolia* (Trilliaceae). *American Journal of Botany*, 95, 294-298.
- Jaimés, I. y Ramírez, N. 1999. Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: the importance of life form, habitat, and pollination specificity. *Plant Systematics and Evolution*, 215, 23-36.
- Jiménez-Aguilar, A. y Flores, J. 2010. Effect of light on seed germination of succulent species from the southern Chihuahuan Desert: comparing germinability and relative light germination. *J. PACD*, 12, 12-19.
- Jiménez-Sierra, C., Mandujano, M. C. y Eguiarte, L. E. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacán Mexico, at risk? Population projection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation*, 135, 278-292.
- Judd, W. S., Cambell, C. S., Kellogg, E. A., Stevens, P. F. y Donoghue, M. J. 2008. *Plant Systematics. A Phylogenetic Approach*, Sinauer Associates, Inc, Sunderland, USA.
- Kolehmainen, J. y Mutikainen, P. 2007. Population stage structure, survival and recruitment in the endangered East African forest herb *Saintpaulia*. *Plant Ecology*, 192, 85-95.
- Lande, R. y Schemske, D. W. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution*, 39, 24-40.
- Larrea-Alcázar, D. M. y López, R. P. 2008. Seed germination of *Corryocactus melanotrichus* (K. Schum.) Britton & Rose (Cactaceae): an endemic columnar cactus of the Bolivian Andes. *Ecología en Bolivia*, 43, 135-140.
- Lee, T. E. y Wang, J. W. 2003. *Statistical methods for survival data analysis*, Wiley Interscience, Hoboken, New Jersey.

- León, H. 1934. El género *Melocactus* en Cuba. *Memorias de la Sociedad Cubana de Historia Natural*, VIII, 201-209.
- Locatelli, E. y Machado, I. C. S. 1999. Comparative studies of the floral Biology in two ornithophilous species of Cactaceae: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadora*. *Bradleya*, 17, 75-85.
- Luz-freire, H. P., Diego, Sá-neto, R. J. D. y Corrêa, M. M. 2014. Survival dynamics of *Melocactus conoideus* Buining & Brederoo (Cactaceae), a threatened species endemic to northeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 28, 293-297.
- Lloyd, D. G. 1979. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *The American Naturalist*, 113, 67-79.
- Martínez-Ávalos, J. G., Golubov, J. K., Mandujano, M. C. y Jurado, E. 2007. Causes of individual mortality in the endangered star cactus *Astrophytum asterias* (Cactaceae ): The effect of herbivores and disease in Mexican populations. *Journal of Arid Environments*, 71, 250-258.
- McDade, L. A. y Weeks, J. A. 2004. Nectar in hummingbird-pollinated neotropical plants i: Patterns of production and variability in 12 species. *Biotropica*, 36, 196-215.
- Medel, R., Aizen, M. A. y Zamora, R. (eds.) 2009. *Ecología y evolución de interacciones planta-animal* Santiago de Chile: Editorial Universitaria.
- Menges, E. 1990. Population Viability Analysis for an Endangered Plant. *Conservation Biology*, 4, 52-62.
- Menges, E. S. y Quintana-Ascencio, P. F. 2004. Population viability with fire in *Eryngium cuneifolium*: Deciphering a decade of demographic data. *Ecological Monographs*, 74, 79-99.
- Mészáros, Z. 1976. The *Melocactus* Species of Cuba. *Acta Botanica Academiae scientiarum hungaricae*, 22, 127-147.
- Miller, T. J., Raguso, R. A. y Kay, K. M. 2014. Novel adaptation to hawkmoth pollinators in *Clarkia* reduces efficiency, not attraction of diurnal visitors. *Annals Of Botany*, 113, 317-329.
- Morris, W. y Doak, D. 2002. *Quantitative Conservation Biology: Theory and practice for population viability analysis*, Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Morris, W., Doak, D., Groom, M., Kareiva, P., Fieberg, J., Gerber, L., Murphy, P. y Thomson, D. 1999. *A practical handbook for population viability analysis*, The Nature Conservancy.
- Naranjo, M. E., Rengifo, C. y Soriano, P. J. 2003. Effect of ingestion by bats and birds on seed germination of *Stenocereus griseus* and *Subpilocereus repandus* (Cactaceae). *Journal of Tropical Ecology*, 19, 19-25.
- Nassar, J. M. y Ramírez, N. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Syst. Evol.*, 248, 31-44.
- Nassar, J. M., Ramírez, N., Lampo, M., González, J. A., Casado, R. y Nava, F. 2007. Reproductive biology and mating system estimates of two Andean Melocacti, *Melocactus schatzlii* and *M. andinus* (Cactaceae). *Annals of Botany*, 99, 29-38.

- Navarro, L., Guitián, J. y Guitián, P. 1993. Reproductive biology of *Petrocoptis grandiflora* Rothm. (Caryophyllaceae), a species endemic to Northwest Iberian Peninsula. *Flora*, 188, 253-261.
- Nicolson, S. W. y Fleming, P. A. 2003. Nectar as food for birds: the physiological consequences of drinking dilute sugar solutions. *Plant Systematics and Evolution*, 238, 139-153.
- Oldfield, S. 1997. *Cactus and Succulent Plants-Status Survey and Conservation Action Plan*, IUCN/SSC, Cambridge, UK, 226.
- Oostermeijer, J. G. B., Luijten, S. H. y Nijs, J. C. M. d. 2003. Integrating demographic and genetic approaches in plant conservation. *Biological Conservation*, 113, 389-398.
- Ortiz, T. A., Moritz, A., Oliveira, M. A. d., Borini-Lone, A., Heiko-Nakatani, S. y Assari-Takahashi, L. S. 2014. Optimal conditions for germination of seeds of *Epiphyllum oxypetalum*. *African Journal of Agricultural Research*, 9, 2630-2637.
- Pandey, A. K., Dwivedi, M. D. y Gholami, A. 2016. Reproductive Biology Data in Plant Systematics—An Overview. *The International Journal of Plant Reproductive Biology*, 8, 65-74.
- Pascarella, J. B., Aide, T. M. y Zimmerman, J. K. 2007. The demography of *Miconia prasina* (Melastomataceae) during secondary succession in Puerto Rico. *Biotropica*, 39, 54-61.
- Perret, M., Chautems, A., Spichiger, R., Peixoto, M. y Savolainen, V. 2001. Nectar sugar composition in relation to pollination syndromes in Sinningiae Gesneriaceae. *Annals of Botany*, 87, 267-273.
- Polis, G. A. y Farley, R. D. 1980. Population biology of a desert scorpion: Survivorship, microhabitat, and the evolution of life history strategy. *Ecology*, 61, 620-629.
- Primack, R., Rozzi, R., Feinsinger, P., Dirzo, R. y Massardo, F. 2001. *Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas Latinoamericanas*, Fondo de Cultura Económica, México, DF
- Pyke, G. H. y Waser, N. M. 1981. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. *Biotropica*, 13, 260-270.
- Rae, J. G. y Ebert, T. A. 2002. Demography of the endangered fragrant prickly apple cactus, *Harrisia fragrans*. *Int. J. Plant Sci*, 163, 631-640.
- Rasband, W. 2008. *ImageJ 1.34*. National Institute of Health. USA.
- RCoreTeam. 2016. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. website: <http://www.r-project.org/>.
- Rigerszki, Z., Delanoy, G., Ujréti, E. y Vilardebo, A. 2007. *Melocacti of Cuba*, Cactus & Co. Libri, Italy.
- Rodríguez-Rodríguez, M. C., Jordano, P. y Valido, A. 2013. Quantity and quality components of effectiveness in insular pollinator assemblages. *Oecologia*, 173, 179-190.
- Rodríguez, A. 2005. Lista de cactus nativos y naturalizados de Cuba. In: González-Torres, L., Palmarola, A. & Rodríguez, A., eds. Memorias del Taller Conservación de Cactus Cubanos, 23-25 de marzo 2005. Jardín Botánico Nacional, Universidad de La Habana.: Ed. Feijoo, Santa Clara.
- Rojas-Aréchiga, M., Mandujano, M. C. y Golubov, J. K. 2013. Seed size and photoblastism in species belonging to tribe Cactaeae (Cactaceae). *Journal of Plant Research*.

- Rojas-Aréchiga, M., Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Yanes, C. 1997. Effect of light on germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla, México. *Journal of Arid Environments*, 36, 571-578.
- Rojas-Aréchiga, M. y Vázquez-Yanes, C. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments*, 44, 85-104.
- Romo-Campos, L., Flores-Flores, J. L., Flores, J. y Álvarez-Fuentes, G. 2010. Seed germination of *Opuntia* species from an aridity gradient in Central Mexico. *J. PACD*, 12, 181-198.
- Shivanna, K. R. 2015. Reproductive assurance through autogamous self-pollination across diverse sexual and breeding systems. *Current Science*, 109, 1255-1263.
- Silvertown, J., Franco, M. y Menges, E. 1996. Interpretation of elasticity matrix as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*, 10, 591-597.
- Simpson, M. G. 2006. *Plant Systematic*, Elsevier Academic Press, USA.
- Smith, T. M. y Smith, R. L. 2012. *Elements of Ecology*, Pearson, EE. UU., 612.
- Socolowski, F., Mascia-Vieira, D. C., Simão, E. y Takaki, M. 2010. Influence of light and temperature on seed germination of *Cereus pernambucensis* Lemaire (Cactaceae). *Biota Neotropica*, 10, 53-56.
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptative radiations of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination Mechanism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 307-326.
- Taylor, N. P. 1991. The Genus *Melocactus* in central And South América. *Bradleya*, 9, 1-80.
- Torres-Bilbao, A. I. 2014. Influencia de la luz y la temperatura en la germinación de la semilla de las especies *Melocactus actinacanthus*, *M. guitartii* y *Mammillaria prolifera subsp. prolifera*. Ingeniero, Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas.
- Traveset, A. 2000. Ecología reproductiva de plantas en condiciones de insularidad: Consecuencias ecológicas y evolutivas del aislamiento geográfico. In: Zamora, R. & Pugnaire, F. J. (eds.) Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional. España: CSIC-AEET.
- Traveset, A., Gulias, J., Riera, N. y Mus, M. 2003. Transition probabilities from pollination to establishment in a rare dioecious shrub species (*Rhamnus ludovici-salvatoris*) in two habitats. *Journal of Ecology*, 91, 427-437.
- Wang, H., Tie, S., Yu, D., Guo, Y.-H. y Yang, C.-F. 2014. Change of floral orientation within an inflorescence affects pollinator behavior and pollination efficiency in a bee-pollinated plant, *Corydalis sheareri*. *PLoS ONE*, 9, 1-8.
- Wolf, L. L., Stiles, F. G. y Hainsworth, F. R. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology*, 45, 349-379.
- Wolff, D. 2006. Nectar sugar composition and volumes of 47 species of Gentianales from a southern Ecuadorian montane forest. *Annals of Botany*, available online, 1-11.
- Zamith, L. R., Cruz, D. D. y Richers, B. T. T. 2013. The effect of temperature on the germination of *Melocactus violaceus* Pfeiff. (Cactaceae), a threatened species in restinga sandy coastal plain of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 85, 615-622.
- Zapata, T. R. y Arroyo, M. T. K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 10, 221-230.