UNIVERSIDAD CENTRAL "MARTA ABREU" DE LAS VILLAS
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

Tesis de Diploma

Dinámica de una población de *Melocactus guitartii* (Cactaceae) y su aplicabilidad para la conservación de la especie

Autor: Ignacio David Díaz Hernández

Santa Clara

2017

UNIVERSIDAD CENTRAL "MARTA ABREU" DE LAS VILLAS
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

TESIS DE DIPLOMA

Dinámica de una población de *Melocactus guitartii* (Cactaceae) y su aplicabilidad para la conservación de la especie

Autor: Ignacio David Díaz Hernández

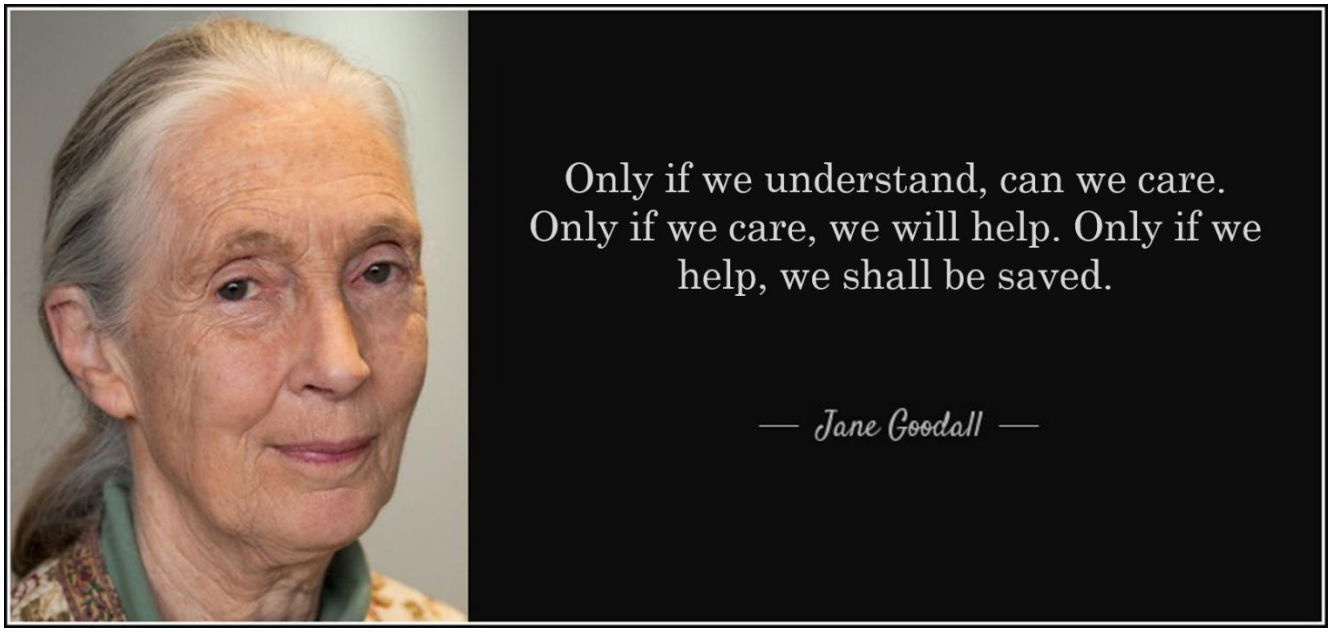
Tutor: M Sc. Edgardo Díaz Alvarez[1]

[1]Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Departamento de Biología. Carretera a Camajuaní, km 5½, Santa Clara, Villa Clara. edalvarez@uclv.cu

Santa Clara

2017

Pensamiento



Dedicatoria

… a mis tías Lilia e Isabel, y a mi abuela Generosa…

Agradecimientos

Quisiera agradecer…

… especialmente a mi madre, a quien le debo todo lo que soy, por prepararme para la vida, por todo el cariño y amor, por su confianza, por su amistad, por sus consejos, por todo, absolutamente todo…

… a mi padre por estar siempre presente, por educarme en la forma correcta de dirigirme a las personas, a dar respeto para poder recibirlo, a brindar lo poco que se tiene con el corazón…

… a mi prima Dunia, por el apoyo inmensurable, por escucharme, por tenerme en cuenta, por estar pendiente de mi salud física y emocional. A su esposo Albertico, por el apoyo incondicional…

… a Dayana, por soportarme todos estos años, por abrirme un espacito en su vida, por su invaluable amistad y hermandad, y muy especialmente por encerrar todo el cariño del mundo en un abrazo, "siempre es lindo que te abracen" …

… a Issel, por abrirme las puertas de su hogar, y las de su corazón, por el todo el cariño y el apoyo en todo momento, por tratarme como a uno de sus hijos…

… a mi tutor, por no rendirse nunca, por dedicarme su tiempo, por sus consejos y sus regaños, por sus enseñanzas, por ser un excelente amigo, hermano, profesor e investigador. Por todo el esfuerzo puesto en mi formación y en la culminación exitosa de mis estudios…

… a Enma, por ser la voz de la razón cuando no se quiere escuchar, por brindarme su amistad, por incluirme en su vida, por todas las conversaciones, por todo lo que he aprendido…

… a los profesores del departamento por todo el empeño puesto en nuestra formación, tarea de titanes…

… a los trabajadores del Centro de Estudios Jardín Botánico de Villa Clara, por el mejor ambiente laboral del mundo, por incluirnos en sus actividades con gusto, por hacernos parte de esa gran familia…

… al profesor y amigo, Michel Faife, por toda su sabiduría y humildad, ante todo, por su disposición a enseñarnos todo cuanto sabe, por hacer el trabajo de campo divertido, por su pensamiento innovador y su espíritu incansablemente alegre…

… a mis compañeros de aula, por cinco maravillosos años de mi vida, en especial a Seila, Sheila y Alejandro…

… a Lucía Sandra Pérez Borroto, por mostrarme la mística técnica de la verdadera vida universitaria, el delicado balance entre el estudio y el disfrute, muy especialmente por su honesta amistad…

… a Yoandry, Félix y Julio, por hacer la vida en la beca tolerable, incluso divertida…

… a los coordinadores de la Iniciativa planta!, por hacer divertido estudiar biología, por restaurar mi amor y fascinación por las plantas, por el apoyo logístico y moral…

… al personal de la Reserva Florística Manejada "Lebrije", por su acogida y las facilidades brindadas, sin las cuales no hubiese sido posible este trabajo…

… al profesor Alfredo Noa Monzón por los oportunos comentarios resultantes de su oponencia…

…zu Franz Hafner und Vitus Wersig, für mich die Wegen meiner Mutter durch Deutschland entdecken gelassen haben, was viele Emotionen und Energie mir gaben, um diese These zu aufhören...

... to Luc Laureys, for a true friendship, for the encouragement, for all his heartfelt invaluable and uninterested support, logistic and emotional, without which the road towards this point would have been a lot more difficult…

… to Yaisniel Gamez Aday, for returning the light to my life, for being my safe haven, my stronghold, my bright blue sky and the sand in my eyes…

Resumen

Melocactus guitartii es una cactácea endémica En Peligro Crítico, de la cual se conocen cinco poblaciones. Se realizan acciones de manejo en dos de ellas, pero este manejo no está basado en el conocimiento profundo de la dinámica de sus poblaciones. El principal objetivo de la presente tesis es caracterizar la dinámica de la población ubicada en "Dagamal", Sancti Spíritus; en relación con su viabilidad con vistas a optimizar el manejo. Se estudió la germinación *ex situ* de las semillas frescas (con y sin mucílago) y dejadas secar naturalmente dentro de los frutos, en dos sustratos diferentes. Se determinó la supervivencia *ex situ* de las plántulas durante el primer año de vida. Se analizó las variaciones en la estructura poblacional a largo plazo y se modeló la viabilidad de la población. Las semillas germinan mejor sobre serpentinitas. Además, alrededor de tres meses de maduración post-cosecha aumentan la germinabilidad y disminuyen la dormancia y efectos negativos del mucílago del fruto. La supervivencia *ex situ* de las plántulas durante el primer año de vida es baja (~34%), pero están adaptadas a coexistir en altas densidades para modificar las condiciones del ambiente y mejorar la tasa de supervivencia. La estructura de la población presenta oscilaciones extremas del número de individuos amortiguadas a nivel de tamaño poblacional por un mecanismo de denso-dependencia y presumiblemente facilitación intra-específica. La elevada estocasticidad de la población aumenta su probabilidad de extinción y refuerza la necesidad de continuar el manejo y extender el monitoreo al resto de las poblaciones.

Palabras clave: estructura poblacional, germinación, *Melocactus guitartii*, supervivencia, PVA.

Abstract

Melocactus guitartii is an endemic cactus listed as Critically Endangered, of which only five populations are known. Conservation oriented management is performed only upon two populations, but it is not based on a deep knowledge of the species' populations dynamics. The main goal of this thesis is to characterize the dynamics of the population located in "Dagamal", Sancti Spíritus; and its relationship with the populations' viability, in order to optimize the management. The germination of fresh (with and without mucilage) seeds and seeds let dry inside the fruits, sowed on two different soils, was studied *ex situ.* The survival of the seedlings during the first year of life was also determined *ex situ*. Long term shift in the population's structure was analyzed and a population's viability analysis, based on the structure shift, was modeled. The seeds germinate better on serpentine soils. Also, about three months' post-harvest time provides maturity and enhances germinability, reducing dormancy and the negative effect of the fruit's mucilage. The survival *ex situ* of the seedlings was low (~34%), they seem to be adapted to live in high densities in order to modify the environment's conditions and improve survival. The population structure presented dramatic shifts in the number of individuals, softened in terms of population size by a density-dependent mechanism and an intra-specific facilitation as well. The high stochasticity of the population raises its extinction probability and re-enforces the need to continue management actions and extend monitoring to the remaining populations.

Key words: germination, *Melocactus guitartii*, population structure, survival, PVA.

Tabla de contenido

1 Introducción 1

2 Revisión bibliográfica 3

2.1 *Melocactus* 3

2.2 Germinación 4

2.2.2 Factores que afectan germinación. 5

2.3 Ecología poblacional 9

2.3.1 Tasas de supervivencia y mortalidad. Tablas de vida. 9

2.3.2 Estructura poblacional 10

2.3.3 Análisis de Viabilidad Poblacional (PVAs) 13

3 Materiales y Métodos 17

3.1 La especie y área de estudio 17

3.2 Germinación 18

3.3 Curvas de supervivencia y mortalidad 19

3.4 Análisis a largo plazo de la estructura poblacional 20

3.5 Análisis de Viabilidad Poblacional (PVA) 20

4 Resultados 21

4.1 Germinación 21

4.2 Supervivencia y mortalidad 26

4.3 Análisis a largo plazo de la estructura poblacional 26

4.4 Análisis de Viabilidad Poblacional (PVA) 29

5 Discusión 31

5.1 Germinación 31

5.2 Curvas de supervivencia y mortalidad. Tabla de vida 35

5.3 Análisis a largo plazo de la estructura poblacional 37

5.4 Análisis de viabilidad poblacional (PVA) 40

5.5 Implicaciones demográficas en la conservación de *M. guitartii* 41

6 Conclusiones 43

7 Recomendaciones 44

Referencias bibliográficas 45

1 Introducción

La Familia Cactaceae es nativa de América, es una de las más ampliamente extendidas de las zonas áridas y semiáridas del continente. Una gran proporción de especies de cactos están amenazados (Goettsch *et al.*, 2015) y las principales amenazas que presentan muchas de ellas son el desarrollo agrícola y deforestación, la urbanización, la colección para horticultura y la minería (Oldfield, 1997). La extracción con fines ornamentales es la segunda de mayor influencia (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Zamith *et al.*, 2013). En Cuba hay reportadas 34 especies de cactos amenazados, de los cuales 31 son endémicos (González-Torres *et al.*, 2016). El género *Melocactus* ha sido uno de los más sometidos a sobreexplotación con fines ornamentales y comerciales. Nassar *et al.* (2007) reconoce que la mayor parte de las especies del género sufren sobreexplotación, lo cual ha condicionado que varias de ellas estén amenazadas de extinción (Oldfield, 1997). En Cuba todas las especies de *Melocactus* se encuentran en alguna categoría de amenaza (González-Torres *et al.*, 2016).

Hermano León (1934) describe *Melocactus guitartii*, como especie endémica de la provincia Sancti Spíritus, donde se registran cinco poblaciones, todas asociadas a zonas de actividad humana (Hernández *et al.*, 2005). Su categoría de amenaza se basa en su reducido número de poblaciones, su escasa área de ocupación, oscilaciones extremas en el número de individuos y pérdida de hábitat (Díaz y Barrios, 2015). De acuerdo con Prieto *et al.* (2005), para manejar una especie rara o en peligro se debe tener conocimiento sólido de su historia natural, del estado de sus poblaciones y de los procesos que afectan la dinámica de su tamaño. Este conocimiento se puede desarrollar mediante estudios de ecología poblacional.

El estudio de la ecología poblacional de las plantas usualmente se divide en las diferentes fases del ciclo de vida (Caswell, 2009). La germinación de las semillas es una fase fundamental para el desarrollo de los individuos (Mihalte *et al.*, 2011). Los estudios de germinación generan el conocimiento base necesario para la producción de plántulas con fines de propagación de especies amenazadas. De esta forma se logra reducir la demanda de individuos de poblaciones naturales (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000), además permite el reforzamiento de algunas poblaciones en estado crítico de conservación. También, mediante estos estudios se puede describir la influencia de factores limitantes en esta fase del ciclo de vida de las plantas (Naranjo *et al.*, 2003). De aquí la importancia de los estudios de germinación en plantas amenazadas de extinción.

Por otra parte, las tablas de vidas, equivalen a un análisis dinámico de la estructura etaria de una población dada y nos brinda información sobre los patrones de mortalidad y supervivencia de la especie (Smith y

Smith, 2012). Los resultados obtenidos con estos métodos, al ser analizados en conjunto con información ecológica, permiten encontrar las causas que dan origen a fenómenos demográficos tales como valores puntuales de mortalidad o supervivencia (*op. cit.*). Por otra parte, toda población, excepto las de especies anuales, tiene una estructura de edades determinada (Smith y Smith, 2012), o sea, la cantidad o proporción de individuos en diferentes clases etarias (Gatsuk *et al.*, 1980). Los estudios de esta estructura aportan datos relevantes para la correcta comprensión de los parámetros demográficos de una población, información vital para un correcto manejo de las poblaciones en cuestión. Además, los métodos de análisis de viabilidad de poblaciones (PVA) son ampliamente utilizados para predecir riesgos de extinción de poblaciones y para proponer acciones de conservación (Morris *et al.*, 1999; Brook *et al.*, 2000; Begon *et al.*, 2006). Estos métodos constituyen herramientas cuantitativas para una valoración de la capacidad de persistencia de una o varias poblaciones (Morris *et al.*, 1999).

A pesar de *Melocactus guitartii* estar amenazada, sólo se realizan acciones de manejo en dos de sus poblaciones. Sin embargo, este manejo no se basa en el conocimiento profundo de la dinámica de sus poblaciones, lo cual podría afectar su eficiencia e incidir negativamente en su conservación. Se hace necesario comprender cómo la dinámica poblacional afecta su demografía y capacidad de persistencia. Por tanto, se considera que: la caracterización de los elementos que componen la dinámica de la población de Dagamal generará una línea base necesaria para optimizar el manejo de la especie. Para responder esta hipótesis se proponen los objetivos:

Objetivo General:

Caracterizar la dinámica de la población de *Melocactus guitartii* en Dagamal y su efecto en la persistencia de la misma.

Objetivos específicos:

1. Describir la germinación *ex situ* de *M. guitartii* en diferentes sustratos y con diferentes tratamientos pre-germinativos.
2. Determinar las tasas de supervivencia y mortalidad *ex situ* de las plántulas de la especie durante su primer año de vida.
3. Analizar el efecto de la estocasticidad ambiental sobre la estructura y viabilidad de la población localizada en Dagamal

2 Revisión bibliográfica

2.1 *Melocactus*

La Familia Cactaceae es exclusiva de América, con excepción del género *Rhipsalis* y algunas especies introducidas de *Opuntia* (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). La familia comprende aproximadamente entre 1500 a 2000 especies distribuidas desde el norte de Canadá hasta la Patagonia en Argentina. Habitan mayormente regiones áridas o semiáridas, constituyendo a veces una vegetación conspicua conocida como matorral xerófilo (*op. cit.*). En estas zonas los cactos son importantes fuentes de agua y alimento para los animales, pero además han ganado valor agrícola y ornamental en muchos países a nivel mundial (Nassar *et al.*, 2007).

Según Oldfield (1997) las principales amenazas que presentan las especies de esta familia son el desarrollo agrícola y deforestación, urbanización, colección para horticultura y la minería. Según Taylor (1991), Oldfield (1997) y Zamith *et al.* (2013), la extracción de especies de cactáceas con fines ornamentales ha puesto en peligro a muchas de ellas. Solo en México, el mayor centro de radiación de cactáceas, se estima que unas 197 especies (35% de las Cactaceae endémicas) se encuentran en alguna clase de peligro Oldfield (1997). En la actualidad, a nivel global 99 (6,7%) de las especies de cactos evaluadas están clasificadas En Peligro Crítico, 177 (12%) como En Peligro y 140 (9,4%) como Vulnerable (Goettsch *et al.*, 2015). En las Antillas los peligros aumentan por las características climáticas y fitogeográficas, a lo que se le suma el crecimiento poblacional humano y otras características demográficas, culturales y económicas, que amenazan la flora adaptada a la vida en islas (Oldfield, 1997). Hacia 1997 se reportaban alrededor de 100 especies de cactos para las Antillas, al menos 40 con categoría de peligro a nivel mundial (*op. cit.*).

En Cuba hay reportadas 34 especies de cactos amenazadas (20 En Peligro Crítico, ocho En Peligro y seis Vulnerables), 31 de ellos endémicos (González-Torres *et al.*, 2016). Todas las especies de *Melocactus* cubanos están amenazados (cuatro En Peligro Crítico, una En Peligro y dos Vulnerables) (González-Torres *et al.*, 2016). Las poblaciones naturales del género *Melocactus* fueron particularmente afectadas por la colecta indiscriminada con fines de horticultura sobre la década de los ’70 en Cuba. Las principales especies comercializadas fueron: *M. harlowii, M. matanzanus, M. actinacanthus, y M. guitartii,* (Oldfield, 1997), actualmente estas cuatro especies aparecen con categoría de Peligro Crítico en la Lista Roja de la Flora de Cuba (González-Torres *et al.*, 2016).

En 1934, Hermano León describe por primera vez *Melocactus guitartii* como una especie de cactácea cubana, globular, pequeña y con cefalio. Esta especie es endémica de la provincia de Sancti Spíritus, donde en la actualidad se registran cinco poblaciones, todas asociadas a zonas de actividad humana (Hernández *et al.*, 2005). Su categoría de amenaza está respaldada por su reducido número de poblaciones, área de ocupación, oscilaciones extremas en el número de individuos y pérdida de hábitat (Díaz y Barrios, 2015). La taxonomía del género *Melocactus* aún no está clara. Mészáros (1976), mantuvo los criterios de Hermano León (1934) y retoma a *M. guitartii* como buena especie; sin embargo, Taylor (1991) afirma que *M. guitartii* y *M. holguinensis* son sinónimos de *M. curvispinus*. Más recientemente, Rigerszki *et al.* (2007), retoman el criterio de Taylor (1991) de la existencia de tres series o grupos para los *Melocactus* cubanos. De estos tres grupos resulta de interés en la presente tesis el grupo Guitartii, que comprende a *M. guitartii* y *M. holguinensis*. Estas especies son tratadas como subespecies de *M. curvispinus*, a pesar de su aislamiento geográfico y ecológico (Rigerszki *et al.*, 2007). A pesar de que ambas especies son muy similares morfológicamente a *M. curvispinus*, la mayoría de estos investigadores señalan que un estudio taxonómico más profundo es necesario (Taylor, 1991; Rigerszki *et al.*, 2007). Ante esta circunstancia se decidió estudiar a *M. guitartii* dado que a efectos de la conservación este es el criterio vigente en la isla de acuerdo con González-Torres *et al.* (2016).

2.2 Germinación

El ciclo de vida de las plantas está dividido en varias fases y la germinación de las semillas es la base para el comienzo del crecimiento de las mismas (Mihalte *et al.*, 2011). Font-Quer (2001) reconoce por germinación el fenómeno mediante el cual los embriones de los espermatófitos recobran su actividad vital, amortiguada durante más o menos tiempo y comienzan a echar los vástagos de la planta. Esta actividad puede estar provocada por la absorción de agua en tres fases fundamentales (i.e. imbibición, transición y crecimiento), y una temperatura adecuada (Hadas, 1982). Este criterio coincide con el de Fenner y Thompson (2005), que plantean que la germinación involucra la toma de agua, un aumento en la actividad respiratoria, la movilización de las reservas de nutrientes y el comienzo del crecimiento del embrión. Este es un proceso irreversible, pues una vez que comienza el embrión está obligado irrevocablemente a crecer o morir.

Externamente este proceso se manifiesta por la extrusión de la plúmula o la radícula (Hadas, 1982). Actualmente esa manifestación se toma como criterio de germinación en estudios comparativos de este

fenómeno (Faife-Cabrera y Toledo-Reina, 2007; Romo-Campos *et al.*, 2010; Zamith *et al.*, 2013). Los métodos más utilizados para registrar y analizar la germinación son: el por ciento de semillas que son capaces de germinar en un tiempo determinado. Generalmente se usa el tiempo necesario para que germinen todas las semillas capaces de hacerlo (capacidad de germinación o germinabilidad; CG) (Larrea-Alcázar y López, 2008; Fernandes-Abud *et al.*, 2012; Ortiz *et al.*, 2014). También, el tiempo mínimo de imbibición (TMI), que sería; el tiempo necesario para que las semillas comiencen a germinar luego de comiencen a absorber agua (Faife-Cabrera y Toledo-Reina, 2007; Larrea-Alcázar y López, 2008; Fernandes-Abud *et al.*, 2012). Por último se utiliza el tiempo en el que se alcanza el 50% de la germinabilidad (velocidad de germinación, T_{50}) (Naranjo *et al.*, 2003; Faife-Cabrera y Toledo-Reina, 2007; Fernandes-Abud *et al.*, 2012).

La importancia de estos estudios en la conservación de especies radica en que generan el conocimiento para reproducir individuos destinados al reforzamiento de las poblaciones naturales. Además, la producción de plántulas *ex situ* puede reducir la demanda de individuos de poblaciones naturales y contribuir a su conservación (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000).

2.2.2 Factores que afectan germinación.

Se ha demostrado que diferentes especies presentan limitaciones ante factores como: luz, temperatura, sustrato, variaciones en el suministro de agua, inhibidores químicos del suelo o producidos por el fruto (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Existe un gran número de especies de cactos amenazados, por lo que es muy importante conocer los requerimientos germinativos de sus semillas. Mediante estos estudios se puede entender el posible rol de diferentes factores ambientales en el proceso de la germinación (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997). Algunos estudios aseguran que el paso de las semillas por el tracto digestivo de los dispersores aumenta la capacidad y velocidad de germinación de las mismas (Naranjo *et al.*, 2003). Es por ello que la pérdida de dispersores efectivos se puede convertir en una amenaza para las especies, este parece ser el caso de *Melocactus guitartii.* Faife-Cabrera y Toledo-Reina (2007), realizaron estudios de viabilidad de las semillas de esta especie. Para ello utilizaron semillas conservadas por 6 y 12 meses, sobre sustrato de zeolita y en condiciones de casas de cultivo. Estos investigadores encontraron que las semillas mantenían su viabilidad para ambas edades y que la germinabilidad y velocidad de germinación se incrementaban con la edad de las semillas. Hasta el momento no se ha realizado ningún otro estudio de germinación con esta especie amenazada.

Dormancia

Según Fenner y Thompson (2005) para las plantas es esencial asegurar que la germinación ocurra en el momento y lugar apropiado. Algunas veces este requerimiento se alcanza cuando las semillas son expulsadas, pero para la mayoría de las plantas existe una demora de días hasta décadas para comenzar a germinar. Esta latencia puede establecerse mediante mecanismos de dormancia. Este fenómeno según Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes (2000) es el proceso fisiológico mediante el cual las plantas son capaces de disminuir su metabolismo ante condiciones adversas, en el caso de las semillas impidiendo que estas germinen. En su revisión Fenner y Thompson (2005) sugieren que la dormancia es una característica de la semilla que refleja las condiciones ambientales a alcanzar para empezar a germinar. Varios autores coinciden en la existencia de tres tipos de dormancia (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Fenner y Thompson, 2005; Baskin y Baskin, 2014). Primeramente, proponen la existencia de dormancia morfológica si la semilla es inmadura cuando se libera, y requiere de un período de crecimiento y/o diferenciación para poder germinar. Un segundo tipo de dormancia es la física cuando las semillas presentan testas o pericarpos impermeables y se requiere de su ruptura o deterioro para que el agua entre. Por último, dormancia fisiológica, cuando se requieren cambios químicos favorables en la semilla para la germinación (*op. cit.*). También que se pueden producir combinaciones de estas dormancias, siendo común la morfofisiológica y virtualmente imposible las morfológica y física a la vez. Solo la fisiológica es reversible, y probablemente permite respuestas más flexibles ante cambios ambientales (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Fenner y Thompson, 2005; Baskin y Baskin, 2014).

Otra clasificación de los tres tipos de dormancia es la propuesta por Harper (1977), que las divide en dormancia innata, que previene la germinación de las semillas en las plantas madres; forzada, regulada por factores ambientales como temperatura y/o luz; e inducida, o persistencia de la dormancia aun cuando se alcanzan condiciones favorables. Esta clasificación es retomada por Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes (2000), pero Fenner y Thompson (2005) la catalogan como incorrecta y engañosa. Esto autores recomiendan los términos de dormancia primaria y secundaria (Baskin y Baskin, 2014) basados en que la dormancia es una propiedad de la semilla y no del ambiente, por lo que descarta la existencia de la dormancia forzada. Por tanto, los criterios de Baskin y Baskin (2014), en cuanto a dormancia física, morfológica y fisiológica, parecen ser los más acertados. Integrando los conocimientos anteriormente expuestos, se podría entonces definir la dormancia como: una adaptación morfológica, física, fisiológica o morfofisiológica de la semilla

que previene el inicio de la germinación en condiciones no ideales para el establecimiento y supervivencia de la plántula. Esta adaptación es regulada por factores ambientales como la luz y la temperatura.

Suelo/sustrato

El suelo es el ambiente físico y químico natural de la mayoría de las semillas. Esencialmente, el suelo está compuesto por sólidos, gases y líquidos que varían en cantidad. La mayoría de ellos están constituidos predominantemente por minerales, derivados de materiales rocosos (Fenner, 2000). El efecto directo de estos minerales sobre la germinación de las semillas es poco conocido. Los minerales inhiben indirectamente la germinación cuando se encuentran en grandes concentraciones en el suelo (Fenner, 2000). El suelo puede incluso en ocasiones retener tóxicos y potenciar su efecto sobre la germinación y el establecimiento de las plántulas (Sayed-El-Temsah y Joner, 2010). Los efectos de salinidad alta sobre la germinación, pueden ser tanto osmóticos como tóxicos. (Fenner, 2000).

La microbiota del suelo tiene un rol importante mediante la degradación de componentes de la semilla o el fruto (e.g. mucílago) (Yang *et al.*, 2012). En el caso de los cactos esta microbiota es de gran relevancia, Fonseca-García *et al.* (2016) reportaron la existencia de un microbioma simbionte en el suelo para dos especies de cactos, presumiblemente, con una fuerte influencia en la germinación de las semillas y el establecimiento y reclutamiento de las plántulas. Estos investigadores alegan, además, que este fenómeno podría ser extensivo para el resto de la familia Cactaceae.

Muchos de los estudios relacionados con el suelo y su efecto en la germinación han estado orientados al rol de los bancos de semillas del suelo en las comunidades de plantas (Fonseca-García *et al.*, 2016). Sin embargo, la mayoría de los estudios de germinación utilizan sustratos inermes (e.g. papel filtro, zeolita (Naranjo *et al.*, 2003; Faife-Cabrera y Toledo-Reina, 2007), por lo tanto, en la mayoría de los casos se pasa por alto el efecto del suelo en la germinación. Recientemente, se ha comenzado a dar más importancia al rol del suelo donde habitan las especies (Macel *et al.*, 2006; Elfeel *et al.*, 2009; Resende *et al.*, 2010). Zamith *et al.* (2013), utilizaron sustrato arenoso del ambiente natural de *Melocactus violaceus* en estudios de germinación de la especie. En ese estudio el sustrato arenoso fue esterilizado, por lo que el efecto de sus componentes bióticos sobre la germinación fue desestimado. Lone *et al.* (2007), proponen la utilización de arena para mejorar la germinación y establecimiento de *Melocactus bahiensis.*

Según Macel *et al.* (2006), la selección de sustrato por parte de las plantas podría ser un caso de adaptación local a un ambiente heterogéneo. Estos autores fundamentan su afirmación en que las propiedades abióticas (i.e. química, tipo y estructura del suelo) y bióticas (i.e. microbioma del suelo: descomponedores, parásitos, simbiontes, etc) del suelo, pueden actuar como agentes naturales selectivos. La germinabilidad y velocidad de germinación, dependen de la especie en estudio y de las condiciones ambientales, donde el contacto semilla suelo juega un rol esencial en la absorción de agua (Hadas, 1982).

Mucílago

Los mucílagos son secreciones vegetales análogas a las gomas en composición y propiedades, al contacto con el agua producen una disolución viscosa o gelatinosa de mucopolisacáridos (Nobel *et al.*, 1992; Font-Quer, 2001). Estas secreciones son producidas por la hidrólisis de gran parte de la pared celular sin crecimiento secundario de células especializadas del parénquima. La hidrólisis de estas células provoca la protrusión del protoplasma.

Este fenómeno ocurre en varias especies de las familias Cactaceae, Fabaceae y Malvaceae (Lloyd, 1919; Stewart, 1919). Bregman y Graven (1997), reportaron que la producción de mucílago proteico por el epispermo de las semillas de varias especies de cactos mejoraba la imbibición y aseguraba la germinación, especialmente luego de sufrir estrés hídrico. Cota-Sánchez (2004), reportó además casos de viviparismo para ocho especies de tres tribus de cactos. Este investigador sostiene que la disponibilidad de agua en los tejidos mucilaginosos de los frutos, puede ser un factor contribuyente a este fenómeno inusual en las plantas superiores. Sin embargo, la capacidad de producir mucílago que poseen frutos y semillas de otras especies de cactos no asegura la germinación (Barrios *et al.*, 2015).

En ocasiones el propio mucílago de los frutos puede presentar sustancias inhibidoras de la germinación, lo cual hace necesario su remoción durante la dispersión de las semillas, e.g. el paso de las semillas de *Stenocereus griseus* (Haworth) Backereng, por el sistema digestivo de murciélagos y aves que funcionan como dispersores (Naranjo *et al.*, 2003). Según Nobel *et al.* (1992), las sustancias o inclusiones que componen los mucílagos, por ser en la mayoría de los casos azúcares y mucopolisacáridos, son capaces de aumentar la capacidad de retención de agua o capacitancia de los tejidos, pero su rol en la germinación aún es incierto y en ocasiones contradictorio.

2.3 Ecología poblacional

La demografía es la ciencia que estudia las estadísticas de nacimientos, muertes, enfermedades y otros fenómenos de la dinámica de poblaciones, aplicables a las poblaciones de animales y plantas (Harper y White, 1974). La esencia de la demografía radica en la conexión entre el destino de los individuos y la dinámica de la población (Caswell, 2009). El análisis demográfico tiene que tener en cuenta cómo las diferencias entre los individuos afectan las etapas vitales del ciclo de vida.

2.3.1 Tasas de supervivencia y mortalidad. Tablas de vida.

La construcción de tablas de vida es factible como método para monitorear los patrones cambiantes de mortalidad y supervivencia de una población (Begon *et al.*, 2006). Este método consiste en el registro de la mortalidad de un grupo de individuos nacidos en un mismo período de tiempo (cohorte). El seguimiento debe realizarse preferiblemente desde su nacimiento y hasta la muerte del último miembro de la cohorte. Las tablas que basan su construcción en el seguimiento de una cohorte se denominan tablas de vida dinámicas (Smith y Smith, 2012). Una modificación de la tabla de vida dinámica es la tabla compuesta dinámica. La diferencia radica en que la cohorte para este tipo de tabla de vida, está compuesta por un grupo de individuos nacidos en diferentes períodos de tiempo (*op. cit.*).

Otra forma de construir tablas de vida es a través de muestras de la población en un solo período de tiempo, o tabla de vida de tiempo específico (Smith y Smith, 2012), y las clases etarias son la base de la misma (Begon *et al.*, 2006). Para la confección de este tipo de tabla de vida se requiere cumplir con las siguientes asunciones: (i) cada muestra por clase es proporcional al número real de individuos en la población, (ii) la tasa de mortalidad etario-específica y natalidad han sido constantes en el tiempo, y (iii) la población debe ser cerrada (*op. cit.*). Estas asunciones son precisamente las principales limitaciones de esta alternativa, pues casi nunca se cumplen (Begon *et al.*, 2006). Estas tablas de vida de tiempo específico se basan en información obtenidas de una población en un tiempo dado y bajo ciertas condiciones ambientales, por lo tanto, son instantáneas útiles para comparar tiempo, área o sexo (Smith y Smith, 2012).

La aproximación más común al método es la tabla de vida dinámica (Begon *et al.*, 2006), pues no requiere del cumplimento de asunciones debido que es un seguimiento de la mortalidad en tiempo real. Para la cohorte se deben establecer un grupo de categorías o clases de estado (Smith y Smith, 2012). Estas clases pueden ser de tiempo o edad (*e.g.* individuos vivos a los dos, cuatro, ocho meses, etc) (Begon *et al.*, 2006).

La ventaja de utilizar clases de edad radica en que estas permiten registrar la mortalidad dentro de dichas etapas de desarrollo. Sin embargo, la edad no es siempre una medida fiable del estado biológico de los organismos (Begon *et al.*, 2006). Generalmente tiene más sentido biológico determinar las clases según criterios morfológicos y ontogenéticos, o sea, clases de estado o desarrollo (*e.g.* para las plantas podrían ser algunas o todas las etapas siguientes: semillas, plántulas, juveniles o pre-reproductores, adultos, adultos reproductores, adultos post-reproductores) (González-Oliva, 2010). Sin embargo, las clases etarias resultan ser útiles cuando se pretende seguir la supervivencia dentro de una clase de estado, como es objetivo en el presente estudio.

La salida más común de este método es la construcción de curvas de supervivencia (l_x) y mortalidad etario-específica (q_x) (Begon *et al.*, 2006; Smith y Smith, 2012). Las curvas de supervivencia se pueden utilizar para describir la estrategia general del ciclo de vida de la especie, basado en las curvas de supervivencia teóricas según Smith y Smith (2012). Para la mayoría de las plantas las curvas de mortalidad asumen diferentes patrones, dependiendo en gran medida si la planta es anual o perenne y cómo se exprese la estructura de edades (Begon *et al.*, 2006).

En la demografía de las plantas las tablas de vida pueden representar un desafío, debido a la amplia gama de ciclos de vida y formas generacionales que pueden presentar. Dado que pueden existir especies perennes muy longevas o fuertemente estacionales (e.g. anuales, bienales). Además, pueden presentar estructuras o etapas vitales dormantes (i.e. semillas, bulbos, tubérculos, rizomas) (Begon *et al.*, 2006). Sin embargo, las tablas de vida resultan ser útiles para analizar: (i) mortalidad y supervivencia de plántulas, (ii) la dinámica poblacional de plantas perennes marcadas desde plántulas, y (iii) el ciclo de vida de plantas anuales (González-Oliva, 2010; Smith y Smith, 2012). Los resultados obtenidos de la construcción de las tablas de vida al ser analizados en conjunto con información ecológica permiten encontrar y analizar las causas que dan origen a los fenómenos demográficos que se registran mediante las tablas (Smith y Smith, 2012).

2.3.2 Estructura poblacional

La edad es el fenómeno que se asocia mayormente con la predictibilidad de cambios en las etapas vitales del ciclo de vida (Caswell, 2009). La estructura de edades se asume como el número o proporción de individuos en diferentes clases etarias o de desarrollo ontogenético (Smith y Smith, 2012). Las proporciones relativas de cada grupo etario pueden definir cuán rápido crece o decrece una población, si se tiene en cuenta que la reproducción está restringida a ciertas clases etarias y la mortalidad es más prominente en otras (*op.*

cit.). La estructura etaria de una población es un producto de los patrones etario-específicos de mortalidad y reproducción (Godínez-Alvarez *et al.*, 2008).

Se han utilizado varias aproximaciones para determinar la edad de las plantas, como el diámetro del tronco y el conteo de los anillos de crecimiento para los árboles leñosos (Begon *et al.*, 2006). Para las especies herbáceas se complica aún más, por lo que el método más utilizado es marcarlas en la etapa de plántulas y monitorearlas hasta la adultez. Todas estas aproximaciones presentan limitaciones debido a la gran plasticidad inherente a las plantas (Smith y Smith, 2012). Ante esta problemática es más conveniente agruparlas en clases "estado" (Harper y White, 1974), las cuales deben ser fácilmente reconocibles en el campo y tener un significado ecológico (González-Oliva, 2010).

Un criterio ampliamente utilizado para el establecimiento de clases ecológicas es la conjunción del criterio reproductor con algún criterio morfológico. El método más utilizado en este sentido es el desarrollado por Gatsuk *et al.* (1980), donde reconocen tres etapas fundamentales en el ciclo de vida de las plantas. Este método sigue el criterio reproductor, estableciendo las clases: pre-reproductor, reproductor y post-reproductor; más un período latente. Ellos subdividen estas etapas en diez estados de vida siguiendo criterios morfológicos, anatómicos, fisiológicos o ecológicos. Aunque estos resultados devienen del estudio de 100 especies de plantas, con frecuencia en la práctica solo algunos de estos estados están presentes o pueden ser identificados y cuantificados (González-Oliva, 2010). La utilización de estos criterios morfológicos y ontogenéticos para determinar la estructura de la población y estudiar su dinámica son la base de los estudios de demografía basada en clases de estado (Caswell, 2009).

Aun cuando se siguen los criterios de Gatsuk *et al.* (1980), las categorías o clases que se designarán para los individuos de la población o poblaciones en estudio, dependen del conocimiento de la historia de vida de la especie y de los objetivos del investigador. Entre las variables morfológicas más comunes para conformar las categorías etarias, se encuentra la altura total de los individuos, tómese como tal la suma de la longitud de cada tallo, para especies leñosas (Pascarella *et al.*, 2007). En el caso de los cactos se puede utilizar la suma de la longitud de cada columna (Esparza-Olguín *et al.*, 2005; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007). Estas alturas que se pueden combinar con el diámetro de la columna principal (Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 2004; Godínez-Alvarez *et al.*, 2008) o la cantidad de estructuras vegetativas (Kolehmainen y Mutikainen, 2007). Otra variable morfológica es el volumen relativo estimado que representa la forma del individuo (Godínez-Alvarez *et al.*, 2008).

La presencia de estructuras reproductoras es el principal criterio para la diferenciación de edad reproductiva (*op. cit.*). El censo es el método ideal empleado para obtener los datos de estas variables. Sin embargo, teniendo en cuenta que no siempre es posible realizar el conteo de la totalidad de los individuos, la segunda mejor opción es el muestreo (Elzinga *et al.*, 1998). Cuánto tiempo permanezcan los individuos en una categoría o grupo, dependerá grandemente de la historia natural de especie (Smith y Smith, 2012). Estas variables suelen ser presentadas generalmente como proporciones o porcientos (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 2004; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007), o también mediante sus medias, abundancias y/o frecuencias relativas (Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Godínez-Alvarez *et al.*, 2008).

La determinación de la estructura poblacional es el primer paso en todo estudio de demografía. La composición de cada clase de estado y los cambios que estas sufren en el tiempo, permiten entender la influencia de estas clases de estado sobre la dinámica de la población (Kolehmainen y Mutikainen, 2007) (i.e. natalidad, supervivencia, mortalidad, fecundidad (Harper y White, 1974)). Los estudios basados en el número total de individuos y su destino en el tiempo son útiles en el registro de nacimientos y muertes (Begon *et al.*, 2006) y concentrarse en la estructura poblacional es una solución viable ante las limitaciones logísticas, de esfuerzo y tiempo que imponen otros métodos (Godínez-Alvarez *et al.*, 2008). Mediante la comprensión de la estructura poblacional se pueden hacer inferencias sobre varios elementos relevantes de la historia natural de la población. Estos elementos pueden ser la calidad del hábitat (Kolehmainen y Mutikainen, 2007), las fases más vulnerables en el ciclo de vida de la especie (Clark-Tapia *et al.*, 2005), causas de la rareza de algunas especies (Esparza-Olguín *et al.*, 2005), la influencia de la estocasticidad ambiental sobre la capacidad de adaptación de la población (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 2004) y muy especialmente sobre la viabilidad de la población o poblaciones en estudio (Oostermeijer *et al.*, 2003; Godínez-Alvarez *et al.*, 2008).

Los datos que se obtienen del monitoreo de la estructura poblacional, en la mayoría de los casos, permiten la obtención de una línea base sobre el estado de las poblaciones, a tener en cuenta en planes y objetivos de manejo (Oostermeijer *et al.*, 2003). Estos estudios son de vital importancia puesto que proveen de las herramientas necesarias para evaluar el estado actual de las poblaciones, detectar las etapas más vulnerables e importantes en su ciclo de vida de las especies (Esparza-Olguín *et al.*, 2005), y resaltar su relevancia en el manejo y conservación de especies amenazadas (Kolehmainen y Mutikainen, 2007). Sin embargo, no se encontró en la literatura ningún estudio que analizara las variaciones temporales a largo plazo de la estructura de una población.

2.3.3 Análisis de Viabilidad Poblacional (PVAs)

Según Morris y Doak (2002), los métodos de análisis de viabilidad poblacional (*PVAs* por sus siglas en inglés) comprenden un grupo de métodos cuantitativos, diseñados para predecir el posible estado futuro de una población o grupo de ellas. Estos métodos han sido ampliamente utilizados para predecir riesgos de extinción de especies amenazadas y para proponer acciones de conservación de las mismas (Menges, 1990; Morris *et al.*, 1999). Los PVAs representan esfuerzos cuantitativos para analizar la salud de las poblaciones y los factores que la influencian (Morris *et al.*, 1999).

Uno de los métodos más útiles, cuando la información sobre la población o poblaciones se limita a conteos del tamaño poblacional, es el desarrollado por Dennis *et al.* (1991). Morris y Doak (2002) plantean varios usos y aplicaciones esenciales en la conservación de poblaciones de especies amenazadas. Entre estos podemos resaltar: estimar el riesgo de extinción de una población, comparar el riesgo relativo para dos o más poblaciones, analizar y sintetizar datos de monitoreo, identificar etapas del ciclo de vida o procesos demográficos como objetivos de manejo, determinar cuán grande debe ser una reserva o área protegida para alcanzar el nivel deseado contra la extinción, determinar cuántos individuos liberar o plantar para establecer una nueva población y establecer límites en la cosecha o extracción de individuos de una población para que sean compatibles con su existencia continua.

Los resultados obtenidos de la aplicación de estos métodos deben ser vistos como acercamientos tentativos al riesgo real de las poblaciones, pues se basan típicamente en información limitada. Según Morris *et al.* (1999) las decisiones de conservación, se deben basar más en lo que se conoce que en predicciones del destino de la población. Sin embargo, este planteamiento limita la utilidad de realizar un modelo de PVA, si finalmente nos basamos únicamente en lo que sabemos de una población. Es por ello que consideramos que, las decisiones de conservación deberían tener en cuenta ambos elementos. Aprovechar la objetividad de un método cuantitativo que permita predecir el destino de una población y además tener en cuenta el análisis los conocimientos de la ecología de la especie.

Los tipos de datos más frecuentes en trabajos de conservación, y por tanto más utilizados en la predicción de probabilidades de extinción, se pueden clasificar en tres grupos: datos de presencia y ausencia, conteos de individuos en una o más etapas de vida, para una o varias poblaciones, y datos demográficos (Morris *et al.*, 1999). A partir de estos grupos de datos los PVAs se pueden clasificar tres tipos: basados en conteos para una población con un mínimo de diez censos, multi-sitios cuando se tienen conteos de varias

poblaciones; y demográficos (Morris y Doak, 2002). La opción de utilizar uno u otro de los diferentes modelos de PVAs debe ser determinado primariamente por el tipo de dato disponible.

Los modelos basados en conteos requieren de datos de al menos diez años (Morris *et al.*, 1999). El requerimiento de tantos años de muestreo es la principal desventaja del método. Esta información, por muy simples que sea, no siempre están disponibles tantos años de conteos. Otra desventaja radica en que el método trata a todos los individuos como si aportaran de igual manera a la viabilidad de la población (Morris y Doak, 2002), pero algunas etapas en el ciclo de vida tienen aportes de diferente magnitud a la supervivencia de la población (e.g. las semillas, plántulas e individuos en fase vegetativa o en fase reproductora, tendrán una influencia diferente en la demografía de una población, y en su viabilidad) (Begon *et al.*, 2006).

Las principales ventajas de utilizar PVAs basados en conteos radica que se encuentran entre los más simples, pues permiten la utilización de varios conjuntos de datos: censos, conteo por subunidades (e.g. parcelas, transectos), clases etarias, de sexo, y otras (Morris y Doak, 2002). Como existe una mayor disponibilidad de datos de conteos de individuos, los PVAs basados en conteo son los más abundantes en la literatura. El método consiste en la proyección a futuro de las posibles trayectorias de una población a partir conteos durante varios años del número de individuos, o tamaño poblacional (N) (Dennis *et al.*, 1991). O lo que es lo mismo, la distribución probable de N en el futuro a partir de las características del patrón de variación del mismo. Esta distribución del crecimiento de N en un ambiente estocástico es altamente sesgada, donde una pequeña parte de las realizaciones proyecta N muy grandes y una gran parte de las realizaciones proyecta N pequeñas (Morris *et al.*, 1999). Esta distribución se asemeja a la distribución probabilística log-normal. Por lo tanto, si N presenta una distribución log-normal, el logaritmo natural de N resulta ser una distribución normal (*op. cit.*).

La variación temporal de la proyección está caracterizada por dos métricas fundamentales: μ, que describe cómo cambia en el tiempo la media de la distribución, y σ^2 que describe cuán rápido aumenta la varianza de la misma. Si $\mu<0$ la media de las proyecciones tiende a ser menor, esto significa una tendencia a la disminución de N. Por lo tanto, si μ es negativo la probabilidad de extinción será 1 y la extinción es segura (Morris *et al.*, 1999). No obstante, aunque μ sea positiva siempre es probable que cierto número de proyecciones alcancen un número mínimo de N, o umbral, por debajo del cual la población no es capaz de recuperarse (Morris y Doak, 2002). A mayor σ^2 mayor cantidad de proyecciones caerán por debajo del

umbral y más temprano en el tiempo alcanzarán dicho umbral. Es decir, la probabilidad de extinción de una población depende de la variabilidad del número de individuos, la cual está caracterizada por σ^2.

Por su parte, el umbral de extinción es necesario determinarlo de antemano. Depende tanto del conocimiento de la ecología de la especie como del criterio del investigador. La IUCN establece un criterio universal de 50 individuos como un umbral razonable (Rodrigues *et al.*, 2006), pero es recomendable que tenga un sentido ecológico basado en el conocimiento que se tenga de la historia de vida de las misma (Morris y Doak, 2002).

Con ayuda del modelo se pueden calcular otras variables poblacionales. Una de las más importantes es la tasa de crecimiento poblacional "λ". La misma está directamente relacionada a μ. Otra variable muy utilizada, por ser fácil de calcular, es el tiempo medio en que se alcanza el umbral de extinción, pero se debe tratar con cuidado porque tiende a sobreestimar el tiempo en que la mayoría de las proyecciones alcanzarán este umbral (Morris *et al.*, 1999). Este rasgo se remonta a la oblicuidad de la distribución probable de N, donde la mayor parte de las proyecciones tienen mayor probabilidad de caer por debajo del umbral en tiempos relativamente cortos, mientras que las pocas proyecciones que crecen rápidamente al principio les tomará mucho más tiempo para que lleguen a la larga secuencia de malos años necesarios para alcanzar el umbral (Morris *et al.*, 1999; Morris y Doak, 2002). Por esta razón la media está influenciada por valores extremos, años muy malos o muy buenos para el tamaño poblacional (*op. cit.*).

Una métrica más apropiada sería la mediana para el tiempo de extinción. Esta representa el tiempo en que exactamente la mitad de las trayectorias que la población pueda seguir, caerán por debajo del umbral (Morris y Doak, 2002). El riesgo de extinción final, o probabilidad de extinción, es la métrica que representa esencialmente la predicción de extinción a muy largo tiempo, por lo que es altamente sensible a las asunciones del método. Otro elemento a tener en cuenta es que mientras más adelante en el futuro se proyecte esta distribución probable de N, mayor es la incertidumbre. Por lo tanto, el cono de posibilidades se va abriendo a mayor cantidad de años en el futuro. Por eso las probabilidades de extinción en períodos de tiempo dados u horizontes con significación biológica o de manejo, son los métricos más útiles y robustos (Morris y Doak, 2002).

La función de distribución acumulativa (del inglés: *cumulative distribution function,* CDF) para el tiempo de extinción es probablemente el modo más útil de representar la información de las probabilidades de extinción. Esta curva contiene más información que ningún otro estadígrafo (Morris y Doak, 2002). La

CDF representa el total de trayectorias probables que alcanzan el umbral en cada momento, considerando las proyecciones que finalmente alcanzan el umbral. De la CDF se puede obtener la mediana como el tiempo en que la probabilidad de extinción alcanza el 50%, así como el tiempo en que se alcanzan otros eventos, como, por ejemplo, cuando se alcanza una probabilidad de extinción del 95% (Morris *et al.*, 1999).

Además, el modelo precisa del cumplimiento de ciertas asunciones. (i) Las métricas μ y σ^2 se mantienen constantes en el tiempo. (ii) No existe autocorrelación ambiental. Una autocorrelación positiva indica que a años de crecimiento poblacional le seguirán más años de crecimiento, mientras que a años de decrecimiento poblacional le seguirán más años de decrecimiento; años "buenos" y "malos", respectivamente. Una correlación negativa indica que a años malos le seguirán años buenos, y viceversa. Por lo tanto, una correlación positiva tiene aumentar el riesgo de extinción y una negativa a disminuirlo. (iii) No existencia de catástrofes ni bonanzas. Estos años serán aquellos en los que haya ocurrido un detrimento o aumento excesivo en N, respectivamente. Por otra parte, con datos de al menos diez años se obtiene una buena potencia del método (Morris *et al.*, 1999), pero aun así es recomendable tener en cuenta que seguramente se está subestimando el riesgo estimado (Morris y Doak, 2002). (iv) No hay error de observación (e.g. conteo deficiente, aumentar o disminuir las subunidades muestreadas de año en año, si no se puede realizar el censo, desestimar bancos de semillas, tubérculos, rizomas y otras etapas del ciclo de vida de algunas plantas con dormancia). Estos errores conllevan una estimación pesimista de la viabilidad de la población (Morris y Doak, 2002).

3 Materiales y Métodos

3.1 La especie y área de estudio

Melocactus guitartii es una cactácea endémica de la provincia de Sancti Spíritus. Los individuos de *M. guitartii* son *cacti* globosos y unicaules, con 10-12 costillas, nueve a diez espinas radiales y con una inflorescencia compacta y vistosa en la parte superior de la planta (León, 1934; Taylor, 1991). Las semillas de *M. guitartii* están contenidas en bayas claviformes. Dentro de los frutos se encuentran embebidas en abundante parénquima mucilaginoso (León, 1934), son abundantes y pequeñas, ampliamente ovales; de 1,1 ± 0,06 mm de largo y 0,9 ± 0,08 mm de ancho. La testa es de un color negro brillante y una constitución rugosa (Torres-Bilbao, 2014). El peso promedio de las semillas es de 0,412 ± 0,41 mg (*op. cit*). Esta especie crece sobre rocas efusivas medias y básicas, compuestas por lavas y lavabrechas de composición andesítica (Hernández *et al.*, 2005; Cepeda-García *et al.*, 2015). La zona presenta un régimen de lluvias con una media anual que oscila entre 1450 y 1470 mm (82% en la estación lluviosa). La media de las temperaturas anuales es de 23ºC, 27ºC en periodo lluvioso y 21ºC en periodo seco. La humedad relativa siempre se mantiene superior al 76%. (Cepeda-García *et al.*, 2015).

Melocactus guitartii actualmente se considera En Peligro Crítico, fundamentalmente debido a reducción del tamaño poblacional, reducción del área de ocupación y disminución de la calidad de su hábitat (González-Torres *et al.*, 2016). Las principales amenazas que enfrenta la especie son, el uso indiscriminado del fuego, el pastoreo de ganado y competencia con especies invasoras como *Dichrostachys cinerea* (L.) Wight & Arn. (Betancourt-Pérez *et al.*, 2015).

Hasta el momento se reconocen solo cinco poblaciones de *M. guitartii*: estas se ubican en las localidades de La Rana y Los Tramojos, en el municipio de Taguasco; Piedra Gorda (Reserva Florística Manejada), en el municipio de Fomento; Manaquitas, en el municipio Cabaiguán y Dagamal (Reserva Florística Manejada "Lebrije"), en el municipio de Jatibonico (Betancourt-Pérez *et al.*, 2015). Solo esta última población y la de Piedra Gorda, están asociadas al Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP). La Reserva Florística Manejada "Lebrije" cuenta con poco más de una década de trabajo en la conservación de la especie (Betancourt-Pérez *et al.*, 2015). Esta es la población más grande, y con mejor estado de conservación (Díaz y Barrios, 2015), probablemente como resultado de las acciones de conservación que tienen lugar sobre la misma. Por esta razón se escogió a la población de Dagamal para el presente estudio.

3.2 Germinación

Para la evaluación de la germinación de *Melocactus guitartii*, se colectaron 20 frutos. La mitad de estos frutos se guardaron en sobres de papel y se dejaron secar naturalmente; estos demoraron tres meses en secar. El resto de los frutos se colectaron luego de estos tres meses para garantizar que todas las semillas fueran sembradas al unísono. Las semillas obtenidas de los frutos secos constituyen un tratamiento pre-germinativo (*i.e.* semillas secadas), pues podría ser una de las variantes naturales en que las semillas se preparan para germinar y ser dispersadas (Taylor, 1991). Se realizaron otros dos tratamientos pre-germinativos con el resto de los frutos, para los cuales las semillas se extrajeron de los frutos frescos y se vertieron en un contenedor de cristal con todo el mucílago. Una parte de estas semillas se sembró con mucílago, y al resto se les removió el mucílago con agua corriente. Las semillas lavadas se dejaron secar a temperatura ambiente.

Todas las semillas fueron sembradas en cepellones comerciales de poliuretano de 13 x 27 pocillos, utilizando para ello dos tipos de sustratos (sustrato del hábitat natural de la especie y suelo rojo fersialítico ferromagnesial con fragmentos de serpentinitas). Se utilizó un cepellón por tipo de sustrato y se sembraron 5 semillas por pocillo. Se sembraron tres réplicas de 50 semillas por tratamiento en cada tipo de sustrato.

Durante un pre muestreo se colocaron a germinar 100 semillas en cada tipo de sustrato en condiciones semiprotegidas que ocasionaron un aumento excesivo de la humedad. Como resultado todas las semillas sembradas en el sustrato proveniente del hábitat natural de la especie murieron.

A partir de este pre muestreo se decidió que los cepellones se expusieran lo más posible a las condiciones ambientales naturales. Las semillas se regaron con frasco lavador y una frecuencia diaria o en días alternos, para evitar la sobresaturación del sustrato. Se registró diariamente la germinación como la emisión de la radícula (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Faife-Cabrera y Toledo-Reina, 2007; Zamith *et al.*, 2013), lo cual fue factible porque la siembra fue superficial. Se asumió terminado el período de germinación en cada tratamiento luego de un mínimo de cinco días desde la última germinación ocurrida (Naranjo *et al.*, 2003).

Se calculó la capacidad de germinación o germinabilidad (CG), mediante curvas acumuladas de germinación (Naranjo *et al.*, 2003; Fernandes-Abud *et al.*, 2012; Ortiz *et al.*, 2014). Además, se determinó el tiempo en que se alcanza la mitad de la capacidad de germinación (T_{50}) (Naranjo *et al.*, 2003; Faife-Cabrera y Toledo-Reina, 2007; Fernandes-Abud *et al.*, 2012). Por último, se calculó el tiempo mínimo de imbibición (TMI), o el tiempo necesario para comiencen a germinar las semillas una vez hidratadas (Faife-Cabrera y Toledo-Reina, 2007; Larrea-Alcázar y López, 2008; Fernandes-Abud *et al.*, 2012). Para el análisis

estadístico de la capacidad de germinación se empleó una prueba de *Friedman* pues los datos incumplían las asunciones para un ANOVA bifactorial. Se realizaron pruebas *post hoc* basadas en la prueba de *Nemenyi*.

3.3 Curvas de supervivencia y mortalidad

Las tasas de supervivencia y mortalidad de los juveniles de *M. guitartii*, se obtuvieron mediante una tabla de vida dinámica, siguiendo el método propuesto por Smith y Smith (2012). La cohorte inicial fue de 306 semillas. Estas semillas se obtuvieron de diez frutos que se dejaron secar y se almacenaron durante cuatro meses. Las mismas se sembraron en un contenedor metálico (15 cm de diámetro y nueve cm de profundidad), simulando el ambiente natural de la especie (Fig. 1).

Fig. 1: Condiciones de crecimiento de plántulas de *M. guitartii* **A:** Simulación *ex situ* de las condiciones de vida de los juveniles, a los 6 meses de seguimiento. **B:** individuos juveniles en su ambiente natural.

Durante el período de germinación se protegió el experimento de la lluvia con una cubierta de nylon blanco impermeable, que permitiera el paso de la luz. Las semillas se regaron una vez cada uno a tres días, teniendo en cuenta la humedad del sustrato, para evitar la sobresaturación. Se tomó como final de la germinación un plazo mínimo de cinco días posterior al último evento de germinación.

Para la construcción de la tabla de vida se tomó como clase etaria inicial el número de semillas sembradas. Luego de terminada la germinación, se registró la cantidad de individuos vivos de la cohorte mensualmente durante un año, donde se asumió cada mes como clases etarias diferentes. Para el conteo se utilizó el contador de partículas electrónico del software ImageJ (Rasband, 2008) durante los tres primeros meses, el resto de los muestreos se realizó mediante conteo visual. Con los datos resultantes se construyó una tabla

de vida según la metodología declarada. Seis meses después de la culminación del experimento se realizó un conteo superficial de los individuos para comprobar si existían señales de alta mortalidad luego del primer año de vida.

3.4 Análisis a largo plazo de la estructura poblacional

El análisis de la estructura poblacional y su variación interanual se realizó con los datos de muestreos obtenidos por los técnicos de la Reserva Florística Manejada "Lebrije" de 2006 a 2016. El muestreo consistió en el conteo anual de todos los individuos ubicados en ocho afloramientos designados como colonias. Los individuos fueron divididos en categorías etarias de acuerdo a su estado de desarrollo ontogenético. Estas categorías fueron juvenil, pre-adulto y adulto. Dichas categorías se establecieron de acuerdo al estado de desarrollo del cefalio, siguiendo el criterio de Gatsuk *et al.* (1980). El periodo post-reproductivo es raro, por lo que fue desestimado. La estructura poblacional se analizó siguiendo los criterios de Smith y Smith (2012).

3.5 Análisis de Viabilidad Poblacional (PVA)

Los conteos de las colonias también fueron utilizados para analizar la viabilidad de la población y modelar su probabilidad de extinción. Para ello se utilizó el método de análisis de viabilidad poblacional (PVA) propuesto por Dennis *et al.* (1991), basado en conteos poblacionales. Se construyó un modelo basado en los conteos del tamaño total de la población. A partir del análisis de la variación a largo plazo de la estructura poblacional se decidió modelar solo con los conteos de los individuos adultos, y comparar ambos resultados. Para ambas modelaciones se siguió la metodología de Dennis *et al.* (1991), siguiendo las indicaciones de Morris *et al.* (1999)

Para la realización del análisis estadístico y la confección de las figuras y tablas se utilizó software libre RStudio v0.99 (RCoreTeam, 2016), complementado con el uso de hojas de cálculo de Microsoft Excel.

4 Resultados

4.1 Germinación

La germinabilidad (CG) de las semillas de *Melocactus guitartii* obtenida sobre serpentinita fue de 55% y sobre sustrato del hábitat natural de la especie, alcanzó un valor del 41%. La comparación estadística entre estos factores arrojó que existían diferencias significativas para un α=0.05 ($p_{Friedman}$=0,01431; $p_{Nemenyi}$=0,028) (Fig. 2). En cuanto a los tratamientos, germinó el 22% de las semillas sembradas con mucílago (M), el 24% de las semillas sembradas sin mucílago (L) y el 57% de las semillas secadas (S). Se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos L y M y entre los tratamientos S y M ($p_{Friedman}$=0,001752; $p_{Nemenyi}$=0,0379 y 0,0034 respectivamente), pero no se encontraron diferencias entre los tratamientos S y L (Fig. 3).

La tabla I resume los valores de las variables de germinación para el análisis del efecto combinado del sustrato y los tratamientos pregerminativos. En cuanto a los sustratos, se encontró que la mayor germinación siempre ocurrió sobre el sustrato de serpentinita. Respecto a los tratamientos pregerminativos, la mayor CG se logró con el tratamiento S de las semillas sembradas en serpentinita. Los menores rendimientos de germinabilidad se obtuvieron de los tratamientos M y L de las semillas sembradas sobre sustrato volcánico. Por otra parte, el análisis de la CG para el efecto combinado de los factores tratamiento y sustrato arrojó diferencias estadísticamente significativas entre las semillas del tratamiento S sembradas sobre serpentinita y las del tratamiento M sembradas en sustrato volcánico ($p_{Friedman}$=0,001791; $p_{Nemenyi}$=0.00088) (Fig 4).

Aunque ocurrió mayor germinación sobre el sustrato de serpentinita, se obtuvo menor tiempo mínimo de imbibición (TMI) y se alcanzó la mitad de la CG (T_{50}) en menos tiempo siempre sobre el sustrato del hábitat natural de la especie. El menor TMI se obtuvo con la combinación de semillas del tratamiento S y sembradas sobre sustrato del hábitat natural. Los TMI más altos fueron de 12 días, para las semillas de los tratamientos S y M, ambas sembradas sobre serpentinita (Fig. 5). El menor T_{50} se obtuvo con las semillas del tratamiento L y sembradas sobre sustrato del hábitat natural, y el mayor se obtuvo con las semillas del tratamiento L sembradas sobre serpentinita (Tabla I).

Tabla I: Resumen de los valores de las variables de germinación. SM: serpentinita+mucílago, SL: serpentinita+lavado, SS: serpentinita+secado, VM: volcánico+mucílago, VL: volcánico+lavado, VS: volcánico+secado. (a: diferencias estadísticas para α= 0.001).

Tratamientos	CG(%)	TMI(días)	T_{50}(días)
SM	38	12	17
SL	50	10	20
SS	76a	12	16
VM	16a	10	13
VL	15	10	12
VS	50	9	14

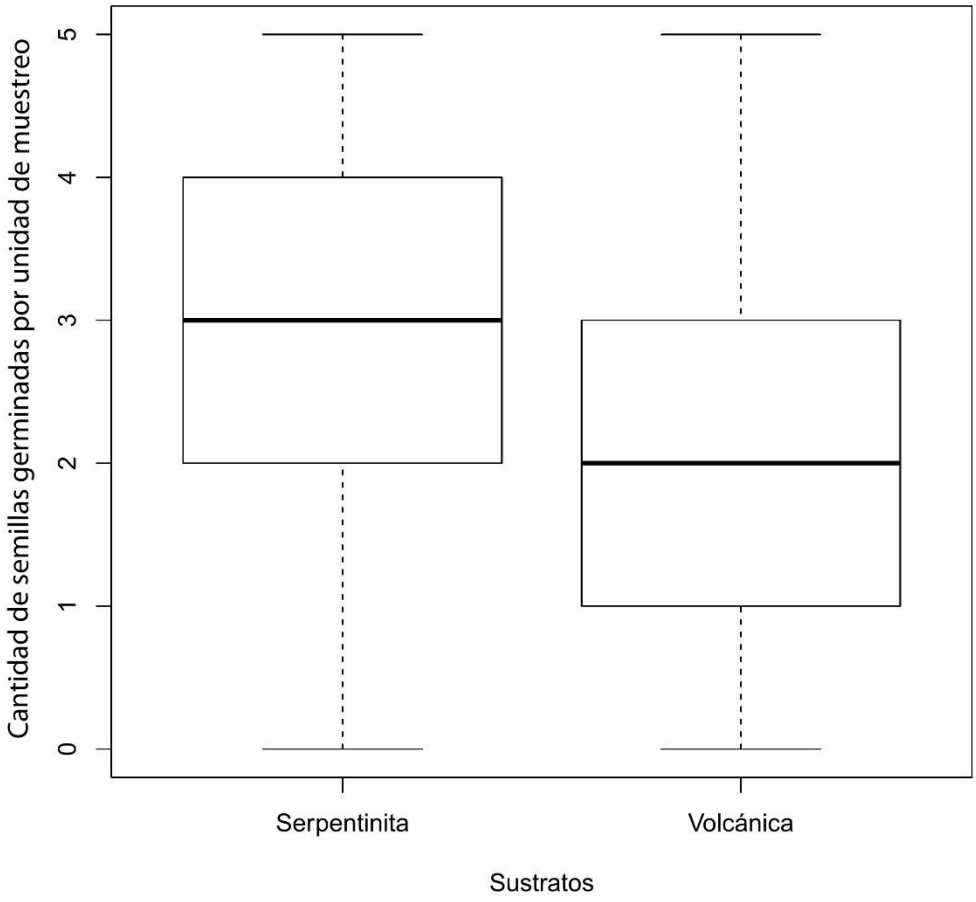


Fig. 2: Diferencias encontradas en cuanto al número de semillas germinadas por tipo de sustrato.

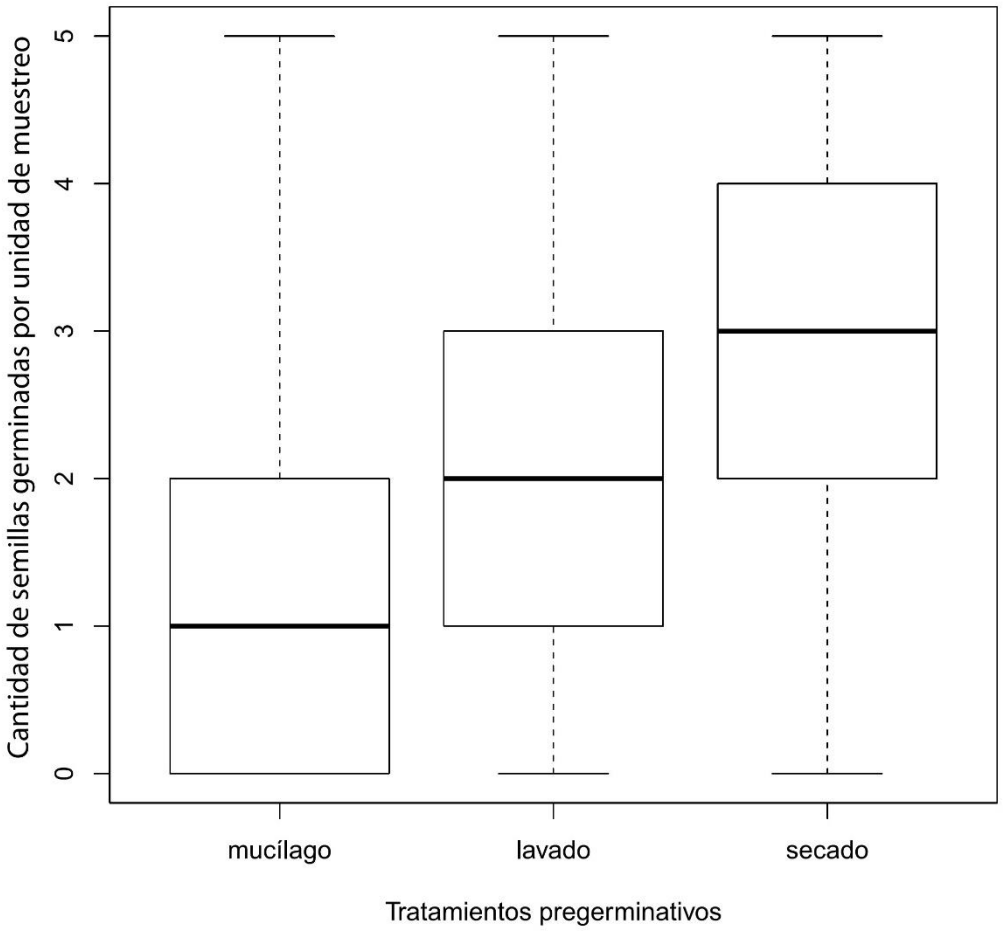


Fig. 3: Diferencias encontradas en cuanto al número de semillas germinadas por tipo de tratamiento pregerminativo.

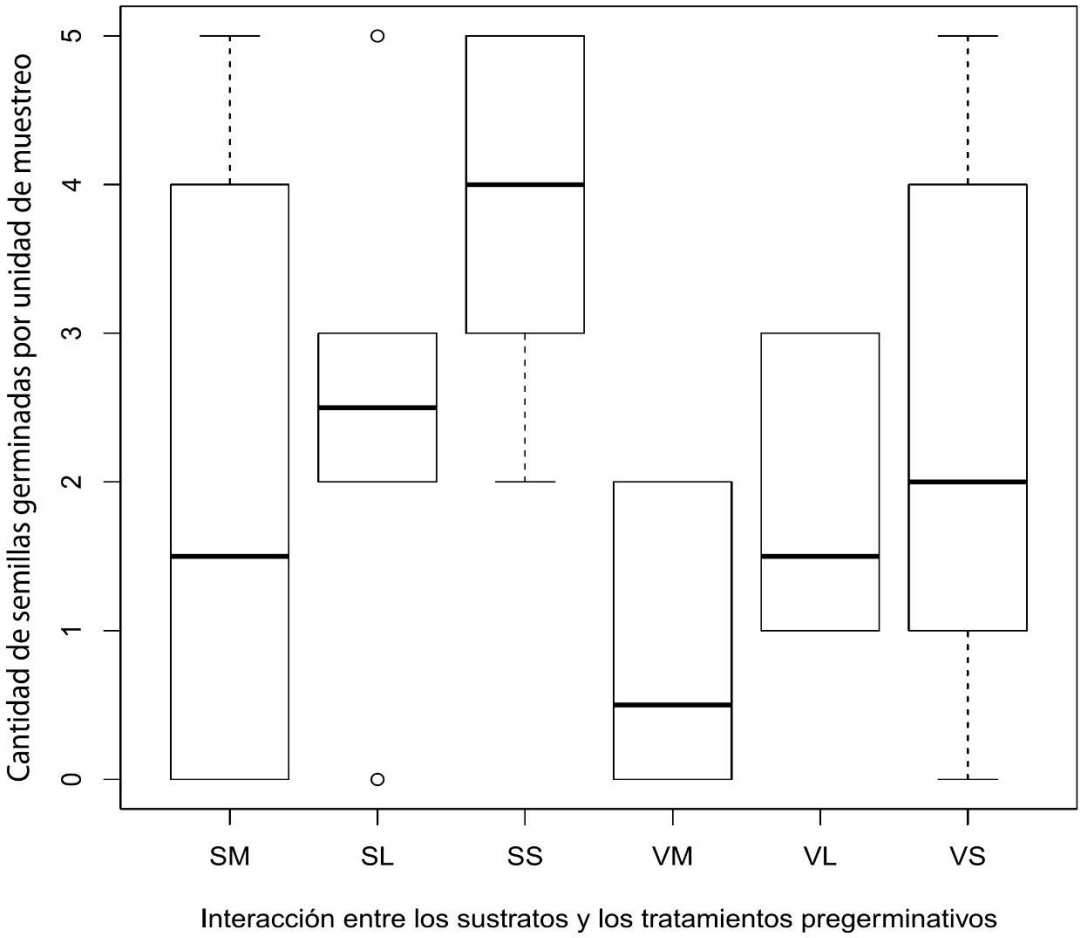


Fig. 4: Análisis estadístico de la interacción entre los sustratos y los tratamientos pregerminativos. SM: serpentinita+mucílago, SL: serpentinita+lavado, SSa: serpentinita+secado, VMa: volcánico+mucílago, VL: volcánico+lavado, VS: volcánico+secado. (a: diferencias estadísticas para α= 0.05).

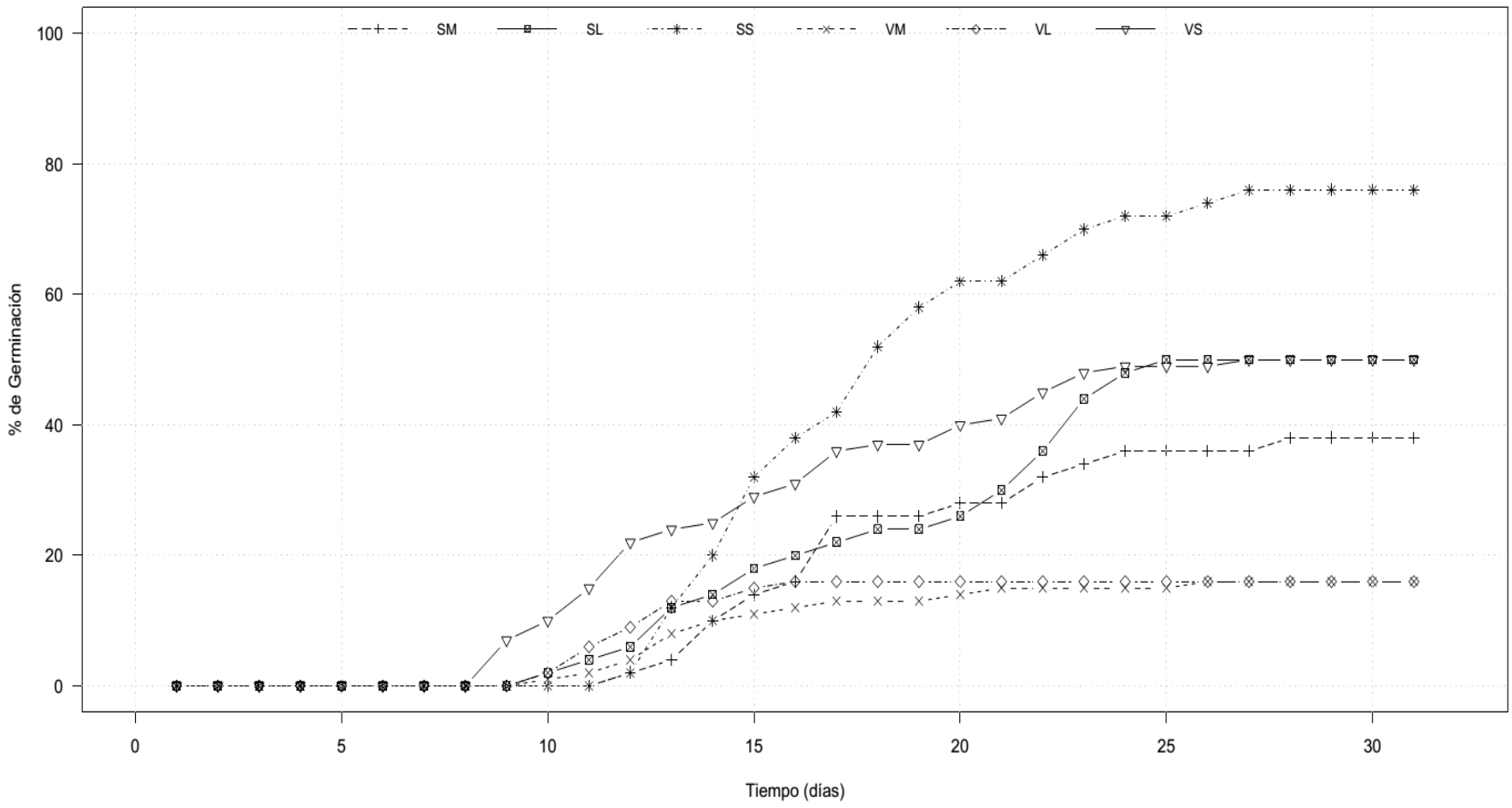


Fig. 5: Curvas de germinación, presentan los porcentajes acumulados diarios de germinación por combinación de tratamientos. SM: serpentinita+mucílago, SL: serpentinita+lavado, SS: serpentinita+secado, VM: volcánico+mucílago, VL: volcánico+lavado, VS: volcánico+secado.

4.2 Supervivencia y mortalidad

La tabla de vida evidencia que la germinación es la etapa de mínima supervivencia de la especie durante su primer año de vida. Luego de esta primera etapa la curva de supervivencia mantuvo tendencia decreciente, con una pendiente pequeña (tabla II). En el mes de mayo y julio ocurrieron picos de mortalidad que afectaron la supervivencia general de la cohorte (Fig. 6). Al final del experimento el 34% de la cohorte inicial logró sobrevivir, pero con una esperanza de vida de solo 15 días (tabla II).

Tabla II: Tabla de vida de una cohorte de plántulas de *Melocactus guitartii* obtenidas 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 (nx), Tasa de supervivencia (lx), Tasa de mortalidad (dx), Tasa de mortalidad etario-específica (qx), Tiempo de vida por categoría (Lx), Tiempo medio por vivir (Tx) y Esperanza de vida (ex).

Clases (x)	N_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x
Septiembre	306	1,000	0,359	0,359	0,820	5,879	5,879
Noviembre	196	0,641	0,069	0,107	0,606	5,059	7,898
Diciembre	175	0,572	0,007	0,011	0,569	4,453	7,786
Enero	173	0,565	0,029	0,052	0,551	3,884	6,870
Febrero	164	0,536	0,000	0,000	0,536	3,333	6,220
Marzo	164	0,536	0,020	0,037	0,526	2,797	5,220
Abril	158	0,516	0,020	0,038	0,507	2,271	4,399
Mayo	152	0,497	0,072	0,145	0,461	1,765	3,553
Junio	130	0,425	0,020	0,046	0,415	1,304	3,069
Julio	124	0,405	0,059	0,145	0,376	0,889	2,194
Agosto	106	0,346	0,007	0,019	0,343	0,513	1,481
Septiembre	104	0,340	0,000	0,000	0,170	0,170	0,500

4.3 Análisis a largo plazo de la estructura poblacional

La estructura poblacional evidenció un comportamiento oscilatorio, donde el tamaño poblacional (N) tuvo un mínimo de 2795 individuos en 2007 y un máximo de 4090 individuos en 2008. La categoría pre-adultos fue siempre la menos abundante, el número de individuos fue máximo en el 2007 (124) y mínimo en el 2014 (90). Se observó que las categorías juveniles y adultos, presentaron una variación del número de individuos que describe un patrón inverso de una con la otra (Fig. 7) Este patrón amortigua las oscilaciones del tamaño poblacional.

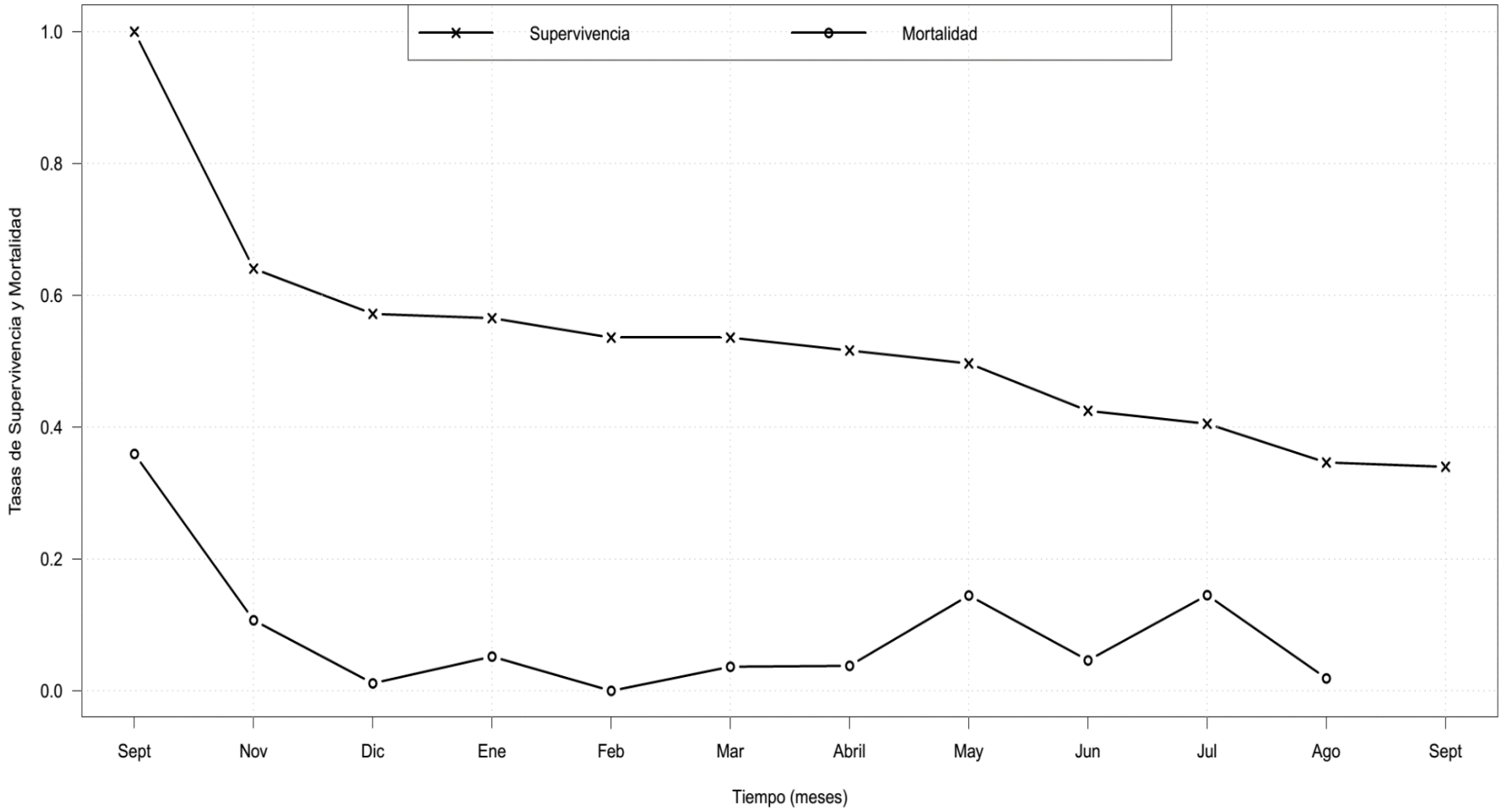


Fig. 6: Curvas de supervivencia y mortalidad de las plántulas de *M. guitartii* hasta el primer año de vida.

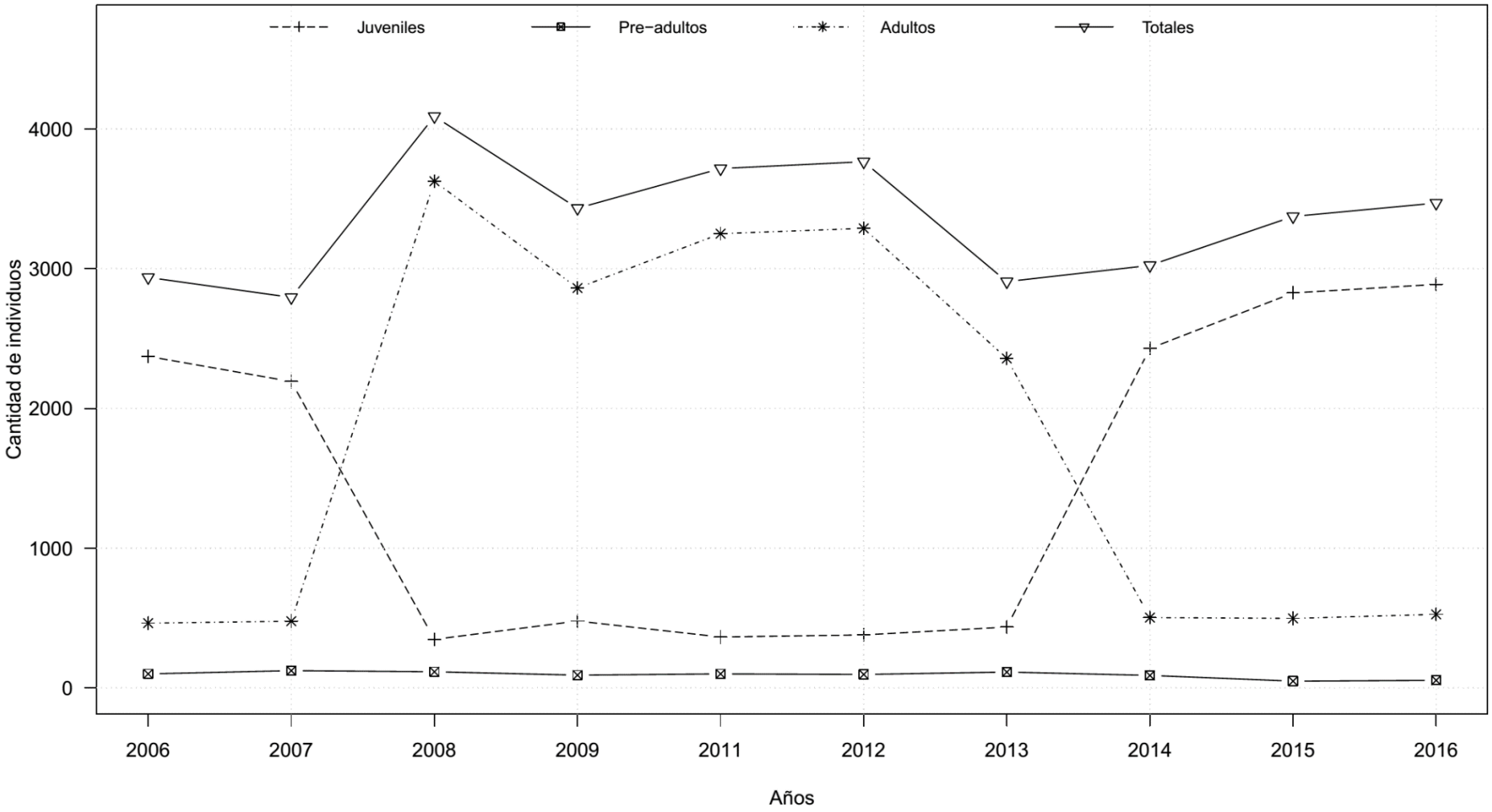


Fig. 7: Variación en la estructura de la población en cuanto al número de individuos totales y por categorías etarias.

4.4 Análisis de Viabilidad Poblacional (PVA)

El análisis de viabilidad basado en las estimaciones del tamaño poblacional mostró una probabilidad de extinción final (PE) de 0,46% y el análisis basado en los conteos de adultos, estimó un 80% de probabilidad de extinción (Tabla III). Para ambos sistemas de datos, los valores obtenidos de la tasa de crecimiento poblacional media ($\bar{\lambda}$) y de la razón de cambio de la media de la distribución de N (μ) son mayores que uno y cero, respectivamente. Sin embargo, se obtuvo una mayor variabilidad (σ^2) para modelo basado en los conteos de adultos (Tabla III).

El 50% de la probabilidad de extinción (mediana) se alcanza entre 40-45 años con el modelo de los conteos de adultos (Fig. 8), y en 370 años con las estimaciones del tamaño poblacional. Un resultado similar se obtuvo con el tiempo medio para la extinción, con el modelo del tamaño poblacional se mantiene un 95% de persistencia por, al menos, 150 años, lo cual disminuye considerablemente. Esta métrica en el modelo de datos basados en los conteos de los adultos se alcanza a los 5 años (Tabla III).

Tabla III: Resumen de los estadísticos que describen la viabilidad de la población estudiada obtenidos mediante la aplicación del modelo de Dennis *et al.* (1991) para la realización de un PVA.

Estadísticos	Población	Adultos
μ	0,0135	0,0127
σ^2	0,0331	0,8330
$\bar{\lambda}$	1,0305	1,5361
PE	0,0046	0,8726
Mediana (años)	370	45
TME (años)	432	311
95% de probabilidad de extinción (años)	945	>1000
95% de persistencia (años)	150	5

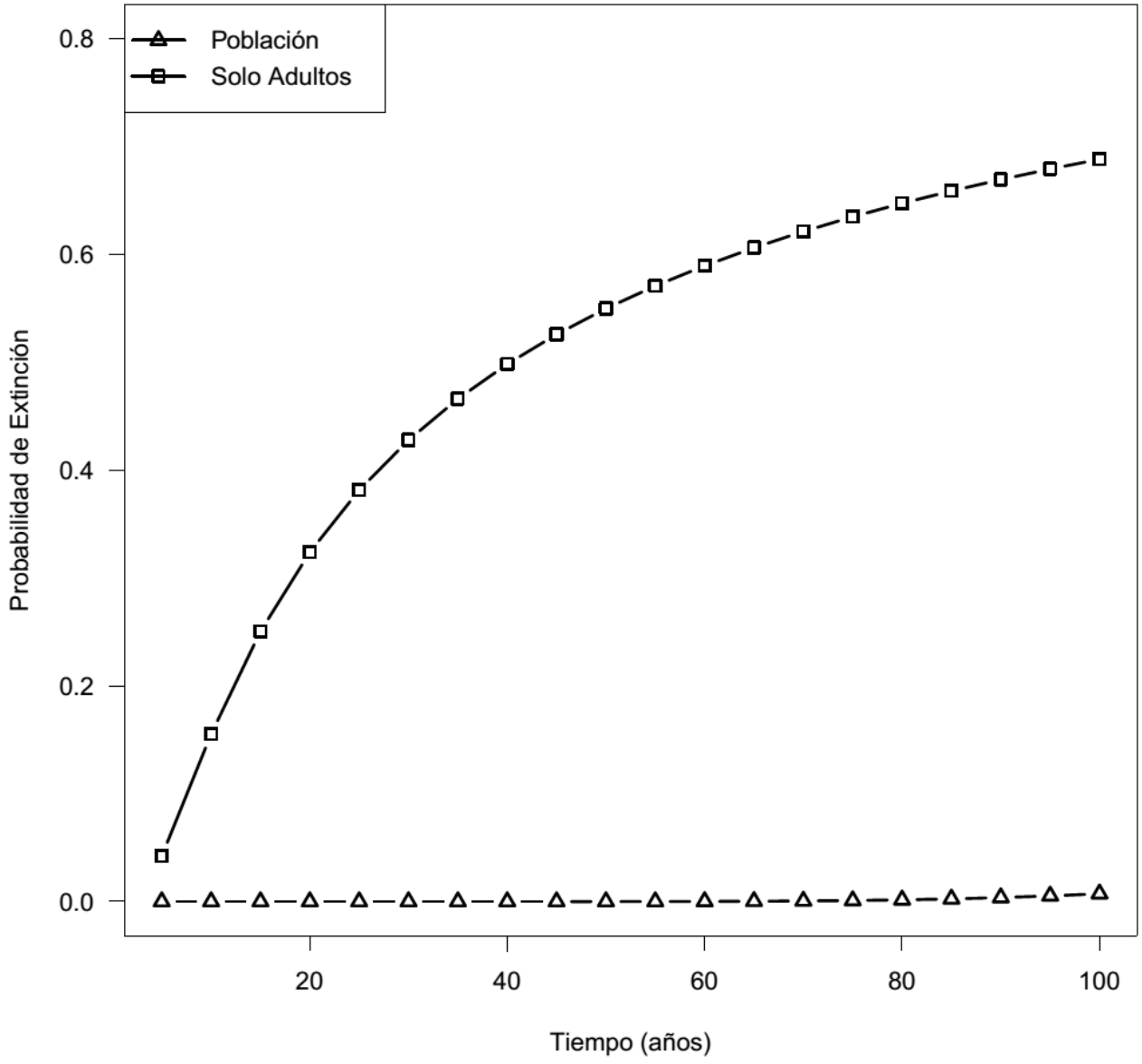


Fig. 8: Curva de la Función de distribución acumulada (CDF) de la probabilidad de extinción, obtenida a partir de los datos de muestreos del tamaño poblacional y los conteos de la clase reproductora (adultos) de la población.

5 Discusión

5.1 Germinación

Diferencias entre sustratos

El retardo que se encontró en el comienzo de la germinación y el elevado valor del T_{50} de las semillas de *M. guitartii* sobre el sustrato de serpentinitas puede estar relacionado con el estrés hídrico y la sequía fisiológica que produce este tipo de sustrato, debido a que presenta alto contenido de minerales. Este efecto fisiológico de las serpentinitas ha sido descrito por Brady *et al.* (2005). Además, se encuentra en concordancia con lo planteado por Hadas (1982) acerca de la reducción de la toma de agua por las semillas debido al desbalance osmótico entre semilla/suelo. El desequilibrio hídrico entre el sustrato y las semillas puede, por tanto, retardar el comienzo de la germinación y el T_{50}.

Por otra parte, según observaciones de campo el sustrato sobre el cual habita la especie parece presentar condiciones menos estresantes y más favorables para facilitar la absorción de agua por las semillas. *M. guitartii* vive en deposiciones de suelo vegetal, en oquedades del manto rocoso de origen volcánico. Este suelo, según se observó durante el experimento, parece tener mayor capacidad para retener agua, pues se observaron numerosas hepáticas coexistiendo con la especie. Además, en cada uno de las unidades experimentales con sustrato proveniente de la población de Dagamal, se observó emergencia de hepáticas al siguiente día de comenzar el riego. La presencia de este tipo de plantas puede ser indicador de buenas condiciones de humedad en el suelo. Ante estas condiciones, las semillas pueden ser capaces de absorber agua con mayor facilidad y, por lo tanto, disminuir el tiempo mínimo de imbibición y acelerar la germinación.

Lo anteriormente expuesto condiciona la germinabilidad (CG) obtenida, pues esta fue significativamente mayor sobre el sustrato de serpentinita. Estos resultados son consistentes con los encontrados por Bregman y Graven (1997), donde hallaron que el estrés hídrico incrementa la germinabilidad de algunas especies de cactáceas. De acuerdo con Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes (2000), la mayoría de las especies de cactáceas están adaptadas a zonas áridas y semiáridas, por tanto, se puede esperar que hayan desarrollado mecanismos de adaptación al estrés hídrico durante la germinación. La presencia de mayor disponibilidad de agua puede ser una situación a la que las cactáceas no estén bien adaptadas. En este caso particular pudo haber

condicionado que la CG fuera baja en el sustrato del hábitat natural, pero que las semillas comenzaran a germinar antes y con mayor velocidad (T_{50}).

Para explicar estos resultados contradictorios, se proponen dos hipótesis. Primero, se podría tomar en cuenta el criterio taxonómico de Taylor (1991), que considera que *M. guitartii* y *M. holguinensis* son la misma especie y forman parte de la sinonimia de *M. curvispinus*, el cual habita en una amplia variedad de suelos a través del continente (Hunt *et al.*, 2006). Aunque no es el criterio taxonómico seguido en esta tesis, el criterio de Taylor (1991) sugiere que las estas especies están cercanamente emparentadas. Lo que apoya el criterio de que la capacidad de habitar un rango amplio de suelos, puede ser un carácter proveniente de un ancestro común, en cuyo caso tiene sentido pensar que dicho carácter esté presente en las especies cubanas. Es posible que este ancestro común, al colonizar nuestra isla, se estableciera en dos hábitats diferentes, dando lugar a las poblaciones de *M. holguinensis* en las serpentinitas de Holguín; y a las de *M. guitartii* en lavabrechas andesíticas en Sancti Spíritus. Según Macel *et al.* (2006), las características bióticas y abióticas de los suelos pueden ser agentes selectores naturales, por lo que estas especies pueden haber comenzado su proceso de especiación al colonizar ambientes diferentes. No obstante, es probable que *M. guitartii* mantenga la capacidad de colonizar un amplio rango de suelos áridos, como un carácter ancestral conservado.

Una segunda hipótesis puede basarse en los factores bióticos del suelo, dado que los experimentos se realizaron con sustratos naturales. Faife-Cabrera y Toledo-Reina (2007) realizaron el primer estudio de germinación de semillas de *M. guitartii, y* obtuvieron una CG superior a la encontrada en este estudio. Esto puede deberse a que estos autores utilizaron un sustrato inerme de zeolita, por lo que los componentes vivos del suelo fueron obviados. Una mayor retención de humedad en el suelo puede facilitar el desarrollo de especies fúngicas capaces de depredar las semillas. La presencia de estos hongos en el presente estudio es más probable en el sustrato natural de la especie. Esto se debe a que el sustrato de serpentinitas se colectó de una localidad donde no habita ninguna especie de *Melocactus*, por lo tanto, la afinidad planta (semilla)-patógeno es de esperar que sea muy baja.

Los resultados del pre-muestreo de germinación realizado apoyan esta posibilidad, pues un grupo de semillas se colocaron a germinar sobre el sustrato natural de la especie y otro sobre serpentinitas en una cámara de germinación artesanal. Todas las semillas sembradas sobre el sustrato obtenido sobre lavabrechas murieron, lo que se evidenció al encontrarse las testas abiertas sin presencia de plántulas. Contrariamente, muchas de las semillas sembradas sobre serpentinita sí lograron germinar. Como ambos lotes de semillas se

sometieron a las mismas condiciones de humedad, es factible suponer que la causa de la germinación nula de las semillas sobre el sustrato del hábitat natural radicó en las características del mismo, donde el rol de la microbiota no se puede descartar. Menos aún si se tiene en cuenta que, durante la realización de los experimentos de germinación se observó la formación de micelios solo en las unidades experimentales donde se utilizó el sustrato proveniente del hábitat natural de la especie.

Diferencias entre tratamientos

Las diferencias encontradas en la germinación entre las semillas con el tratamiento 'secadas' (S) y las semillas con los tratamientos 'con mucílago' (M) y 'sin mucílago' (L), puede explicarse por la diferencia de edad fisiológica de las mismas. Estos resultados coinciden con los de Faife-Cabrera y Toledo-Reina (2007), donde las semillas de mayor edad presentan mayor germinabilidad y velocidad de germinación (T_{50}), y requieren menos tiempo para comenzar a germinar. Estos autores proponen como principal elemento que explica sus resultados a las diferencias de temperatura, debido a que se realizaron en meses diferentes. Sin embargo, los experimentos del presente estudio se realizaron al mismo tiempo, por lo que las condiciones de temperaturas y de luminosidad fueron las mismas, pero la edad de las semillas es considerablemente diferente. Esta diferencia de edad se debe a que el proceso de secado de las semillas dentro de los frutos tomó cerca de tres meses, mientras que las semillas sembradas con los tratamientos M y L eran frescas, y por lo tanto mucho más jóvenes.

Las semillas con los tratamientos M y L tenían la misma edad fisiológica. Es posible que dichas semillas pudieran haber presentado algún tipo de dormancia morfológica. Esta dormancia pudiera ser la presencia de un embrión ligeramente inmaduro, según Baskin y Baskin (2014). Esta última característica fue confirmada en el caso de *M. guitartii* por Torres-Bilbao (2014). De existir esta dormancia, la misma podría romperse al permanecer las semillas un mayor tiempo dentro del fruto. Esto está en concordancia con las notas de Taylor (1991), que plantea que las semillas de los *Melocactus* suelen secarse parcialmente dentro de los frutos, y se vuelven pegajosas, lo cual puede deberse a una estrategia de dispersión por epizoocoría. De esta manera, como las semillas se dispersan con un embrión inmaduro, el embrión termina de desarrollarse en el lapso de tiempo necesario para que el fruto se seque y las semillas se dispersen y encuentran las condiciones favorables para la germinación.

Un mecanismo semejante ha sido fundamentado por Lasso y Barrientos (2014) para *M. curvispinus*. Según los resultados de estos autores, las semillas obtenidas de la pared del cuerpo de *Iguana iguana*, germinaban

mejor y más rápido, que las obtenidas del suelo y directamente de los frutos. Al parecer *M. guitartii* comparte esta adaptación, sin embargo, no se ha encontrado ningún dispersor natural para la especie. No obstante, se obtiene un resultado similar si las semillas se mantienen dentro del fruto hasta que este se seque, lo cual podría confirmar la presencia de dormancia morfológica.

Otro factor que puede influenciar las diferencias encontradas entre los tratamientos pregerminativos es la posibilidad de que el mucílago pudiese tener acción inhibitoria de la germinación. Los frutos de *M. guitartii*, son bayas carnosas con un parénquima con abundante agua y mucílago, con exocarpo fino que se vuelve parcialmente translúcido una vez el fruto comienza a secarse, a veces incluso sobre la planta madre. Estos frutos reúnen las características encontradas por Cota-Sánchez (2004) para la ocurrencia de viviparismo, fenómeno descrito por este autor en otras tribus de la familia. Sin embargo, este fenómeno no se ha reportado para ninguna especie del género *Melocactus*. Ante esta situación se considera que se podría estar en presencia de un mecanismo de inhibición química de la germinación mientras los frutos se encuentran sobre la planta madre. La fuente de este inhibidor podría encontrarse en los tejidos mucilaginosos del fruto. Una posibilidad semejante es sugerida para otras especies de cactáceas, por Naranjo *et al.* (2003). El efecto de este inhibidor, o inhibidores, podría ser mayor mientras el fruto está en formación y luego disminuir paulatinamente mientras el fruto es separado de la planta madre y se seca.

Los resultados de la presente tesis se contradicen con los de Bregman y Graven (1997), en cuanto a la función del mucílago en la germinación, y concuerdan con los resultados de Naranjo *et al.* (2003) y Barrios *et al.* (2015). Para estos últimos investigadores la presencia de mucílago en las semillas resultó ser un impedimento para la germinación. Sin embargo, se debe tener en cuenta que las semillas que se dejaron secar dentro del fruto, probablemente no eliminaron el mucílago. Esto sugiere que el efecto del secado del fruto disminuye la acción inhibitoria del mucílago posiblemente por desnaturalización de las sustancias inhibitorias. Durante este proceso, al evaporarse el agua, las inclusiones hidrofílicas que permanecen en los mucílagos incrementan su potencial osmótico. Esta puede ser la causa de que las semillas se vuelvan pegajosas. Además, las inclusiones hidrofílicas del mucílago que quedaron adheridas a las semillas, pudiesen potenciar la absorción de agua. Esta absorción favorecería la germinación, lo que concuerda con la afirmación de Bregman y Graven (1997).

5.2 Curvas de supervivencia y mortalidad. Tabla de vida

Los resultados obtenidos de la tabla de vida indican que la germinación es la etapa de mayor mortalidad para los individuos de *M. guitartii*. Las causas de la no germinación del 36% de las semillas pueden ser tanto la inviabilidad como la dormancia de estas. Sin embargo, basado en los criterios de Faife-Cabrera y Toledo-Reina (2007) y Torres-Bilbao (2014), la dormancia pudiera ser descartada teniendo en cuenta que las semillas sembradas tenían más de cuatro meses de edad. Estos autores declaran que, cierto tiempo de maduración post cosecha puede contribuir a eliminar la dormancia de las semillas de *M. guitartii.* Según los experimentos de germinación, este tiempo ronda alrededor de los tres meses y se puede asumir que la mortalidad durante la germinación fue representativa de semillas no viables. Esta asunción está apoyada por el hecho de que el porcentaje de semillas de la cohorte que no germinaron es inferior al 50% de inviabilidad de semillas, descrito por Torres-Bilbao (2014) para esta especie.

Al tercer mes, luego de la siembra, ocurrió una disminución de la supervivencia en un 10%. La mortalidad ocurrida en esta clase puede deberse a la vulnerabilidad de las plántulas recién nacidas. De acuerdo con Harper y White (1974), tienen mayor probabilidad de morir, aquellos individuos que no son capaces de desarrollar apropiadamente las estructuras necesarias para establecerse y crecer. Otros autores, como Esparza-Olguín *et al.* (2002), Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet (2004) y Godínez-Alvarez *et al.* (2008) han encontrado baja supervivencia de las plántulas en otras especies de cactáceas, lo cual sugiere que este fenómeno es común en la familia. Esta alta mortalidad en los primeros momentos de vida es compensada, en muchos cactos, mediante una alta producción de frutos y semillas (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Estas características son típicas de un estratega r, como parece ser el caso para *M. guitartii*, según Faife-Cabrera y Toledo-Reina (2007) y Díaz-Alvarez (2017). Esto se fundamenta en la alta fecundidad de la especie y adultos longevos, que una vez alcanzan madurez reproductiva se reproducen repetidamente. De acuerdo con Díaz-Alvarez (2017), la reproducción parece ser una etapa vital en la persistencia y demografía de las poblaciones de esta especie. Por otra parte, esta elevada fecundidad, unida a la alta autogamia descrita por Díaz-Alvarez (2017), puede acarrear altos niveles de homocigosis en los individuos de la especie. Este fenómeno también incrementaría la vulnerabilidad de los individuos y por ende también la mortalidad ante cambios en el ambiente.

Entre los cuatro y ocho meses de vida, la supervivencia disminuyó muy lentamente, coincidente con una tasa de mortalidad muy baja, cercana a 0,1%. Este resultado se debe a que los individuos de la cohorte no germinaron al mismo tiempo, y la germinación se prolongó por dos meses. Por esta razón, en una misma

clase había individuos con un mayor grado de desarrollo que otros. En la medida que los más desarrollados comenzaran a ganar tamaño, es lógico pensar que aquellos que germinaron más tarde estuvieran en desventaja en la competencia por recursos y espacio. Durante estos cuatro meses de mortalidad baja, ocurrió el mayor crecimiento de los individuos. Sin embargo, la tasa de mortalidad no apunta a una elevada mortalidad por denso-dependencia, asociada a la competencia, como esperaba Díaz-Alvarez (2017).

Aunque en mayo y julio ocurrieron picos de mortalidad, estos no disminuyeron la supervivencia en más de un 10% en cada caso, y después de cada evento la mortalidad al mes siguiente vuelve a tomar valores cercanos a cero. Esto hace pensar que la mortalidad ocurrida en mayo y junio fue resultado de condiciones adversas como excesivas lluvias, ocasionando la muerte de los individuos menos desarrollados hasta ese momento. Y sugiere que estos picos de mortalidad sí están vinculados a elementos de denso-dependencia, que no son predominantes en la población.

De acuerdo con Stachowicz (2001), ante cualquier alteración de las condiciones ambientales, como pueden ser la disminución del estrés ambiental o limitaciones de recursos, vivir en altas densidades dejaría de ser una ventaja. Por lo tanto, ante estos cambios en el ambiente, se esperaría un aumento sustancial en la competencia y picos de mortalidad denso-dependiente. Como todos los individuos que lograron sobrevivir al año tienen similar grado de desarrollo, la vida en altas densidades puede ser una ventaja, mientras las condiciones del ambiente no varíen drásticamente.

Los resultados obtenidos sugieren que la mortalidad de los juveniles durante el primer año de vida es predominantemente denso-independiente. Parece deberse mayormente a la germinación y a la vulnerabilidad de las plántulas recién germinadas ante condiciones hídricas estresantes, tal vez acentuado por una presumible alta homocigosis, como plantea Díaz-Alvarez (2017). El resto de los meses, hasta cerca del final del año, la escasa mortalidad pudo deberse a la adaptación que parece presentar la especie para coexistir en elevadas densidades. El crecimiento diferencial de los individuos, debido a que las semillas no germinaron al mismo tiempo, pudo haber acrecentado la competencia por recursos hacia el final del experimento. Esta puede ser la razón de la aparición de picos de mortalidad denso-dependiente. Ante la ocurrencia de condiciones ambientales adversas, los individuos con menor grado de desarrollo, probablemente murieron por estar en desventaja competitiva. Pero, observaciones seis meses luego de la terminación del experimento muestran, que los individuos siguen viviendo en altas densidades y la mortalidad parece ser pequeña, contrario a las expectativas de Díaz-Alvarez (2017). Probablemente la

mortalidad denso-dependiente siga el patrón de picos a intervalos discretos ante cambios abruptos en las condiciones del ambiente.

Por otra parte, la esperanza de vida obtenida no parece tener un verdadero significado ecológico, ello se debe a que el estudio se realizó solo con las plántulas. Por tanto, cabe esperar que el reclutamiento hacia categorías superiores cambie los elementos de la demografía que rigen la supervivencia de los individuos. Como consecuencia, la supervivencia de los individuos que sobrepasaron el año debe ser mucho mayor a la registrada en la tabla de vida.

5.3 Análisis a largo plazo de la estructura poblacional

El rasgo más significativo de la estructura de la población durante el periodo estudiado, es la presencia de oscilaciones extremas en dos de las categorías del ciclo de vida de la especie. Las grandes oscilaciones del número de individuos juveniles y adultos, contribuyen a moderar las oscilaciones del tamaño poblacional, porque presentan un patrón inverso. Estas oscilaciones extremas encontradas entre estas dos categorías presuponen un riesgo para la persistencia de la población. De acuerdo con Morris y Doak (2002), la ocurrencia de estas oscilaciones en el número de individuos de las etapas vitales del ciclo de vida, incrementan la probabilidad de extinción. El hecho de que el tamaño poblacional no presente oscilaciones más drásticas, proviene del efecto compensatorio del patrón inverso entre las categorías juveniles y adultos. Este patrón puede deberse al efecto de las acciones de manejo comenzadas en el 2005.

Gran parte del área donde habita la especie se liberó de la invasión de *D. cinerea* durante esa fecha. Según Díaz-Alvarez (2017), esto pudo haber liberado área de nicho potencial para la especie, fomentar el desarrollo de nuevos individuos y aumentar el reclutamiento hacia la categoría adultos dos años después. A partir del 2008 y hasta el 2013, los adultos fueron predominantes en la estructura poblacional. La mejoría en las condiciones del hábitat, pudo haber permitido que se alcanzaran condiciones óptimas para un desarrollo rápido de los juveniles. Esto pudo haber dado lugar a un reclutamiento acelerado que diera lugar al patrón inverso entre las categorías adultos y juveniles del 2008.

Dicho reclutamiento debió estar afectado por las condiciones de vida de la especie. En observaciones de campo se ha encontrado que los individuos habitan agregados y una gran proporción de los juveniles más pequeños crecen en la base de los adultos, incluso en ocasiones, en la de juveniles de mayor porte. Esto puede ser el resultado de interacciones de tipo positivo entre los individuos. En este caso pueden deberse a

que las aglomeraciones de cactos pueden retener suelo, y asegurar así mayor disponibilidad de micro hábitat para nuevas plántulas. Además, la morfología del sistema radicular de la especie puede disminuir la competencia intraespecífica. Las raíces de los individuos son superficiales y pueden extenderse por más de un metro. Por lo tanto, es posible que los individuos más grandes permitan una mayor retención del suelo y además utilicen los recursos más alejados del agregado de individuos. Siendo así, habría mayor disponibilidad de recursos para que las plántulas se establezcan cerca del conjunto de cactos.

El fenómeno anterior se corresponde con lo descrito en la literatura como facilitación, que según Verdú y Valiente-Banuet (2008) en el caso de las plantas, tiene un rol importante en el mantenimiento de comunidades xerófitas. Y según Stachowicz (2001), esta es una adaptación que reduce la susceptibilidad a depredadores, competidores o al estrés físico durante las etapas vulnerables de juveniles y plántulas. Sin embargo, cambios o alteraciones drásticas en las condiciones del ambiente, pueden provocar que esta relación positiva de coexistencia en altas densidades cambie a relaciones de competencia si algún recurso se vuelve muy escaso (*op. cit.*). El reclutamiento acelerado de los juveniles hacia la categoría adultos ocurrida en 2008 pudo haber agotado la capacidad de carga del ecosistema para sostener la población. Y provocado altos niveles de competencia intra-específica.

Esta situación pudo haber acrecentado la competencia intra-específica hasta un punto donde ocurriera un fenómeno de regulación demográfica por mortalidad denso-dependiente. Ante esta nueva situación los adultos tendrían ventaja sobre los juveniles por su nivel de desarrollo. Los juveniles presentan además otras desventajas. Díaz-Alvarez (2017) encontró señales de altos niveles de homocigosis, evidenciado en que la especie es fundamentalmente autógama y existe un flujo polínico deficiente. Según Traveset (2000) la baja viabiliadad de las semillas y la baja supervivencia de las plántulas pueden ser consecuencias de homocigosis, estas características están reflejadas en los resultados de germinación y de la tabla de vida del presente estudio. De acuerdo con Traveset (2000), los procesos que causan erosión en el genofondo de la población, pueden aumentar la mortalidad de los individuos. Si se tiene en cuenta, además, que el hábitat de la especie está fragmentado y su calidad afectada; los cambios en el ambiente pueden tener un efecto potenciado en la mortalidad de los individuos con menor variabilidad genética. Los elementos expuestos pudieron haber mantenido reducido el número de individuos juveniles, entre 2008 y 2013.

Un factor determinante en la explicación que expone Díaz-Alvarez (2017) es la disminución repentina del número de individuos adultos acompañado de un aumento sustancial del número de juveniles, entre 2013 y

2014. Este autor alega que, la mortalidad denso-dependiente de un gran número de individuos adultos, disminuyó la competencia intra-específica y promovió el aumento del número de juveniles. Sin embargo, este autor no tiene en cuenta que la categoría 'juveniles' incluye individuos de hasta 10-15 o más centímetros de diámetro, casi tanto o más grandes que los adultos. Por tanto, de ocurrir lo que este autor propone, las plántulas y juveniles más pequeños aún estarían en desventaja con los juveniles más grandes y los adultos supervivientes. Entonces no debería existir disminución considerable en la competencia intra-específica entre juveniles y adultos, contrario a lo propuesto por Díaz-Alvarez (2017).

Dado que los datos tomados en campo sugieren que la competencia intra-específica sí disminuyó, una posible explicación al fenómeno ocurrido sería que, como sugiere Díaz-Alvarez (2017), la causa de esa mortalidad denso-dependiente fue una infección fúngica que tuvo lugar en la población durante ese año. Esta infección pudo haber causado la muerte de una gran parte de los adultos y también de los juveniles, independientemente de su tamaño. Generando así la disminución en la competencia descrita por Díaz-Alvarez (2017), que unida a la alta capacidad reproductiva de la especie, promovió un aumento exponencial de los juveniles durante el 2015 y el 2016. Este aumento posiblemente fue capaz de compensar la mortalidad dependiente de densidad que sufrieron los juveniles.

Luego del gran evento de mortalidad del 2013-2014, el bajo reclutamiento pudo limitar que los adultos aumentaran en número, por lo que persistirían las condiciones para el establecimiento de un gran número de juveniles durante los tres años posteriores. Este argumento se puede justificar por la variedad de tamaños de los individuos comprendidos en la categoría juveniles, donde los más pequeños, según observaciones en el campo resultaron ser la mayor parte de esta categoría.

Sin embargo, el patrón obtenido puede resultar ser un ciclo natural, como supone Díaz-Alvarez (2017), y podría estar provocado por la tendencia de la especie a vivir en condiciones de elevadas densidades. Las altas densidades tienen como limitante que ante una perturbación del ambiente u otros eventos estocásticos se favorecería la aparición de competencia intra-específica puede devenir en una elevada mortalidad denso-dependiente. Y como el reclutamiento es limitado, entonces se darían las condiciones para que se establecieran un gran número de juveniles. En estas circunstancias la vida en grupo reportaría nuevamente una ventaja, estableciéndose nuevamente relaciones positivas. De esta forma se podrían dar naturalmente las oscilaciones extremas observadas en el número de individuos. Estas oscilaciones entre estas categorías

tienen además implicaciones negativas en la viabilidad de la población, como hemos argumentado antes, y requieren un estudio más detallo.

Por su parte, la categoría pre-adultos aparentemente se encuentra fuera de la dinámica descrita hasta el momento. Esto puede suceder porque el tiempo que los individuos permanecen dentro de esta categoría es muy pequeño. La estructura observada indica que, muy probablemente, existe un reclutamiento acelerado de los individuos pre-adultos a la categoría superior, en periodos menores de un año. Como afirma Díaz-Alvarez (2017), estos individuos han experimentado una fuerte competencia intra-específica, por lo que cuando arriban a esta categoría han alcanzado suficiente desarrollo, que les permite convertirse rápidamente en adultos fértiles. Como consecuencia, en la variación interanual, gran parte de los pre-adultos pasan a ser adultos, y parte de los juveniles de mayor desarrollo comienzan a formar el cefalio, para convertirse en pre-adultos. De ahí que la variación interanual de esta categoría sea estable, pero no es ajena a la dinámica de las otras categorías, pues es el punto intermedio entre las fases vegetativa y la reproductiva. Además, deberían tener igual probabilidad de morir que un adulto o un juvenil de mayor porte, producto de las condiciones ambientales estocásticas.

5.4 Análisis de viabilidad poblacional (PVA)

El análisis de la viabilidad según el modelo basado en los datos del tamaño poblacional (de ahora en adelante VN) resultó ser optimista. Esto se debe a que los datos del tamaño poblacional esconden la verdadera magnitud de las variaciones demográficas. Este es el resultado de la denso-dependencia encontrada en el análisis de las diferentes estructuras de esta población a lo largo del tiempo. Por lo tanto, según Morris y Doak (2002), la verdadera magnitud de la estocasticidad que actúa sobre la población no es correctamente analizada. La evidencia de tal afirmación radica en las diferencias encontradas entre el modelo VN y el modelo con los conteos de adultos (de ahora en adelante VA). La probabilidad de extinción final obtenida para del modelo VN fue muy inferior al modelo VA. Con este último se refleja más fielmente la variabilidad que existe dentro de la población, producto de la estocasticidad. Esto está causado porque las pronunciadas variaciones en el número de individuos no se pueden observar con claridad si solo se analiza el tamaño poblacional. Esto se debe a que el efecto del patrón inverso entre el número de adultos y juveniles amortigua la variabilidad real en la demografía de la población, lo que limita a su vez el análisis de su viabilidad.

Por otra parte, el método asume que todos los individuos de la población aportan de la misma forma a la viabilidad de la misma. Sin embargo, el modelo VN no tiene en cuenta que la probabilidad de supervivencia

de los individuos no es la misma, atendiendo a su edad, como hemos abordado anteriormente. Esta asunción es vital para el método, y su incumplimiento determina que el modelo VN arroje resultados tan optimistas. La variabilidad del número de individuos en el modelo VA, explica las diferencias encontradas en la medida de cambio de la varianza de las medias poblacionales proyectadas (σ^2). El valor de la misma fue inferior en el modelo VN, producto de la dinámica del patrón invertido descrito anteriormente. Este efecto se elimina en el modelo VA, por lo tanto, en este σ^2 es mayor. Esto se debe a que este modelo realiza una lectura más fiel de la variación del número de individuos de la población. Además, los datos del modelo VA cumplen con la asunción de igualdad de aporte a la viabilidad de la población. Estos elementos refuerzan la necesidad de dar mayor peso a los resultados del modelo VA. Según Díaz-Alvarez (2017), otro elemento positivo de este modelo es que se trabaja con el tamaño efectivo de la población.

Los resultados obtenidos con el modelo VA son más pesimistas. Díaz-Alvarez (2017) y Morris *et al.* (1999) coinciden en que se corre el riesgo de no impedir la extinción de poblaciones consideradas erróneamente fuera de peligro por modelos optimistas, por lo tanto, se le debe prestar más atención a los modelos pesimistas. El análisis del modelo VA muestra una probabilidad de extinción de 87,3%. El análisis de la curva acumulativa de distribución (CDF), indica que esta es exponencial y en alrededor de 100 años la población alcanza más del 60% de probabilidad de desaparecer. Otra diferencia importante radica en los valores de la mediana de la probabilidad de extinción, que también resultan marcadamente diferentes para ambos modelos. El modelo VA alcanza el 50% de la probabilidad de extinción (mediana) en solo 45 años, mientras que con el modelo VN se alcanza en 370 años. Con solo la diferencia de un año de muestreo al estudio de Díaz-Alvarez (2017), encontramos que la mediana para el tiempo de extinción disminuyó en 30 años para el modelo VN y en 20 años para el modelo VA. Si tomamos en cuenta que, de acuerdo con Díaz y Barrios (2015), esta es la población con mejor estado de conservación, es posible esperar que la probabilidad de extinción para el resto de las poblaciones sea considerablemente mayor. Teniendo en cuenta lo anteriormente planteado se hace necesario mantener el manejo y monitoreo sobre la población.

5.5 Implicaciones demográficas en la conservación de *M. guitartii*

Los resultados de la germinación y la tabla de vida demuestran que las etapas más vulnerables del ciclo de vida de la especie son la germinación y el primer mes de vida. Esto permite afirmar que esfuerzos de manejo encaminados al reforzamiento de las poblaciones con individuos obtenidos de manera *ex situ* pueden mejorar las probabilidades de supervivencia de las poblaciones de la especie. Otro elemento importante a tener en cuenta es que, dado que la especie parece ser un estratega r, resulta vital para la supervivencia de

la misma la protección de los individuos adultos. Una medida de gran impacto en la protección de la especie sería evitar la extracción de individuos adultos de las poblaciones naturales con fines comerciales.

Además, el análisis conjunto de la variación a largo plazo de la estructura poblacional y su viabilidad, muestran que existen procesos demográficos que afectan la dinámica del tamaño poblacional. Estos procesos a su vez reducen la capacidad de evaluar toda la magnitud de la estocasticidad sobre la población y nos dan una idea optimista de su probabilidad de extinción. Nuestros resultados confirman la necesidad de mantener el monitoreo sobre la población y el ejercicio de otras actividades encaminadas a garantizar un mejoramiento en las condiciones del hábitat para la especie. Además, este análisis expone señales de la presencia de fenómenos de estocasticidad genética influyendo en la dinámica poblacional (e.g. homocigosis), y que requieren un estudio más detallado. El resultado más relevante radica en que los procesos que regulan actualmente la dinámica del tamaño poblacional en la población más conservada de *M. guitartii*, provocan grandes oscilaciones en el número de individuos de la población; lo cual pone en peligro la supervivencia y viabilidad de la misma.

6 Conclusiones

1. Las semillas de *M. guitartii* germinan en mayor proporción sobre sustrato de serpentinita, pero requieren menos tiempo para comenzar a germinar y germinan más rápido en el sustrato natural de la especie.
2. Las semillas de *M. guitartii* parecen presentar dormancia morfológica, por la cual se hace necesario un tiempo de maduración post-cosecha de alrededor de tres meses y el mucílago presente en los frutos de la especie afecta la germinación de las semillas.
3. La alta mortalidad de las plántulas durante el primer año de vida es independiente de la densidad y la germinación de las semillas es el paso limitante.
4. La dinámica de la población de Dagamal, Sancti Spíritus, se caracteriza por un patrón inverso entre los juveniles y los adultos que parece ser el resultado de la competencia acentuada por la tendencia de la especie al gregarismo.
5. Las amplias variaciones en el número de individuos aumentan la probabilidad de extinción de la población. La elevada probabilidad de extinción reafirma el grado de amenaza de la especie y la necesidad de mantener acciones de manejo sobre la misma.

7 Recomendaciones

1. Continuar las acciones de manejo sobre la población y extender el monitoreo al resto de las poblaciones, para tener una imagen más clara de la dinámica poblacional.
2. Realizar estudios de la composición biótica y abiótica del sustrato del hábitat natural de la especie, con el objetivo de identificar posibles patógenos, facilitadores o inhibidores de la germinación.
3. Realizar estudios de la composición del mucílago del fruto de *M. guitartii*, con el objetivo de identificar posibles inhibidores de la germinación.
4. Realizar estudios matriciales y de viabilidad de poblaciones estructuradas para obtener una mejor idea del aporte de las categorías etarias a la viabilidad de la población.
5. Determinar la frecuencia real de homocigosis en las poblaciones de la especie, mediante estudios genéticos, para conocer su verdadero impacto en la supervivencia de la especie.

Referencias bibliográficas

Barrios, D., Flores, J., González-Torres, L. y Palmarola, A. (2015) The role of mucilage in the germination of *Leptocereus scopulophilus* (Cactaceae) seeds from Pan de Matanzas, Cuba. *Botany.* 93: 251-255.

Baskin, C. C. y Baskin, J. M. (2014) *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Second Edition: Academic Press.

Begon, M., Townsend, C. R. y Harper, J. L. (2006) *Ecology from Individuals to Ecosystems*. fourth. Victoria, Australia Blackwell Publishing, 738 pp.

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 espirituana. *Flora y Fauna.* 19: 17-20.

Brady, K. U., Kruckeberg, A. R. y Jr., H. D. B. (2005) Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 243-266.

Bregman, R. y Graven, P. (1997) Subcuticular secretion by cactus seeds improves germination by means of rapid uptake and distribution of water. *Annals of Botany.* 80: 525-531.

Brook, B. W., O'Grady, J. J., Chapman, A. P., Burgman, M. A., Akcaya, H. R. y Frankham, R. (2000) Predictive accurancy of population viability analysis in conservation biology. *NATURE.* 404.

Caswell, H. (2009) Stage, age and individual stochasticity in demography. *Oikos.* 118: 1763-1782.

Cepeda-García, O., García-Santiesteban, G., Conte-Pimienta, I., Soris-Viamonte, A. E., Paz-Guerra, A., Betancourt-Pérez, J., *et al.* (2015) Plan de Manejo: Reserva Florística Manejada "Lebrije". Sancti Spíritus: Misterio de la Agricultura, pp. 378.

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.

Cota-Sánchez, J. H. (2004) Vivipary in the Cactaceae: its taxonomic occurrence and biological significance. *Flora.* 199: 481-491.

Dennis, B., Munholland, P. L. y Scott, J. M. (1991) Estimation of Growth and Extinction Parameters for Endangered Species. *Ecological Monographs.* 61: 115-143.

Díaz-Alvarez, E. (2017) Biología reproductiva y demografía de *Melocactus guitartii* León (Cactaceae). En: *Departamento de Biología.* Santa Clara: Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas, pp. 77.

Díaz, E. y Barrios, D. (2015) *Melocactus guitartii*. *Bissea.* 9 (Número especial 4): 220-221.

Elfeel, A. A., Warrag, E. I. y Musnad, H. A. (2009) Effect of seed origen and soil type on germination and growth of Heglig tree (*Balantes aegyptiaca* (Del.) L. var. *aegyptiaca*). *J. Sc. Tech.* 10: 56-66.

Elzinga, C. L., Salzer, D. W. y W.Willoughby, J. (1998) *MEASURING & MONITORING Plant Populations*. EE.UU.: Bureau of Land Managment.

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.

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.

Faife-Cabrera, M. y Toledo-Reina, S. P. (2007) Viabilidad de semillas de Melocactus guitartii León conservadas por seis y doce meses. *Centro Agrícola.* 34: 47-50.

Fenner, M. (2000) *Seeds The Ecology of Regeneration in Plant Communities*: CABI Publishing

Fenner, M. y Thompson, K. (2005) *The Ecology of Seeds*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Fernandes-Abud, H., Roberto-Gonçalves, N., Pereira, M. d. S., Reis, R. d. G. E. y Bezerra, A. M. E. (2012) Germination and morphological characterization of the fruits, seeds, and seedlings of Pilosocereus gounellei. *Brazilian Journal of Botany.* 35: 11-16.

Fonseca-García, C., Coleman-Derr, D., Garrido, E., Visel, A., Tringe, S. G. y Partida-Martínez, L. P. (2016) The cacti microbiome: Interplay between habitat-filtering and host-specificity. *Frontiers in Microbiology.* 7: 1-16.

Font-Quer, P. (2001) Diccionario de Botánica. PENINSULA, pp. 1280.

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.

Godínez-Alvarez, H., Jiménez, M., Mendoza, M., Pérez, F., Roldán, P., Ríos-Casanova, L., *et al.* (2008) Densidad , estructura poblacional, reproducción y supervivencia de cuatro especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán, México. *Revista Mexicana De Biodiversidad.* 79: 393-403.

Goettsch, B., Hilton-Taylor, C., Cruz-Piñón, G., Duffy, J. P., Frances, A., Hernández, H. M., *et al.* (2015) High proportion of cactus species threatened. *Nature Plants.* 142: 1-7.

González-Oliva, L. (2010) Ecología poblacional y rasgos de historia de vida de la especie endémica *Amaranthus minimus* (Amaranthaceae): implicaciones para su conservación. En: *Facultad de Biolgía.* La Habana: Universidad de La Habana.

González-Torres, L. R., Palmarola, A., Gonzalez-Oliva, L., Becker, E. R., Testé, E. y Barrios, D. (2016) Lista roja de la flora de Cuba. Bissea 10 (número especial): 1-337.

Hadas, A. (1982) Seed-soil contact and germination. En: Khan, A. A. (ed.). *The physiology and biochemestry of seed development, dormacy and germination.* pp. 507-528. Amsterdam: Elsevier Biomedical Press.

Harper, J. L. y White, J. (1974) The demography of plants. *Annual review of Ecology and Systematics.* 5: 419-463.

Harper, J. L. (1977) *Population biology of plants*: Academic Press.

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. En: *Memorias del taller de conservación de cactus cubanos.* (Gonzalez-Torres, L. R. *et al.* , eds.). Jardín Botánico Nacional. Universidad de La Habana: Ed. Feijoo.

Hunt, D., Taylor, N. y Charles, G. (2006) The New Cactus Lexicon. England: dh Books.

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.

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.

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.

Lasso, E. y Barrientos, L. S. (2014) Epizoochory in dry forest Green iguana: an overlooked seed dispersal mechanism? *Colombia Forestal.* 18: 151-159.

León, H. (1934) El género Melocactus en Cuba. *Memorias de la Sociedad Cubana de Historia Natural.* 8: 201-208.

Lone, A. B., Takahashi, L., de-Faria, R. y Unemoto, L. K. (2007) Germination of *Melocactus bahiensis* (Cactaceae) in different substrates and temperatures. *Scientia Agraria, Curitiba.* 8: 365-369.

Lloyd, F. E. (1919) The origin and nature of the mucilage in the cacti and in certain other plants. *American Journal of Botany.* 6: 156-166.

Macel, M., Lawson, C. S., Mortimer, S. R., Šmilauerova, M., Bischoff, A., Crémieux, L., *et al.* (2006) Climate vs. soil factors in local adaptation of two common plant species. *Ecology.* 10.

Menges, E. (1990) Population Viability Analysis for an Endangered Plant. *Conservation Biology.* 4: 52-62.

Mészáros, Z. (1976) The Melocactus Species of Cuba. *Acta Botanica Academiae scientiarum hungaricae.* 22: 127-147.

Mihalte, L., Sestras, R. E. y Feszt, G. (2011) Methods to Improve seed germination of Cactaceae species. *Bulgarian Journal of Agricultural Science.* 17: 288-295.

Morris, W., Doak, D., Groom, M., Kareiva, P., Fieberg, J., Gerber, L., *et al.* (1999) *A practical handbook for population viability analysis*: The Nature Conservancy.

Morris, W. y Doak, D. (2002) *Quantitative Conservation Biology: Theory and practice for population biability analysis*. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer.

Naranjo, M. E., Rengifo, C. y Soriano, P. J. (2003) Effect of ingestion by bats and birds on seed germination of Stenocereus griceus and Subpilocereus repandus (Cactaceae). *Journal of Tropical Ecology.* 19: 19-25.

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.

Nobel, P. S., Cavelier, J. y Andrade, J. L. (1992) Mucilage in cacti: its apoplastic capacitance, associated solutes, and influence on tissue water relations. *Journal of Experimental Biology.* 43: 641-648.

Oldfield, S. (1997) *Cactus and Succulent Plants-Status Survey and Conservation Action Plan*. Cambridge, UK: IUCN/SSC.

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.

Pascarella, J. B., Aide, T. M. y Zimmerman, J. K. (2007) The Demography of Miconia prasina (Melastomataceae) During Secondary Succession in Puerto Rico1. *Biotropica.* 39: 54-61.

Prieto, C., Takegami, C. y Rivera, M. J. (2005) Estructura poblacional de Morpho sulkowskyi Kollar, 1850 (Lepidoptera: Nymphalidae) en un sector de la cordillera occidental, departamento del Cauca (Colombia). *Entomotropica.* 20: 15-22.

Rasband, W. (2008) ImageJ 1.34. USA: National Institute of Health.

RCoreTeam (2016) R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.

Resende, S. V., Lima-Brito, A. y Ferreira-de-Santana, J. R. (2010) Effect of substrate and rooting on acclimatization of *in vitro* propagated *Melocactus glaucescenns* Buining & Brederoo. *Revista Ceres, Viçosa.* 57: 803-809.

Rigerszki, Z., Delanoy, G., Ujréti, E. y Vilardebo, A. (2007) *Melocacti of Cuba*. Italy: Cactus & Co. Libri.

Rodrigues, A. S. L., Pilgrim, J. D., Lamoreux, J. F., Hoffmann, M. y Brooks, T. M. (2006) The value of the IUCN Red List for conservation. *TRENDS in Ecology and Evolution.* 21: 71-76.

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.

Sayed-El-Temsah, Y. y Joner, E. J. (2010) Impact of Fe and Ag Nanoparticles on seed germination and differences in bioavailability during exposure in aqueous suspension and soil. *Environmental Toxicology*. 42-49.

Smith, T. M. y Smith, R. L. (2012) *Elements of Ecology*. 8th Edition.

Stachowicz, J. J. (2001) Mutualism, facilitation and the structure of Ecological communities. *BioScience.* 51.

Stewart, E. G. (1919) Mucilage or slime formation in the cacti. *Bulletin of the Torrey Botanical Club.* 46: 157-166.

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*. En: *Carrera de Ingeniería Agronómica.* Cuba: Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas, pp. 30.

Traveset, A. (2000) Ecología reproductiva de plantas en condiciones de insularidad: Consecuencias ecológicas y evolutivas del aislamiento geográfico. En: *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional.* (Zamora, R. y Pugnaire, F. J., eds.). España: CSIC-AEET, pp. 269-289.

Verdú, M. y Valiente-Banuet, A. (2008) The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *American Naturalist.* 172: 751-760.

Yang, X., Baskin, C. C., Baskin, J. M., Zhang, W. y Huang, Z.-Y. (2012) Degradation of seed mucilage by soil microflora promotes early seedling growth of a desert sand dune plant. *Plant, Cell & Environment.* 35: 872-883.

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.