

***Tephrocactus aoracanthus* (Lem.) Lem. reproducción sexual y clonal en un cactus dominante del desierto hiperárido argentino**

***Tephrocactus aoracanthus* (Lem.) Lem. sexual and clonal reproduction in dominant cacti of the argentine hyper-arid desert**

Martín G. Almirón^{1*} and Eduardo Martínez Carretero^{1,2}

¹Universidad Nacional de San Juan

²Geobotánica y Fitogeografía-Centro Regional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas.
Buenos Aires, Argentina

*Corresponding author, e-mail: martinalmiron2000@hotmail.com

Received 4th, June 2013; Accepted 23th, September 2013

Resumen

Al comparar los resultados de los ensayos de enraizamiento de cladodios (controlando la radiación solar, la temperatura y el tipo de sustrato) con los resultados de los ensayos de germinación con diferentes condiciones de luz y temperatura, intentamos aumentar la información sobre el uso de los dos diferentes mecanismos de reproducción de *Tephrocactus aoracanthus* (Lem.) Lem (Opuntioideae; Cactaceae). Esta especie es ampliamente dominante en el desierto hiper-árido del Monte Central Argentino y al contrario que otros cactus, su distribución espacial es aleatoria respecto a posibles arbustos nodrizas y se encuentran muy agrupados intraespecíficamente en asociación con otros individuos, posiblemente como resultado de sus estrategias de propagación. La baja proporción de éxito en todos los tratamientos de germinación, añadido al exitoso enraizamiento de los cladodios, permiten predecir que esta especie se propaga principalmente por replicación agámica, aunque *T. aoracanthus* también genera una cantidad significativa de semillas que potencialmente podría germinar en condiciones más favorables, como año con alta humedad del suelo y temperaturas más bajas o lugares protegidos bajo la copa de arbustos.

Palabras clave: Enraizamiento; Germinación; Cactaceae; Argentina.

Abstract

By comparing the results of rooting cladodes trials (controlling solar radiation, temperature and type of substrate) with results of germination trials with different light and temperature conditions, we attempt to increase the information about the use of the two different reproductive mechanisms by *Tephrocactus aoracanthus* (Lem.) Lem (Opuntioideae; Cactaceae). This species is highly dominant in the hyper-arid desert of the Central Argentine Monte and unlike other cacti, their spatial distribution is random with respect to potential nurses shrubs and highly grouped in intraspecific association with others individuals, possibly like results of their propagation strategies. The low proportion of successful in all germination treatments, added to the successful rooting of cladodes, predict that this species is primarily spread for agamic replication, although *T. aoracanthus* too generates a significant amount of seeds that could potentially germinate on more favorable conditions, like years with high soil moisture and lower temperature or protected sites beneath the canopy of shrubs.

Keywords: Rooting; Germination; Cactaceae; Argentina.

Introducción

En condiciones ambientales extremas las plantas que se reproducen sexual y asexualmente poseen más probabilidad de colonizar ambientes respecto a las que sólo se reproducen de modo sexual (Eriksson, 1989; Mandujano *et al.*, 1998). Otros autores (Eriksson, 1985; Eckert, 2002) han destacado que en especies clonales en general, la reproducción agámica aporta más individuos y estabilidad a la población que la reproducción sexual, dependiendo de las condiciones ambientales (Mandujano *et al.*, 2007; Mandujano, 2007).

Ambos modos reproductivos ofrecen ventajas en respuesta a diferentes condiciones, en las que un tipo de reproducción suele prevalecer. La reproducción sexual permite dispersar la población a grandes distancias (mediante agentes externos), manteniendo al embrión protegido hasta que las condiciones sean propicias para el establecimiento. La posibilidad de que una sola planta produzca una alta proporción de semillas viables (Mandujano, 2007; Carrillo-Angeles *et al.*, 2011) y mantener el cruzamiento genético para evitar la depresión autogámica (Mandujano *et al.*, 1996) son también ventajas importantes de la reproducción sexual.

Las semillas de las cactáceas poseen en general dos tipos de dormancia: innata y forzada (Rojas-Aréchiga and Vazquez-Yanes, 2000). Y el comienzo de su germinación suele estar influenciado por señales ambientales como la luz (Benítez-Rodríguez *et al.*, 2004; Ortega Baes *et al.*, 2010) y la temperatura (Rojas-Aréchiga and Vazquez-Yanes, 2000).

La reproducción agámica en cambio, posibilita que ciertas estructuras formadas por tejidos maduros se independicen de la planta madre por separación física (Bobich and Nobel, 2001b). En ambientes extremos como en los desiertos cálidos de América, este tipo de mecanismo reproductivo suele ser muy ventajoso ya que evita a las plántulas transitar por los delicados estadios de germinación e instalación en los que son muy susceptibles a la deshidratación y a la depredación (Chavez-Ramírez *et al.*, 1997; Rojas-Aréchiga and Vazquez-Yanes 2000; Mandujano *et al.*, 2007).

Cada artejo es una unidad funcional que al separarse de la planta originaria mantiene una importante reserva de agua, cercana al 90 % de su peso total (Gibson and Nobel, 1986; Bobich and Nobel, 2001a), está protegido por espinas maduras, posee tejidos fotosintéticos activos y una gran cantidad de areolas con meristemas potencialmente aptos para desarrollar tejidos radicales adventicios (Bobich and Nobel, 2001b); Mandujano *et al.*, 1998, Mauseth, 2006; Mandujano *et al.*, 2007; Carrillo-Angeles *et al.*, 2011).

La instalación de algunas cactáceas suele depender de la protección que determinados arbustos ofrecen. Esta protección puede estar relacionada tanto a variables físicas como la temperatura de suelo, radiación solar excesiva, humedad, disponibilidad de nutrimentos (Turner *et al.*, 1966; Jaksic and Fuentes, 1980; Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991; Méndez *et al.*, 2004; Zuñiga *et al.*, 2005; Almirón y Martínez-Carretero, 2010; Almirón y Martínez-Carretero, 2013) como a variables bióticas: protección contra granívoros y herbívoros (Rojas-Aréchiga and Vázquez-Yanes, 2000; De Viana *et al.*, 2000). Algunos autores han reportado que ciertos arbustos ofrecen además, sitios preferenciales de deposición de semillas al actuar como perchas para las aves dispersoras (Steenbergh and Lowe, 1977; De Viana *et al.*, 2000).

Las cactáceas globosas y columnares se reproducen exclusivamente por semillas, mientras que las de tipo opuntioideo se reproducen tanto a través de semillas como por enraizamiento de cladodios (Mauseth, 2006). Probablemente esta estrategia permita a las opuntioideas ser mas independientes respecto a los arbustos nodrizas que las globosas y columnares (Mendez *et al.*, 2004; López and Valdivia, 2007; Almirón y Martínez-Carretero, 2010; Almirón y Martínez-Carretero, 2013).

Materiales y métodos

Área de estudio

El material colectado proviene del semibolsón de Matagusanos (prov. San Juan, Argentina 31°13'17" S y 68°39'7" W). La precipitación media anual es de 116.5 mm cuyo 72 % ocurre en el período estival. La temperatura media anual es de 17.2 °C, con una máxima absoluta de 42.8 °C y la temperatura mínima absoluta es de -7.3 °C (Servicio Meteorológico Nacional, 1958). El arbustal es la unidad fisionómica dominante, con una cobertura vegetal promedio del 20%. Las especies dominantes son *Larrea cuneifolia* Cav., *Bulnesia retama* (Gillies ex Hook. and Arn.) Griseb., *Zucagnia punctata* Cav. y *Larrea divaricata* Cav. . *Tephrocactus aoracanthus* es la cactácea con mayor densidad en el área de estudio (1,35 indiv/m²) Almirón y Martínez-Carretero (2013).

Metodología

Enraizamiento

Se separaron mecánicamente al azar (en el período de inactividad vegetativa) ochenta cladodios terminales originados en el verano inmediato anterior, de diferentes individuos adultos. Luego de que la zona de separación cicatrizara, los artejos fueron pesados y colocados aleatoriamente de a veinte en cuatro camas de ensayo de 1.5 x 1.5 m separados 0.25 m entre hileras y entre columnas el día quince de mayo del 2010. Dichas camas fueron montadas a 1 m de altura y preparadas con dos sustratos: En dos camas se colocó una capa de 0.2 m de espesor de arena fina y en las dos camas restantes una capa de 0.2 m de piedras tamizadas con una malla metálica de 0.02 m de diámetro. Tanto la arena como las piedras provinieron del área de estudio. Una de las camas con piedras y otra con arena fueron cubiertas con malla media sombra de 20 % de permeabilidad lumínica ubicada a 30 cm de altura del nivel del suelo. Las dos camas restantes (piedra y arena) se ubicaron a pleno sol.

A partir del inicio del ensayo se revisaron diariamente los artejos controlando la emisión de la primer raíz adventicia, momento en el que se suspendió la manipulación de ése cladodio para evitar la ruptura de los elementos radicales. Transcurrido un año calendario se extrajeron los ejemplares de raíz y se pesaron, midiendo además la longitud de la raíz más larga. Posteriormente las muestras se secaron en estufa a 60° C hasta peso constante, separando la parte aérea de la subterránea con el fin de determinar las relaciones de biomasa aérea/biomasa subterránea.

Para conocer cómo las condiciones experimentales (sombra y sustrato) influyeron, se midió en dos días calmos y despejados del mes más cálido (enero) cada una hora desde el amanecer al crepúsculo, en las cuatro combinaciones de sustrato (piedra/arena) y luz (sombra/sol) la radiación fotosintéticamente activa (*RFA*) con un radiómetro digital (Apogee quantum meter) y la temperatura (con termómetros de alcohol de respuesta rápida) del aire (*T.a.*) a 0.07 m de altura bajo la malla media sombra y a pleno sol y la temperatura del suelo (*T.s.*) a 0.03 m de profundidad

Germinación

Se colectaron en el área de estudio frutos maduros provenientes de 80 individuos elegidos al azar. Se separaron las semillas y se trataron con Hipoclorito de sodio. Luego fueron secadas y almacenadas a temperatura ambiente y oscuridad hasta la siembra en cámara de germinación. Al cabo de seis meses se extrajeron al azar doce réplicas de 50 semillas y se montaron en cajas de Petri con papel de filtro humedecido con agua destilada a saturación. Las muestras fueron sometidas a un diseño factorial consistente en dos tratamientos (luz y temperatura) con dos niveles cada uno y tres réplicas por combinación de tratamientos:

Tratamiento lumínico

Los dos niveles controlados fueron: luz en período de 12/12 hs de luz/oscuridad, utilizando tubos fluorescentes (General Electric, 20 W) y oscuridad constante para la cual en la misma cámara de germinación se colocaron las muestras en cajas de Petri cubiertas con nylon negro de alta densidad para asegurar la nula entrada de luz.

Tratamiento térmico

Se midió el efecto de dos temperaturas constantes en la germinación: 20 y 30° C.

El ensayo fue observado diariamente durante treinta días seguidos (manteniéndose en observación diez días más), clasificando como germinadas a las semillas que emitieron radículas, que posteriormente se extrajeron. Para observar las muestras se utilizó una cámara oscura y lámpara ultravioleta de baja potencia (incandescente de 25 W).

Análisis de datos

Los datos fueron analizados mediante el software “Infostat/09” (Di Rienzo *et al.*, 2009). La influencia de la sombra y del sustrato en la intensidad de *RFA* y en *T.a.* y *T.s.* fue evaluada mediante ANCOVA factorial ($p < 0.05$) y separación de medias por la prueba de Tukey. La covariable elegida fue el horario en todos los casos.

Para probar si la biomasa de cada artejo al inicio del ensayo condiciona la velocidad de enraizamiento, se realizó un análisis de regresión lineal entre estas dos variables en los cuatro tratamientos.

El modelo de enraizamiento acumulativo fue comparado mediante regresiones no lineales con diferentes modelos teóricos (Di Rienzo *et al.*, 2009). Este análisis fue realizado a partir del día en que apareció el primer primordio radical en cada tratamiento y hasta alcanzar el total acumulado. La elección del modelo más eficiente se basó en el menor valor del cuadrado medio del error (Di Rienzo *et al.*, 2009).

Para estimar el crecimiento en un año, el valor absoluto de la diferencia (Δ peso) entre el peso inicial (húmedo) y final (húmedo) fue analizado mediante ANCOVA factorial ($p < 0.05$) y separación de medias por la prueba de Tukey entre los dos tratamientos. De igual modo se analizó la longitud máxima de las raíces y la relación biomasa aérea/biomasa radical (*a/r*). En todos los análisis la covariable elegida fue el peso inicial de los artejos.

El porcentaje medio de germinación acumulada y la tasa de germinación ($1/t_{50}$) que es el tiempo transcurrido en alcanzar el 50 % de la proporción final de la germinación (Ortega-Baes *et al.*, 2010) fueron evaluados mediante ANOVA factorial ($p < 0.05$) y separación de medias por la prueba de Tukey.

Resultados

Enraizamiento

La malla media sombra atenuó en gran medida la *RFA* ($F: 64.08$; $p > 0.0001$) observada a la sombra respecto a la observada a pleno sol (media: $1302.29 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; rango: $2155\text{--}10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Este efecto se incrementó en hacia el azimut solar (14 hs, Figura 1a).

No se observaron diferencias ($F: 1.06$; $p = 0.31$) entre las *T.a.* a la sombra (media: 32.48°C ; rango: $39\text{--}26^\circ\text{C}$) y al sol (media: 33.45 ; rango: $40\text{--}26^\circ\text{C}$). La covariable horario si resultó significativa ($F: 27.17$; $p < 0.0001$) (Figura 1b).

El análisis de *T.s.*, mostró que tanto la covariable horario ($F: 97.97$; $p < 0.0001$) como la interacción sombra*sustrato ($F: 9.06$; $p < 0.0033$) resultaron significativas. El sustrato que más temperatura adquirió fue la piedra al sol (media: 41.63°C ; rango: $25.5\text{--}56.5^\circ\text{C}$), seguido por la arena al sol (media: 36.38°C ; rango: $25\text{--}25^\circ\text{C}$). Los menores valores se observaron a la sombra, tanto en la arena (media: 32.27 ; rango: $25\text{--}38^\circ\text{C}$) como en la piedra (media: 32.04 ; rango: $25\text{--}38^\circ\text{C}$) aunque sin diferencias significativas entre ellas (Figura 1c).

Las primeras raíces aparecieron el 24 de septiembre de 2010 en las combinaciones sombra-arena y sol-piedra (día 132), posteriormente en el tratamiento sol-arena (3 de octubre, día 141) y por último en sombra-piedra el 8 de octubre (día 146).

Sólo dos artejos (en el tratamiento sombra–arena) murieron. La totalidad restante de los artejos emitió su primera raíz antes del día 3 de enero de 2011.

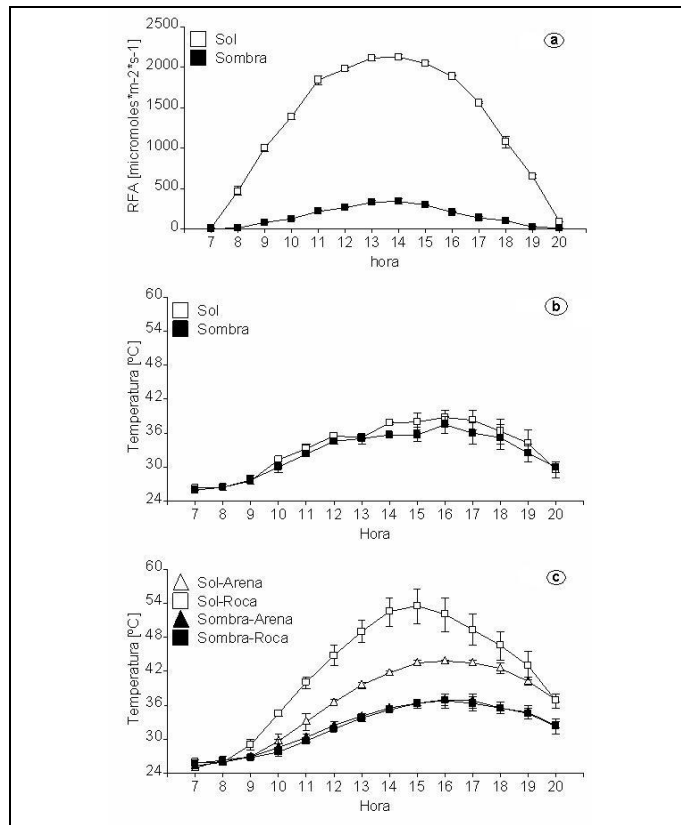


Figura 1. a) Radiación fotosintéticamente activa en la superficie del suelo a lo largo del período de luz; b) Temperatura media del aire (*T.a.*) a cinco centímetros sobre el nivel del suelo; c) Temperatura del suelo (*T.s.*) a 3 cm de profundidad en los cuatro tratamientos. Barras indican ± 1 D.E.

Figure 1. a) Photosynthetic active radiation in the soil surface along the light period; b) Mean temperature of air (*T.a.*) in five centimeter above soil; c) Soil temperature (*T.s.*) in a deep of three centimeter. Bars indicate ± 1 standard deviation.

El tiempo de enraizamiento no estuvo relacionado al peso inicial del artejo en ningún tratamiento (sombra–arena= R^2 : 0.01, F: 0.23; p = 0,64; sombra–piedra= R^2 : 0.02; F: 0.29 0.59; sol–arena= R^2 : 0.07; F: 1.27; p = 0.27; sol–piedra= R^2 : 0.00; F: 0.02; p = 0.88).

Respecto a la emisión acumulativa de raíces en el tiempo, el modelo que mejor ajustó en todos los casos fue de tipo monomolecular (E1) (Cuadro 1, Figura 2) donde:

$$\text{Emisión acumulativa de raíces [\%]} = \square * [1 - \square * \exp(-\square * T0)] \quad (E1)$$

Donde T0: días a partir del inicio del ensayo

Si bien todos los artejos emitieron raíces de modo sincronizado, sólo los ubicados sobre arena alcanzaron la capa inferior de suelo. Los colocados sobre las rocas emitieron raíces que no penetraron el suelo más de 1.5 cm. Es por ello que la longitud máxima de raíz muestra como significativo sólo al sustrato (F: 754.69; p= 0.0001), mientras que ni la sombra (F: 2.10; p= 0.15) ni la interacción entre ellas (F: 1.86; p= 0.17) resultaron significativas (Cuadro 2). Tampoco el peso inicial determinó la longitud máxima de la raíz (F: 0.06; p= 0.80).

Cuadro 1. Enraizamiento de cladodios. Parámetros estimados con los modelos de regresión monomolecular en los cuatro tratamientos (* p<0.05 ** p<0.01).

Table 1. Rooting of cladodes. Estimated parameters with monomolecular regression models on the four treatments (* p<0.05 ** p<0.01).

Parámetros	sombra-arena	sombra-piedra	sol-arena	sol-piedra
□	121.43**	118.69**	92.53**	100.23**
□	20.62*	31.38**	361.81**	279.12*
□	0.02**	0.02**	0.04**	0.04**

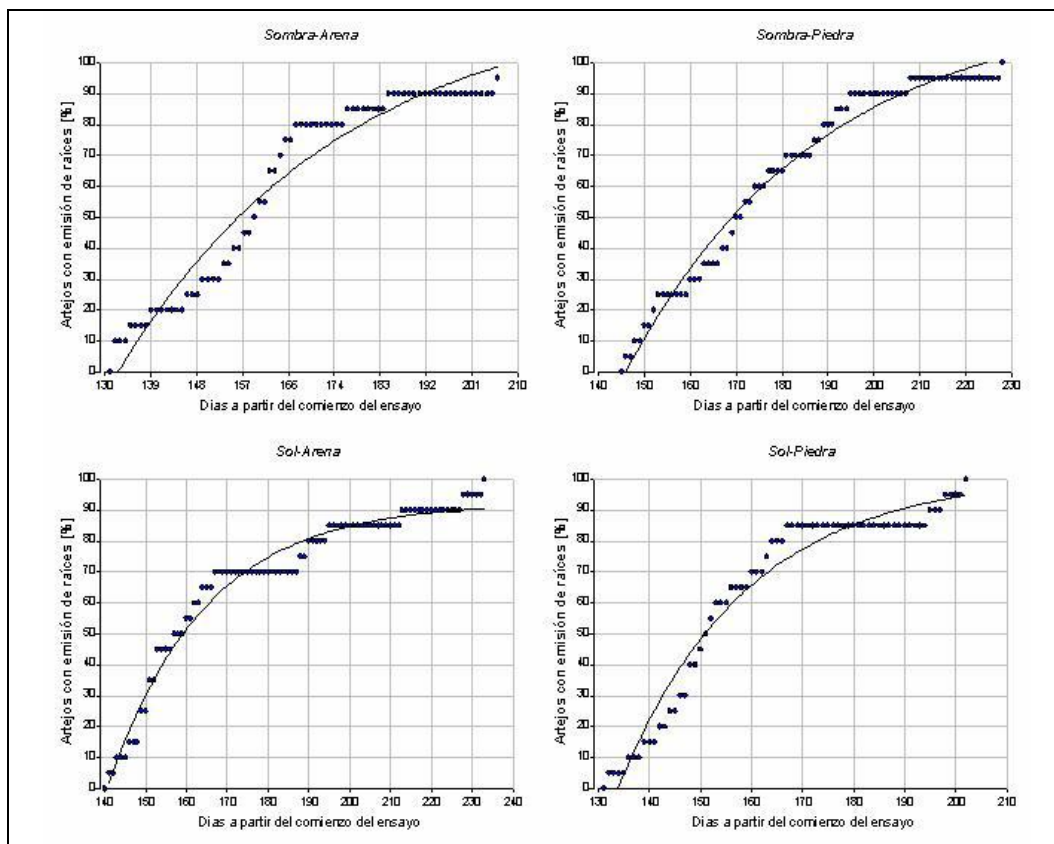


Figura 2. Enraizamiento acumulado de cladodios de *T. aoracanthus* en los cuatro tratamientos. En el eje de las abscisas, el tiempo transcurrido desde la emergencia de la primera raíz hasta la última.

Figure 2. Cumulative rooting of *T. aoracanthus* cladodes in the four treatments. In the x-axis, time elapsed from the first to the last roots emerged.

La diferencia absoluta del peso húmedo luego de un año (Δ peso), estuvo fuertemente relacionada a la interacción entre los dos tratamientos (F: 55.60; p= 0.0001) sin que el peso inicial resultara significativo (F: 3.73; p= 0.057). Los artejos ubicados en la combinación arena-sombra (70.05+17.27 D.E.) fueron los que mas aumento de peso evidenciaron, seguidos por los ubicados en arena-sol (28.11+13.31 D.E.). Los colocados en

piedra-sombra y piedra-sol (-2.91 ± 0.66 D.E. y -2.85 ± 0.65 D.E., respectivamente) no mostraron diferencias entre sí (Cuadro 2).

Respecto a la relación de biomasa aérea/biomasa radical, resultó significativo sólo el sustrato (F: 1332.10; $p < 0.0001$) ya que ni la sombra (F: 0.14; $p = 0.71$) ni la covariable peso inicial (F: 0.90; $p = 0.34$) resultaron significativas (Cuadro 2).

Cuadro 2. Influencia de los tratamientos en los valores medios de la acumulación de biomasa viva anual (Δ peso), en la longitud de las raíces y en la relación de biomasa aérea/radical. Letras distintas indican diferencias significativas para el test de Tukey ($p < 0.05$).

Table 2. Influence of treatments on the mean values of annual biomass accumulation (Δ peso), on roots length and aerial/root biomass relation. Different letters indicate significant differences for Tukey Test ($p < 0.05$).

Sustrato	Iluminación	Δ peso (g)	Long. de raíces (cm)	Biomasa a/r.
piedra	Sombra	-2.91	A	1.58
piedra	Sol	-2.85	A	1.53
arena	Sol	28.11	B	19.41
arena	Sombra	70.05	C	21.38

Germinación

El porcentaje medio de germinación fue extremadamente bajo en todos los tratamientos. Se observó un significativo efecto de la temperatura (F: 9.09; $p = 0.01$) ya que el porcentaje medio de semillas germinadas varió de 1.33 ± 1.63 % (D.E.) a 30°C a 8 ± 6.32 % (D.E.) en el tratamiento de 20°C . El porcentaje de germinación resultó indiferente al tratamiento de luz (F: 3.27; $p = 0.11$) (Figura 3).

Respecto a la velocidad de germinación, no hubieron diferencias significativas entre los tratamientos de luz (F: 2.94; $p = 0.12$) y temperatura (F: 0.02; $p = 0.89$). Tampoco se observó interacción significativa entre las variables (F: 2.53; $p = 0.15$) (Figura 3).

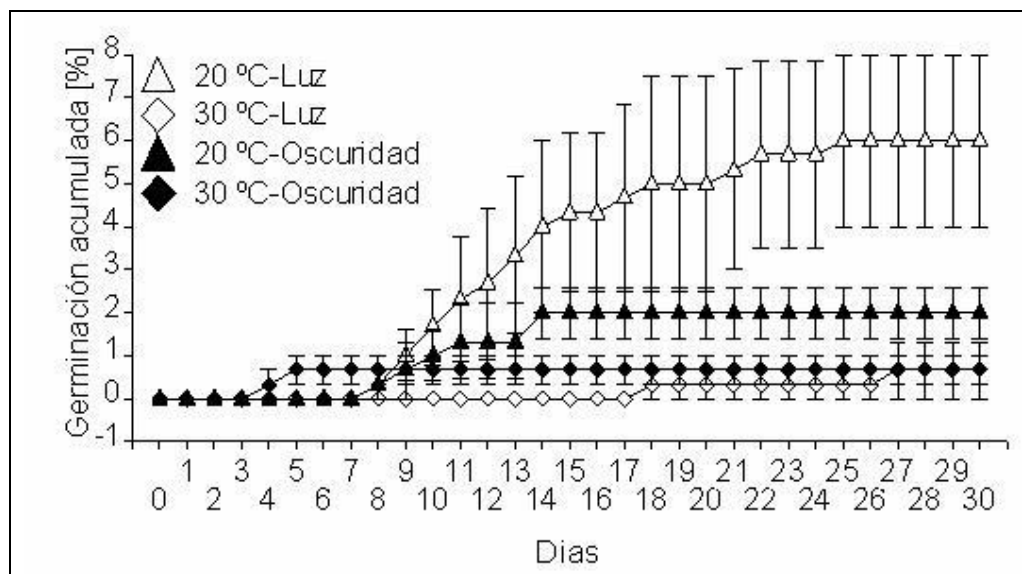


Figura 3. Germinación de *T. aoracanthus* acumulada en el tiempo en dos condiciones experimentales combinadas (luz y temperatura). Barras indican desviación estándar.

Figure 3. Cumulative germination of *T. aoracanthus* in two combined experimental conditions (light and temperature). Bars indicate standard deviation.

Discusión

La fluctuación de temperatura en las camas de enraizamiento estuvo fuertemente relacionada a la radiación solar en todos los tratamientos, como lo observaron Franco and Nobel (1989) y Nolzco *et al.* (1997).

De acuerdo con otros autores que proponen que las plantas con reproducción sexual y clonal experimentan diferentes tasas de reclutamiento entre ambos mecanismos (Eriksson, 1989; Mandujano *et al.*, 1998, 2001, 2007; Carrillo-Angeles *et al.*, 2011), *T. aoracanthus* demostró poseer una gran capacidad para instalarse vegetativamente a través de los artejos separados de la planta madre y porcentajes de germinación muy reducidos.

El éxito reproductivo por enraizamiento y/o germinación, puede estar influenciado tanto por variables intrínsecas de cada especie como por el contexto ambiental del micrositio potencial de instalación (Nobel and Bobich, 2001a; Mandujano *et al.*, 2007; Mandujano, 2007; Carrillo-Angeles *et al.*, 2011). Los resultados obtenidos en este ensayo, permiten inferir que el reclutamiento anual de nuevos individuos de *T. aoracanthus* estaría dado principalmente por la emisión de raíces adventicias (a comienzos de la primavera) a partir de los tejidos de los cladodios que contactan el suelo. En contraposición, Bobich and Nobel (2001a) estudiando cuatro especies del género *Opuntia* encontraron resultados contrastados, dependientes de cada especie, ya que las especies estudiadas mostraron diferentes porcentajes máximos de enraizamiento (*O. acanthocarpa* 63%; *O. bigelovii* 80 %; *O. echinocarpa* 17% y *O. ramosissima* 0%). Esta última especie mostró una elevada mortandad de cladodios (68%).

El posterior éxito o fracaso en la instalación de cladodios de *T. aoracanthus* dependió exclusivamente del sustrato, cuyos dos tipos principales encontrados en el campo fueron recreados en las condiciones experimentales. Al respecto, Carrillo-Ángeles *et al.* (2011), también consideran significativo el sustrato en la instalación de nuevos individuos, asociándolo a variables fisionómicas como la pendiente del terreno que condiciona la deposición de distintos materiales.

Según Bobich and Nobel (2001a), hay diferentes características inherentes a los cladodios (acumulación de carbohidratos y agua; densidad de espinas) que predisponen a ciertas especies a un mayor éxito en la reproducción clonal. Comparando con nuestros resultados en los que el enraizamiento fue independiente del tamaño (y consecuentemente de la acumulación de recursos), posiblemente *T. aoracanthus* posea un umbral mínimo de reservas que asegure la capacidad de emitir raíces y aferrarse al suelo arenoso, aún sin suplemento de agua y donde las temperaturas de suelo observadas durante enero (mes más cálido, de plena producción de raíces) fueron superiores a las registradas por Bobich and Nobel (2001a).

En los artejos de *T. aoracanthus* la cubierta de espinas es poco densa y se ubica sólo en la mitad superior de los cladodios (Kiesling, 1984), a diferencia de la distribución uniforme en cladodios de *Opuntia* (Bobich and Nobel, 2001a). Según estos autores, la densa cubierta de espinas ofrecería una ventaja al situar las areólas a distancias del suelo en las que la diferencia térmica respecto al suelo es de 1 °C a 1 cm y en 5 °C a 2 cm de altura (Nobel *et al.*, 1986). Posiblemente, el contacto de la epidermis de los artejos de *T. aoracanthus* con el suelo estimule la generación de raíces independientemente de la temperatura (máxima observada: 56.5 °C). Quizás, la temperatura del suelo bajo el cladodio sea menor debido a la sombra que él mismo genera.

La diferencia en la longitud de las raíces adventicias demostró que en el primer año sólo hay un enraizamiento exitoso en suelos arenosos, aunque estas raíces provienen de muy pocos primordios. Contrapuesto a esto, los artejos colocados en las rocas emitieron mayor cantidad de primordios (datos no mostrados) con el ápice generalmente muerto quizás debido a que en estos tratamientos no alcanzaron la longitud necesaria para absorber agua y nutrientes. Snyman (2005) propuso que las raíces de *Opuntia ficus-indica* y *O. robusta* sometidas a estrés hídrico disminuyen su acumulación de biomasa significativamente. Las diferentes tasas de enraizamiento encontradas por este autor, demuestran diferentes respuestas de crecimiento específicas, aunque también sugiere

similitudes (superficialidad del sistema radical adventicio) que comparten con *T. aoracanthus* y otras opuntioideas (Kiesling, 1984).

Posiblemente sólo el suelo arenoso retiene la humedad necesaria para la supervivencia y crecimiento de las raíces y por ende del cladodio, mientras que los ubicados en la roca perdieron peso por no lograr absorber agua, aunque luego de un año aún permanecían turgentes y vigorosos. De los ubicados en la arena, los que más aumento de peso evidenciaron fueron los ubicados en la sombra (Cuadro 2). Esta diferencia puede deberse a que la menor temperatura del suelo en esa situación (Figura 1c) mantiene mejores condiciones de humedad al atenuar la evapotranspiración como proponen Mandujano *et al.* (2002) y Méndez *et al.* (2004).

Si bien hasta la fecha se carece de estudios de germinación del género *Tephrocactus*, hay indicios de que las cactáceas opuntioideas poseen menores tasas y porcentajes de germinación que las cactoideas.

A pesar de las diferencias en cuanto al tiempo evaluado en este ensayo, otros autores han encontrado también valores bajos de germinación en opuntioideas. Según Montiel and Montaña (2003), la germinación de *Opuntia rastrera* alcanzó un 18.6% en un rango térmico de 26–30 °C, luego de 90 días de ensayo, mientras que Olvera-Carrillo *et al.* (2003) encontraron que las semillas de *Opuntia tomentosa* son fotoblásticas positivas, insensibles a la fluctuación térmica y fuertemente dormantes, logrando valores máximos de germinación entre el 40 y 60% en ensayos de 130 días. Estos autores, encontraron porcentajes de germinación acumulada inferiores al 20% en los ensayos sin escarificación. Coincidente con los resultados encontrados en este reporte, las semillas sin escarificar de *T. aoracanthus* poseyeron una germinación acumulada extremadamente baja, al menos en las condiciones de laboratorio propuestas. Sin embargo, la mayor proporción de germinación a menor temperatura podría indicar que las semillas son más exitosas en ambientes protegidos por arbustos nodrizas, al igual que otras cactáceas (Franco and Nobel, 1989; Nolazco *et al.*, 1997; Zuñiga *et al.*, 2005; Rojas-Aréchiga and Vázquez-Yanes, 2000; Ortega-Baes *et al.*, 2010, Almirón y Martínez-Carretero, 2010). De todos modos, las condiciones controladas en este ensayo permitieron la germinación en todos los tratamientos.

A diferencia de las opuntioideas, los porcentajes de germinación de especies cactoideas reportados son mayores en general. Ortega-Baes *et al.* (2010) encontraron en diferentes especies del género *Echinopsis* valores de germinación media que oscilan entre 12% (*E. leucantha*) al 95% (*E. schickendantzii*). Méndez y Pérez-González (2008) encontraron porcentajes que superan el 90 % de germinación de *E. leucantha*. De la Barrera and Nobel, (2003) reportaron 85% de germinación para *Stenocereus queretaroensis* bajo similares condiciones. Nolazco *et al.* (1997) encontraron que la germinación acumulada de *Stenocereus thurberi* fue mayor a bajos niveles de radiación (c.a. 80%) que en ambientes luminosos, sugiriendo un efecto nodriza promovido por los arbustos.

Estas diferencias encontradas entre opuntioideas y cactoideas pueden deberse a que las cactoideas se reproducen exclusivamente de modo sexual, por lo que deberían asegurar una mayor eficiencia de la germinación mientras que las cactáceas que disponen de otras vías de reproducción como la emisión de cladodios, podrían destinar recursos a la generación de cladodios en condiciones ambientales desfavorables (Bowers, 1996).

La emisión anual de semillas podría ser una apuesta importante para evitar la depresión autogámica (Mandujano, 2007; Carrillo-Ángeles, 2011). Sin embargo, el efecto aditivo de la baja tasa de germinación, la vulnerabilidad de las plántulas a la desecación y depredación, determina en general una baja proporción de individuos ingresados a las poblaciones de origen seminal como lo observó Mandujano *et al.* (2007).

Además, la distribución espacial de *T. aoracanthus* en clústers agrupados (Almirón y Martínez-Carretero, 2013) podría estar definida por la caída y posterior enraizamiento de los artejos cerca de las plantas de origen.

Evidentemente, en ambientes extremos la replicación agámica resulta exitosa por poseer estructuras maduras tanto desde el punto de vista fisiológico como morfológico, además de zonas meristemáticas activas (areólas) que permiten la emisión de raíces adventicias.

Los resultados obtenidos en el presente reporte permiten suponer que *T. aoracanthus* se replica principalmente de modo agámico por enraizamiento de los cladodios que se desprenden de la planta madre, como ocurre con otras opuntioideas (Bobich and Nobel 2001; Mendez *et al.*, 2005). Dependiendo del momento de separación, estos artejos dispondrían al menos de un período de instalación (primavera-verano), aunque posiblemente puedan disponer de un segundo período favorable. Sin embargo, la fuerte apuesta energética en la reproducción sexual al mantener una alta emisión de semillas, permitiría mantener la variabilidad génica de la especie por eventual instalación de plántulas de origen sexual. Futuros estudios, que analicen la germinación e instalación en campo, considerando el éxito y las pérdidas tanto de semillas como de cladodios, dilucidarán los mecanismos en su contexto natural.

Agradecimientos

A las Lic. Carola Meglioli y Graciela Díaz del Instituto de Semillas de la provincia de San Juan, por la facilitación de las instalaciones y la colaboración en los ensayos de germinación respectivamente.

Bibliografía

- Almirón M. y Martínez-Carretero, E. 2010. *Echinopsis leucantha* (Gillies ex Salm Dick) Walp (Cactoideae) Interacciones con plantas nodrizas en el desierto central argentino. *Multequina* (19) 77-87.
- Almirón M. y Martínez-Carretero, E. 2013. Spatial distribution of *Tephrocactus aoracanthus* (Lem.) Lem. in relation to shrubs in the hyper-arid regions of west-central Argentina. *Austral Ecol.* 38 (2): 131–138.
- Benítez-Rodríguez, J; A. Orozco-Segovia, M. and Rojas-Aréchiga, M. 2004. Light effect on seed germination of four *Mammillaria* species from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central México. *Southwest. Nat.* 49: 11–17.
- Bobich, E. and Nobel, P. 2001a. Vegetative reproduction as related to biomechanics, morphology and anatomy of four cholla cactus species in the Sonoran Desert. *Ann. Bot.* 87: 485-493.
- Bobich, E. and Nobel, P. 2001b. Biomechanics and anatomy of cladode junctions for two *Opuntia* (cactaceae) species and their hybrid. *Am. J. Bot.* 88: 391–400.
- Bowers, J. 1996. More flowers or new cladodes? Environmental correlates and biological consequences of sexual reproduction in a Sonoran Desert prickly pear cactus, *Opuntia engelmannii*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club.* 123 (1): 34-40.
- Carrillo-Angeles, I; Mandujano, M. and Golubov, J. 2011. Influences of the genetic neighborhood on ramet reproductive success in a clonal desert cactus. *Popul. Ecol.* 53 (3): 449-458.
- Chavez-Ramirez, F; Wang, X; Jones, K; Hewitt, D; and Felker, P. 1997. Ecological characterization of *Opuntia* clones in south Texas: Implications for wildlife herbivory and frugivory. *J PACD.* 2: 9-19.
- De La Barrera, E. and Nobel, P. 2003. Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis* JAE 53: 297–306.
- De Viana, M; Suhring, S. and Manly, B. 2000. Application of randomization methods to study the association of *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) with potential nurse plants. *Plant Ecol.* 156:193–197.
- Di Rienzo J; Casanoves, F; Balzarini, M; Gonzalez, L; Tablada, M. and Robledo, C. 2009. InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

- Eriksson, O. 1985. Reproduction and clonal growth in *Potentilla anserina* L. (Rosaceae): the relation between growth form and dry weight allocation. *Oecologia* 66:378–380
- Eriksson, O. 1989. Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos* 55: 231–238.
- Eckert, C. 2002. The loss of sex in clonal plants. *Evol Ecol.* 15:501–520.
- Franco, A. and Nobel, P. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *J. Ecol.* 77: 870-886.
- Gibson, A. and Nobel, P. 1986. *The cactus premier*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Jaksic F. and Fuentes, E. 1980. Why are native herbs in the Chilean matorral more abundant beneath bushes: microclimate or grazing? *J Ecol.* 68: 665-669.
- Kiesling, R. 1984. Estudios de cactáceas en Argentina. *Maihueniopsis, Tephrocactus* y géneros afines (Opuntioideae). *Darwiniana* 25 (14): 171-215.
- López, R. and Valdivia, S. 2007. The importance of shrub cover for four cactus species differing in growth form in an Andean semi-desert. *J. Veg. Sci.*18: 263-270.
- Mandujano, M; Montana, C. and Eguiarte, L. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan desert: why are sexually derived recruitments so rare? *Am. J. of Bot.* 83:63-70.
- Mandujano, M; Montaña, C; Méndez, I. and Golubov, J. 1998. The relative contribution of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. *J Ecol.* 86: 911-921.
- Mandujano M; Montaña C; Franco M; Golubov J. and Flores-Martínez, A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82:344-359.
- Mandujano, M; Flores-Martinez, A; Golubov, J. and Ezcurra, E. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *The Southwest. Nat.* 47(2):162-168.
- Mandujano, M; Golubov, J. and Huenneke, L. 2007. Effect of reproductive modes and environmental heterogeneity in the population dynamics of a geographically widespread clonal desert cactus. *Popul. Ecol.* 49:141–153.
- Mandujano, M. 2007. In *Ecología molecular*. Eguiarte, L; Souza, V. and Aguirre, X. (Compiladores). Primera edición.
- Mauseth, J. 2006. Structure–function relationships in highly modified shoots of cactaceae. *Ann. Bot.* 98: 901–926.
- Méndez, E. y Perez González, S. 2005. Germinación de *Echinopsis leucantha* (Cactaceae) I-Efectos de temperatura y concentraciones de calcio. *Rev. FCA UNCuyo.* 2. 91-96.
- Mendez, E; Guevara J. and Estevez, O. 2004. Distribution of cacti in *Larrea* spp. shrublands in Mendoza, Argentina. *J Arid Environ.* 58: 451–462.
- Montiel, S. and Montaña, C. 2003. Seed bank dynamics of the desert cactus *Opuntia rastrera* in two habitats from the Chihuahuan Desert. *Plant Ecol.* (166) 2: 241-248.

- Nobel P; Geller, G; Kee, S. and Zimmerman, A. 1986. Temperatures and thermal tolerances for cacti exposed to high temperatures near the soil surface. *Plant Cell Environ.* 9: 279-288.
- Nolazco, H; Vega-Villasante, F. and Diaz-Rondero, A. 1997. Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *J Arid Environ.* 36:123-132
- Olvera-Carrillo, Y; Márquez-Guzmán, J; L. Barradas, V; Sánchez-Coronado, M. and Orozco-Segovia, A. 2003. Germination of the hard seed coated *Opuntia tomentosa* S.D., a cacti from the Mexico valley. *JAÉ* 55: 29–42
- Ortega-Baes, P; Aparicio-González, M; Galíndez, G; Del Fueyo, P; Sühring, S. and Rojas-Aréchiga, M. 2010. Are cactus growth forms related to germination responses to light? A test using *Echinopsis* species. *Acta Oecol.* 36: 339-342.
- Snyman, H. 2005. A case study on in situ rooting profiles and water-use efficiency of cactus pears, *Opuntia ficus-indica* and *O. robusta*. *J. Prof. Assoc. Cactus Develop.* 7: 1-21.
- Rojas-Aréchiga, M. and Vázquez-Yanes, C. 2000. Cactus seed germination: a review. *J Arid Environ.* 44: 85–104.
- Steenbergh W. and Lowe, C. 1977. Ecology of the Sahuaro II: reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant. National Park Service Scientific Monograph 8, Gob. Printing Office, Washington, D.C.
- Turner, R; Alcorn, S; Olin, G. and Booth, J. 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Bot. Gaz.* 127: 95-102.
- Valiente-Baunet, A. and Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neoboubaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *J Ecol.* 79: 961-971.
- Zuñiga, B; Malda, G. and Suzán, H. 2005. Interacciones planta-nodriza En *Lophophora Diffusa* (Cactaceae) En Un Desierto Subtropical De México. *Biotrópica.* 37: 351-356.