

ALMIRON, MARTIN G
Interacciones intere

2012

71122

Resumen

El objetivo de esta tesis es comprender de manera integral las relaciones entre cuatro cactáceas (dos cactus opuntioideos: *Tephrocactus aoracanthus* y *Opuntia sulphurea*, y dos cactus cactoideos: *Echinopsis leucantha* y *Pyrrhocactus sanjuanensis*) y los arbustos en el desierto hiperárido del Monte Central de Argentina. Estas relaciones se estudiaron en un contexto ambiental de heterogeneidad a diferentes escalas espaciales, desde el nivel de paisaje (en cuatro unidades fisiográficas) a nivel microambiental, debajo de los arbustos. Esta heterogeneidad se observó en las variables bióticas (ensamble de especies arbustivas en los diferentes ambientes) y abióticas (luz, temperatura del suelo, caracterización del suelo: N, K, P, pH, conductividad eléctrica y textura).

El muestreo de las variables respuesta en los cactus duró tres años y se basó principalmente en la distribución espacial de los cactus respecto a los arbustos (distribución interespecífica) y la distribución respecto a los otros cactus propios de cada especie (distribución intraespecífica). Otras variables de respuesta analizadas fueron el crecimiento y la emisión de elementos reproductivos (flores y frutos) en todos los cactus.

Por otra parte, se realizaron estudios de germinación y enraizamiento para aumentar el nivel de información, en un intento por comprender los posibles escenarios de los patrones de distribución y la relación entre los cactus y los arbustos.

Las cuatro especies de cactus presentaron diferentes respuestas de acuerdo a la agrupación filogenética. Las cactáceas opuntioideas se mostraron principalmente formando grupos independientes de los arbustos y las especies cactoideas resultaron altamente dependientes de los arbustos (principalmente *Larrea cuneifolia* y *Zuccagnia punctata*). Posiblemente, el único modo de dispersión de especies cactoideas (reproducción sexual) sea el factor determinante de la alta asociación con arbustos.

Por otro lado, las cactáceas opuntioideas pueden dispersarse a través de la replicación agámica y por esta razón estas especies pueden instalarse en condiciones ambientales más extremas, como el suelo desnudo.

La tesis se estructura en siete capítulos, cada uno a su vez, con introducción, metodología, resultados y conclusiones.

En el primer capítulo, se presenta el marco teórico, las hipótesis, objetivos generales y específicos, la descripción general del área de estudio y las especies estudiadas.

En el segundo capítulo, se caracteriza la heterogeneidad ambiental a diferentes escalas en relación con las variables propuestas en todas las unidades fisiográficas en el área de estudio.

En los capítulos tres y cuatro, se analizan las respuestas de las cactáceas desde el punto de vista de la distribución espacial (capítulo tres), así como el crecimiento y la reproducción dependiendo de la heterogeneidad del medio ambiente (capítulo cuatro).

En el capítulo cinco, se analiza la germinación de los cuatro cactus bajo diferentes tratamientos lumínicos y térmicos, en condiciones controladas.

En el capítulo seis, se analiza particularmente el enraizamiento (reproducción agámica) de *Tephrocactus aoracanthus* en relación con diferentes condiciones lumínicas y diferentes tipo de suelos.

Por último, se presenta la discusión final y conclusiones.

Abstract

The aim of this thesis is to understand more comprehensively the relationship between four cacti (two opuntioids cacti: *Opuntia sulphurea* and *Tephrocactus aoracanthus* and two cactoids cacti: *Echinopsis leucantha* and *Pyrrhocactus sanjuanensis*) and the shrubs in the hyper-arid desert of the Central Monte of Argentina . These relationships were studied in an environmental context of heterogeneity at different spatial scales, from the landscape level (in four physiographic units) to microenvironmental level, under shrubs. This heterogeneity was observed in both biotic (assembly of shrub species in different environments) and abiotic variables (light, soil temperature, soil characterization: N, K, P, pH, electrical conductivity and texture).

Sampling of response variables in cacti lasted three years and was based mainly on the spatial distribution of the cacti respect to shrubs (interspecific distribution) and the respect to other individuals of each cactus species (intraspecific distribution). Other variables analyzed were the growth response and the issue of reproductive elements (flowers and fruits) in all cacti.

Moreover, studies of germination and rooting have been made to increase the level of information, in an attempt to understand the possible scenarios of the distribution patterns and the relationship between the cacti and shrubs.

The four cacti species showed different responses according to the phylogenetic grouping. Cacti opuntioids were mainly formed independent groups of shrubs and cactoideas species were highly dependent on shrubs (mainly *Larrea cuneifolia* and *Zuccagnia punctata*). Possibly the only way of dispersion in cactoids species (sexual reproduction) is determinant of the high association with shrubs.

On the other hand, cacti opuntioids can spread through agamic replication and therefore these species can be installed in more extreme environmental conditions such as bare soil.

The thesis is divided into seven chapters, each in turn, with an introduction, methodology, results and conclusions.

In the first chapter, were presents the theoretical framework, the foundation of the theory, assumptions, general and specific objectives and general description of the study area and the studied species.

In the second chapter, was characterized the environmental heterogeneity at different scales in relation to the variables proposed in all physiographic units in the study area.

In chapters three and four, have been analyzed the responses of cacti from the point of view of spatial distribution (chapter three), as well as growth and reproduction depending on environmental heterogeneity (chapter four).

In chapter five, the germination of the four cacti was analyzed under different luminic and thermic treatments in controlled conditions.

In chapter six, was particularly analyzed the rooting (agamic reproduction) of *Tephrocactus aoracanthus* in relation to different lighting conditions and different soil types.

Finally, was presented the final discussion and conclusions.

Agradecimientos

Principalmente, quiero agradecer a todo el sistema de educación pública, con el cual logré formarme desde el jardín de infantes hasta conseguir el grado máximo otorgado por una institución académica universitaria. En este andar, tuve la suerte de acercarme a gente que me estimuló, apoyó y creyó en mi. Por esto, a mi director Dr. Eduardo Martínez Carretero, a mi codirector Dr. César Augusto Bianco, a todo el grupo de Geobotánica y Fitogeografía del Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas en el que desarrollé la mayor parte de este trabajo, les estoy conmovidamente agradecido.

Los Doctores miembros del tribunal, Herminda Reinoso, Antonio Dalmaso y Pablo Aceñolaza aportaron amablemente al enriquecimiento de este trabajo, con excelente predisposición y desempeño, demostrando humildemente su calidad como personas y en su desempeño académico profesional. Igualmente, todo el personal administrativo de la Secretaría de Postgrado de la Universidad Nacional de Río Cuarto, siempre se mostró afable y lograron aceitar los mecanismos administrativos para que, a pesar de la distancia geográfica yo no tuviera ningún problema en la ejecución de esta tesis.

Por último quiero agradecer a mis amigos y familia, porque colaboraron en mis incertidumbres, broncas y alegrías del único modo que me esperaba. Con amor.

Índice

	Pag.
Resumen	2
Abstract	4
Agradecimientos	6
Capítulo I. Introducción general	10
1.1 Introducción	11
1.1.1 Aspectos fisiológicos	11
1.1.2 Aspectos ecológicos	12
1.1.3 Aspectos reproductivos	14
1.2 Hipótesis del plan de tesis	14
1.3 Objetivos del plan de tesis	14
1.3.1 Objetivo general	14
1.3.2 Objetivos específicos	15
1.4 Área de estudio	15
1.5 Especies estudiadas	19
Capítulo II. Caracterización ambiental	21
2.1 Introducción	22
2.2 Metodología	23
2.2.1 Caracterización del arbustal	23
2.2.2 Radiación fotosintéticamente activa y temperatura	23
2.2.3 Caracterización de variables edáficas	23
2.3 Análisis de datos	24
2.3.1 Caracterización del arbustal	24
2.3.2 Radiación fotosintéticamente activa y temperatura	24
2.3.3 Caracterización de variables edáficas	25
2.4 Resultados	25
2.4.1 Caracterización del arbustal	25
2.4.2 Radiación fotosintéticamente activa y temperatura	26
2.4.3 Caracterización de variables edáficas	28
2.5 Discusión	31
Capítulo III. Distribución espacial de las cactáceas en relación al arbustal	33
3.1 Introducción	34
3.2 Materiales y métodos	36
3.3 Análisis de datos	37
3.4 Resultados	38
3.4.1 Cactáceas opuntioideas	38
3.4.1.1 <i>Tephrocactus aoracanthus</i>	38
3.4.1.1.1 Análisis Univariado. Interacción Cactus-cactus	38
3.4.1.1.2 Análisis Bivariado. Interacción Cactus-arbusto	38

3.4.1.2	<i>Opuntia sulphurea</i>	40
3.4.1.2.1	Análisis Univariado. Interacción Cactus-cactus	40
3.4.1.2.2	Análisis Bivariado. Interacción Cactus-arbusto	40
3.4.2	Cactáceas cactoideas	41
3.4.2.1	<i>Echinopsis leucantha</i>	42
	Análisis Bivariado. Interacción Cactus-arbusto	42
3.4.2.2	<i>Pyrrhocactus sanjuanensis</i>	43
	Análisis Bivariado. Interacción Cactus-arbusto	43
3.5	Discusión	44
	Capítulo IV. Reproducción y crecimiento de las cactáceas	47
4.1	Introducción	48
4.2	Metodología	49
4.3	Análisis de datos	50
4.3.1	Cactáceas cactoideas	50
4.3.2	Cactáceas opuntioideas	51
4.4	Resultados	52
4.4.1	Cactáceas cactoideas	53
4.4.1.1	<i>Echinopsis leucantha</i>	53
4.4.1.1.1	Crecimiento	53
4.4.1.1.2	Floración	55
4.4.1.1.3	Fructificación	56
4.4.1.2	<i>Pyrrhocactus sanjuanensis</i>	57
4.4.1.2.1	Crecimiento	57
4.4.1.2.2	Floración	58
4.4.1.2.3	Fructificación	59
4.4.2	Cactáceas opuntioideas	60
4.4.2.1	<i>Opuntia sulphurea</i>	60
4.4.2.1.1	Crecimiento	61
4.4.2.1.2	Floración	61
4.4.2.1.3	Fructificación	62
4.4.2.2	<i>Tephrocactus aoracanthus</i>	63
4.4.2.2.1	Crecimiento	63
4.4.2.2.2	Floración	64
4.4.2.2.3	Fructificación	65
4.5	Discusión	67
	Capítulo V. Germinación	70
5.1	Introducción	71
5.2	Metodología	72
5.3	Resultados	73
5.4	Discusión	78

	Capítulo VI. Enraizamiento de <i>Tephrocactus aoracanthus</i>	81
6.1	Introducción	82
6.2	Materiales y métodos	83
6.3	Análisis de datos	84
6.4	Resultados	85
6.5	Discusión	91
7	Discusión final	94
8	Conclusiones	99
9	Bibliografía	103

Capítulo I.
Introducción general.

1.1 Introducción

La familia Cactaceae es originaria del continente americano. Está representada por aproximadamente 2000 especies distribuidas en 200 géneros y tres subfamilias, típicas aunque no exclusivas de regiones áridas y semiáridas. En la república Argentina hay alrededor de 37 géneros y 250 especies de las tres subfamilias (Pereskioideae, Cactoideae y Opuntioideae) halladas en casi todas las provincias fitogeográficas, especialmente en el Chaco, Espinal, Cardonal y Monte (Kiesling, 2003).

Esta familia está constituida por plantas perennes generalmente con tallos gruesos y carnosos fotosintéticos. Posee areolas con espinas y en algunos casos gloquidios; hojas ausentes o muy reducidas. Las flores son hermafroditas, actinomorfas, campanuladas infundibuliformes, generalmente sésiles y solitarias, con tépalos y estambres dispuestos en espiral; de ovario casi siempre ínfero, unilocular con numerosos óvulos anátropos de placentación parietal. El androceo posee 1-2 series de estambres dispuestos en la parte interna del tubo floral con filamentos largos y anteras dehiscentes longitudinalmente. El estilo es simple y cilíndrico, con un estigma plurilobulado, papiloso. Los frutos van de carnosos a secos, tanto dehiscentes como indehiscentes.

1.1.1 Aspectos fisiológicos

Las cactáceas han tenido importantes desarrollos evolutivos que les permiten adaptarse a ambientes de gran aridez. La pérdida ó modificación de las hojas en espinas y la capacidad de acumular agua en grandes proporciones (aproximadamente un 90 % de su peso total, Gibson et al., 1986) les permiten soportar largos períodos de déficit hídrico.

Otra adaptación importante es la utilización de la vía fotosintética MAC (Metabolismo Ácido de las Crasuláceas), que aumenta la eficiencia en el uso del agua y evita la fotoinhibición ya que les permite a estas plantas captar CO₂ abriendo los estomas en la noche, cuando la temperatura es mas baja y la humedad relativa mas alta y combinarlo durante el día en ácidos orgánicos (horario en el que el complejo estomático permanece cerrado para evitar la pérdida de agua por transpiración).

Respecto a la vía fotosintética, algunos autores (Altesor et al. 1992; Loza-Cornejo et al. 2003; Ayala-Cordero et al. 2006), propusieron que las plántulas de las cactáceas utilizan en las primeras semanas de vida la vía fotosintética denominada C3 y que posteriormente cambian el fotosistema a CAM debido a una situación de estrés hídrico o a un desarrollo programado.

Hernández-González y Briones Villarreal (2007) refutan esta hipótesis, proponiendo que las plántulas utilizan siempre el sistema CAM, sólo que los autores anteriores en sus ensayos dieron a las plántulas condiciones lumínicas muy inferiores a las observadas en el campo por lo que no alcanzaron el punto de compensación lumínico (Nobel and Hartsock, 1986; Nobel, 1988) y esto no les permitió detectar la acumulación nocturna de ácidos orgánicos, propia del sistema CAM. Por último, Hernández-González y Briones Villarreal, (2007) proponen que esta acumulación es ampliamente variable entre especies y es lo suficientemente plástica como para permitirle a las cactáceas establecerse en un amplio rango de condiciones ambientales hídricas y lumínicas.

Por lo general, el sistema radical de las cactáceas es muy superficial y muy extendido, permitiéndoles explotar el agua depositada en los horizontes superficiales por períodos cortos de lluvia (Benson, 1982). Las cactáceas de tipo columnar desarrollan una raíz principal moderadamente profunda que les sirve de anclaje al suelo, mientras que otras cactáceas de diversos géneros (*Pterocactus*, *Puna*, *Maihueniopsis*) poseen una raíz principal napiforme engrosada que les permite almacenar agua y nutrientes bajo tierra (Kiesling, 2003). Los individuos de la subfamilia Opuntioideae que se generan de modo agámico (*Tephrocactus*, *Opuntia*, *Maihueniopsis*) en general no desarrollan una raíz principal. Sin embargo, emiten raíces superficiales a partir de la articulación rota y de las areolas que quedan en contacto con el suelo. Estas raíces son fasciculadas, muy ramificadas y relativamente cortas (Kiesling, 1984).

1.1.2 Aspectos ecológicos

Las relaciones interespecíficas dentro de una comunidad vegetal pueden clasificarse como positivas o negativas (Bertness and Callaway, 1994; Callaway, 1995; Bertness and Leonard, 1997; Callaway and Walker, 1997). Las relaciones positivas

ocurren mediante la presencia de plantas que mejoran las condiciones ambientales para el establecimiento de otras especies bajo sus copias (Callaway and Walker, 1997).

Las relaciones negativas son aquellas que disminuyen la capacidad de establecimiento y funcionamiento de una especie con respecto a otra (Connell, 1983; Schoener, 1983). Estas interacciones incluyen la competencia por nutrientes, radiación y agua disponible, entre otros recursos.

Este tipo de relaciones ha sido también observado entre cactáceas y arbustos. Turner (1966) estudió el establecimiento y supervivencia de las plántulas de *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britt. & Rose positivamente asociadas a la sombra generada por arbustos. Franco and Nobel (1989) encontraron que las plántulas de *C. gigantea* crecen sólo en hábitats sombreados, mientras que las plántulas de *Ferocactus acanthoides* Engelm. crecen un 70 % a la sombra y un 30 % en sitios desprotegidos.

En Argentina existen hasta la fecha escasos trabajos que desarrollan esta temática. De Viana et al. (2000) investigó la interrelación de *Trichocereus pasacana* (F.A.C. Weber) Britton & Rose con la vegetación del Parque Nacional los Cardones, encontrando evidencias significativas de asociación tanto positiva como negativa con diferentes arbustos. En la provincia de Mendoza, Méndez et al. (2004) encontró que de 15 especies de cactáceas estudiadas, siete tuvieron clara asociación con arbustos mientras que las restantes fueron encontradas en el suelo desnudo. Además sugiere que las especies que permanecen bajo los arbustos son las que se reproducen sexualmente, mientras que las que exploran el suelo desnudo son las que poseen propagación clonal. Identifica además a la humedad del suelo y a la materia orgánica como las variables ambientales más importantes relacionadas con el arbusto y las especies asociadas.

Por último, el patrón de distribución espacial de una población de plantas en un momento determinado, respecto al resto de las especies (constituyentes de la comunidad vegetal y de los mismos ejemplares internos a la población), es el resultado de numerosos procesos que interactúan entre sí en diferentes escalas espaciales y temporales, por lo que el estudio de las interacciones intra y interespecíficas es altamente relevante.

1.1.3 Aspectos reproductivos

Según Bowers (1996) la generación de nuevas yemas florales en *O. engelmannii* Salm-Dick. está positivamente relacionada con el número inicial de artejos, mientras que el desarrollo exitoso de flores es influenciado por las precipitaciones de los 3 meses previos a la floración. La relación entre la producción de flores y cladodios nuevos varía entre años, posibilitando así el mantenimiento de la población ya que si la planta emitiera sólo flores en pocos años perdería la capacidad de generar nuevas yemas en sus areolas.

Bullock and Martijena (1998) determinaron que la emisión de artejos nuevos por *Opuntia excelsa* Sánchez-Mejorada estaba relacionada con el número de artejos iniciales mediante una función cosenoidal, mientras que los frutos y artejos iniciales se relacionan mediante una curva de tipo sigmoidea.

1.2 Hipótesis del plan de tesis

1- El modelo de distribución de cactus en el desierto sanjuanino está asociado a la distribución y cobertura de los arbustos.

2- Existen interacciones interespecíficas positivas y negativas entre los arbustos y las cactáceas.

3- El microambiente generado bajo la copa de los arbustos influye en la distribución de las cactáceas asociadas, como así también en la asignación reproductiva.

1.3 Objetivos del plan de tesis

1.3.1 Objetivo general

Estudiar la relación cactus-arbusto a nivel específico y determinar las condiciones micro ambientales generadas por los arbustos que determinan el reclutamiento de cactáceas en el desierto del Monte en San Juan.

Estudiar si existen diferentes estrategias reproductivas para mantener las poblaciones por las cactáceas más comunes en el área de estudio.

1.3.2 Objetivos específicos

Se estudiará la influencia de los arbustos en los siguientes factores ambientales, bajo los arbustos y en el suelo desnudo:

- Temperatura del aire a nivel superficial entre 7-10 cm.
- Radiación solar fotosintéticamente activa: en el azimut solar.
- Distribución de nutrientes (N, P y K) bajo la proyección de copa de los arbustos, bajo los cactus fuera de los arbustos y en la zona de suelo desnudo (interparche), análisis textural, pH y conductividad eléctrica.

La respuesta de las cactáceas a las condiciones microambientales generadas por el matorral será estimada mediante las siguientes variables:

- Biomasa específica de cactus bajo y fuera los arbustos, por especie mediante estimación estadística a partir del número de artejos y la biomasa de una muestra.
- Número de individuos por especie bajo (en la proyección de copa) y fuera de los arbustos, por especie.
- Asignación reproductiva (número de flores, número y peso seco de frutos y viabilidad de semillas) de los cactus en relación con los factores ambientales analizados en cada situación evaluada (bajo y fuera copa de arbustos).

1.4 Área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en cuatro unidades fisonómicamente diferentes ubicadas en la localidad denominada Matagusanos (1000 m), (S 31,33060—W 68,60531) (Figura 1).



Figura 1. Imagen satelital del área de estudio.

Geomorfológicamente, el semibolsón de Matagusanos (Perucca, 1989), está formado por dos cordones montañosos (al oeste la Sa. de Talacasto-La Dehesa y al este la Sa. de Villicúm) de rocas calizas dolomíticas de edad Cambro-Ordovícica y de origen tectónico que corren paralelas en sentido N-S y actúan como cuencas de recepción de lluvias. Los numerosos cauces temporarios bajan por los abanicos aluviales (cuya pendiente media es del 4 %, Perucca, 1989) y piedemontes erosionando y depositando selectivamente el material de arrastre que va desde clastos con tamaño de grava en el ápice de los abanicos, a gravas más pequeñas en el sector medio y drenando finalmente arenas y limos en la base.

El nivel de base del sistema hídrico es el río la Travesía, que corre longitudinal de norte a sur a través de la playa del semibolsón.

Según la clasificación climática de Köppen el área se encuentra dentro del subtipo BWwKb (Poblete y Minetti, 1989). De carácter seco-hiperárido. La precipitación media anual es de 116,5 mm, (el 72 % ocurre durante el período estival). La temperatura promedio anual es de 17,2° C, la temperatura máxima absoluta de 42,8° C y la mínima absoluta de -7,3° C. (Servicio Meteorológico Nacional, 1958).

La fisonomía dominante del paisaje es la de matorral, con una cobertura promedio del 20 %. Las especies dominantes son *Larrea cuneifolia* Cav., *Larrea divaricata* Cav., *Tephrocactus aoracanthus* (Lem.) Lem., *Bulnesia retama* Cav., y *Bougainvillea spinosa* (Cav.) Heimerl., entre otras.

La totalidad del ensayo fue desarrollado en cuatro unidades fisiográficas, que representan la variabilidad ambiental a escala del paisaje.

Dentro de estas unidades (geotopos), se trazaron aleatoriamente cinco parcelas por ambiente en las que se tomaron las muestras y los datos para este trabajo. Las parcelas fueron rectangulares de 6x10m, realizadas mediante el marcado de los vértices con estacas de madera y el perímetro con alambre. El tamaño de las parcelas, estuvo condicionado por el tamaño mínimo de los interfluvios (ver capítulo de distribución espacial), por lo que se realizaron los relevamientos en las zonas altas (más estables), para evitar problemas causados por las escorrentías estivales.

En estas parcelas se implementaron los diferentes diseños experimentales para alcanzar los objetivos de esta tesis. Las metodologías correspondientes son detalladas en cada capítulo.

Las cuatro unidades fisiográficas evaluadas son:

Llanura aluvial (La): (S 31,33060—W 68,60531) (Figura 2a).

A nivel regional, este ambiente representa el 73 % de la superficie aproximada del semibolsón. Posee una pendiente del 3—4 % y el suelo es muy rocoso con clastos de hasta 20 cm de diámetro. En el estrato arbustivo domina *Larrea cuneifolia*, acompañada por *Bulnesia retama*, *Bougainvillea spinosa*, *Cercidium praecox* (*ssp. glaucum*) y *Lycium tenuispinosum*. La cobertura total es del 25 %.

Médano (M): (S 31,22086—W 68,65320) (Figura 2b).

Es el geotopo más próximo al nivel de base del sistema. Rodea la zona de deposición de arcillas y representa el 12 % del sistema. La pendiente es del 2-3 %. El suelo es arenoso con intensa erosión hídrica. Domina *Larrea divaricata*, *Tephrocactus aoracanthus*, acompañadas por *Bulnesia retama*, *L. cuneifolia* y *C. praecox*. La cobertura total es del 14 %.

Ladera de exposición Este (Le): (S 31,29280—W 68,61434) (Figura 2c).

La pendiente es del 50 %. El suelo es abundante en clastos heterométricos y posee una capa rocosa profunda. Domina *L. cuneifolia*, *Zuccagnia punctata* y *C. preacox*. La cobertura total es del 15 %.

Ladera de exposición Oeste (Lw): (S 31,29293—W 68,61428) (Figura 2d).

La pendiente es del 50 %. El suelo es similar al del geotopo anterior. Dominan *L. cuneifolia* y *Z. punctata* acompañadas por *B. spinosa*. La cobertura total es del 36 %.

Ambas laderas son observadas al pie de las Sierras de Villicúm y de Talacasto-La Dehesa. También afloran en sectores dentro de la llanura aluvial. Cubren en conjunto aproximadamente un 15 % de la superficie total del terreno, aproximadamente.

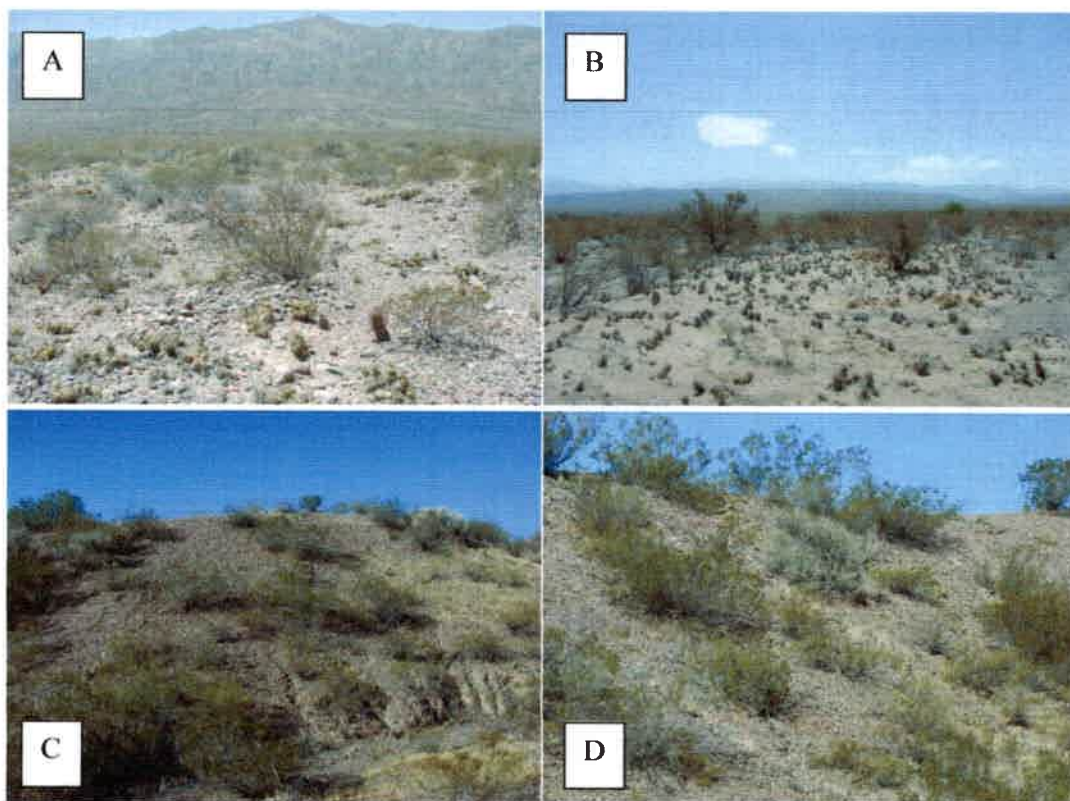


Figura 2. Unidades fisiográficas en las que se llevaron a cabo los ensayos. A) Llanura aluvial, B) Médanos, C) Ladera exposición este y D) Ladera exposición oeste.

1.5 Especies estudiadas

Intentando comprender los sistemas complejos de las interacciones entre las cactáceas y los arbustos del desierto central del Monte, se enfocó el estudio en cuatro cactáceas destacadas por sus atributos (Figura 3).

Tephrocactus aoracanthus (Lem.) Lem., fue elegida principalmente por su amplio rango de distribución que incluye a las provincias de Catamarca, oeste de Córdoba, La Rioja, San Juan, Mendoza y San Luís, donde forma poblaciones con altas densidades y por poseer dos estrategias reproductivas: sexual (por medio de semillas) y asexual por la frágil articulación que une los artejos globosos en ramas arrosariadas (Kiesling, 1984). Las matas laxas alcanzan los 30 cm de altura (excepcionalmente 50). A partir de las grandes aréolas ubicadas en la zona superior de los artejos, crecen de 1 a 7 espinas gruesas de 7 a 15 cm de long. Las flores son blancas anacaradas hasta rosadas, con pétalos mucronados y frutos muchas veces con espinas en las areolas superiores y numerosos gloquidios desarrollados en todas las aréolas. Estos gloquidios quedan incluidos en el desarrollo de los frutos dehiscentes, rodeando las semillas. Es una especie considerada endémica de la Argentina (Zuloaga y Morrone, 1999).

Opuntia sulphurea Gillies ex Salm-Dyck var. *sulphurea*, forma plantas también bajas, de hasta 30 cm. Con artejos alineados y reptantes sobre el borde (Kiesling, 2003).

En los artejos discoideos hay tubérculos discoideos en cuyos ápices se sitúan las aréolas. De las aréolas salen las cinco espinas de 2 a 6 cm de long, a veces retorcidas, blancuzcas. Las flores son amarillas, al igual que los frutos mientras están en desarrollo. Esta variedad, es de amplia distribución, desde Salta a Neuquén y Río Negro. En San Juan está en todos los departamentos (Kiesling, 2003). En la zona de estudio se ubica principalmente en sitios llanos, donde incluso tiene poca abundancia, razón por la que fue tenida en cuenta en este estudio.

Pyrrhocactus sanjuanensis (Speg.) Backeb, se eligió por ser un endemismo propio de la provincia de San Juan, y por ser un género poco estudiado, desde los aspectos taxonómicos a los ecológicos. Posee tallos simples y globosos de hasta 20 cm de altura, grisáceo, con 10 a 14 costillas rectas en las que se alinean las aréolas de las

que parten espinas negras direccionadas hacia arriba. Las flores son amarillas, y los frutos son globosos, pilosos. Es una especie que en el área de estudio posee poca densidad.

Echinopsis leucantha (Gillies ex Salm-Dyck) Walp. Se eligió por ser una especie de amplia distribución geográfica típica del Monte, encontrándose desde Salta a Río Negro y Buenos Aires (Kiesling, 2003). Es de hábito columnar, alcanzando 130 cm excepcionalmente. Posee costillas (12-14), espinas tubuladas, arqueadas cerrándose sobre el ápice. Emite numerosas flores blancas tubulares de 10 cm de long. El fruto con pulpa dulce presenta dehiscencia a medida que se seca.

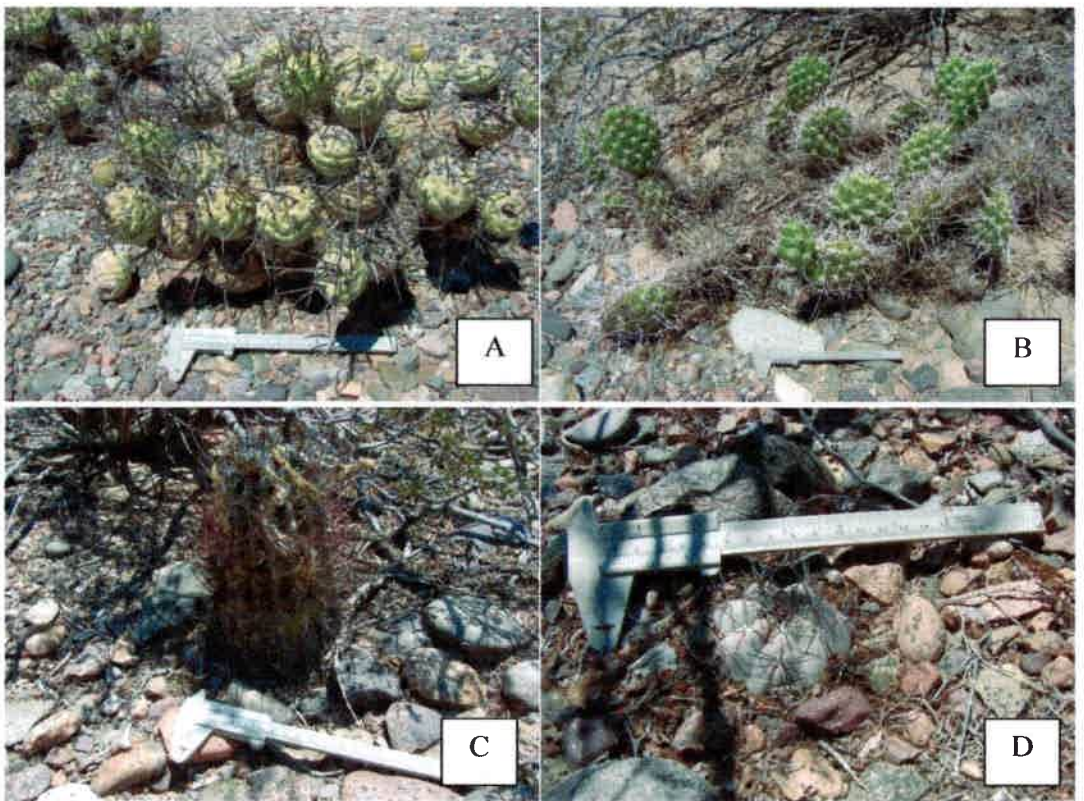


Figura 3. Cactáceas estudiadas. Subfamilia Opuntioideae: A: *Tephrocactus aoracanthus*; B: *Opuntia sulphurea*. Subfamilia Cactoideae: C: *Echinopsis leucantha*; D: *Pyrrhocactus sanjuanensis*.

Capítulo II.
Caracterización Ambiental.

2.1 Introducción

En los ambientes áridos y semiáridos la instalación de las plantas suele estar restringida por muchos factores limitantes que suelen ser potenciados en determinadas épocas del año. Entre ellos, los más determinantes están relacionados a características climáticas (marcado déficit hídrico, precipitaciones de tipo torrencial restringidas en el verano, elevada variabilidad térmica diaria y anual, entre otras), edáficas (suelos con poco agua disponible para la vegetación, con escaso desarrollo y contenido de nutrientes, actividad de microorganismos casi nula). En ciertos ecosistemas áridos, suelen alcanzar también mayor relevancia factores bióticos tales como granivoría, herbivoría, competencia por recursos y procesos alelopáticos.

En este contexto, ha sido ampliamente estudiado como diferentes cactáceas responden a ciertos factores ambientales. La mayoría de los autores coinciden en señalar a la elevada radiación solar propia de estos ecosistemas como la principal causa que determina el reclutamiento de plántulas de cactáceas (Turner et al., 1966; Nobel and Pimienta-Barrios, 1995).

La exposición a los rayos solares influye en la temperatura del sustrato. Este efecto térmico también interviene en el reclutamiento de cactáceas condicionándolas principalmente a zonas protegidas de la elevada radiación.

Ciertas características edáficas como el contenido de nutrientes y la textura suelen condicionar el establecimiento de las plántulas de cactáceas. Aunque algunos autores proponen que bajo los arbustos el suelo posee mejor desarrollo y contenidos hídricos y nutritivos (Méndez et al., 2004), otros proponen que la disponibilidad real de elementos está directamente condicionada a la competencia con el arbusto generador del micrositio (McAuliffe, 1984; Franco and Nobel, 1989). Además el suelo bajo algunos arbustos y árboles (principalmente leguminosos), en simbiosis con bacterias fijadoras de nitrógeno, suele poseer elevadas concentraciones de nitrógeno en el radio de dispersión de sus proyecciones de copa.

El objetivo del presente capítulo es evaluar cómo la existencia de diferentes especies arbustivas en el contexto particular de cada unidad fisiográfica, determina la heterogeneidad microambiental en las siguientes variables: radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura del aire y características edáficas.

Para contextualizar la importancia relativa de cada especie arbustiva, se analizan morfométricamente los arbustos y se determina posteriormente su aporte a la cobertura, y riqueza específica del total de cada unidad fisiográfica.

2.2 Metodología

2.2.1 Caracterización del arbustal

El arbusto promedio (o arbusto típico) de cada especie por geotopo se determinó mediante el análisis morfométrico de los arbustos encontrados en los cuatro geotopos, registrando la altura desde el cuello de la planta hasta el ápice mayor de la misma, y los diámetros mayores y menores de las copas de todos los arbustos incluidos en las cinco parcelas de cada geotopo.

2.2.2 Radiación fotosintéticamente activa y temperatura

Para interpretar el micro ambiente bajo los arbustos, se registró la radiación fotosintéticamente activa (RFA) (radiómetro digital: QMSS-S, Apogee®) y la temperatura a 7 cm del suelo (termómetros de alcohol de respuesta rápida) siempre en los mismos arbustos al azimut solar, en tres posiciones respecto de la proyección de sombra del arbusto: al centro del arbusto (**C**), a la mitad (**M**) y en el extremo (**E**) de la proyección de su sombra, en cuatro días representativos de las cuatro estaciones del año.

Con el fin de obtener una referencia del suelo descubierto se promediaron los valores de RFA y temperatura registrados en cuatro puntos sin cobertura vegetal (en suelo descubierto) tomados aleatoriamente dentro de cada parcela.

2.2.3 Caracterización de variables edáficas

La influencia de los arbustos en las características edáficas fue evaluada a partir de muestras de suelo tomadas entre 0 y 20 cm de profundidad en las cuatro unidades fisiográficas y en tres situaciones: bajo el arbusto dominante de la parcela, en el suelo descubierto y bajo la cactácea dominante de la parcela. Las muestras se tomaron en las cinco parcelas considerando el valor promedio de cada combinación “unidad

fisiográfica*situación”. Se realizaron los análisis de: conductividad eléctrica, textura (método gravimétrico), pH y los nutrientes: N por el método Kjeldhal, P por la técnica Arizona y K por fotometría de llama. También se evaluó el contenido de materia orgánica.

2.3 Análisis de datos

2.3.1 Caracterización del arbustal

La estimación del arbusto promedio de cada especie en cada geotopo, incluyó el valor de altura promedio y el cálculo de la superficie de los arbustos empleando la ecuación del óvalo (E1):

$$\text{Área del óvalo} = \pi * (\text{radio mayor}) * (\text{radio menor}) \quad (\text{E1})$$

La composición florística de cada geotopo se obtuvo relevando el total de los individuos encontrados en las parcelas, determinando de ese modo el porcentaje de dominancia específica en cada ambiente.

2.3.2 Radiación fotosintéticamente activa y temperatura

Para determinar la diferencia media anual (Δ) de temperatura y radiación (en adelante Δ Temp y Δ RFA, respectivamente) bajo los diferentes arbustos en cada unidad fisiográfica, se restaron los valores observados al valor medio de referencia en suelo descubierto de cada parcela y se promediaron los valores obtenidos en las cuatro estaciones. Se analizaron mediante ANOVA y separación de medias por Test de Tukey ($p < 0,05$) las diferencias de RFA y temperatura observadas bajo los diferentes arbustos en cada geotopo, como así también la interacción entre las diferentes especies y la posición respecto de la proyección de sombra.

2.3.3 Caracterización de variables edáficas

Los diferentes ítems relacionados con el estudio de suelo fueron analizados mediante ANOVA y separación de medias por test de Tukey ($p=0,05$). Se analizó la interacción entre las variables “Unidad fisiográfica*situación”.

2.4 Resultados

2.4.1 Caracterización del arbustal

En todos los geotopos donde fue encontrada *B. retama* resultó el arbusto de mayor desarrollo tanto en altura (Figura 6) como en superficie de copa (Figura 7), mientras que *L. cuneifolia* fue el de menor porte en todos los ambientes junto con *L. divaricata* (médano) y *L. tenuispinosum* (Llanura aluvial).

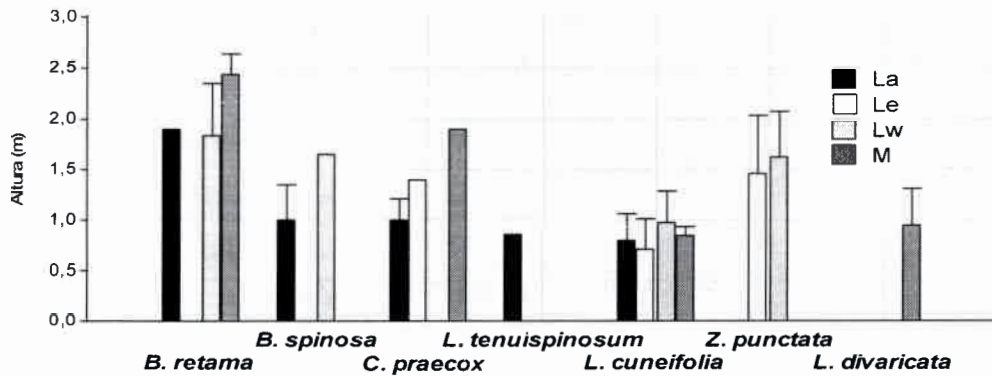


Figura 6. Altura de la vegetación arbustiva encontrada en el área de estudio. Barras: intervalo de confianza 95 %. La: llanura aluvial, Le: ladera este, Lw: ladera oeste, M: médano

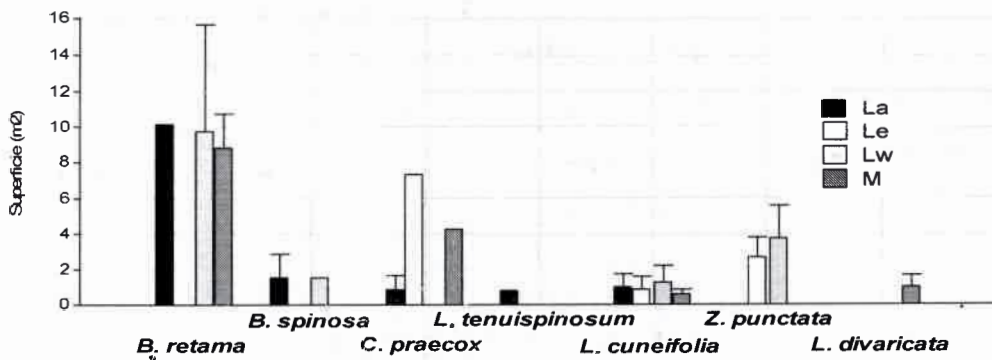


Figura 7. Superficie de copa promedio de los arbustos. Barras: intervalo de confianza 95 %. La: llanura aluvial, Le: ladera este, Lw: ladera oeste, M: médano

El geotopo donde la vegetación mostró una menor altura promedio fue en la *ladera este* (82 cm) seguido por la *llanura aluvial* (83 cm), el *médano* (1,16 m) y la *ladera oeste* (1,28 cm).

La superficie de suelo cubierta por el arbusto promedio aumentó de 1,14 m² en la *llanura aluvial* a 1,31 m² en la *ladera este* seguido por el *médano* (2,06 m²) y por último la *ladera oeste* (2,81 m²).

Si se analiza individualmente cada geotopo, podemos definir a la *llanura aluvial* como un jarillal bajo de *L. cuneifolia* (89,7 % de los individuos) acompañado por *B. spinosa* (3,4 %), *B. retama* (1,7 %), *L. tenuispinosum* (1,7 %) y *C. praecox* (3,4 %).

El geotopo *médano*, corresponde también a un jarillal pero dominado por *L. divaricata* (70,8 %), acompañado por *B. retama* (12,5 %), *L. cuneifolia* (12,5 %) y *C. praecox* (4,2 %).

En la *ladera este* el arbusto dominante fue *L. cuneifolia* (84,8 %) seguido por *Z. punctata* (12,1 %) y por último *C. praecox* (3 %).

Por último en la *ladera oeste* la dominancia estaba distribuida entre *L. cuneifolia* (54,7 %) y *Z. punctata* (35,8 %) acompañadas por *B. retama* (7,5 %) y *B. spinosa* (1,9 %).

2.4.2 Radiación fotosintéticamente activa y temperatura

En los sitios de baja pendiente (*llanura aluvial* y *médano*) los análisis de varianza mostraron diferencias significativas para Δ RFA y Δ Temp entre los factores “especie” (Δ RFA=*L. aluvial*: F: 3,25; p<0,022; *Médano*: F: 3,81; p<0,01 y Δ Temp=*L. aluvial*: F: 24,19; p<0,0001; *Médano*: F: 19,33; p<0,0001) y “posición” (Δ RFA=*L. aluvial*: F: 13,48; p<0,0001; *Médano*: F: 31,41; p<0,0001. Δ Temp=*L. aluvial*: F: 3,07; p<0,0484; *Médano*: F: 12,54; p<0,0001), aunque sin interacción significativas entre ellos, ni en la *llanura aluvial* (Δ RFA= F: 0,66; p= 0,6798; Δ Temp= F: 0,43; p=0,8587), ni en el *médano* (Δ RFA= F: 1,19; p=0,3102; Δ Temp= F: 0,46; p=0,8344).

En las laderas este y oeste sólo el factor “posición” fue significativo para Δ RFA (*L. este*=F: 21,15; p<0,0001; *L. oeste*=F:115,60; p<0,0001) y Δ Temp (*L. este*=F:6,41; p:0,0019; *L. oeste*=F:30,43; p<0,0001), mientras que el factor “especie” fue sólo significativo para Δ Temp (*L. este*=F: 10,18; p:0,0001; *L. oeste*=F:8,81; p:0,0032),

mientras que para ΔRFA no fue significativo en ninguna de las laderas (*L. este*= F:1,64, p=0,19; *L. oeste*= F: 0,64, p=0,42).

No se encontraron interacciones significativas entre los factores observados en ninguna de las laderas (*L. este*= ΔRFA = F: 0,10; p=0,98; $\Delta TEMP$ = F: 1,13; p=0,34; *L. oeste*= ΔRFA = F: 0,02; p=0,97; $\Delta TEMP$ = F: 1,07; p=0,34). Los resultados anteriores se observan ordenados en la Tabla 1.

Tabla 1. Significancia de análisis de varianza factorial entre las variables ambientales consideradas (radiación fotosintéticamente activa y temperatura).

Fuente de variación	Llanura aluvial		Médano	
	ΔRFA	$\Delta TEMP$	ΔRFA	$\Delta TEMP$
Especie	F:3,25; p<0,022	F:24,19; p<0,0001	F:3,81; p<0,01	F:19,33; p<0,0001
Posición	F:13,48; p<0,0001	F:3,07; p<0,0484	F:31,41; p<0,0001	F:12,54; p<0,0001
Especie*posición	F:0,66; p= 0,6798	F:0,43; p=0,8587	F:1,19; p=0,3102	F:0,46; p=0,8344
	Ladera este		Ladera oeste	
	ΔRFA	$\Delta TEMP$	ΔRFA	$\Delta TEMP$
Especie	F:1,64, p=0,19	F:10,18; p:0,0001	F:0,64, p=0,42	F:8,81; p:0,0032
Posición	F:21,15; p<0,0001	F:6,41; p:0,0019	F:115,60; p<0,0001	F:30,43; p<0,0001
Especie*posición	F:0,10; p=0,98	F:1,13; p=0,34	F:0,02; p=0,97	F:1,07; p=0,34

En los cuatro ambientes se observó un gradiente de Temperatura y RFA respecto del suelo descubierto que disminuyó del centro de los arbustos hacia la periferia de la proyección de sombra (Tabla 2).

Tabla 2. ANOVA de $\Delta Temp$ y ΔRFA en los cuatro geotopos (*La*: Llanura aluvial, *M*: Médano, *Le*: Ladera este y *Lw*: Ladera oeste) en función de la posición respecto al centro del arbusto. (C: centro, M: mitad y E: extremo de proyección de sombra) Letras distintas, indican diferencias significativas (p<0,05).

<i>La</i> \bar{x} $\Delta Temp$		<i>Le</i> \bar{x} $\Delta Temp$		<i>La</i> \bar{x} ΔRFA		<i>Le</i> \bar{x} ΔRFA	
E	2,04 A	E	1,08 A	E	623,62 A	E	634,19 A
M	2,92 B	M	2,16 B	M	1030,52 B	M	1121,29 B
C	2,95 B	C	2,4 B	C	1418,45 C	C	1443,41 C
<i>M</i> \bar{x} $\Delta Temp$		<i>Lw</i> \bar{x} $\Delta Temp$		<i>M</i> \bar{x} ΔRFA		<i>Lw</i> \bar{x} ΔRFA	
E	1,41 A	E	1,35 A	E	559,95 A	E	535,59 A
M	2,59 B	M	2,41 B	M	1068,8 B	M	1084,82 B
C	3 B	C	3,09 C	C	1388,04 C	C	1446,42 C

Respecto a los arbustos, en los geotopos de poca pendiente (*Llanura aluvial y médano*), fue bajo *B. retama* donde el suelo estaba significativamente más frío y sombrío (Tabla 3).

Las dos laderas, donde no se observó *B. retama*, la especie más sombría (con mayor valor de Δ RFA) fue *Zuccagnia punctata*, aunque sin diferencias significativas con las especies acompañantes (Tabla 3). Inversamente, los arbustos cuyos valores de RFA resultaron más parecidos al suelo descubierto fueron: en la *llanura aluvial* *Bougainvillea spinosa* y *Lycium tenuispinosum* (especies caducifolias de bajo porte); en el *médano* *Larrea divaricata* y *Larrea cuneifolia*, y en la *ladera este*, *Cercidium praecox* (*ssp. glaucum*).

El Δ Temp observado bajo los arbustos de la *ladera oeste*, en *Z. punctata* mostró el mayor valor significativamente diferente de *L. cuneifolia*.

En la *ladera este*, la especie cuya proyección de copa tuvo la mayor diferencia térmica fue *C. praecox*, seguida de *Z. punctata* (Tabla 3).

Tabla 3. ANOVA de Δ Temp ($^{\circ}$ C) y Δ RFA ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{S}^{-1}$) en los cuatro geotopos (La: Llanura aluvial, M: Médano, Le: Ladera este y Lw: Ladera oeste) en función de los diferentes arbustos. Letras distintas, indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

<i>L. aluvial</i> \bar{x} Δ Temp		<i>L. este</i> \bar{x} Δ Temp		<i>L. aluvial</i> \bar{x} Δ RFA		<i>L. este</i> \bar{x} Δ RFA	
<i>L. cuneifolia</i>	1,55 A	<i>L. cuneifolia</i>	1,17 A	<i>B. spinosa</i>	838,02 A	<i>C. praecox</i>	935,04 A
<i>L. tenuispinosum</i>	1,77 A	<i>Z. punctata</i>	2,14 B	<i>L. tenuispinosum</i>	847,04 A	<i>L. cuneifolia</i>	1076,05 A
<i>B. spinosa</i>	2,33 A	<i>C. praecox</i>	2,33 B	<i>L. cuneifolia</i>	1022,52 AB	<i>Z. punctata</i>	1187,8 A
<i>B. retama</i>	4,89 B			<i>B. retama</i>	1389,21 B		
<i>Médano</i> \bar{x} Δ Temp		<i>L. oeste</i> \bar{x} Δ Temp		<i>Médano</i> \bar{x} Δ RFA		<i>L. oeste</i> \bar{x} Δ RFA	
<i>L. cuneifolia</i>	1,53 A	<i>L. cuneifolia</i>	2,01 A	<i>L. divaricata</i>	924,3 A	<i>L. cuneifolia</i>	1002,62 A
<i>L. divaricata</i>	1,69 A	<i>Z. punctata</i>	2,56 B	<i>L. cuneifolia</i>	929,06 A	<i>Z. punctata</i>	1041,94 A
<i>C. praecox</i>	2,55 B			<i>C. praecox</i>	967,46 AB		
<i>B. retama</i>	3,56 C			<i>B. retama</i>	1201,56 B		

2.4.3 Caracterización de variables edáficas

Respecto al pH, no se encontraron diferencias significativas ni en la interacción de las variables (“geotopo*situación”: F: 1,19; p =0,3283), ni cada una de ellas por separado (“geotopo: F: 2,56; p =0,0661; “situación”: F: 1,41; p =0,2533). Los suelos resultaron en general neutros o levemente alcalinos (Figura 4).

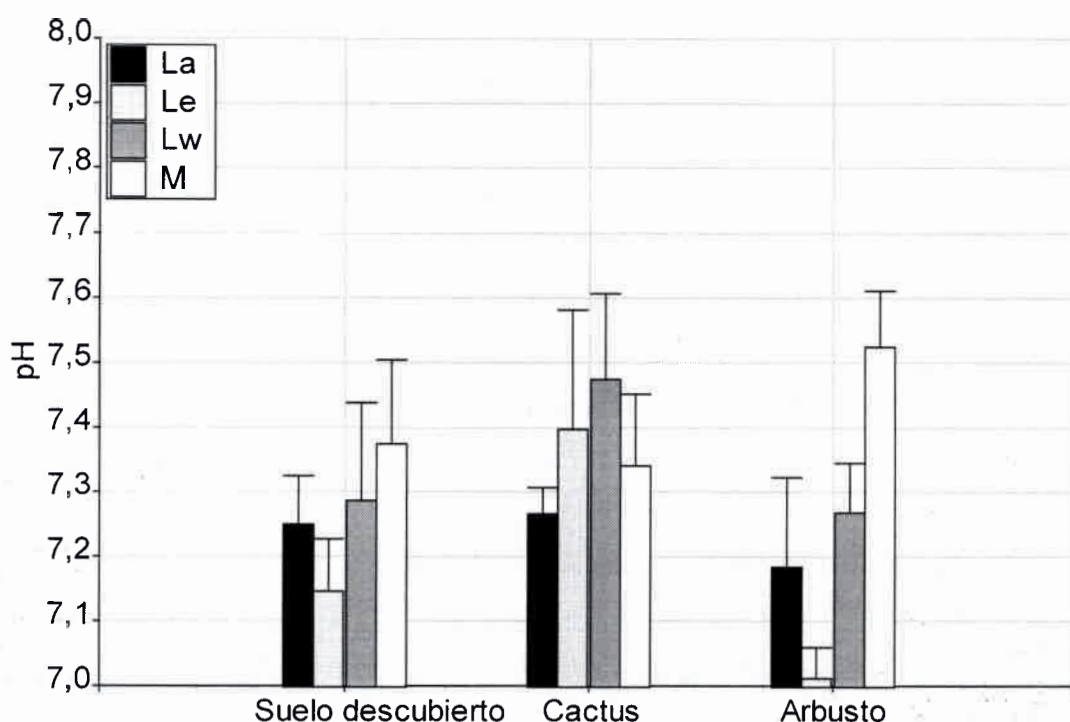


Figura 4. pH medio en cada situación. Barras: Intervalo de confianza del 95 %.
La: Llanura aluvial, Le: Ladera este, Lw: Ladera oeste y M: Médano.

La conductividad eléctrica mostró interacción significativa entre las variables “geotopo” y “situación” ($F: 11,33; P < 0,0001$). Excepto en la ladera este, la cantidad de sales disueltas fue menor en el suelo descubierto, intermedia a profundidad de raíz de los cactus y mayor bajo los arbustos en todos los casos (Figura 5).

Analizando separadamente los valores de conductividad en las diferentes unidades fisiográficas, se observa en llanura aluvial una diferencia significativa ($F: 103,36 p < 0,0001$) mayor bajo los arbustos que en las otras dos situaciones (bajo cactus y en suelo descubierto). En la ladera este no se encontraron diferencias significativas entre las tres situaciones ($F: 0,35 p = 0,7138$), aunque en el suelo descubierto el valor medio de conductividad eléctrica fue mayor y menor bajo los cactus siendo intermedio bajo los arbustos. En el médano y en la ladera oeste no se encontraron diferencias significativas entre las situaciones, pero los valores medios de conductividad eléctrica aumentan a partir del suelo descubierto a bajo cactus y por último bajo arbustos (Tabla 4).

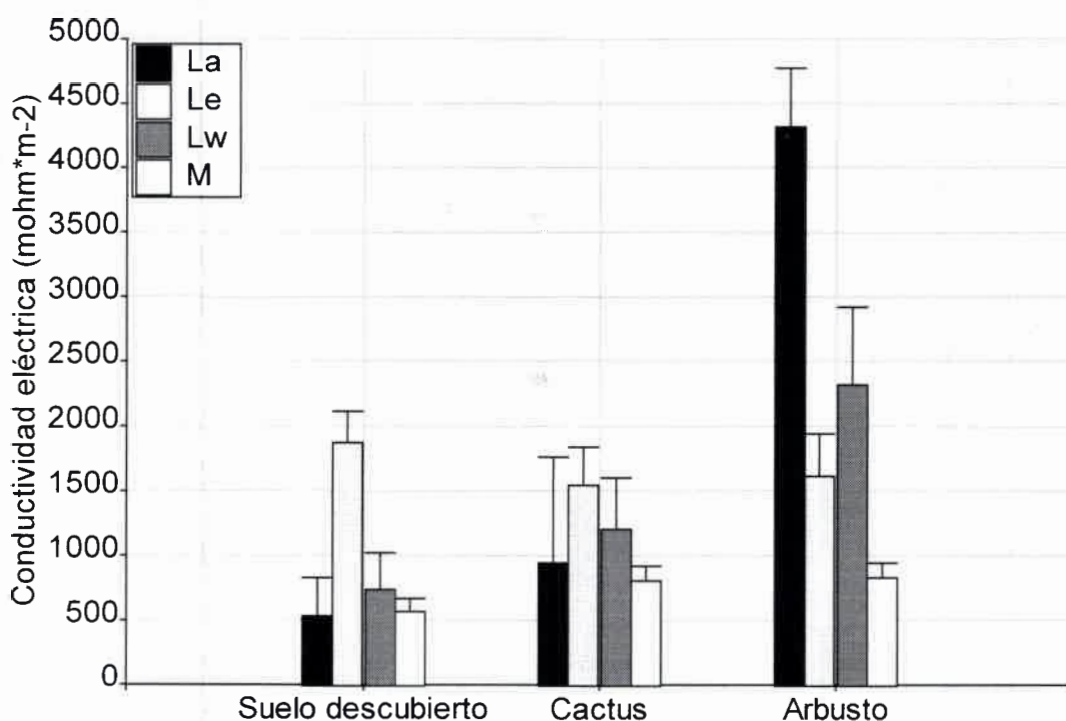


Figura 5. Conductividad eléctrica media en cada situación. Barras: intervalo de confianza 95 %. La: llanura aluvial, Le: ladera este, Lw: ladera oeste, M: médano

Tabla 4. Análisis de la varianza y separación de medias por test de Tukey considerando las cuatro unidades fisiográficas por separado (La: Llanura aluvial, M: Médano, Le: Ladera este y Lw: Ladera oeste). Los valores representan la conductividad eléctrica media en cada situación (suelo descubierto, Bajo cactus y bajo arbustos). Letras distintas, indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Situación	La	M	Le	Lw
Suelo descubierto	531,6 A	565,2 A	1871,6 A	741,4 A
Cactus	944,2 A	803,4 A	1550,2 A	1203,2 A
Arbusto	4314,0 B	829,2 A	1612,8 A	2312,8 A

Los nutrientes N, P y K, de los suelos en las cuatro unidades fisiográficas resultaron de muy pobres a pobres. Dentro de cada geotopo no se observaron diferencias significativas entre los distintos orígenes de las muestras de suelo (suelo descubierto, cactus y arbusto) para ninguno de los elementos analizados (Nitrógeno: F: 1,55; p: 0,2527; M.O. F: 1,84; p: 0,2010; Fósforo: F: 1,96; p: 0,1827; Potasio: F: 2,63; p: 0,1130).

Se encontraron diferencias significativas considerando las unidades fisiográficas en todos los elementos estudiados, siendo las unidades más disímiles entre sí, la *llanura aluvial* y el *médano*. Ésta última, presentó los menores valores de N, P y K, la menor proporción de materia orgánica y el menor volumen de sedimentación (Tabla 5).

Los suelos de la *llanura aluvial* mostraron mayor proporción de nutrientes y materia orgánica (Tabla 5). Texturalmente la arena fina es la principal constituyente del suelo acompañada en menor proporción por limo y arcilla. El único geotopo donde no se observó arcilla, fue en el *médano*.

Los suelos del *médano* resultaron arenosos, mientras que en los demás geotopos fueron de arenosos a franco arenosos sin relación con el origen de la muestra (Suelo descubierto, cactus, arbusto).

Tabla 5. Parámetros del sustrato encontrado bajo las diferentes condiciones en los geotopos.

Zona	F:4,63 p:0,0225		F:5,00 p:0,018		F:9,39 p: 0,0018		F:4,82 p:0,02		F:6,92 p:0,0059	
	Nitrógeno (ppm)		Mat. Org.(%)		Fósforo (ppm)		Potasio (ppm)		Vol Sedim.(ml%g)	
Medano	291,67	A	0,58	A	8,25	A	84,33	A	71,67	A
L. este	476,00	A B	0,93	A B	9,25	A	178,33	A B	82,33	B
L. oeste	499,33	A B	0,99	B	8,21	A	173,33	A B	79,33	B
L.aluvial	555,33	B	1,06	B	14,96	B	201,67	B	78,67	A B

2.5 Discusión

Evidentemente existe una marcada heterogeneidad microambiental determinada tanto por los factores abióticos característicos de cada geotopo, como por la influencia de los arbustos en las variables estudiadas.

Es posible que la heterogeneidad a nivel de paisaje esté fuertemente relacionada al modelado determinado por diferentes procesos geomorfológicos que influyen directamente en el tipo de suelo, en la pendiente, en el movimiento del agua y en el establecimiento de la vegetación. Estas diferencias a nivel de paisaje parecen ser decisivos en la conformación del arbustal, tanto en la composición específica como en el porte de los arbustos.

A su vez, las características morfológicas intrínsecas de cada arbusto definen cómo influyen en la radiación y en la temperatura. Los arbustos caducifolios tempranos y de bajo porte como *L. tenuispinosum* y *B. spinosa* interceptan poca radiación solar, permitiendo el aumento de la temperatura del suelo bajo sus doseles, mientras que los arbustos de *B. retama* poseen muchas ramas imbricadas que alcanzan la superficie del suelo y forman una densa sombra bajo sus copas alcanzando la máxima diferencia de radiación y temperatura media en centro del arbusto respecto del suelo descubierto. El

significativo efecto de la posición en la sombra y temperatura bajo los arbustos, puede estar también determinado por la arquitectura de la planta en la que el centro está cubierto casi simétricamente, mientras que hacia los bordes de los arbustos disminuye la protección de la copa. Este efecto aumenta la heterogeneidad considerablemente y ofrece un gradiente muy importante para la instalación de plantas no observado en ningún estudio previo, que será determinante en la distribución espacial de las cactáceas (capítulo de distribución espacial).

Las características de los suelos también influyen en la heterogeneidad, sobre todo a nivel paisajístico. A esa escala, el suelo proveniente de la llanura aluvial resultó en general de mejores características ya que posee mayor proporción de nutrientes y materia orgánica. En esta unidad, en el médano y en la ladera oeste, se observó bajo los arbustos la mayor conductividad eléctrica, que puede estar influenciada por la deposición de mantillo y partículas finas que resultan en un aumento de la concentración de sales como lo mencionan Martínez Carretero y Dalmasso (1992). Según Le Huërou (1996), *Opuntia ficus-indica*, posee un límite de salinidad que corresponde a una conductividad eléctrica de 5-6 dSm-1. Si las cactáceas estudiadas en el presente trabajo tuvieran límites similares al propuesto por este autor, la salinidad del suelo en el área de estudio (rango: 0,53 a 4,31 dSm-1) no resulta un factor limitante para la instalación y desarrollo de las cactáceas, como ocurre con los suelos y las cactáceas estudiadas por Méndez et al., (2004).

La homogeneidad en el contenido de nutrientes dentro de cada unidad fisiográfica difiere de los resultados encontrados por otros autores que mencionan una mayor concentración de nitrógeno, fósforo, potasio y materia orgánica (García-Moya and McKell, 1970; Franco and Nobel, 1989; Valiente-Banuet et al., 1991b; Reyes-Olivas et al., 2002, Méndez et al., 2004) bajo los arbustos respecto al suelo desnudo. Nobel (1994) menciona que los elementos del suelo tienen efectos significativos en el crecimiento de las cactáceas, siendo positivo el efecto del nitrógeno, el potasio y el boro, mientras que muestra un efecto negativo el sodio.

Los cactus son tolerantes a pH de hasta 8,2-8,5 (Le Houërou, 1994), por lo que los valores encontrados en el área de estudio (rango: 7,01 a 7,52) no afectarían a la distribución respecto a esta variable edáfica.

Capítulo III.
Distribución Espacial de las cactáceas en relación al arbustal.

3.1 Introducción

Para detectar asociaciones entre plantas y sus potenciales nodrizas, históricamente se han utilizado diferentes métodos analíticos que podrían agruparse en dos tipos:

- Métodos de primer orden (no espacialmente explícitos).
- Métodos de segundo orden (espacialmente explícitos).

Los primeros se basan en el conteo de la totalidad de individuos de en un área determinada (Ripley, 1981) y evalúan la desviación de su densidad (λ) a gran escala en función de la cobertura de nodrizas. Varios autores (Valiente-Baunet *et al.*, 1991; De Viana *et al.*, 2000; Mandujano *et al.*, 2002; Méndez *et al.*, 2004; Zuñiga *et al.*, 2005; López and Valdivia, 2007) han estudiado las relaciones entre cactáceas y arbustos nodrizas con estos métodos, relevando la posición de cada cactus respecto a la canopia de los arbustos. La abundancia encontrada bajo cada arbusto es comparada con la proporción de superficie cubierta por la nodriza. La significancia de la comparación se realiza con diferentes pruebas estadísticas como χ^2 (Sokal and Rohlf, 1984) y G (Manly, 1997), permitiendo detectar si existe asociación positiva, negativa o si la distribución de cactáceas es independiente de los arbustos.

Esta metodología posee importantes inconvenientes como no considerar que virtualmente todos los procesos ecológicos dependen de la escala y que sus características pueden cambiar en el espacio (Levin, 1992; Wiens *et al.*, 1993; Gustafson, 1998).

Tampoco permite analizar interacciones intraespecíficas y restringe arbitrariamente el ámbito de la interacción a la superficie cubierta por la posible nodriza, desestimando posibles interacciones independientes de la cobertura aérea de los arbustos.

Los métodos de segundo orden consideran a cada individuo como un punto ubicado en un espacio finito definido por un sistema cartesiano y explican los parámetros de distribución espacial a partir de las distancias entre los ejemplares,

mediante la función $K(r)$ (Ripley, 1981) de la misma especie (patrón univariado) como así también entre dos especies diferentes (patrón bi-variado).

Para patrones espaciales homogéneos e isotrópicos, las características de segundo orden dependen sólo de la distancia entre los individuos, por lo que la forma geométrica mas adecuada para el conteo de individuos alrededor de un punto central, es el círculo. Para un patrón Poisson aleatorio, $K(r)$ adopta los siguientes parámetros (E2):

$$K(r) = \pi r^2. \quad (E2)$$

Donde $K(r)$ asume el valor promedio de individuos del patrón encontrados dentro de un círculo de radio r centrado en todos los individuos; r , aumenta su valor progresivamente a través de toda la escala de interés en la zona de estudio.

$K(r)$ es una función acumulativa, ya que cuenta los puntos del patrón dentro de círculos concéntricos, por lo que $K(r_0)$ influye a escalas mayores $K(r > 0)$. Wiegand and Moloney (2004) denominan a este sesgo "Memoria", demostrando la falta de independencia entre las diferentes escalas. Para corregir este problema y otros, estos autores reemplazan los círculos por anillos con radio r , originando la función $O(r)$ análoga a $K(r)$ que permite analizar el patrón a una distancia determinada, sin efectos acumulativos (Condit et al., 2000).

La distribución espacial empírica es comparada con un modelo nulo mediante el empleo de simulaciones de Monte Carlo (Upton and Fingleton, 1985; Bailey and Gatrell, 1995), generadas a partir de los parámetros del modelo nulo teórico (Figura 8). El total de simulaciones de $K(r)$ u $O(r)$ determinan los intervalos de confianza según: $n/(n+1) \times 100 \%$ (Bailey and Gatrell, 1995; Haase, 1995; Martens et al. 1997). Si la función empírica queda por afuera de ellos, se supone que la distribución es significativamente diferente al modelo nulo.

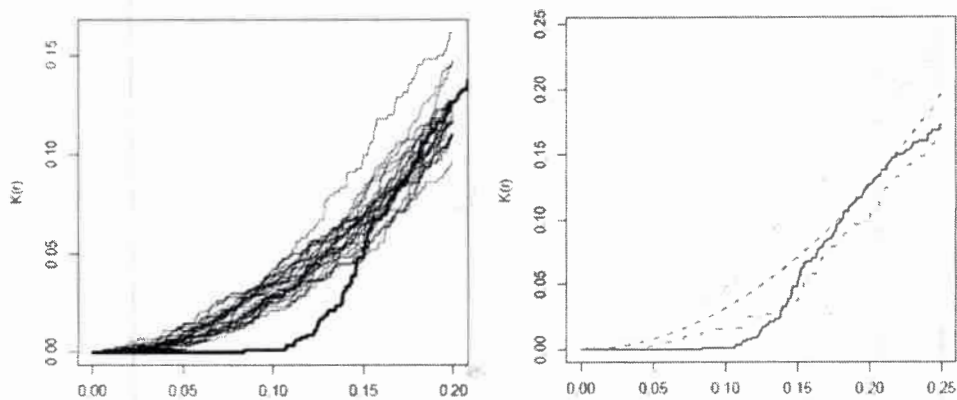


Figura 8. Izquierda: Comparación de un patrón empírico (línea gruesa) con las Simulaciones de Monte Carlo de un modelo nulo CSR (líneas finas). Derecha: Patrón empírico (negro), Modelo nulo teórico (rojo) y límites superior (verde) e inferior (azul) de la zona confianza elegida. (Tomado de Baddeley, A., 2008).

El objetivo del presente capítulo es determinar el patrón de distribución espacial de las cactáceas estudiadas respecto a los arbustos encontrados en las parcelas y respecto a los demás individuos de la misma especie. De este modo, se espera determinar la existencia de posibles asociaciones tanto intraespecíficas como interespecíficas en el área estudiada.

3.2 Materiales y métodos

Debido a que la superficie del terreno en el área de estudio presenta pequeños cauces secos e interfluvios, se realizaron los relevamientos en las zonas altas (más estables), para evitar problemas causados por las escorrentías estivales.

Se trazaron aleatoriamente cinco parcelas rectangulares de 6x10 m marcando los vértices con estacas de madera y el perímetro con alambre. El tamaño de las parcelas, estuvo condicionado por el ancho de los interfluvios, pero esto no influye en los análisis espaciales.

Cada parcela se dividió en una cuadrícula de 1500 cuadros de 0,2 m de lado. Todas las parcelas fueron dibujadas pantográficamente a escala 1:50, clasificando las celdas en diferentes categorías según hubieran cactus y/o arbustos (identificando la especie) o suelo desnudo. Con estos dibujos se crearon matrices (mapas ráster de tipo categóricos) para su posterior análisis, en los que cada parcela fue considerada una

réplica. Wiegand and Moloney (2004) sugieren que en parcelas rectangulares la escala de interacción estudiada no supere la mitad del lado menor del rectángulo para evitar problemas ocasionados por un efecto borde, por lo que el rango de interacción máxima estudiada en este trabajo es de 0 a 3 m, con un ancho de anillo (*definición espacial*) de 20 cm (una celda).

Las dos cactáceas no opuntioideas (*E. leucantha* y *P. sanjuanensis*), tuvieron bajos valores de densidad, por lo que tuvo que aumentarse a ocho el número de parcelas, ya que las cinco originales resultaron insuficientes para ajustar los modelos de análisis.

3.3 Análisis de datos

Se realizó un análisis univariado para determinar si existen relaciones intraespecíficas dentro de cada población de cactus. Para ello, se compararon los patrones empíricos de las cuatro cactáceas (en los geotopos en que aparecieron) con un modelo nulo de tipo Poisson aleatorio (en adelante, CSR: *Complete Spatial Randomness*). Para definir el intervalo de confianza se eligieron los valores 5^{to} mayor y 5^{to} menor adoptados de 99 simulaciones de Monte Carlo (Stoyan and Stoyan, 1994).

Para analizar las interacciones interespecíficas entre las cactáceas y los arbustos, se implementó el modelo nulo “Toroidal Shift” (Wiegand et al., 2006), ya que es el único que permite analizar la relación espacial cactus-arbustos (patrón bivariado), manteniendo los posibles patrones espaciales univariados (cactus-cactus y arbusto-arbusto). Este modelo genera los intervalos de confianza por desplazamiento aleatorio de un patrón fijo (cactus) respecto del otro fijo (arbustos) usando un “torus” que mantiene la forma, proporción, coordenadas e identidad de cada uno (Dale, 1999). El número de simulaciones y los valores elegidos coinciden con el análisis univariado.

De los tres programas informáticos creados para este tipo de análisis (Spatstat©, Sppa© y Programita©), se eligió Programita© ya que es el único que permite analizar las plantas como objetos de tamaño finito y forma irregular al emplear mapas de tipo ráster categóricos y que cuyos autores (Wiegand and Moloney, 2004) han desarrollado un importante marco conceptual y metodológico (Wiegand et al., 2006).

3.4 Resultados

3.4.1 Cactáceas opuntioideas

3.4.1.1 *Tephrocactus aoracanthus*

3.4.1.1.1 Análisis Univariado. Interacción cactus-cactus

Esta especie se encontró en todas los geotopos con densidades de 2,28 indiv/m², 0,87 indiv/m², 1,66 indiv/m² y 0,59 indiv/m² en *M*, *La*, *Le* y *Lw* respectivamente.

En todos los geotopos, *T. aoracanthus* se distribuyó de modo agregado intraespecíficamente a escalas comprendidas entre 0 y 0,7 m, excepto en el médano donde los grupos alcanzaron 1 m (Figura 9).

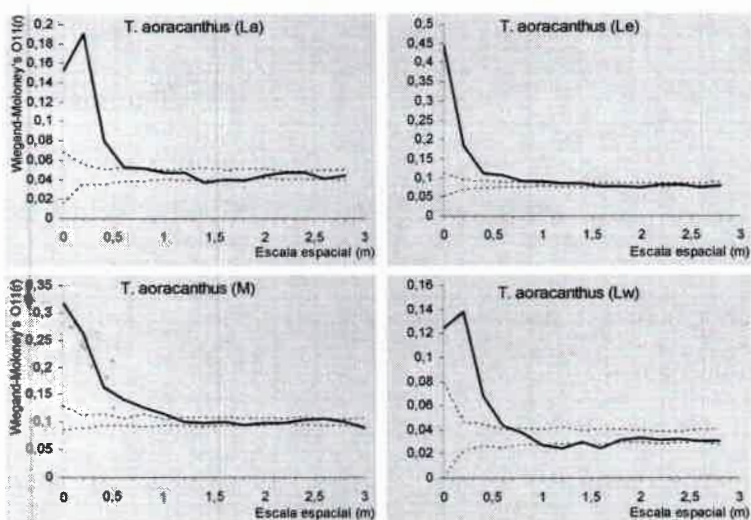


Figura 9. Interacción intraespecífica de *T. aoracanthus* en los cuatro geotopos (*La*, *Le*, *Lw* y *M*). Líneas punteadas: intervalo de confianza ($p: 0,01$) para CSR. Línea continua: distribución empírica.

3.4.1.1.2 Análisis Bivariado. Interacción Cactus-arbusto

La distribución de este cactus en relación a los arbustos (Figura 10) fue en general aleatoria, excepto con los siguientes arbustos:

B. retama: Interacción negativa en *La* (0,2 a 1,2 m) y *Lw* entre los 1,6 y 2,4 m

L. tenuispinosum: Interacción negativa en *La* entre 0,6 y 2 m

Z. punctata: Interacción positiva en *Lw* a $< 0,8$ m

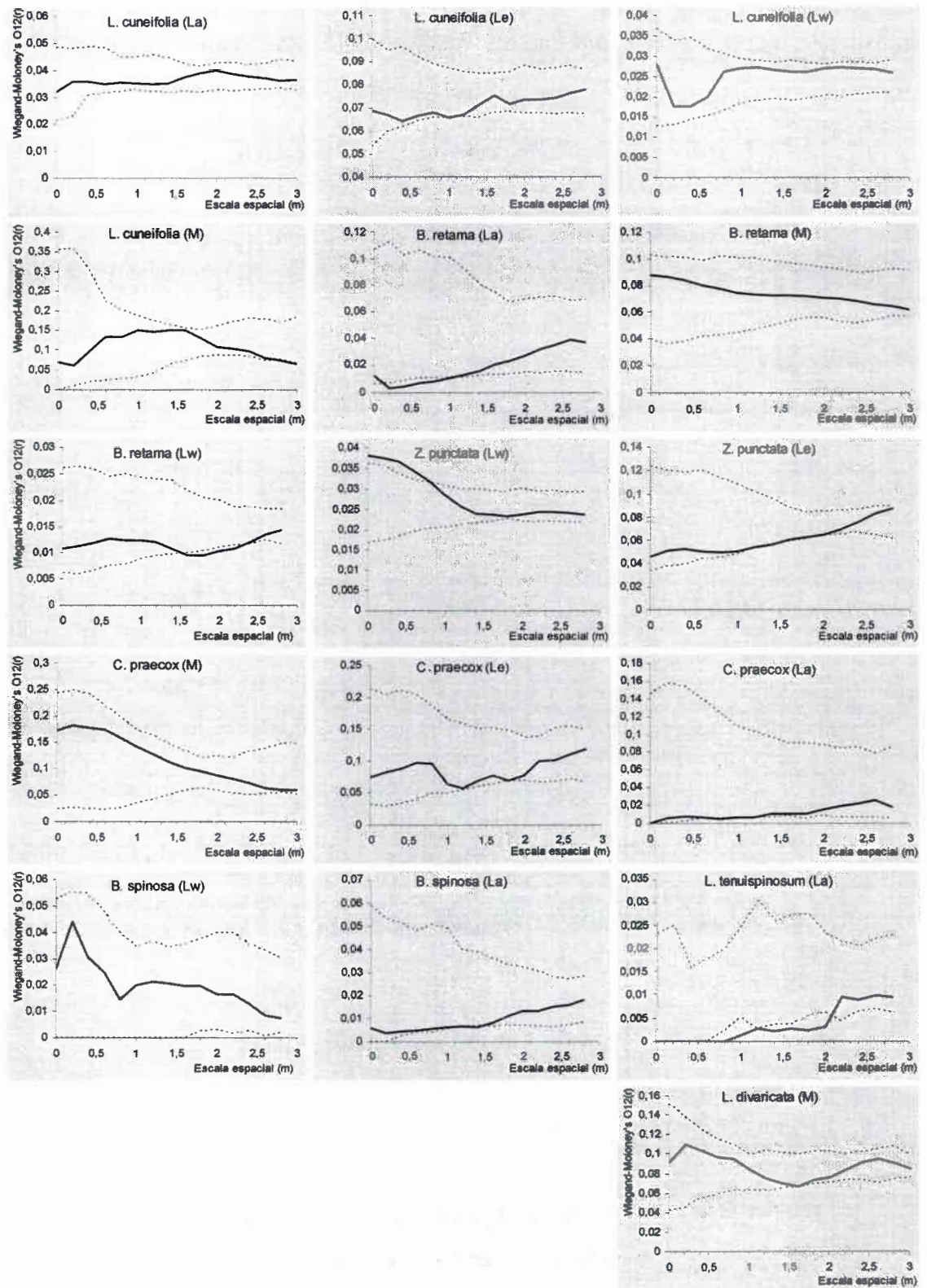


Figura 10. Interacción interespecífica entre *T. aoracanthus* y los arbustos en los geotopos (La, Le, Lw y M). Líneas punteadas: intervalo de confianza ($p: 0,01$) para CSR. Línea continua; distribución empírica.

3.4.1.2 *Opuntia sulphurea*

3.4.1.2.1 Análisis Univariado. Interacción Cactus-cactus

Este cactus se encontró sólo en los ambientes de baja pendiente *La* y *M* con densidades de 0,1 y 0,24 indiv/m² respectivamente.

La distribución intraespecífica fue agregada en ambos sitios. En *La*, los grupos alcanzaron 1,2 m siendo mas pequeños en *M* donde no superaron los 0,4 m. A escalas mayores, el patrón fue aleatorio (Figura 11).

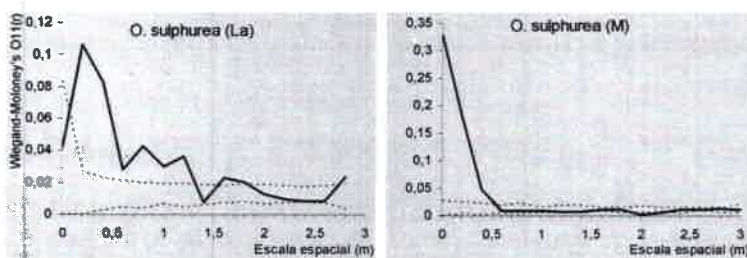


Figura 11. Interacción intraespecífica de *O. sulphurea* en los geotopos *La* y *M*. Líneas punteadas: intervalo de confianza ($p: 0,01$) para CSR. Línea continua: distribución empírica.

3.4.1.2.2 Análisis Bivariado. Interacción Cactus-arbusto

La distribución de este cactus en relación a los arbustos fue en general aleatoria (Figura 12), excepto respecto a los siguientes arbustos:

- B. retama*: Interacción negativa en *M* a escalas comprendidas entre 0,40 y 1 m.
- C. praecox*: Interacción negativa *M* entre 1 y 1,6 m
- B. spinosa*: Interacción positiva *La* entre 1 y 1,6 m

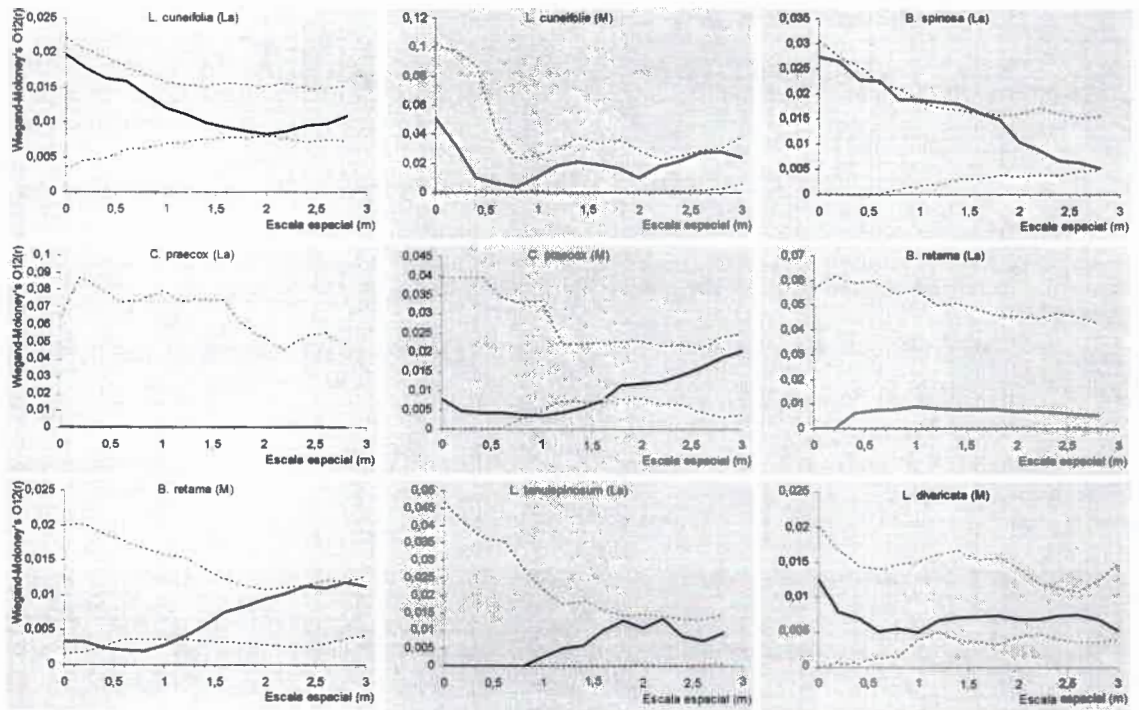


Figura 12. Interacción entre *O. sulphurea* y los arbustos de los geotopos *La* y *M*. Líneas punteadas: intervalo de confianza ($p: 0,01$) para CSR. Línea continua: distribución empírica.

3.4.2 Cactáceas cactoideas

Estas cactáceas no fueron encontradas en el médano, mientras que en los otros tres geotopos tuvieron muy baja densidad, comparada con las especies anteriores. Las dos especies encontradas fueron *E. leucantha*: *La*: 0,071 indiv/m², *Le*: 0,017 indiv/m² y *Lw*: 0,029 indiv/m². *P. sanjuanensis*: *La*: 0,023 indiv/m², *Le*: 0,029 indiv/m² y *Lw*: 0,031 indiv/m².

La distribución intraespecífica de estas dos especies en los tres geotopos fue aleatoria (Figura 13), en todo el rango de la escala espacial propuesta.

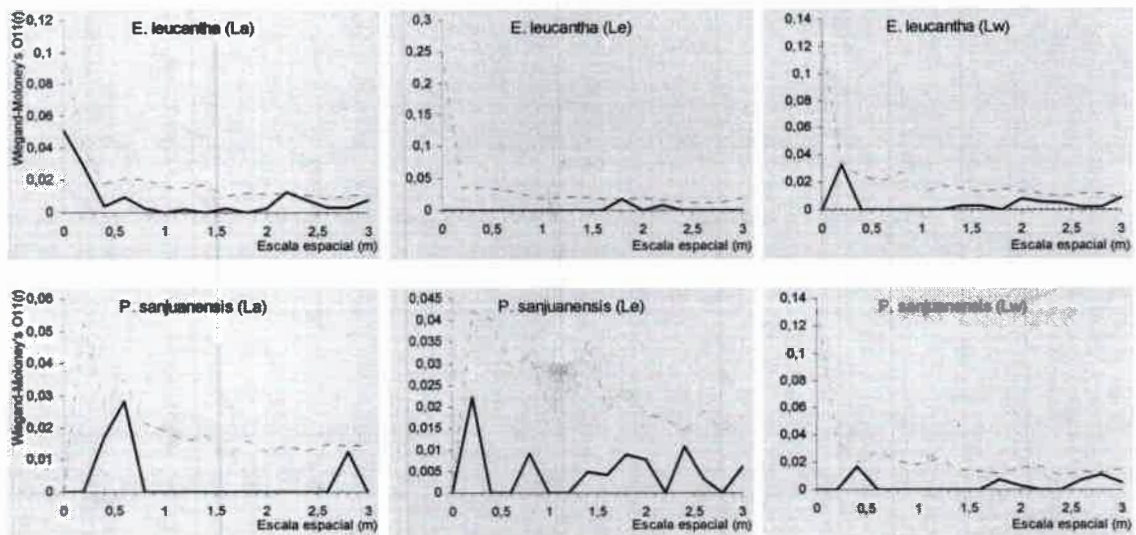


Figura 13. Interacción intraespecífica de *E. leucantha* y *P. sanjuanensis* en los geotopos *La*, *Le* y *Lw*. Líneas punteadas: intervalo de confianza ($p: 0,01$) para CSR. Línea continua: distribución empírica.

3.4.2.1 *Echinopsis leucantha*

Análisis Bivariado. Interacción Cactus-arbusto (Figura 14)

L. cuneifolia: Interacción positiva en *La* y *Lw* a < 1 m y negativa en *Lw* a $> 2,6$ m.

Z. punctata: Interacción positiva en *Le* a $< 1,6$ m. En *Lw* a $< 1,2$ m y a $> 2,4$ m. Interacción negativa entre 1,5 y 2 m.

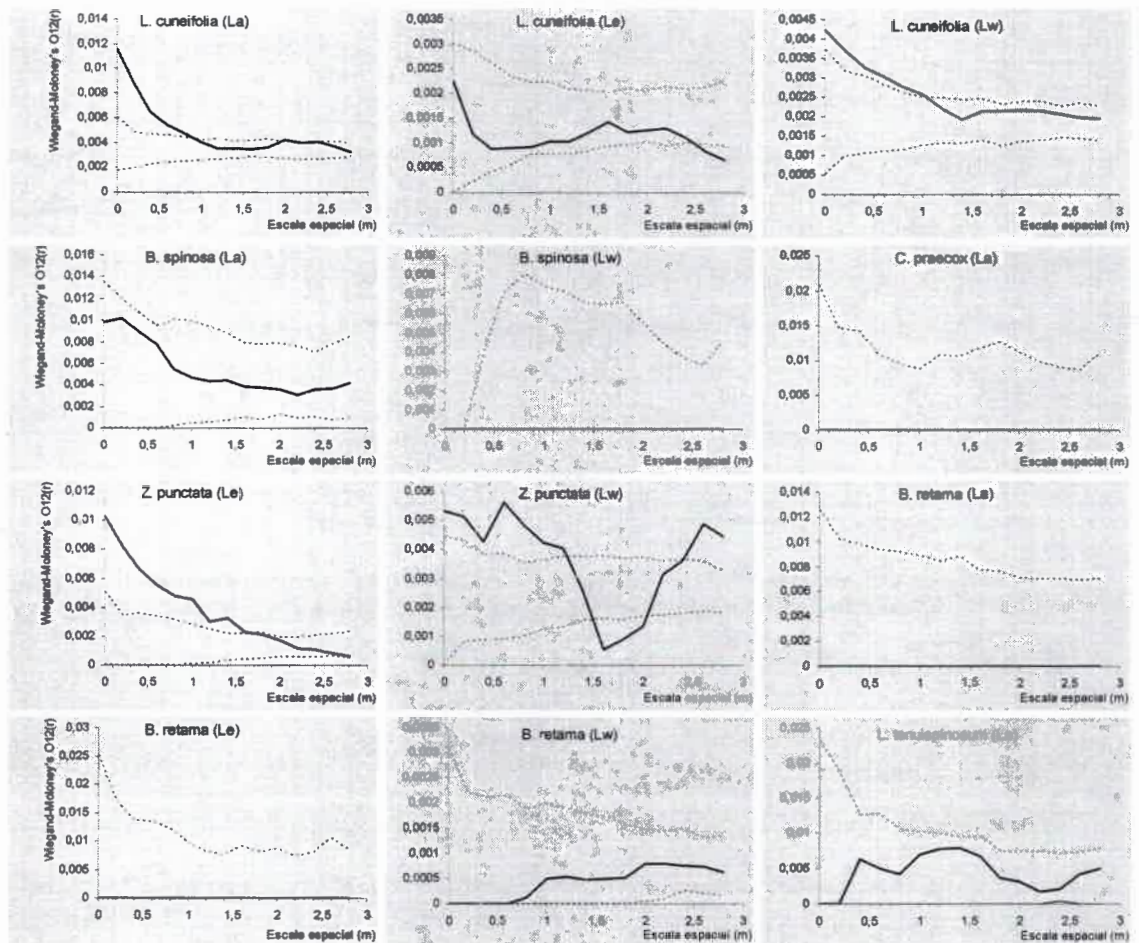


Figura 14. Interacción entre *E. leucantha* y los arbustos de los geotopos *La*, *Le* y *Lw*. Líneas punteadas: intervalo de confianza ($p: 0,01$) para CSR. Línea continua: distribución empírica.

3.4.2.2 *Pyrrhocactus sanjuanensis*

Análisis Bivariado. Interacción Cactus-arbusto (Figura 15)

L. cuneifolia: Interacción positiva en *Le* y *Lw* a $< 0,3$ m; en *La* a $< 0,6$ m y negativa en *Lw* de 1 a 2,2 m y en *La* de 1 y 2 m.

Z. punctata: Interacción positiva en *Le* a < 2 m y en *Lw* a < 1 m.

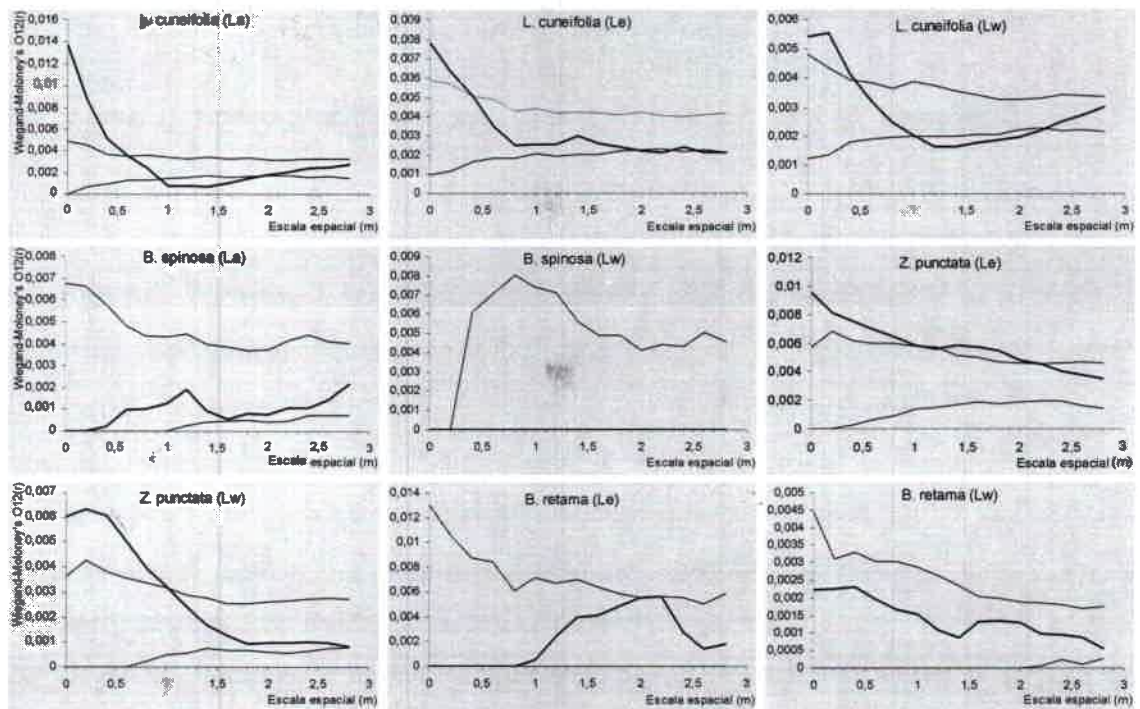


Figura 15. Interacción interespecífica entre *P. sanjuanensis* y los arbustos de los geotopos *La*, *Le* y *Lw*. Líneas punteadas: intervalo de confianza ($p: 0,01$) para CSR. Línea continua: distribución empírica.

3.5. Discusión

Los resultados obtenidos evidencian diferentes estrategias de colonización entre los dos grupos estudiados (Opuntioideos y Cactoideos). En el médano, sólo se encontraron cactáceas opuntioideas, quizás por poseer la capacidad de replicación agámica. Según (Mandujano et al., 2002), esta estrategia reproductiva es favorable respecto a las especies que se instalan únicamente a partir de semillas ya que los cladodios poseen mayor contenido de reservas y mejor capacidad fotosintética.

T. aoracanthus y *O. sulphurea* mostraron patrones de distribución espacial similares, asociados intraespecíficamente de modo positivo, mientras que las relaciones con los arbustos, salvo contadas excepciones, resultaron aleatorias.

En el matorral mendocino, Méndez et al., (2004) encontraron que *T. aoracanthus* y *O. sulphurea* estaban principalmente asociados al suelo descubierto, evitando los arbustos del género *Larrea*. Sin embargo, en nuestro trabajo encontramos que estos cactus se distribuyeron aleatoriamente respecto a los arbustos del género *Larrea* en un amplio rango de escalas. Nuestros resultados muestran que *T. aoracanthus* se asoció

negativamente con *B. retama* y *L. tenuispinosum*, y positivamente con *Z. punctata*, mientras que *O. sulphurea* lo hizo positivamente con *B. spinosa* y negativamente con *B. retama* y *C. praecox*. Esta disparidad de patrones asociativos posiblemente sea producto de diferencias metodológicas. Si bien Méndez, et al (2004) reconocen la colonización por caída de cladodios, no evalúan características univariadas de segundo orden.

Las especies cactoideas mostraron un patrón de distribución contrapuesto al de las opuntioideas. Si bien se encontraron algunos ejemplares muy próximos, intraespecíficamente el patrón resultó CSR en todos los geotopos a lo largo del rango de escalas. En cambio, el patrón interespecífico demostró una alta dependencia de *E. leucantha* y *P. sanjuanensis* respecto a los arbustos *L. cuneifolia* y *Z. punctata*.

En diferentes desiertos de América varios autores (Turner et al., 1966; Franco and Nobel, 1989; de Viana et al., 2000; Méndez et al, 2004) han observado que otros cactus de la Subfamilia Cactoideae se desarrollan preferentemente bajo el dosel de arbustos nodrizas que en el suelo descubierto, coincidiendo con nuestros resultados con los obtenidos por los autores anteriormente citados. Aparentemente la reproducción sexual como único mecanismo de crecimiento poblacional de esta subfamilia (que en las cactáceas opuntioideas se suma a la reproducción asexual), obliga a estas especies a pasar por una transición de semilla a plántula, período en el que los individuos son sumamente vulnerables a la desecación y al sobrecalentamiento.

Si bien las cactáceas han desarrollado mecanismos morfológicos (Gibson and Nobel, 1986; Nobel, 1989) y fisiológicos (Loza-Cornejo et al, 2003; Hernández-Gonzalez and Briones-Villareal, 2007) para mitigar las condiciones extremas de radiación y temperatura propias de las zonas áridas y semiáridas donde han alcanzado su mayor diversidad, la presencia de arbustos nodrizas coadyuvaría a la instalación y desarrollo de estas especies.

Tanto en la llanura aluvial como en las dos laderas (este y oeste), la asociación de *E. leucantha* y *P. sanjuanensis* con *L. cuneifolia* y *Z. punctata* y la ausencia de estas cactáceas en el médano donde *L. cuneifolia* posee una densidad muy baja (0,003 indiv/m²) y no hay ejemplares de *Z. punctata*, demuestran la alta especificidad en la relación cactus-arbusto.

Si bien las variables analizadas en este ensayo podrían explicar la distribución espacial de estas cactáceas en función de valores óptimos de radiación y temperatura

existentes bajo estos arbustos, posiblemente también otras variables contribuyan, como la protección contra herbívoros (Valiente Banuet and Ezcurra, 1991) y la dispersión mediadas por agentes externos debido a que han sido observados frutos de estas cactáceas con evidentes signos de frugivoría tanto por insectos como por aves y micromamíferos.

El efecto alelopático de las resinas secretadas por arbustos del género *Larrea* (Gámez-González et al., 2007, Vogt et al., 2007), no parece ser causa de inhibición en la germinación e instalación de estas especies, como ocurre por ejemplo con el ácido ferrúlico liberado por *Baccharis boliviensis* que anula la germinación de *Trichocereus pasacana* (de Viana et al, 2000; Cazón et al., 2002).

Respecto a otros arbustos (*B. retama*, *L. tenuispinosum*, *C. praecox* y *B. spinosa*), la distribución de estas cactáceas fue de tipo CSR, independientemente de la escala considerada. La única combinación cactus-arbusto que no pudo estudiarse, fue entre *P. sanjuanensis* y *L. tenuispinosum*, ya que estas dos plantas no coincidieron en ninguna parcela.

El método utilizado demostró una gran sensibilidad para caracterizar asociaciones tanto intraespecíficas como interespecíficas, que sumada a la posibilidad de interpretar los datos en diferentes escalas espaciales permiten extender la comprensión de procesos y patrones en estudios de ecología vegetal.

**Capítulo IV.
Reproducción y crecimiento de las cactáceas.**

4.1. Introducción

En los ambientes áridos y semiáridos el estrato arbustivo mejora las condiciones microambientales bajo sus canopias al atenuar la radiación solar y consecuentemente la temperatura del suelo, facilitando así el establecimiento, crecimiento y reproducción de las cactáceas (Turner et al., 1966; Nobel, 1980; Franco and Nobel, 1989; Valiente-Baunet and Ezcurra, 1991; Nolazco et al., 1997; Mandujano et al., 1998, Carrillo-García et al., 2000).

Las dos principales subfamilias de las cactáceas poseen marcadas diferencias en los hábitos reproductivos que determinan su distribución tanto a escala regional (Mourelle and Ezcurra, 1996) como local (Méndez et al., 2004; Lopez and Valdiva, 2007). Mientras que las especies de la subfamilia Opuntioideae se reproducen tanto sexual como asexualmente (Bobich and Nobel, 2001), las especies de la subfamilia Cactoideae se reproducen exclusivamente de forma sexual (Mauseth, 2006).

El crecimiento de los individuos depende en el caso de las opuntioideas de la emisión de unidades discretas denominadas artejos ó cladodios, a partir del meristema areolar y del engrosamiento de los artejos de años anteriores. En cambio, las cactoideas crecen engrosando el tallo gracias a la activación del tejido meristemático vascular y aumentando la altura por reproducción y diferenciación de células del meristema apical. Este aumento volumétrico, está determinado por la asimilación nocturna del CO₂, por lo que es esperable que el crecimiento está altamente influenciado por la intensidad de luz en el rango fotosintético (400-700nm), la disponibilidad de agua (Barbera et al., 1992), las temperaturas mínimas (Nobel and Pimienta-Barrios, 1995) y la disponibilidad de nutrientes (Franco and Nobel, 1989), por lo que el microhábitat encontrado bajo el dosel de los arbustos podría ser sustancial en el desarrollo de las cactáceas (Franco and Nobel, 1989). A la vez, la variación interanual de las condiciones climáticas puede también influir en el crecimiento y reproducción (McIntosh, 2002; Bowers, 1996).

En ambos grupos, las flores se generan en los meristemas areolares que pueden ser utilizados sólo una vez (Gibson and Nobel, 1986), por lo que cada individuo debe mantener un balance entre la generación de órganos vegetativos y reproductivos para asegurar la disponibilidad de meristemas para el año siguiente (Bowers, 1996). Además, en los sistemas desérticos, el crecimiento y la floración suelen ser procesos coincidentes

en el tiempo ya que necesitan de ciertos recursos como el agua cuya disponibilidad está limitada a unos pocos meses. Esta coincidencia temporal puede generar también una asignación diferencial de recursos de la planta destinados al crecimiento o a la reproducción.

Según Bowers (1996) en *Opuntia engelmannii* la generación de nuevas yemas florales está positivamente relacionada con el número inicial de artejos. Bullock and Martijena (1998) evaluando a *Opuntia exelsa* encontraron que la emisión de artejos nuevos está relacionada con el número de artejos iniciales mediante una función cosenoidal, y la fructificación mediante una función de tipo sigmoidal.

La reproducción de las cactáceas no opuntioideas es exclusivamente sexual. La emisión de elementos reproductivos se produce sólo en los meristemas de las aréolas, por lo que la reproducción también está condicionada por la acumulación de recursos, tanto directamente, limitando la capacidad de emitir flores y frutos, como indirectamente, limitando la producción de nuevas areolas generadas en el crecimiento vegetativo del ápice de la planta (McIntosh, 2002).

El objetivo de este capítulo fue evaluar durante tres años cómo influyen en el crecimiento, la floración y fructificación de las cactáceas estudiadas el tamaño de la planta, la asociación espacial con los arbustos acompañantes y el tipo de ambiente a escala de geotopo empleando metodologías adaptadas a cada situación, dadas las diferencias existentes entre las cuatro cactáceas.

4.2. Metodología

Para evaluar el crecimiento y la emisión de elementos reproductivos sexuales se eligieron al azar ejemplares de las cuatro especies. Dichos individuos fueron marcados tanto en los dibujos pantográficos como en el campo mediante una placa metálica numerada y alambre. Las muestras se tomaron en las cuatro unidades fisiográficas que hacen al paisaje regional.

Dada la diferente composición del arbustal en cada unidad fisiográfica, se trató de compensar el número de ejemplares de las cactáceas observadas tanto bajo los arbustos como en el suelo descubierto.

Durante tres años consecutivos y entre los meses de septiembre y mayo (período de crecimiento y floración de las cactáceas), se relevó las flores emitidas, los frutos formados y el crecimiento. La variable crecimiento en el caso de las cactáceas opuntioideas se registró mediante la emisión de artejos como una medida indirecta del mismo (Bowers, 1996), dada la facilidad de la medición como variable discreta. En las cactáceas no opuntioideas fue aproximado por las diferencias en el cambio del volumen calculado mediante la fórmula del cilindro (E3), midiendo el diámetro al cuello de la planta y la altura del ápice (McIntosh, 2002).

$$\text{Volumen: } \pi * (\text{radio})^2 * \text{altura} \quad (\text{E3})$$

Estas variables fueron medidas a fines del verano para evitar posibles errores producidos por la elongación de los mismos originada por la acumulación de agua.

4.3. Análisis de datos

4.3.1 Cactáceas cactoideas

Para analizar el crecimiento de *E. leucantha* y *P. sanjuanensis*, se consideró la variable “crecimiento” como la diferencia entre el volumen del cilindro al final de la temporada y al inicio de la temporada. Esta variación fue contrastada respecto a los factores “año” y “especie arbustiva asociada”, considerando al volumen inicial de la temporada como covariable.

Posterior a los análisis de la covarianza, se probaron diferentes modelos de regresiones tanto lineales como no lineales, entre el crecimiento y la variable que resultara significativa. La elección del modelo mejor ajustado se basó en el mínimo cuadrado medio del error de las siguientes funciones: ecuación de la recta, Gompertz, Hiperbólica, Richard, dos tramos, exponencial y potencial (Di Renzo et al., 2009).

La floración fue analizada también mediante análisis de la covarianza, considerando como factores la especie arbustiva y el año, mientras que el volumen inicial y el crecimiento fueron asumidos como covariables.

En el caso de *E. leucantha*, se dividió en intervalos de clases el volumen inicial para relacionarlo con la variable floración.

La fructificación fue analizada también mediante análisis de la covarianza, cuyos factores fueron el año y la especie arbustiva asociada y las covariables fueron el crecimiento y la floración.

Todas las variables continuas fueron transformadas mediante el logaritmo natural cuando fue necesario para asegurar el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homocedasticidad.

4.3.2 Cactáceas opuntioideas

Mediante el análisis factorial de la covarianza y separación de medias por Test de Tukey ($\alpha=0,05$), se evaluó la emisión de nuevos elementos vegetativos en relación a los tres períodos considerados y en relación a las especies arbustivas disponibles. En todos los casos el efecto del tamaño inicial (número de artejos al inicio de cada temporada) fue considerado como covariable. Posteriormente, se comparó mediante análisis de la varianza y separación de medias por Test de Tukey ($\alpha=0,05$) el crecimiento global en cada unidad fisiográfica sin considerar a los arbustos debido a las diferencias de especies y de densidades entre unidades. Para cumplir con los supuestos de los análisis, se transformó la variable respuesta mediante el Logaritmo natural.

Para evaluar la floración se empleó el mismo análisis factorial de la covarianza considerando al tamaño inicial y el crecimiento como covariables. Tanto la especie arbustiva asociada como el año fueron tenidos en cuenta como factores. Para cumplir los supuestos del análisis, se transformó la variable respuesta (N° de flores por ejemplar) mediante el logaritmo natural.

En el caso de *T. aoracanthus*, el análisis de la emisión frutos se realizó mediante regresiones múltiples por el método “*forward stepwise*”, o de inclusión de variables (StatSoft, Inc, 2007). Las potenciales variables regresoras incluidas en dicho análisis fueron: el tamaño al final del año anterior, la asociación interespecífica con arbustos, el crecimiento y la floración individual en el año analizado. También se incluyó en el modelo al logaritmo natural de estas variables regresoras, intentando determinar posibles relaciones no lineales.

En la Tabla 6 se sintetizan los análisis realizados en cada caso.

Tabla 6. Síntesis de metodologías empleadas para analizar las variables de crecimiento y reproducción en cada grupo de cactus.

	Crecimiento	Floración	Fructificación
<i>Opuntioideas</i>	Variable respuesta Crecimiento: (artejos finales-iniciales) Metodología ANCOVA: Factores: Año, Arbusto asociado. Covariables: tamaño inicial	Variable respuesta N° de flores Metodología ANCOVA: Factores: Año, Arbusto asociado. Covariables: Tamaño inicial y crecimiento.	Variable respuesta N° de frutos Metodología Regresiones múltiples. Regresoras: Tamaño inicial, Crecimiento, N° de flores. <i>En O. sulphurea:</i> Estadística descriptiva debido al bajo número de flores y frutos
<i>Cuctoideas</i>	Variable respuesta Crecimiento: (Volumen final-inicial) Metodología ANCOVA: Factores: Año, Arbusto asociado. Covariable: Vol. inicial. Regresiones: Crecim. vs. Vol. inicial.	Variable respuesta N° de Flores Metodología ANCOVA: Factores: Año, Arbusto asociado. Covariables: Vol. inicial, crecimiento.	Variable respuesta Frutos (media anual) Metodología ANCOVA: Factores: Año, Arbusto asociado. Covariables: Floración, crecimiento.

4.4. Resultados

Si bien no fue evaluado metódicamente, se observaron frecuentes ataques de hemípteros, himenópteros y coleópteros que cosecharon pétalos de las flores principalmente de *O. sulphurea* y *E. leucantha*. Muchos insectos colocaron huevos en el interior de las flores produciendo un importante aborto de las mismas, principalmente en *P. sanjuanensis*, *O. sulphurea* y *E. leucantha*.

Se observó también un fuerte efecto de forrajeo de *Ctenomys mendocinus* Philippi que terminó con el descalce y la posterior muerte de varios individuos de *Opuntia sulphurea*, como así también de *Phyllocactus sanjuanensis* y de *Echinopsis leucantha* dentro de las parcelas (Figura 16).

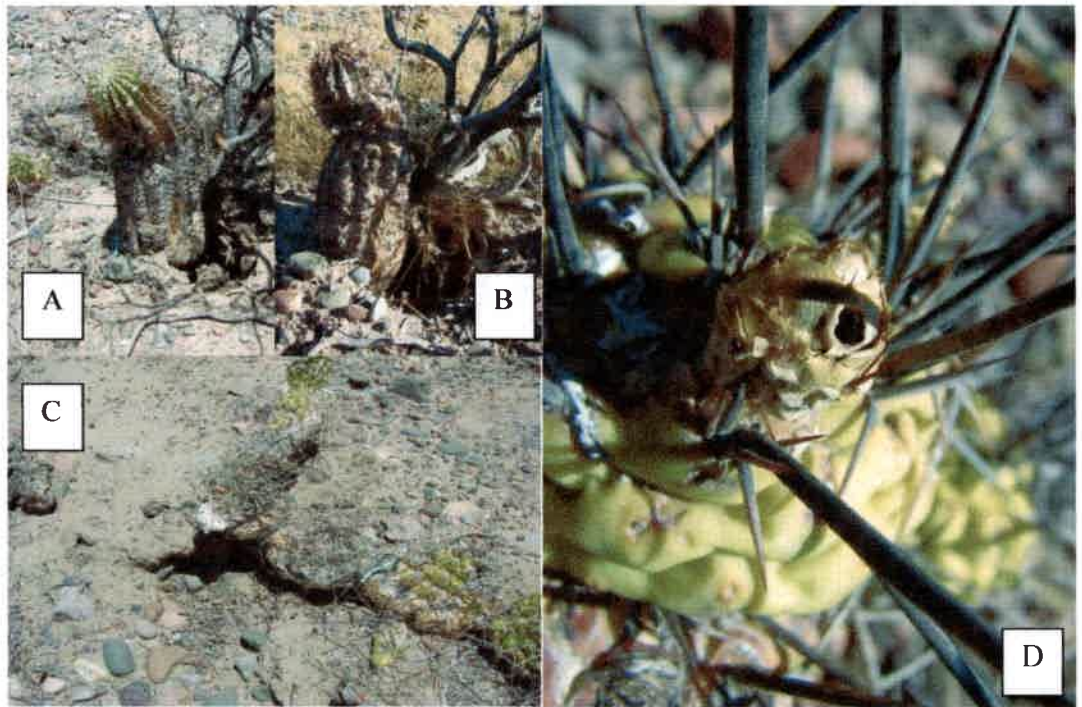


Figura 16. Daños producidos a los cactus estudiados por *Ctenomys mendocinus* y por insectos. A) Herbivoría en tallo de *E. leucantha*. B) mismo individuo que en A) muerto al año siguiente. C) descalce de *Opuntia sulphurea*, comida de raíz. D) flor abortada producto de la infestación por larva de insecto.

La baja densidad de individuos de *P. sanjuanensis* y de *E. leucantha* sumada a la elevada mortalidad de los ejemplares originalmente marcados para el seguimiento, determinó un bajo número de individuos para analizar considerando a los ambientes por separado, lo que en el estudio del crecimiento y la reproducción de estas dos especies se extrajo la posible variabilidad dada por las unidades fisiográficas.

La única especie que sufrió sólo ocasionales ataques por insectos y por micromamíferos fue *T. aoracanthus*.

4.4.1 Cactáceas cactoideas

4.4.1.1 *Echinopsis leucantha*

4.4.1.1.1 Crecimiento

El crecimiento de *E. leucantha*, fue evaluado en relación a dos factores: tipo de arbusto asociado y año, considerando la interacción entre ellos. Se asumió como

covariable al volumen de los cactus al inicio de la temporada de los cactus, estimada según la ecuación del cilindro.

El factor “arbusto asociado” generó diferencias significativas (F: 4,18; p=0,0052) (tabla 7), mientras que el factor año no resultó significativo (F: 0,38; p=0,685). La covariable “volumen inicial” (F: 11,15; P=0,0015. Coef: 0,0044), también resultó significativa. El modelo que mejor relacionó al crecimiento con el volumen inicial fue de tipo hiperbólico (Figura 17), cuya ecuación (E4) es:

$$\text{Ln}(\text{Crecimiento}) = 5,88 * \text{volumen inicial} / (54,22 + \text{volumen inicial}) \quad (\text{E4})$$

En la Figura 17 se aprecia que los individuos cuyo volumen al inicio del año es inferior a 500 cm³ poseen una elevada tasa de crecimiento, tornándose prácticamente constante a partir de los 750 cm³ de volumen.

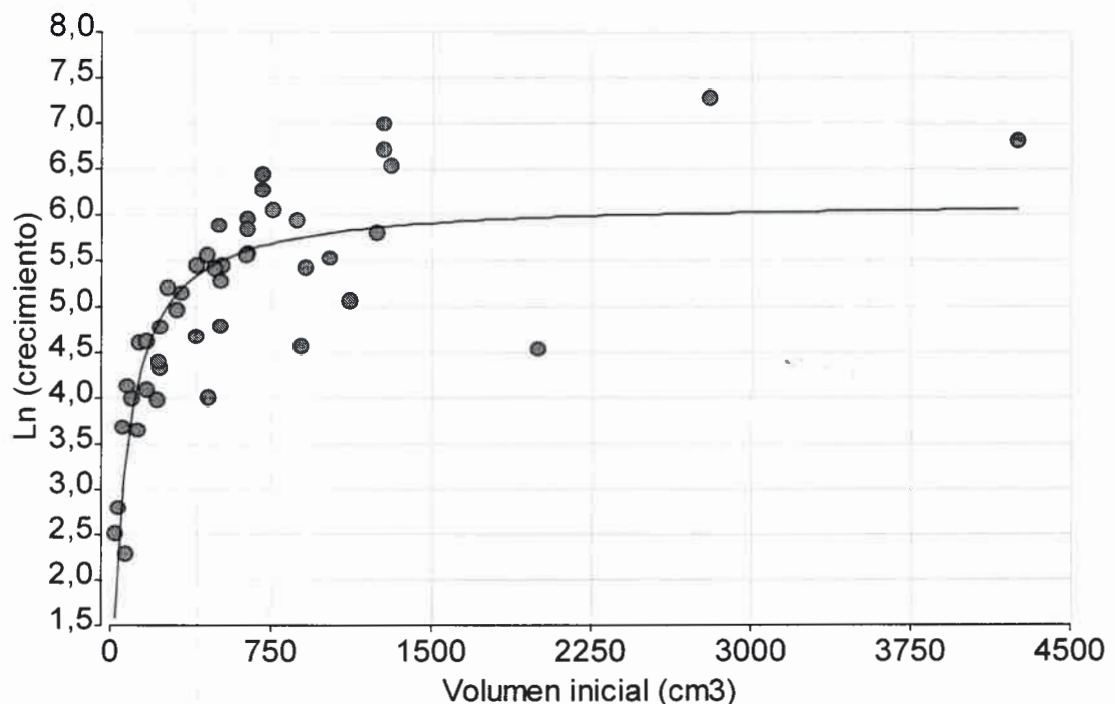


Figura 17. Relación entre el logaritmo natural del crecimiento y el volumen al inicio de cada año por los individuos de *E. leucantha*. Ecuación E2.

Tabla 7. Separación de medias según la especie arbustiva asociada sobre el crecimiento de *E. leucantha*. Letras distintas indican diferencias significativas para $p < 0,05$.

Arbusto	Crecimiento	Significancia
<i>Z. punctata</i>	4,03	A
<i>T. aoracanthus</i>	4,31	A
<i>L. cuneifolia</i>	5,20	A B
<i>Sol</i>	5,24	A B
<i>T. spinosa</i>	5,71	B

4.4.1.1.2 Floración

El análisis de la covarianza, mostró que sólo el logaritmo natural del volumen inicial como covariable resulta significativo (F: 4,67; $p=0,0353$. Coef. 1,35), siendo la especie arbustiva asociada (F: 0,62, $p=0,6531$) y año (F: 0,16, $p=0,8551$) no significativos. La covariable “crecimiento anual” tampoco resultó significativa (F: 0,23; $p=0,6340$. Coef. 0,29).

Para analizar la relación entre el volumen inicial y la floración de *E. leucantha*, se dividió la variable “Logaritmo natural del volumen inicial” en seis intervalos de clases, cuyos límites están definidos por: 1(3,05-3,97); 2(3,98-4,88); 3(4,89-5,80); 4(5,81-6,72); 5(6,73-7,63); 6(7,64-8,55).

El logaritmo natural de la floración resultó significativamente mayor en los intervalos de clase intermedios (4 y 5) (Tabla 8) que en los intervalos extremos (1, 2, 3 y 6) (F: 7,69; $p < 0,0001$).

Tabla 8. Relación entre la floración y el crecimiento de *E. leucantha*. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Clase	Ln (Floración)	
1	0 (+-0)	A
2	0,12 (+-0,28)	AB
3	0,47 (+-0,48)	AB
6	0,92 (+-0,78)	ABC
4	1,03 (+-0,92)	BC
5	1,63 (+-0,63)	C

El Modelo de mejor ajuste (T: 0,43, $P < 0,001$) entre el Logaritmo natural de la floración y el Logaritmo natural del volumen inicial, es el denominado “Modelo de dos tramos” (Figura 18) (Di Renzo et al., 2009). Cuya ecuación (E5) es la siguiente:

$$\text{Ln (Floración)} = -2,30 + (0,54 * \text{Ln}v0) * (\text{Ln}v0 < 7,59) + (0,54 * 7,59 - 2,09 * (\text{Ln}v0 - 7,59)) * (\text{Ln}v0 \geq 7,59) \quad (\text{E5})$$

Donde $\text{Ln}v0$ es el logaritmo natural del volumen inicial.

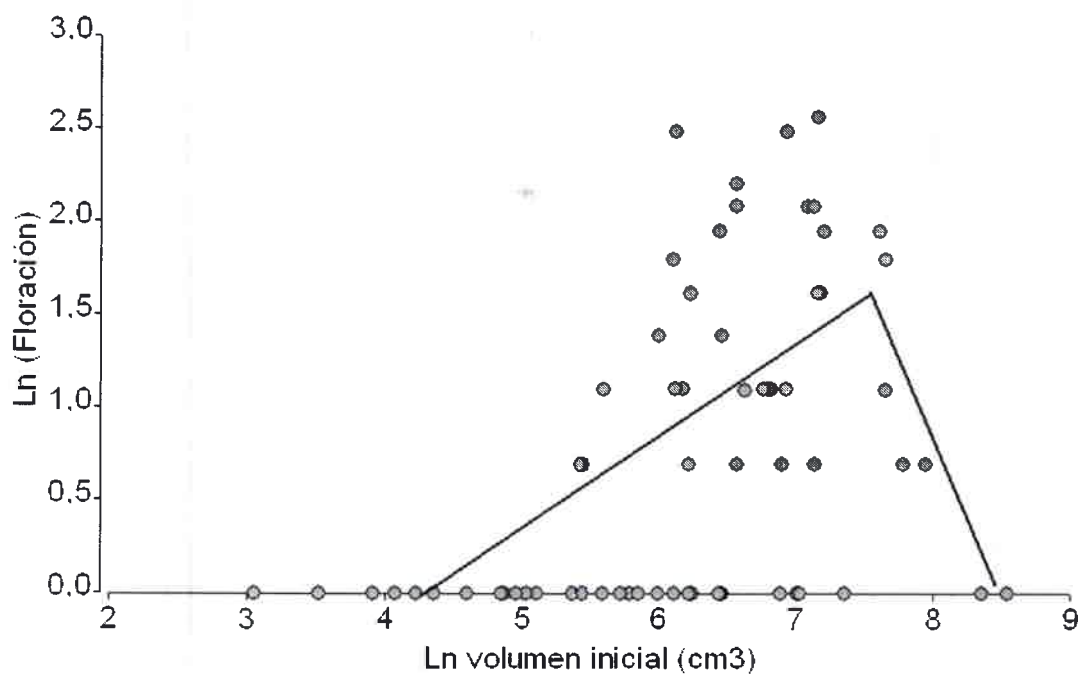


Figura 18. Emisión de flores en relación al volumen inicial de *E. leucantha*.

4.4.1.1.3 Fructificación

De los veintiséis individuos que llegaron al final del experimento, en el primer año florecieron 17, en el segundo 18 y en el tercer año 15, emitiendo un total de 69, 67 y 57 flores respectivamente. De estas flores emitidas cada año, sólo una pequeña proporción alcanzó a desarrollarse en frutos maduros (1° año: 1,4 %; 2° año: 20,9 %; 3° año: 21,1 %).

El primer año se registró la menor fructificación, significativamente diferente ($F: 4,95; p < 0,01$) de los años posteriores considerando la covariable “N° de flores” que también resultó significativa ($F: 4,95; p = 0,023$. Coef. 0,06) (Tabla 9).

Tabla 9. Efecto del año en la fructificación de *E. leucantha*. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Año	Fructificación media anual
1	0,03 A
3	0,54 B
2	0,61 B

En valores porcentuales, durante los tres años estudiados el aborto floral/individuo fue muy elevado (Figura 19), siendo en el primer año cercano a la totalidad de las flores emitidas. Aunque no fue evaluado metódicamente, se observó que la mayoría de los abortos en flores de *E. leucantha* sucedió durante la antesis.

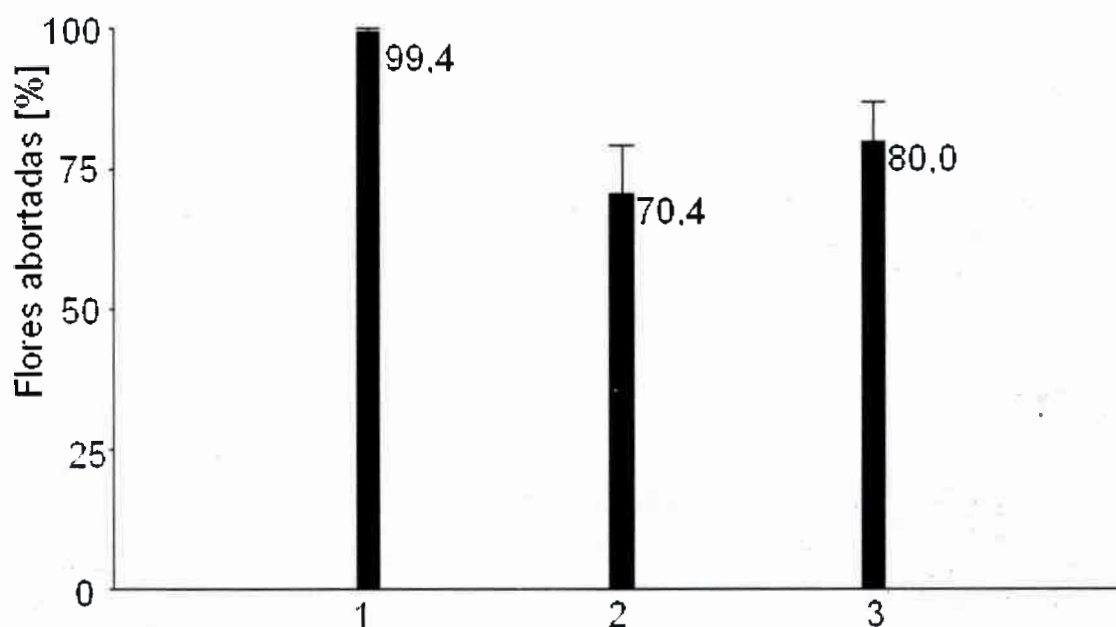


Figura 19. Porcentaje de flores abortadas/ individuo en *E. leucantha* durante los tres años de ensayo. Barras indican intervalo de confianza 95 %.

4.4.1.2 *Pyrrhocactus sanjuanensis*

4.4.1.2.1 Crecimiento

El crecimiento de esta especie no mostró una relación significativa con el año ($F: 0,02$; $p=0,9759$) ni con la especie arbustiva asociada ($F: 0,083$; $p= 0,4912$). La covariable tampoco resultó significativa en este análisis ($F: 4,14$; $p= 0,0522$. Coef: 0,18), aunque si se encontró relación exponencial significativa ($p < 0,001$) (Figura 20)

entre el crecimiento y el volumen inicial. La ecuación de regresión (E6) entre estas dos variables está dada por:

$$\text{Crecimiento} = 13,19 * \exp(0,0043 * \text{Volumen Inicial}) \quad (\text{E6})$$

La mayoría de los individuos analizados manifestó un bajo volumen al inicio del año (inferior a 250 cm³) que aumentó muy poco durante el período estudiado. Sólo los individuos cuyo volumen inicial fue superior a 350 cm³ crecieron con una tasa superior.

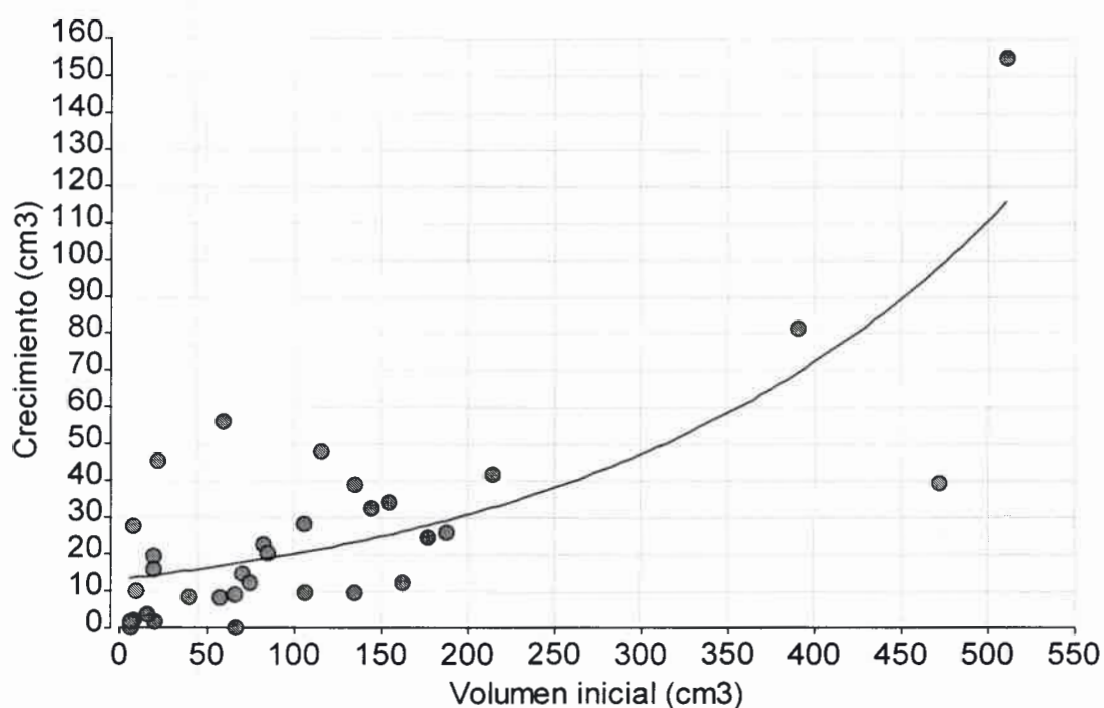


Figura 20. Modelo exponencial del crecimiento de *P. sanjuanensis* en función del volumen inicial.

4.4.1.2.2 Floración

La floración estuvo condicionada sólo por la covariable “Volumen inicial” (F: 8,78; p= 0,006. Coef: 0,02). Si bien el año no resultó significativo (F: 3,08; p= 0,0613), hubo más emisión de flores el primer año (6,55+-6,2 D.E.), seguido por el tercero (4,45+-5,47 D.E.) y finalmente el segundo año (2,27+-2,53 D.E.).

El modelo mejor ajustado (Figura 21) entre la floración y el volumen inicial es el exponencial (p<0,001) (E7):

$$\text{Floración} = 2,96 * \exp(0,0028 * \text{volumen inicial})$$

(E7)

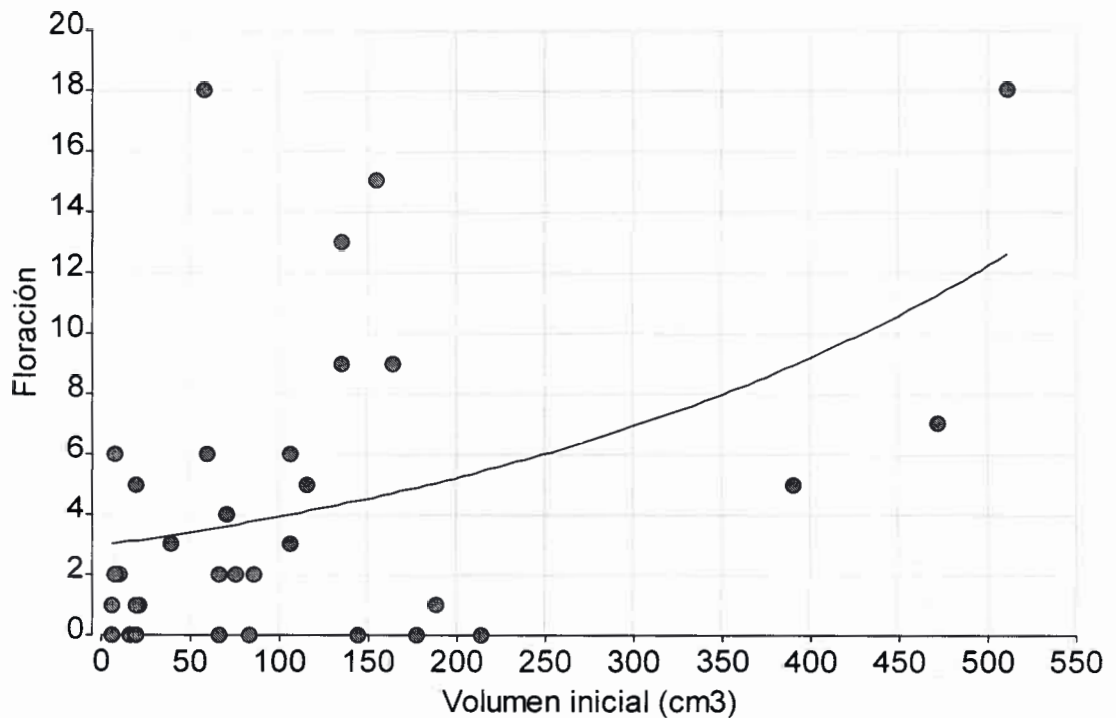


Figura 21. Modelo exponencial de la emisión de flores de *P. sanjuanensis* en función del volumen inicial.

4.4.1.2.3 Fructificación

El año resultó significativo para el desarrollo de los frutos (F: 4,22; p= 0,0305) (Tabla 10), mientras que la relación con arbustos nodrizas no resultó relevante para esta variable (F: 2,62; p= 0,0806), ni tampoco la interacción entre ellos (F: 2,13; p= 0,0974).

De las dos covariables, sólo el volumen inicial resultó significativo (F: 5,24; p= 0,0337. Coef: 0,01), mientras que el número de flores no determinó al desarrollo de los frutos (F: 0,96; p= 0,3402. Coef:-0,04).

Tabla 10. Efecto del año en la fructificación de *P. sanjuanensis*. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Año	Fructificación media anual
1	-0,11 A
2	0,26 A
3	0,84 B

El aborto de flores/individuo en esta especie también estuvo fuertemente marcado por el año, cuyo máximo porcentaje se alcanzó en el primer año (Figura 22), al abortar casi la totalidad de las flores emitidas. A diferencia de *E. leucantha*, el aborto de las flores de esta especie fue inmediatamente posterior a la formación de las yemas florales, posiblemente producto de la temprana oviposición de insectos en el interior de los ovarios.

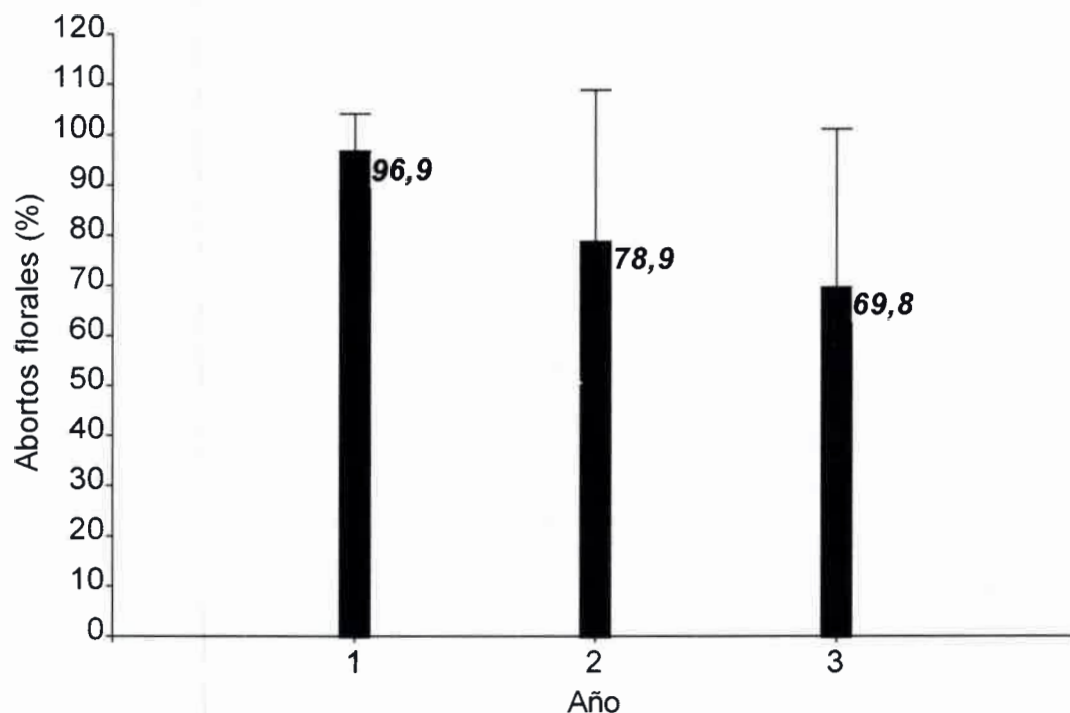


Figura 22. Porcentaje de flores abortadas/individuo en *P. sanjuanensis* durante los tres años de ensayo. Barras indican intervalo de confianza 95 %.

4.4.2 Cactáceas opuntioideas

4.4.2.1 *Opuntia sulphurea*

La emisión de flores y artejos fue simultánea desde diciembre a febrero. Casi la totalidad de flores observadas fueron abortadas al poco tiempo de su desarrollo. Por lo

que para los análisis de germinación debió colectarse material de plantas externas a las parcelas.

4.4.2.1.1 Crecimiento

En los dos ambientes donde se encontró esta especie, la única variable que resultó significativa en la emisión de artejos fue el año (*L. aluvial*= F: 5,35; p= 0,0099; *Médano*= F: 9,18; p= 0,0002), ya que ni la especie arbustiva asociada (*L. aluvial*= F: 0,48; p= 0,6238; *Médano*= F: 0,70; p= 0,4984) ni la covariable tamaño inicial (*L. aluvial*= F: 1,44; p=0,2388. Coef. 0,01; *Médano*= F: 1,11; p= 0,2944. Coef. 0,03) resultaron significativas. En ambos geotopos el tercer año fue el de menor crecimiento (*L. aluvial*: 0,28+- 0,4D.E.; *Médano*: 0,17+-0,33D.E.), seguido por el primero (*L. aluvial*: 0,37+- 0,59D.E.; *Médano*: 0,26+-0,38D.E.). El segundo (2008-2009), fue el verano de mayor crecimiento en ambos geotopos (*L. aluvial*: 1,04+- 0,79D.E.; *Médano*: 0,95+-0,41D.E), Figura 23.

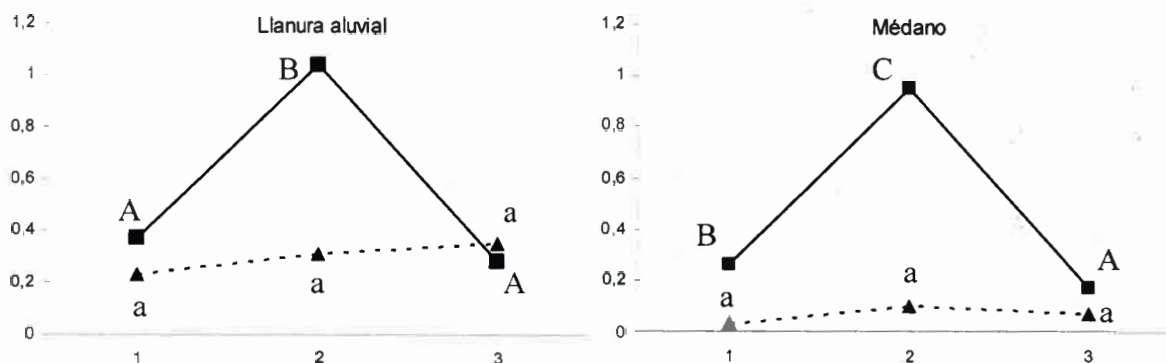


Figura 23. Emisión de artejos (mayúsculas, cuadros y línea continua) y flores (minúsculas, triángulos y línea discontinua) en cada año por *O. sulphurea*. Letras distintas indican diferencias significativas (p<0,05).

4.4.2.1.2 Floración

La floración de *O. sulphurea* no estuvo relacionada en ninguna de las unidades fisiográficas donde fue hallada, ni al año (Figura 23) (*L. aluvial*: F: 0,15, p=0,8592; *Médano*: F: 0,57; p=0,5657) ni a la especie arbustiva (*L. aluvial*: F: 0,45, p=0,6431; *Médano*: F: 0,16; p=0,8483). La única relación significativa fue observada con el

logaritmo natural del tamaño inicial, implementado en el análisis como covariable (*L. aluvial*: F: 6,14, p=0,0186. Coef. 0,17; *Médano*: F: 10,34; p=0,0017. Coef. 0,15).

4.4.2.1.3 Fructificación

Las 31 flores emitidas por *O. sulphurea* en los dos primeros años en ambos sitios fueron abortadas. De las doce flores que se desarrollaron en total en el tercer año (ocho en la *L. aluvial*, cuatro en el médano), seis fructificaron exitosamente (cinco en la *L. aluvial*, una en el médano). De los cincuenta y seis ejemplares evaluados, en el tercer año sólo el 17,86 % emitieron flores y el 10,71 % fructificó. El bajo número de frutos emitidos imposibilitó realizar el análisis de la covarianza. El aborto de flores por individuo en el tercer año fue mayor en el médano que en la Llanura aluvial (Figura 24).

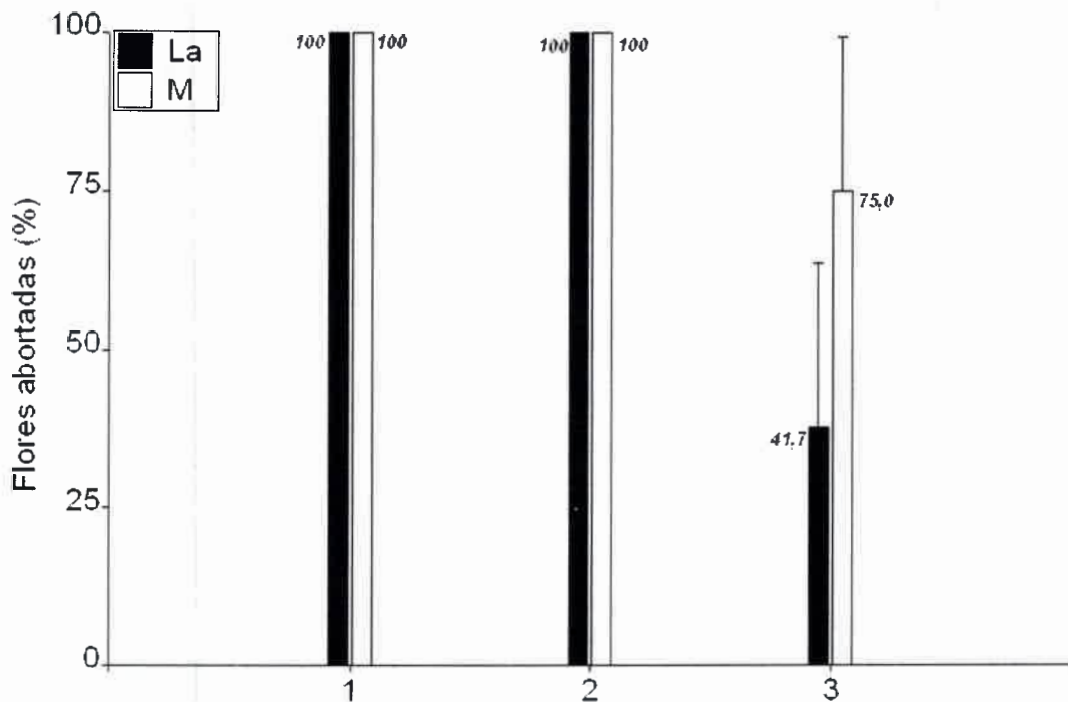


Figura 24. Porcentaje de flores abortadas/ individuo en *O. sulphurea* durante los tres años de ensayo. Barras indican intervalo de confianza 95 %, La: Llanura aluvial, M: Médano.

4.4.2.2 *Tephrocactus aoracanthus*

4.4.2.2.1 Crecimiento

La emisión de cladodios en general estuvo ampliamente definida por las unidades fisiográficas (F: 18,29, $p < 0,0001$). El médano fue donde hubo menor crecimiento medio por ejemplar (Tabla 11).

Tabla 11. Número medio de artejos generados por planta en las diferentes unidades fisiográficas. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Unidad fisiográfica.	Media	n	
<i>Médanos</i>	0,20	162	A
<i>L. oeste</i>	0,47	255	B
<i>L. aluvial</i>	0,51	210	B
<i>L. este</i>	0,51	186	B

Analizando las zonas separadas, la emisión de cladodios nuevos, dependió en la llanura aluvial sólo del año (F: 5,50, $p: 0,0049$) y de la covariable tamaño inicial (F: 72,00, $p < 0,0001$. Coef: 0,02). No influyó en el resultado la variable arbusto asociado (F: 2,10, $p: 0,1493$) (Tabla 12, Figura 25).

En el médano influyó en el crecimiento la covariable tamaño inicial (F: 12,43, $p: 0,0005$. Coef: 0,02). En el segundo año (Tabla 12) hubo más crecimiento en general que en el primero y que en el tercero (F: 4,31, $p: 0,0145$). Si bien no resultó significativo (F: 1,87, $p = 0,1560$), se observó un menor crecimiento de los individuos ubicados bajo los arbustos (0,15 cladodios (Ln) bajo *B. retama* y 0,14 cladodios (Ln) bajo *L. divaricata*) que en el suelo descubierto (0,24 cladodios (Ln))

En la ladera este, tanto el año (F: 5,29, $p: 0,0059$) como la covariable tamaño inicial (F: 59,36, $p < 0,0001$. Coef: 0,02) resultaron significativas, siendo el tercer año el de menor crecimiento, mientras que no hubo diferencias entre el segundo y el primero (Tabla 12). La interacción con los arbustos no resultó significativa (F: 1,31, $p: 0,272$).

En la ladera oeste también el año (Tabla 12) fue el único factor significativo (F: 4,08, $p: 0,018$), junto a la covariable tamaño inicial (F: 103,11, $p < 0,0001$. Coef. 0,02).

4.4.2.2 Floración

La floración de *T. aoracanthus* en la llanura aluvial fue significativamente condicionada por el año (Tabla 12, Figura 25) (F: 8,26, p= 0,0004) y por las covariables tamaño inicial (sin transformar) (F: 102,45, p<0,0001. Coef: 0,04) y crecimiento (sin transformar) (F: 5,556, p=0,0197. Coef: 0,07), siendo no significativa la relación con los arbustos asociados (F: 0,58, p= 0,4474).

En el médano, la especie arbustiva asociada influyó significativamente en el número de flores (F: 4,7, p=0,01), emitiendo al sol (0,18) mas flores que bajo *B. retama* (0,05) y que *L. divaricata* (0,04). La relación con el año no resultó significativa (Tabla 12) (F: 1,38, p=0,2533). De las covariables evaluadas, sólo el tamaño inicial resultó significativo (F: 9,66, p= 0,0021. Coef: 0,02), mientras que el crecimiento no fue significativo (F: 0,45, p= 0,5008).

En la ladera este, resultó significativa solamente la covariable tamaño inicial (F: 42,93, p<0,0001. Coef: 0,02), mientras que el crecimiento (F: 0,67, p=0,67. Coef: 0,02), el arbusto asociado (F: 0,16, p=0,9254) y el año (F: 0,74, p= 0,4809) no influyeron en la floración (Tabla 12). Por último, en la ladera oeste fueron relevantes en la floración tanto las dos covariables (Tamaño inicial: F: 244,96, p<0,0001. Coef: 0,03; crecimiento: F: 10,85, p= 0,0012. Coef:-0,07) como el año (F: 3,31, p = 0,0386) (Tabla 12), mientras que el arbusto asociado no influyó en la floración (F: 2,07, p= 0,1050).

Tabla 12. Logaritmo natural del crecimiento (Ln (C)) y de la floración (Ln (F)) de *T. aoracanthus* en la cuatro unidades fisiográficas. Letras distintas indican diferencias significativas (p<0,05).

año	Llanura aluvial		Médanos		Ladera este		Ladera oeste	
	Ln (C)	Ln(F)	Ln (C)	Ln(F)	Ln (C)	Ln(F)	Ln (C)	Ln(F)
1	0,33 A	0,91 B	0,20 AB	0,15 A	0,59 B	0,21 A	0,50 AB	0,30 B
2	0,66 B	0,42 A	0,26 B	0,06 A	0,54 B	0,16 A	0,69 B	0,12 A
3	0,49 AB	0,61 A	0,08 A	0,07 A	0,25 A	0,27 A	0,35 A	0,33 B

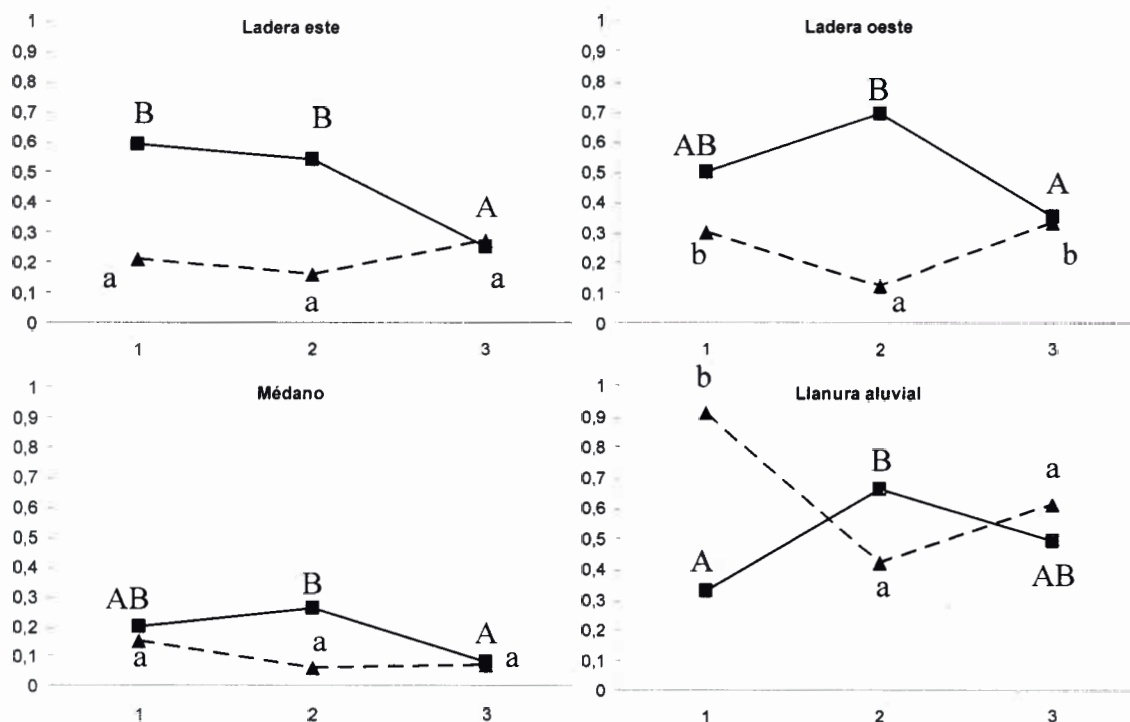


Figura 25. Crecimiento y floración de *T. aoracanthus*, durante los tres años de ensayo: Cladodios (mayúsculas, cuadrados, línea continua) y flores (minúsculas, triángulos, línea discontinua). Valores transformados mediante el Logaritmo Natural. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

4.4.2.2.3 Fructificación

La fructificación estuvo en todas las unidades fisiográficas altamente relacionada a la floración y a la emisión de nuevos cladodios.

En la llanura aluvial, el método automático de selección de variables mostró como significativas ($F: 556,60$, $p: 0,0001$) al número de flores y artejos emitidos en ese mismo período (R^2 ajustado: $0,9354$).

No resultaron importantes ni el año, ni el tamaño inicial de los cactus.

La ecuación (E8) final quedó ajustada de la siguiente manera:

$$\text{Frutos (La)} = -0,051 + \text{Flores} * 0,558 + \text{Cladodios} * 0,137 \quad (\text{E8})$$

En el médano, el análisis determinó como significativas ($F: 251,16$, $p: 0,0001$) a las mismas variables que en la llanura aluvial tanto en los valores originales como en los transformados por el logaritmo natural. El R^2 ajustado global resultó $0,8312$, siendo la ecuación (E9) la más ajustada.

$$\text{Frutos (M)} = -0,040 + F*1,339 + \text{Ln}(F)*-1,478 + \text{Cladodios}*-0,359 + \text{Ln}(C)*0,607 \quad (\text{E9})$$

En la ladera este, la fructificación estuvo condicionada significativamente (F: 136,37, $p < 0,0001$) por la floración y por el tamaño inicial de los individuos. El R^2 ajustado global fue: 0,8319, siendo la ecuación (E10) la más ajustada.

$$\text{Frutos (Le)} = -0,072 + F*0,709 + \text{T. inicial}*-0,018 + \text{Ln}(\text{T. inicial})*0,134 \quad (\text{E10})$$

En la ladera oeste, los frutos estuvieron determinados por la floración, la emisión de artejos y el tamaño inicial de las plantas (F: 65,794, $p < 0,0001$), siendo así la unidad fisiográfica más compleja en cuanto a fructificación. El R^2 ajustado fue 0,7854 (E11).

$$\begin{aligned} \text{Frutos (Lw)} = & -0,045 + F*0,252 + \text{Ln}(F)*0,499 + \text{T. inicial} * -0,025 + \text{Cladodios}*0,066 \\ & + \text{Ln}(\text{T. inicial})*0,124 \end{aligned} \quad (\text{E11})$$

El aborto de flores/individuo, fue similar entre la Llanura aluvial y la ladera este. En estos ambientes, el segundo año fue de una mejor proporción de frutos desarrollados, respecto a los años 1 y 3. En cambio en el médano y en la ladera oeste, el comportamiento fue inverso ya que en el segundo año la proporción de flores abortadas por individuo fue superior. (Figura 26).

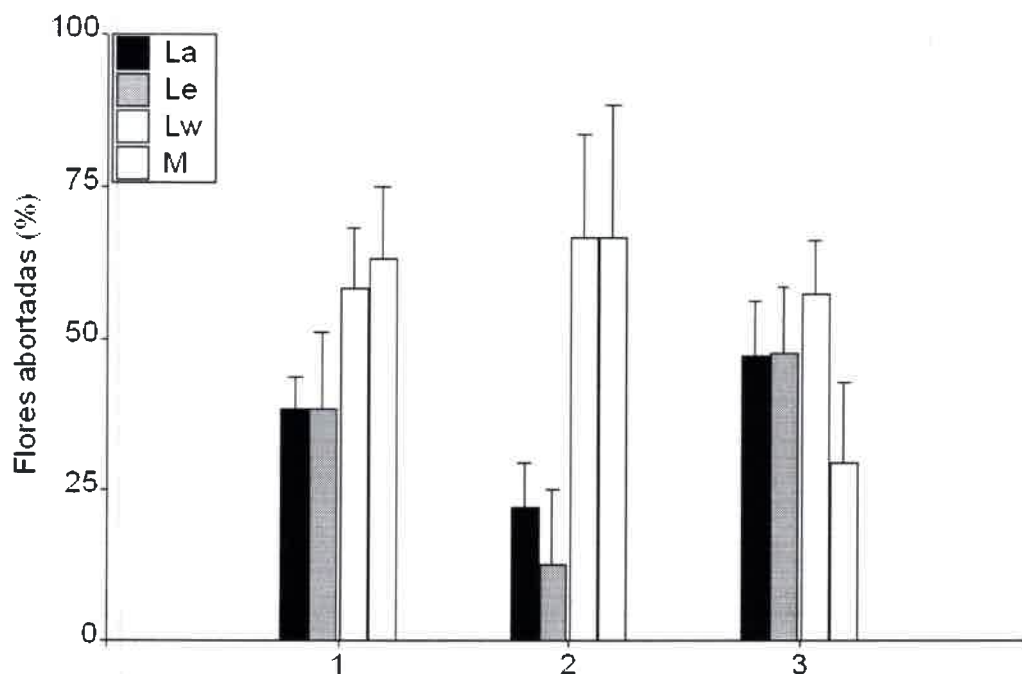


Figura 26. Porcentaje de flores abortadas/ individuo en *T. aoracanthus* durante los tres años de ensayo en cada geotopo (La: Llanura aluvial, M: Médano, Le: Ladera este y Lw: Ladera oeste). Barras indican intervalo de confianza 95 %.

4.5 Discusión

Las relaciones filogenéticas de las especies estudiadas dentro de cada subfamilia, se vio reflejada en rasgos generales de crecimiento y emisión de elementos reproductivos. Mientras que las cactáceas opuntioideas mostraron una estrecha ventana temporal en la emisión de artejos y flores, restringida al período de lluvias estivales como lo encontrado por Bullock and Martijena (1998), la emisión de flores de *E. leucantha* y *P. sanjuanensis* continuó hasta mediados de junio en los tres años del ensayo. Si bien no fue sistemáticamente evaluado, casi la totalidad de las flores y de los artejos emitidos por las cactáceas opuntioideas crecieron a partir de areólas ubicadas en artejos de un año de antigüedad como lo observado por Bowers (1996). Las flores de *P. sanjuanensis* se ubicaron en el centro del ápice, y las de *E. leucantha* se ubicaron principalmente en el tercio superior de la superficie.

Otro patrón que marca diferencias en las respuestas de las opuntioideas respecto de las cactoideas, es la influencia del año en el crecimiento. Sólo en *T. aoracanthus* y en *O. sulphurea* se observó la misma tendencia, en la que el segundo período evaluado (verano de 2008-2009) fue significativamente mayor que los otros años, mientras que el crecimiento de las cactoideas fue indiferente a la variación interanual. Probablemente esta respuesta diferencial esté determinada por mayor capacidad de acumular recursos que poseen las cactáceas columnares, que según McIntosh (2002) podría amortiguar los años de baja captación de recursos, mientras que las opuntioideas serían mas sensibles a las variaciones interanuales de humedad (variaciones extrínsecas).

Otra variable extrínseca importante para el crecimiento de *T. aoracanthus* fue la unidad fisiográfica, ya que el crecimiento medio en el médano fue menor a la mitad del crecimiento medio en las demás unidades. Posiblemente esta diferencia esté marcada por la menor calidad y capacidad de retención de agua del suelo proveniente de este geotopo.

En cambio el crecimiento de las cactoideas estuvo en relación de variables intrínsecas como el volumen inicial. La curva de tipo hiperbólica de *E. leucantha*, predice que a un volumen de aproximadamente 750 cm³ la tasa de crecimiento (pendiente de la curva) se hace constante, lo que posiblemente indique el tamaño máximo esperable para los individuos adultos. Si esto fuera así, podríamos contar con

un parámetro para aproximar la edad de los individuos gracias al fuerte ajuste del modelo.

Por el contrario, el tipo de curva que relaciona el crecimiento de *P. sanjuanensis* con el volumen inicial, podría explicar una población formada por individuos jóvenes ya que la pendiente de la curva aumenta de modo exponencial.

La floración en las cactoideas está asociada exclusivamente con el volumen inicial, como lo observado por McIntosh (2002). El pico máximo de floración de *E. leucantha* fue observado entre los intervalos de clase 4 y 5 del logaritmo natural del volumen inicial (5,81-7,63) que coincide con el punto de inflexión de la pendiente de crecimiento. Este punto en el que el crecimiento se estabiliza y la floración es máxima, fue también observado por Bullock and Martijena (1998) en *Opuntia excelsa*. Estos autores proponen que en este punto de compensación crecimiento/reproducción, existiría algún factor mecánico y/o fisiológico como el contacto con el dosel de los arbustos existentes donde vive *O. excelsa*. En el caso de *E. leucantha*, esa limitante podría estar dada también por el contacto con los arbustos bajos con los que esta especie está íntimamente relacionada (ver capítulo de asociación espacial).

P. sanjuanensis tuvo una relación menos clara que *E. leucantha*. Si bien la floración está asociada al volumen inicial, se observaron varios ejemplares cuyo número de flores observado se alejaba mucho de los esperados. De todas maneras, la tendencia exponencial de la floración en relación al volumen inicial acompaña a la misma tendencia del crecimiento respecto del volumen inicial, incluso con tasas de incremento similares (ver ecuaciones E6 y E7).

La floración en *O. sulphurea*, dependió exclusivamente del tamaño inicial de la planta, como lo encontrado para *Opuntia engelmannii* (Bowers, 1996), mientras que las flores de *T. aoracanthus* variaron su relación con las variables predictoras en las diferentes unidades fisiográficas.

Para *T. aoracanthus*, si bien el año fue un factor significativo sólo en la Llanura aluvial y en la Ladera oeste, la tendencia observada en el logaritmo natural de la floración se contraponen a los observados en el crecimiento. En las cuatro unidades (geotopos), el año de mayor crecimiento fue el año de menor emisión de flores en todos los sitios, mientras que en los años de menor crecimiento se generó la mayor cantidad de flores. Esta tendencia fue también observada por Bowers (1996) y por McIntosh

(2002), quienes proponen una posible competencia por la locación de los recursos, regulada a mayor escala por la variación interanual de las precipitaciones estivales. Stephenson (1981), en una revisión bibliográfica general, señala a la competencia entre flores por los recursos maternos disponibles (generalmente escasos) como uno de los factores determinantes del número de frutos desarrollados, siendo inversamente proporcional al número de elementos iniciados. El médano fue el único sitio donde la floración dependió del arbusto asociado, emitiendo más elementos al sol que bajo los arbustos. Quizás exista un efecto competitivo entre los arbustos y los cactus asociados, reflejado también en el bajo porte de los mismos y en la distribución espacial resultante (ver capítulo de distribución espacial).

La fructificación de las cactáceas estudiadas fue muy diferente, dependiendo en el caso de las cactoideas del año y del número de flores. En *O. sulphurea* la fructificación total fue mínima, quedando condicionada al tercer año. Por último, en *T. aoracanthus* dependió de la emisión de elementos en el año considerado.

La fructificación global de las cuatro especies fue ampliamente afectada por el aborto de las flores, principalmente en las cactoideas y en *O. sulphurea*. Según Bowers (1996) y McIntosh (2002), altos niveles de aborto floral pueden estar relacionados a años de escasa disponibilidad de recursos, sumado al efecto de la depredación. Según Stephenson (1981), los recursos disponibles para una flor o un fruto no solo dependen del total de recursos de cada individuo, sino también del número de estructuras reproductivas que utilizarán esos recursos, por lo que el aborto de algunas flores puede en parte deberse a la asignación diferencial de recursos entre los elementos de la misma planta.

En estas especies, se observó una gran proporción de ataques de insectos florívoros que cosecharon los pétalos de las flores, además de los insectos que ovipusieron dentro de los ovarios de los frutos, principalmente de las cactoideas.

Capítulo V.
Germinación.

5.1 Introducción

En general, las semillas de las cactáceas poseen una alta diversidad de formas, tamaños, color y desarrollo de estructuras como: la testa, embrión, endosperma, perisperma (en los grupos más primitivos), arilo (opuntioideas), funículo (*Opuntia*) entre otros. También es sumamente variable la cantidad de semillas por fruto entre especies e incluso entre los individuos de la misma especie.

Una de las ventajas que brinda la reproducción sexual a través de la germinación de semillas, es la posibilidad de dispersarse de la planta madre a través de medios abióticos (hidrocoria, anemocoria) o bióticos (entomocoria, endo y ectozoocoria). Otra ventaja es que pueden permanecer en estado de latencia durante períodos de tiempo variables esperando a que las condiciones ambientales sean propicias.

Rojas-Aréchiga and Vazquez-Yanes (2000), exponen que las semillas de cactáceas presentan principalmente dos tipos de dormancia: innata y forzada, encontrándose semillas que pierden significativamente su viabilidad antes de cumplir un año, hasta semilla que permanecen viables durante largos períodos de tiempo, como *Ferocactus herrerae* y *F. emoryi*, cuyas semillas continúan siendo viables luego de 10 años (Fearn, 1977).

La salida de la latencia se debe principalmente a la activación de complejos sistemas químicos producto de alguna señal externa o de la combinación de varias señales. Las más profundamente estudiadas son la luz y la temperatura.

La respuesta de las semillas al efecto de la luz es ampliamente variable entre las diferentes especies. Desde semillas indiferentes a las señales lumínicas como las de *Pereskia aculeata* (Dau and Labouriau, 1974, Pedroni and Sanchez, 1997) a semillas que germinan casi exclusivamente en condiciones de luz, como ocurre en varias especies de los géneros *Echinopsis* (Ortega Baes et al., 2010), *Mamillaria* (Benítez-Rodríguez et al., 2004), así pues existe una variada gama de respuestas, incluso considerando la calidad e intensidad de la luz (Aréchiga and Vazquez-Yanes, 2000).

La temperatura afecta también de diferente modo a la germinación. Si bien se ha determinado un rango térmico óptimo general entre 17° C y 34° C donde la tasa de germinación es elevada, se han realizado ensayos en los que las semillas de diferentes cactáceas germinaron en condiciones extremas, muy alejadas del rango óptimo como las

de *Frailea pumila* que germinan a 39,5° C (Fearn, 1974) o las de *Pachycereus pecten-aboriginum*, que germinan a 45° C (Vega-Villasante et al., 1996).

En estudios en los que se comparó el efecto de la fluctuación térmica con respecto a la temperatura constante no se observaron diferencias significativas en la germinación (Godínez-Alvarez and Valiente-Banuet, 1998; Rojas-Aréchiaga et al., 1998).

En muchas especies es necesario algún tipo de tratamiento de escarificación. Se ha encontrado que muchas cactáceas mejoran sus tasas de germinación al pasar por el tracto digestivo del animal (Silvius, 1995), por lo que han sido significativos diferentes tratamientos de escarificación química con ácidos que simulan la digestión de la parte externa del perisperma en diferentes géneros como *Opuntia* (Potter et al., 1984), *Echinocactus* (De la Rosa-Ibarra and García, 1994), *Ferocactus* (Romero-Schmidt et al., 1992) y *Pachycereus* (Nolazco et al., 1996).

También ha sido demostrado el efecto positivo de la escarificación física, en semillas cuyo medio de transporte es el agua, para simular la natural abrasión del suelo (Sanchez-Venegas, 1997; Moreno et al., 1992), mientras que otras semillas como las de *Opuntia rastrera*, son indiferentes al tratamiento de escarificación tanto químico como físico (Mandujano et al., 2005), aumentando su capacidad germinativa luego de un año.

La viabilidad de las semillas suele estar también condicionada por la edad. Si bien algunas semillas permanecen viables por años, otras pierden rápidamente su viabilidad, incluso antes de cumplir el año (Aréchiga and Vazquez-Yanes, 2000).

El objetivo de este capítulo es evaluar si hay efectos de la temperatura y de la luz en la germinación de las cactáceas estudiadas. También se analiza la uniformidad del peso de las semillas y se describen sus características morfológicas.

5.2 Metodología

Para obtener la relación entre el número y el peso de semillas y conocer la uniformidad de la simiente, se tomaron aleatoriamente tres muestras de semillas en cantidades crecientes (1, 2, 5, 10, 20, 30, 40, 50, 100, 200, 250, 300, 400, 500 y 1000) y se pesaron en balanza con precisión de 0,01 mg.

Para determinar posibles influencias del ambiente en la germinación de las semillas de las cuatro especies estudiadas, se realizó un ensayo en laboratorio en el que

se controló la germinación de las semillas bajo dos condiciones de luz y dos temperaturas combinadas.

Para ello, de las cuatro especies estudiadas se mezclaron semillas de un año de antigüedad y se separaron doce muestras de 50 semillas c/u obtenidas al azar por especie. Posteriormente se montaron en cajas de Petri con papel de filtro.

Las muestras fueron sometidas a un diseño factorial en el que se puso a prueba dos tratamientos con dos niveles cada uno:

Se probó el efecto de la luz en la germinación de las cuatro especies. Los dos niveles fueron:

Luz: Se colocaron las semillas en cajas de Petri en período de 12/12 hs de luz/oscuridad, utilizando tubos fluorescentes (General Electric, 20 W), en cámara de germinación.

Oscuridad: En la misma cámara de germinación, se colocaron las semillas en cajas de Petri cubiertas con nylon negro de alta densidad para asegurar la nula entrada de luz.

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

El ensayo fue evaluado diariamente durante 30 días seguidos, clasificando como germinadas a las semillas que emitieron radículas. Luego de cada observación se extrajeron las semillas germinadas. Para observar las muestras en oscuridad se utilizó una cámara oscura y lámpara ultravioleta de baja potencia (incandescente de 25 W).

En cada combinación de los dos tratamientos, se obtuvieron los valores de germinación de tres réplicas de 50 semillas c/u. se trazaron las curvas de porcentaje de germinación acumulativo y se calculó tanto el porcentaje medio de germinación como la tasa de germinación (1/t50) que es el tiempo tomado para alcanzar el 50 % de la proporción final de la germinación según Ortega-Baes et al., (2010).

5.3 Resultados

Las cuatro especies mostraron una relación lineal entre el número de semillas y el peso, lo que denota una alta uniformidad en la simiente. Las dos especies

opuntioideas (*T. aoracanthus* y *O. sulphurea*) poseen semillas mucho más grandes y pesadas que las no opuntioideas (*E. leucantha* y *P. sanjuanensis*) (Figura 27).



Figura 27. Semillas de las cactáceas estudiadas. de izquierda a derecha: *P. sanjuanensis*, *E. leucantha*, *O. sulphurea* y *T. aoracanthus*.

Las ecuaciones de regresión lineal (Figura 28) y los estadísticos asociados, se muestran en la Tabla 13.

Tabla 13. Parámetros asociados a la relación lineal entre el número de semillas y el peso. Todas las relaciones fueron significativas ($p < 0,001$). x: N° semillas.

Parámetro	<i>E. leucantha</i>	<i>P. sanjuanensis</i>	<i>O. sulphurea</i>	<i>T. aoracanthus</i>
R ²	0,999	0,9997	0,9956	0,9951
F	41279,59	137602,27	9776,56	8733,42
Peso (g)=	(0,0009*x)-0,0023	(0,0008*x)-0,0001	(0,0125*x)-0,0621	(0,0221*x)+0,0976

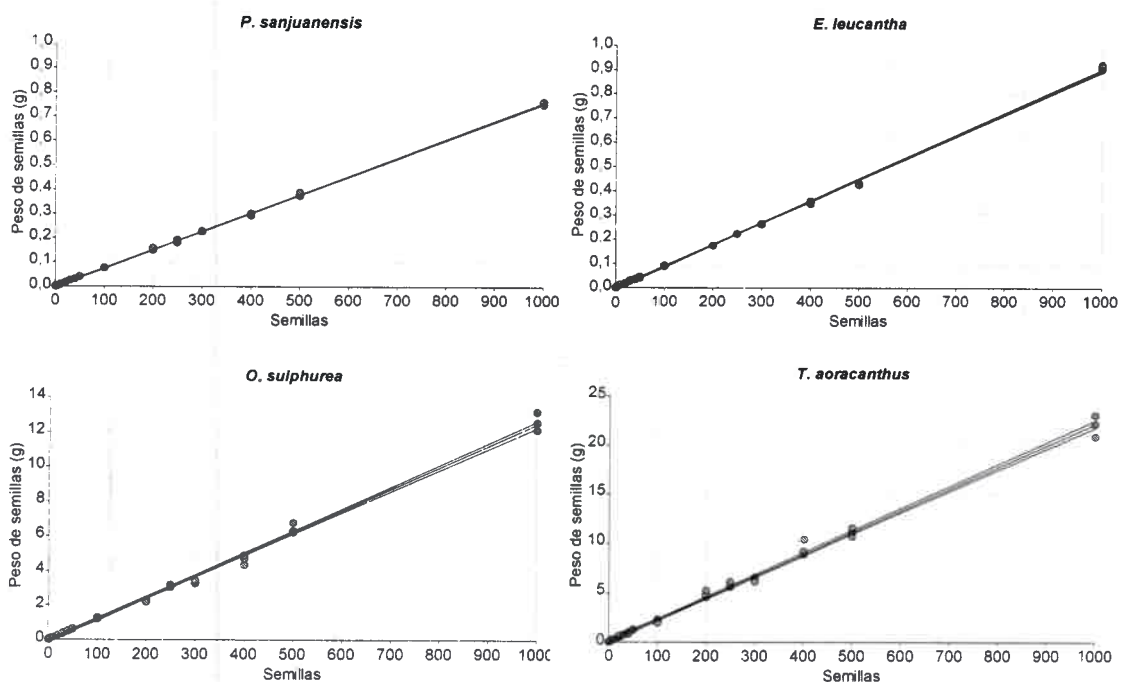


Figura 28. Peso de semillas en función de la cantidad medida para las cuatro especies.

Las cuatro especies tuvieron respuestas diferentes a los tratamientos germinativos:

Ninguna semilla (de un total de 600 en todos los tratamientos) de *Opuntia sulphurea* germinó. Por precaución, se continuó el seguimiento de las semillas de esta especie por 10 días más, sin modificarse el resultado (datos no mostrados).

El porcentaje de germinación media de *T. aoracanthus* fue extremadamente bajo en todos los tratamientos. Se observó un significativo efecto de la temperatura (F: 9,09; p: 0,0167) ya que el porcentaje medio acumulado 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=0,108).

Respecto a la velocidad de germinación, el 1/t50 no mostró diferencias significativas entre los tratamientos: Luz (F: 2,94; p= 0,1245) y temperatura (F: 0,02; p= 0,8933). Tampoco se observó interacción entre estas variables (F: 2,53; p= 0,1505) (Figura 29).

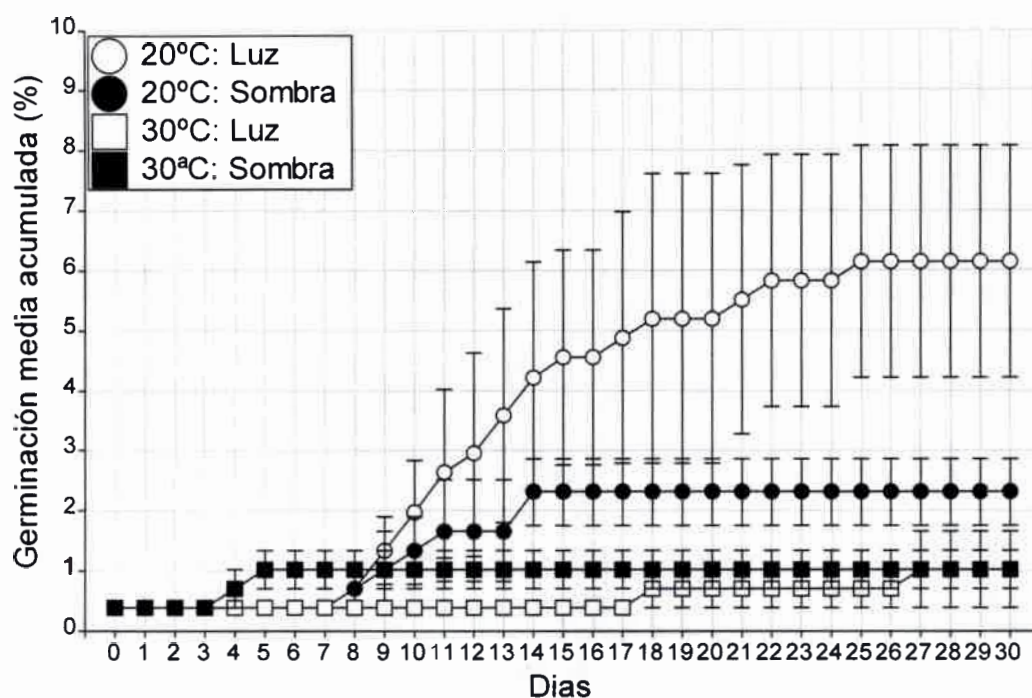


Figura 29. Germinación acumulada por *T. aoracanthus* en dos condiciones experimentales combinadas. Barras indican desviación estándar.

Las cactáceas de tipo cactoideo mostraron mayores porcentajes medios acumulados de germinación respecto de las opuntioideas.

Las semillas de *E. leucantha* (Figura 30) respondieron tanto al tratamiento de luz (F: 14,09; p=0,0056) como al térmico (F: 8,52; p= 0,0193), aunque sin interacción entre ellos (F: 1,57; p= 0,2462). (Tabla 14).

Tabla 14. Efecto de los tratamientos de temperatura e iluminación en la germinación media de *E. leucantha* (+- D.E.). Letra distintas indican diferencias significativas (p<0,05).

Temp. (° C)	Iluminación	Germinación media (%)
20	Sombra	08,67(3,06) A
30	Sombra	14,00(8,72) A
20	Luz	16,67(3,06) A B
30	Luz	30,00(5,29) B

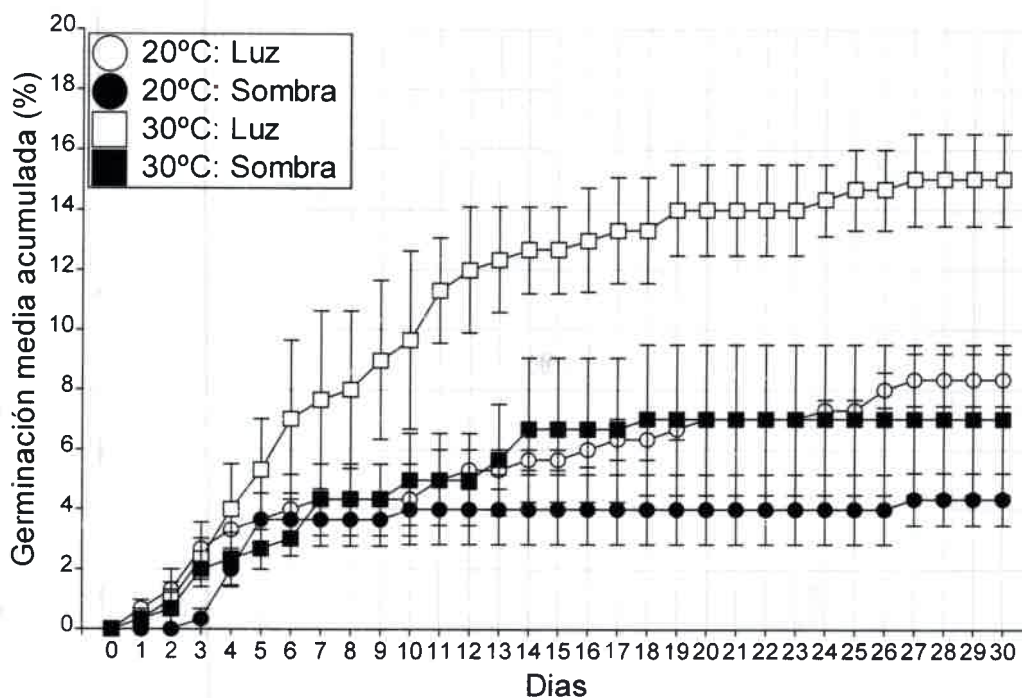


Figura 30. *E. leucantha*. Germinación acumulada bajo los tratamientos de luz y temperatura respecto al tiempo. Barras indican desviación estándar.

La velocidad de germinación (1/t50) resultó indiferente a los tratamientos (Luz: F: 0,59; p= 0,4657; Temperatura: F: 0,98; p 0,3514).

El porcentaje medio de germinación de *P. sanjuanensis* resultó sensible al tratamiento de luz (F: 15,41; p= 0,0044) siendo mayor la germinación de semillas tratadas con luz (45,67 % +-15,04 D.E.) que las tratadas con oscuridad (18,00 % +-17,16) (Figura 31).

La temperatura tuvo un efecto muy cercano a la zona de rechazo del test (F: 4,94; p= 0,0569). El mayor porcentaje de germinación se alcanzó a 30° C (39,67 % +-12,86 D.E.) comparado con el tratamiento a 20° C (24,00+-25,83 D.E.).

La velocidad de germinación (1/t50) de esta especie no fue sensible a ningún tratamiento: (Luz: F: 0,15, p= 0,7116; Temperatura: F: 1,15; p= 0,3156).

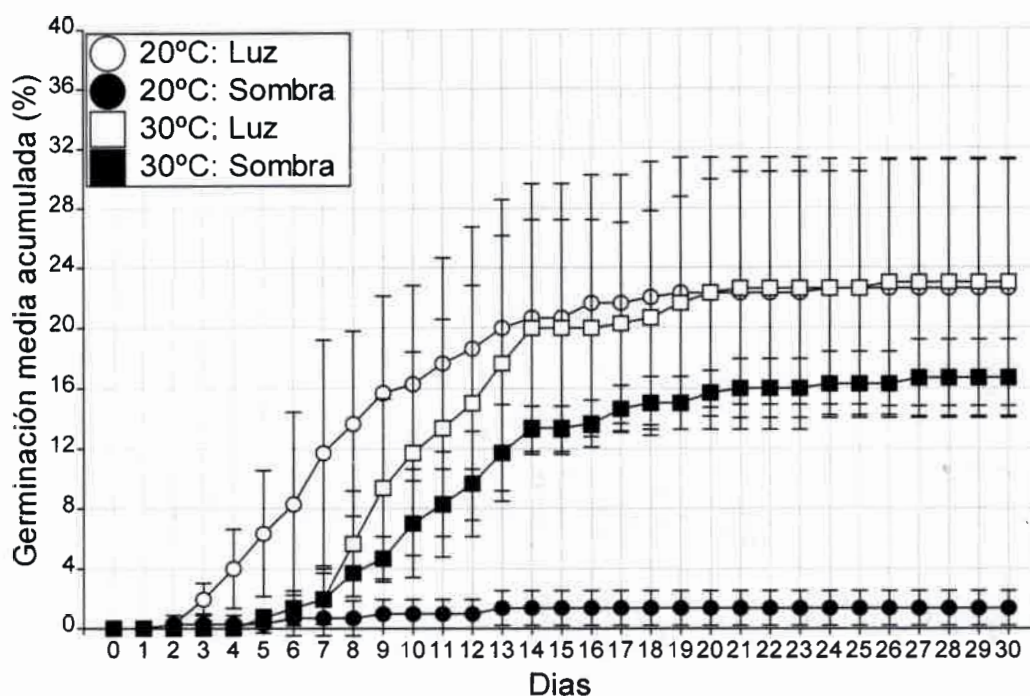


Figura 31. *P. sanjuanensis*. Germinación acumulada (%) en dos tratamientos combinados. Barras indican desviación estándar.

5.4 Discusión

Las diferencias encontradas en la germinación de las cactáceas estudiadas, refuerzan la separación filogenética a nivel de subfamilia. Incluso morfológicamente, las semillas de las opuntioideas poseen un mayor tamaño (*T. aoracanthus*= 4-5 mm diámetro, *O. sulphurea*= 2-3 mm de diámetro), mientras que las semillas de las cactoideas son muy menores (\cong 1,5 mm). Esto refleja la diferencia encontrada en el peso de las semillas. Las opuntioideas poseen semillas de colores claros mientras que las de las cactoideas son oscuras.

La forma es un atributo inherente a las especies. *T. aoracanthus* posee semillas cuyo arilo es irregular debido a la compresión lateral generada en el contacto con las demás semillas (Kiesling, 2003). Las formas de las otras tres especies están bien definidas, posiblemente porque durante su desarrollo están embebidas en un endocarpio carnoso que no genera barreras físicas al crecimiento, contrariamente a las semillas de *T. aoracanthus*.

O. sulphurea posee semillas pétreas irregularmente globosas, con arilo bien desarrollado y amarillento (Roig, 1981).

Las semillas de *E. leucantha* son cestiformes, de superficie rugosa e hilo lateral superior y las de *P. sanjuanensis* son ovoides y rugosas con hilo lateral oblicuo (Figura 27).

La ausencia de germinación de *O. sulphurea* puede deberse a la falta de tratamiento de escarificación ya que en otros sitios de la provincia de San Juan se han observado semillas de *O. sulphurea* en heces de zorro gris (*Pseudalopex griseus*) (Figura 32), como ocurre análogamente con otras especies del género *Opuntia* del norte de México (Potter et al., 1984). También se ha reportado un efecto significativo de la escarificación mecánica en la germinación de *Opuntia joconostle* (Sanchez-Vanegas, 1997) ya que aparentemente esta especie se dispersaría en crecidas aluviales.



(Figura 32). Heces de zorro gris (*Pseudalopex griseus*) conteniendo semillas de *Opuntia sulphurea*. Material colectado en Calingasta, San Juan en enero de 2011.

Si bien el tratamiento a 20° C favoreció la germinación de *T. aoracanthus*, los bajos valores sugieren que probablemente otros tratamientos mejoren los resultados (i.e. escarificación, diferentes intensidades y calidades de luz).

Las semillas de *E. leucantha* resultaron más pesadas en promedio que las encontradas por Ortega-Baes et al. (2010) en la provincia de Salta, Argentina.

Contrariamente a los resultados de estos autores, cuyo tratamiento de oscuridad no permitió la germinación de ninguna de sus semillas, en nuestros tratamientos de

oscuridad las semillas de *E. leucantha* si germinaron en las dos temperaturas. Probablemente las variaciones de hábitat (desde semiárido a hiperárido) y la gran distancia entre las poblaciones estudiadas en Salta y en San Juan, estén segregando ecotipos distintos, hipótesis que podrían plantearse en estudios posteriores.

Respecto a los porcentajes de germinación en función de la temperatura, los tratamientos realizados por Ortega-Baés et al., (2010) generaron un 16 % de germinación media a temperatura estable de 25° C, mientras que a temperatura fluctuante entre 20/30° C, la germinación promedio bajó al 12 %. Méndez y Pérez-González (2008) encuentran porcentajes de germinación absolutos que superan el 90 % en temperaturas de 20° C y 27° C, mucho mayores a los encontrados en este estudio a 20° C (Luz: 49 % \pm 11 D.E., Oscuridad: 33 % \pm 5 D.E.) y a 30° C (Luz: 19 % \pm 15 D.E., Oscuridad: 25 % \pm 7 D.E.). Estas diferencias con otros autores pueden deberse a diferencias metodológicas o a procesos particulares inherentes a cada población.

Si bien no se han realizado otros estudios de germinación de *P. sanjuanensis*, se encontró que esta especie posee una germinación absoluta cercana a la de *E. leucantha* a 20° C, bajo tratamiento de Luz (45 % \pm 17 D.E.), aunque en las otras combinaciones la germinación absoluta promedio descendió abruptamente (20° C, oscuridad: 3 % \pm 2 D.E.; 30° C, Luz: 12 % \pm 6 D.E.; oscuridad: 15 % \pm 6 D.E.).

Capítulo VI.
Enraizamiento de *Tephrocactus aoracanthus*.

6.1 Introducción

En condiciones ambientales extremas, las plantas que pueden replicarse de modo asexual poseen ventajas respecto a las que sólo se reproducen sexualmente (Eriksson, 1989; Mandujano et al., 1998). Muchas cactáceas opuntioideas se reproducen a través de semillas y por el enraizamiento de los artejos que contactan el suelo gracias a los tejidos meristemáticos en las aréolas (Mauseth, 2006), aptos para generar raíces adventicias. Este tipo de reproducción les posibilita colonizar sitios evitando las fases críticas de germinación y establecimiento de plántulas, fases en que son vulnerables tanto a la granivoría, como a la desecación y a la herbivoría de plántulas.

Existe evidencia de que ciertas especies opuntioideas mantienen sus tasas de crecimiento poblacional al emplear ambos modos reproductivos (sexual y clonal) como sistemas amortiguadores que se compensan en relación a la heterogeneidad ambiental y a la disponibilidad de recursos (Mandujano et al., 1998; 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), está protegido por espinas maduras, posee tejidos fotosintéticos activos y una gran cantidad de areolas con tejido meristemático activo, que en contacto con el suelo posibilitan el enraizamiento.

A diferencia de otras especies del género, los artejos de *T. aoracanthus* están cubiertos de largas espinas sólo en la mitad superior y están unidos entre sí por articulaciones frágiles (Kiesling, 1984). Al producirse la separación de la planta madre, es muy probable que la mitad inferior sea la que finalmente contacte el suelo ya que la mitad superior posee la “corona” de espinas de mayor diámetro total comparado con la porción inferior sin espinas.

Si bien no formó parte de los objetivos planteados originalmente en esta tesis, se realizó un ensayo en laboratorio con el fin de evaluar la capacidad de reproducción agámica a través de artejos de *T. aoracanthus* en diferentes condiciones lumínicas y de suelo. El hecho de que esta especie posea una alta densidad de individuos en el terreno (2,28 indiv/m² en el médano, 0,87 indiv/m² en la llanura aluvial, 1,66 indiv/m² en la ladera este y 0,59 indiv/m² en la ladera oeste) (ver capítulo de distribución espacial) contrapuesta a la reducida germinación de semillas (ver capítulo de germinación),

refuerzan la importancia de comprender el aporte de la reproducción agámica al crecimiento y al mantenimiento poblacional de esta especie.

6.2 Materiales y métodos

Para analizar la capacidad de instalación de los artejos de *T. aoracanthus* en diferentes sustratos e intensidades lumínicas, se separaron mecánicamente (en el período de inactividad vegetativa) ochenta artejos terminales originados en el verano inmediato anterior, de diferentes individuos adultos de *T. aoracanthus* seleccionados al azar. Posteriormente se esperó un tiempo de cinco días hasta que la zona de unión entre artejos cicatrizara. Los artejos fueron identificados, pesados y posteriormente colocados de a veinte, en cuatro camas de ensayo de 1,5 x 1,5 m, separados 25 cm entre hileras y entre columnas, el día quince de mayo del 2010. Dichas camas fueron montadas a 1m de altura y preparadas con dos sustratos: primero se dispuso un nivel inferior (común para las cuatro camas) formado por arena gruesa lavada y piedras de 2 cm de diámetro. En dos camas se colocó un nivel superior de 10 cm de espesor de arena fina y en las dos camas restantes, un nivel superior de 10 cm de piedras tamizadas con una malla metálica de 2 cm de diámetro. Tanto la arena como las piedras provinieron del área de estudio. Dos camas, una con piedras y otra con arena, fueron cubiertas con malla $\frac{1}{2}$ sombra de 20 % de permeabilidad lumínica, ubicada a 30 cm de altura del nivel del suelo. Las dos camas restantes se ubicaron a pleno sol.

Dada la forma de los artejos y la posición de las espinas, se apoyó la parte inferior de los artejos en el sustrato, simulando la caída de la planta originaria.

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 artejo 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 en la radiación fotosintéticamente activa (*RFA*) y en la temperatura del aire y del suelo,

se midió cada una hora desde el amanecer al crepúsculo la *RFA* y la temperatura del aire a 10 cm de altura tanto bajo la sombra como a pleno sol en dos días calmos y despejados del mes de enero. Coincidentemente, se registró la temperatura del suelo a 3 cm de profundidad en las cuatro combinaciones de sustrato (piedra/arena) y luz (sombra/sol).

6.3 Análisis de datos

La influencia de la sombra y del sustrato en la intensidad de radiación solar y en las temperaturas del aire y del suelo, fue evaluada mediante ANCOVA ($p < 0,05$) y separación de medias por test 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 tres diferentes modelos teóricos: Logístico, Gompertz y Monomolecular (Di Renzo 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 Renzo et al., 2009).

Para estimar el crecimiento en un año, el valor absoluto de la diferencia entre el peso inicial (húmedo) y final (húmedo) fue analizado mediante ANOVA factorial entre los dos tratamientos y separación de medias por test de Tukey ($p < 0,05$). De igual modo se analizó la longitud máxima de las raíces.

Mediante ANCOVA y separación de medias por test de Tukey ($p < 0,05$) se comparó la relación biomasa aérea/biomasa radical (*a/r*) en los cuatro tratamientos, utilizando el peso inicial como covariable. Para cumplir los supuestos de los análisis, se transformaron las variables respuesta mediante logaritmo natural.

6.4 Resultados

El análisis de la temperatura del suelo 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; máx.: 56,5° C; mín.: 25,5° C), seguido por la arena al sol (media: 36,38° C; máx.: 44° C; mín.: 25° C). Los menores valores se observaron a la sombra, tanto en la arena (media: 32,27; máx.: 38° C; mín.: 25° C) como en la roca (media: 32,04; máx.: 38° C; mín.: 25° C) aunque sin diferencias significativas entre ellas (Figura 33).

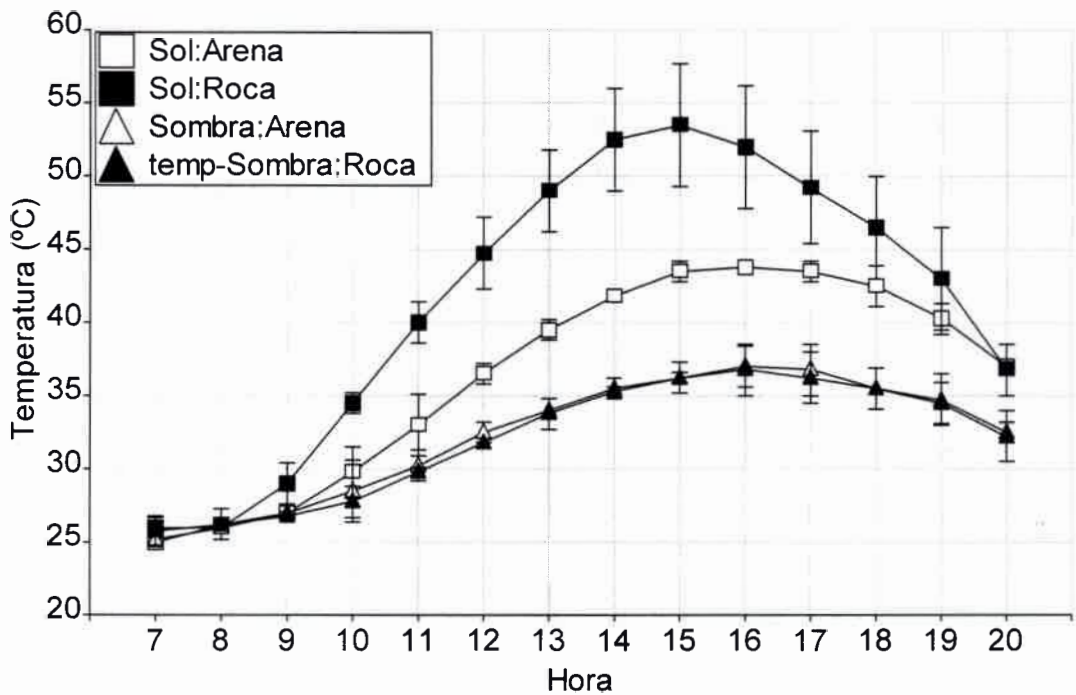


Figura 33. Temperatura media del suelo a 3 cm de profundidad, a lo largo del período de luz en los cuatro tratamientos. Barras indican ± 1 D.E.

No se observaron diferencias (F: 1,06; $p = 0,31$) entre las temperaturas del aire a la sombra (media: 32,48 °C; rango: 39-26 °C) y al sol (media: 33,45; rango: 40-26 °C). La covariable horario si resultó significativa (F: 27,17; $p < 0,0001$) (Figura 34).

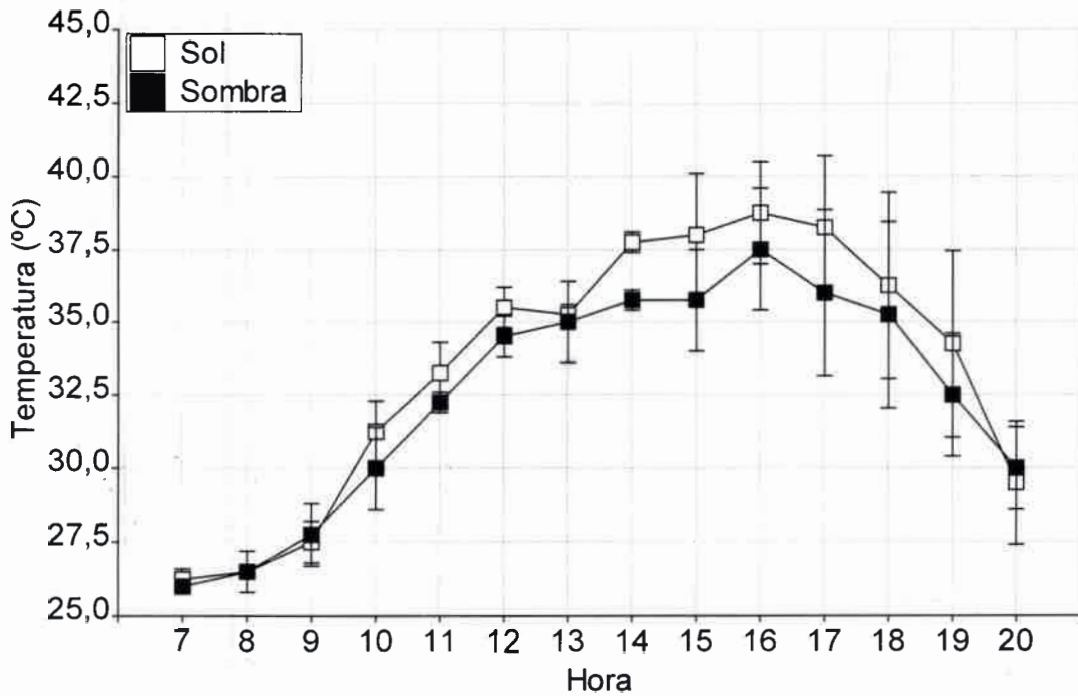


Figura 34. Temperatura media del aire a 5 cm del suelo, a lo largo del período de luz en los cuatro tratamientos. Barras indican ± 1 D.E.

La malla media sombra colocada atenuó en gran medida la *RFA* ($F: 64,08$; $p > 0.0001$) observada a la sombra (media: $154.48 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{S}^{-1}$; máx.: $380 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{S}^{-1}$; min.: $0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{S}^{-1}$) respecto a la observada a pleno sol (media: $1302,29 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{S}^{-1}$; máx.: $2155 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{S}^{-1}$; min.: $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{S}^{-1}$). Este efecto se incrementó en los horarios cercanos al azimut solar (Figura 35). La covariable horario, no resultó significativa ($F: 0,13$; $p = 0,7171$).

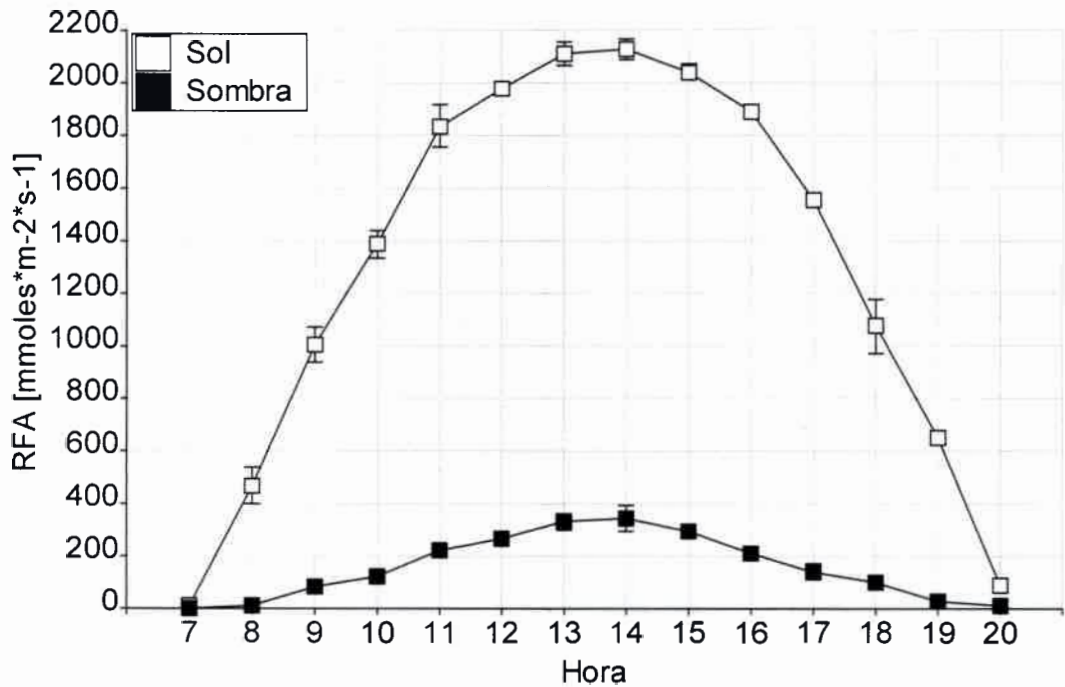


Figura 35. RFA en la superficie del suelo, a lo largo del período de luz en los cuatro tratamientos. Barras indican ± 1 D.E.

Las primeras raíces aparecieron el 24 de septiembre 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 alcanzó a enraizar el día 3 de enero de 2011.

El tiempo de enraizamiento no estuvo relacionado al peso inicial del artejo en ningún tratamiento (Sombra—arena= R^2 : 0,01, F: 0,23, $p=0,6396$; Sombra—piedra= R^2 : 0,02, F: 0,29 0,5942; Sol—arena= R^2 : 0,07, F: 1,27, $p=0,2740$; Sol—piedra= R^2 : 0, F: 0,02, $p=0,8822$).

Respecto a la emisión acumulativa de raíces en el tiempo, los modelos que mejor ajustaron en todos los casos fueron de tipo monomolecular (E12) (Tabla 15, Figura 36), donde:

$$\text{Emisión acumulativa de raíces [\%]} = \alpha \cdot (1 - \beta \cdot \exp(-\gamma \cdot \text{Dias})). \quad (\text{E12})$$

Tabla 15. Parámetros estimados por los modelos de regresión Monomolecular en los cuatro tratamientos (* p<0,05 ** p<0,01).

Parámetros	Somb-arena	Somb-piedra	Sol-arena	Sol-piedra
α	121,43**	118,69**	92,53**	100,2**
β	20,6*	31,38**	361,81**	279,12*
γ	0,02**	0,02**	0,04**	0,04**

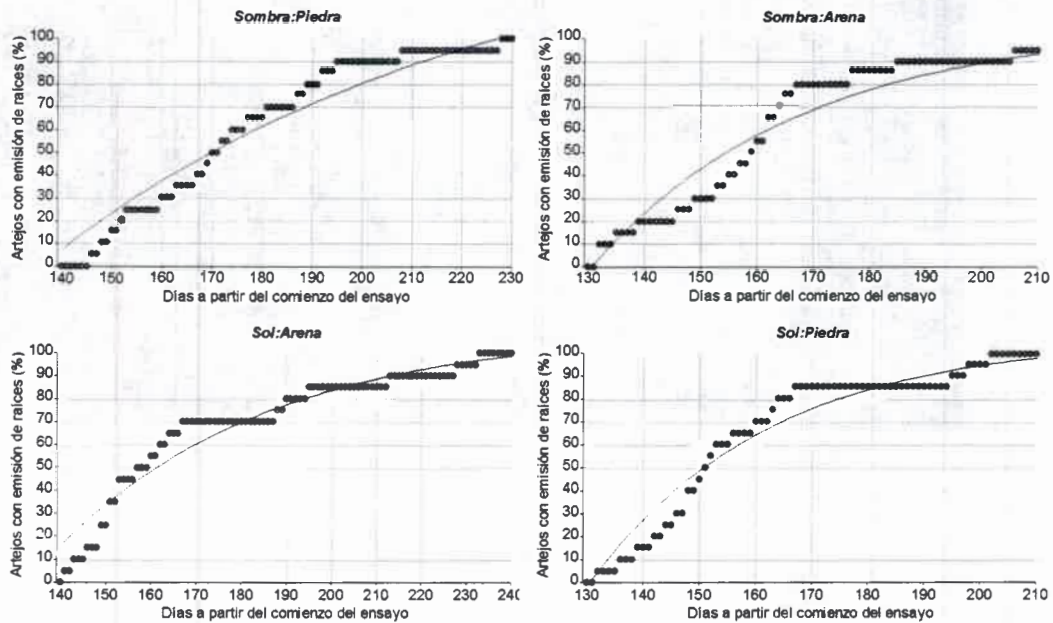


Figura 36. Enraizamiento acumulativo de artejos de *T. aoracanthus* en los cuatro tratamientos, graficando en el eje de las abscisas el intervalo desde la emergencia de la primera raíz hasta la última.

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 se afianzaron en la capa superior (Figura 37). Es por ello que el ANCOVA factorial del Logaritmo natural (longitud máxima de raíz) muestra como significativa sólo a la variable “suelo” (F: 773,06, p: 0,0001), mientras que ni el tratamiento de sombra (F: 0,28, p: 0,6013) ni la interacción entre ellas (F: 0,27, p: 0,6040) resultaron significativas (Figura 38).



Figura 37. Raíces emitidas por *T. aoracanthus* en los dos sustratos. Izquierda: Sustrato rocoso. Derecha: sustrato arenoso.

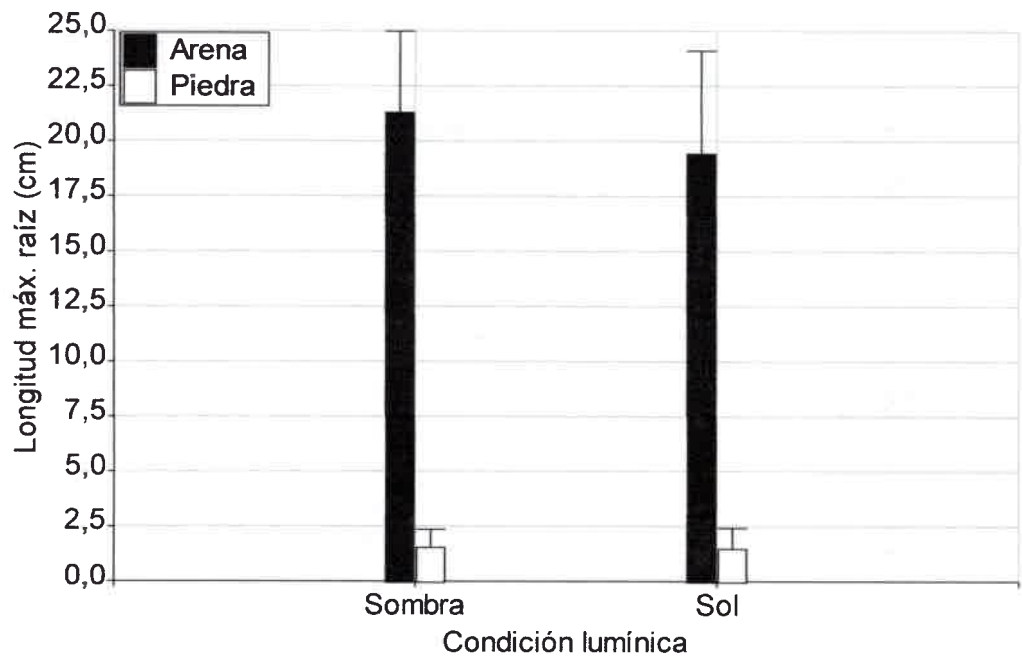


Figura 38. Valores sin transformar de la longitud de la raíz más larga de *T. aoracanthus* contrastada en los diferentes tratamientos. Barras indican ± 1 D.E.

La diferencia absoluta del peso húmedo luego de un año, estuvo fuertemente relacionada a la interacción entre los dos tratamientos (F: 55,60, p: 0,0001). Los artejos ubicados en la combinación arena-sombra fueron los que más aumento de peso evidenciaron, seguidos por los ubicados en la combinación arena-sol (Figura 39). Las combinaciones piedra-sombra y piedra-sol, no mostraron diferencias entre sí (Tabla 16).

Los valores medios sin transformar en estas combinaciones fueron de signo negativo (Piedra-sombra: -2,81+ 0,66 D.E.; Piedra-sol: -2,99+ 0,65 D.E.), mientras que en arena-sol y arena-sombra fueron positivos (29,09 +-13,3 D.E.; 68,98+- 17,27 D.E. respectivamente).

Tabla 16. Influencia de los tratamientos en los valores medios de la acumulación de biomasa viva anual. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

suelo	RFA	Biomasa (g)
Piedra	Sombra	1,01 A
Piedra	Sol	1,07 A
Arena	Sol	3,28 B
Arena	Sombra	4,2 C

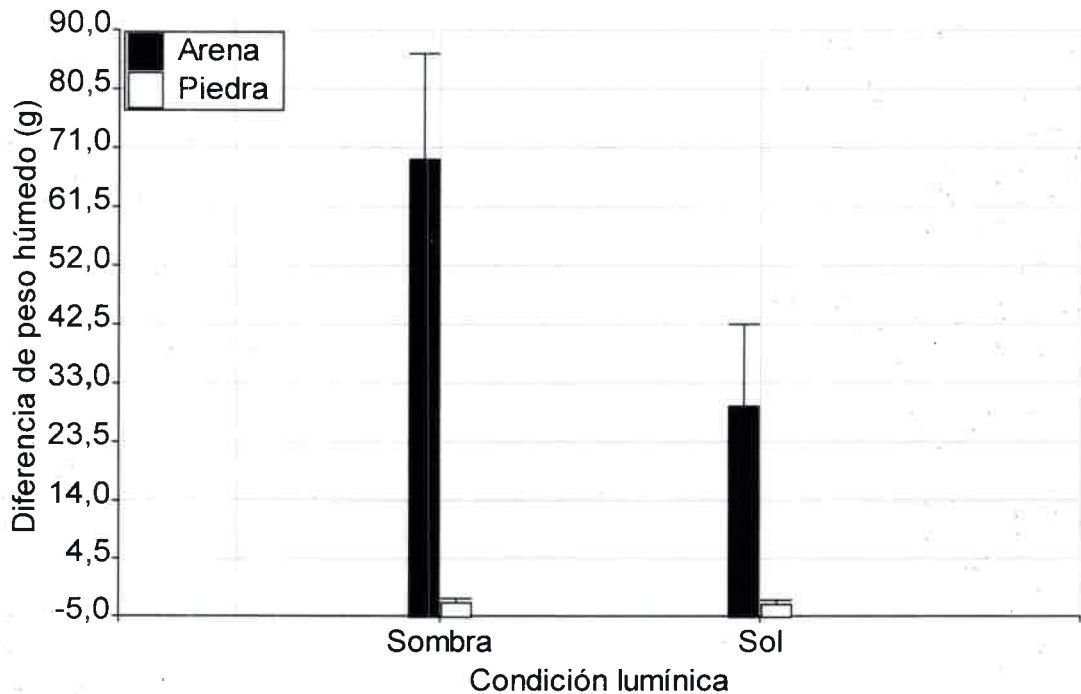


Figura 39. Diferencia de peso alcanzada en cladodios de *T. aoracanthus* de un año, contrastada en los diferentes tratamientos. Barras indican ± 1 D.E. Los valores negativos, indican una pérdida de biomasa en los cladodios ubicados sobre las piedras.

Respecto a la relación de biomasa aérea/biomasa radical, la única variable significativa fue el tipo de suelo (F: 1332,10; $p < 0,0001$), mientras que ni la sombra (F: 0,14; $p = 0,7085$) ni la covariable peso (F: 0,90; $p = 0,3453$) resultaron significativas (Figura 40).

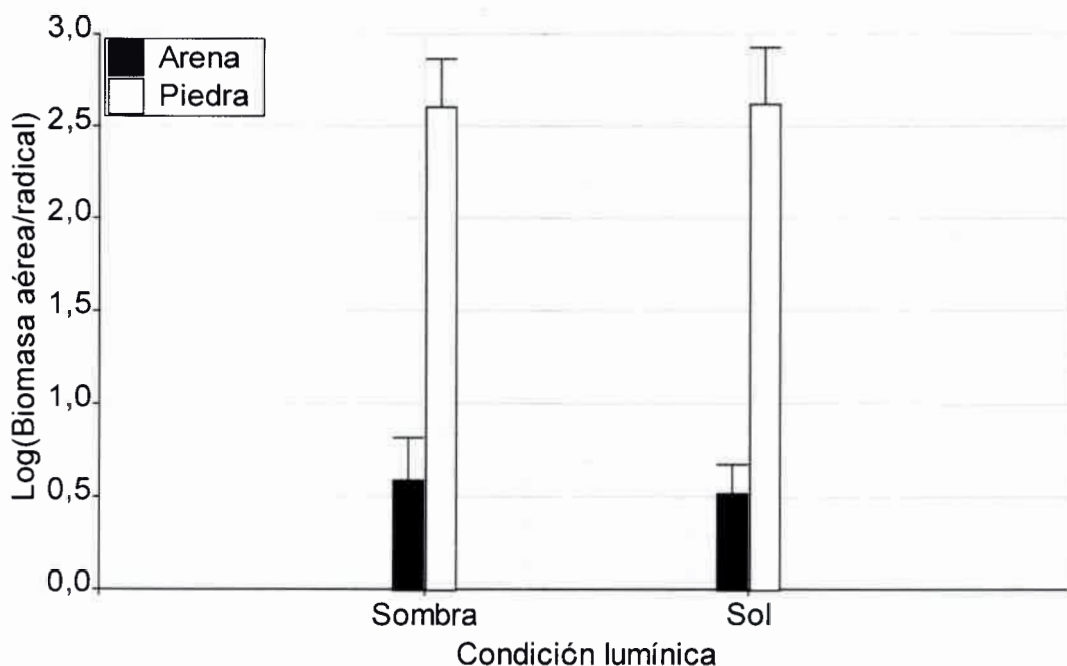


Figura 40. Relación Biomasa aérea/Biomasa radical alcanzada en cladodios de *T. aoracanthus* de un año, contrastada en los diferentes tratamientos. Barras indican ± 1 D.E.

6.5 Discusión

La mayoría de los estudios de enraizamiento de cactáceas clonales, se ha llevado a cabo en *Opuntia ficus-indica* ya que posee un alto valor comercial. Las diferentes variedades cultivadas de esta especie poseen diferencias importantes en los parámetros del enraizamiento, como la longitud máxima de raíces y la velocidad de emergencia de las mismas (Vazquez-Vazquez et al., 2007). También comparando el enraizamiento de *O. ficus-indica* con *Opuntia robusta*, se han encontrado diferentes tasas de enraizamiento (Snyman, 2005), aunque estos autores han sugerido similitudes entre estas especies y variedades (como la superficialidad del sistema radical generado a partir del cultivo de cladodios), que posiblemente compartan con el enraizamiento de *T. aoracanthus*.

A pesar de las fuertes diferencias ambientales generadas en el ensayo, la totalidad de artejos vivos emitió raíces adventicias, a diferencia de lo encontrado por Bobich and Nobel (2001), quienes estudiando cuatro especies de *Opuntia*, encontraron resultados contrastados, ya que *Opuntia bigelovii* emitió una elevada cantidad de raíces, mientras que una alta proporción de la muestra de *Opuntia ramosissima* murió antes de emitir raíces y el resto no alcanzó a enraizar. Según estos autores, hay diferentes características inherentes a los cladodios que predisponen a ciertas especies a un mayor éxito de la estrategia de reproducción vegetativa. Entre ellos, la acumulación de reservas de carbohidratos y agua y la densa cubierta de espinas, serían algunas de las características que asegurarían el enraizamiento. Comparando con nuestros resultados, en los que el enraizamiento fue independiente de la biomasa viva inicial, posiblemente *T. aoracanthus* sea una especie que soporta mejor las elevadas temperaturas o posiblemente exista un umbral mínimo de reservas acumuladas que asegure la capacidad de emitir raíces y aferrarse al suelo arenoso. *T. aoracanthus* enraizó aún en suelos en los que no hubo suplemento de agua y en donde las temperaturas observadas durante enero (mes de plena producción de raíces) alcanzaron valores superiores a las observadas por Bobich and Nobel (2001).

Debido a que en los cladodios de *T. aoracanthus* las espinas no están distribuidas uniformemente como en los cladodios de *Opuntia*, y que la superficie de los cladodios en nuestro ensayo estuvieron en contacto directo con el suelo, podría haber un efecto contrapuesto a la ventaja que según Bobich and Nobel (2001) otorga la densa cubierta de espinas, situando los artejos a una diferencia térmica respecto de la temperatura del suelo inferior en 1 °C a 1 cm, y en 5 °C a 2 cm del suelo (Nobel et al., 1986). Posiblemente el contacto directo de los artejos de *T. aoracanthus* con el suelo estimule la generación de raíces adventicias, independientemente de la elevada temperatura del suelo (máximo observado en este ensayo: 56,5 °C). Posiblemente en el suelo bajo el artejo la temperatura sea menor a la encontrada en el suelo que lo rodea, debido a la sombra que genera el mismo artejo. Quizás el enraizamiento pueda estar influenciado por la oscuridad misma de la zona de contacto con el suelo. Esta última hipótesis podría desarrollarse en posteriores estudios.

Si bien no se encontró relación con el peso inicial de los artejos, evidentemente la activación de los meristemas areolares está íntimamente relacionada a variables diferentes a las controladas en este ensayo.

Los artejos permanecieron vegetando hasta la llegada de la primavera, en la que se observó un marcado sincronismo de activación en la emisión de raíces, a pesar del cual, la marcada diferencia en la longitud máxima de las raíces evidencia que al menos en el primer año sólo hay un enraizamiento exitoso en los suelos arenosos. Los artejos colocados en las rocas emitieron mayor cantidad de primordios radicales (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), encontró que las raíces de *Opuntia ficus-índica* y *O. robusta* sometidas a estrés hídrico, disminuyen su acumulación de biomasa significativamente.

Si bien todas las parcelas estuvieron bajo las condiciones atmosféricas de campo, posiblemente sólo la arena retuvo el agua necesaria para la supervivencia y crecimiento de las raíces. Evidentemente esta diferencia de enraizamiento efectivo afectó luego de un año a la incorporación de agua y al crecimiento general del artejo, ya que los artejos ubicados en la arena aumentaron su peso húmedo mientras que los ubicados en la roca perdieron peso, aunque se mostraron vigorosos, aún transcurrido un año sin absorber agua.

Drennan y Nobel (1998), en un ensayo con condiciones controladas, determinaron que con un rango de temperaturas del aire de 35 °C/ 25 °C (día/noche), *Opuntia ficus-indica* prolongaba sus raíces en suelos cuya temperatura media era desde 16,8 °C+/-0,5 a 42,8 °C+/-0,4 presentando una máxima elongación en suelos con temperatura media de 30,1 °C+/- 0,5. El rango de temperaturas del aire es similar al encontrado en este ensayo, por lo que si *T. aoracanthus* se comportara como *O. ficus-indica*, la temperatura del suelo permitiría la emisión de raíces tanto en el suelo rocoso como en el arenoso. Probablemente las temperaturas máximas influyan en la elongación y desarrollo final de las raíces.

Los artejos ubicados en la arena enraizaron independientemente de la condición lumínica. La diferencia de aumento de peso en la sombra puede deberse a que la menor temperatura del suelo en esa situación mantiene mejores condiciones de humedad al atenuar la evapotranspiración (Mandujano et al., 2002; Méndez et al., 2004).

7. Discusión final.

Al igual que en los demás desiertos cálidos de América, en el desierto hiperárido del Monte Central argentino se observó una marcada heterogeneidad ambiental en la que los procesos bióticos y abióticos generaron a diferentes escalas espaciales y temporales una amplia variabilidad de microambientes. A escala regional, algunas características abióticas como la pendiente, el tipo de suelo y procesos como los de erosión-sedimentación, períodos de fuertes precipitaciones, elevada radiación solar y temperatura, aportan fuertemente a la heterogeneidad.

Estas características, entre otras como los diferentes niveles de interacción intra e interespecífica, definen el ensamble de especies vegetales en diferentes comunidades. En este trabajo, haber considerado diferentes unidades fisiográficas permitió comprender la importancia de dichos geotopos, que influyeron principalmente en la distribución de las cactáceas de tipo cactoideo (*E. leucantha* y *P. sanjuanensis*) que no fueron encontradas en el médano, mientras que *O. sulphurea* fue encontrada sólo en los geotopos de escasa pendiente (Médano y Llanura aluvial). En otros trabajos sobre cactáceas desarrollados principalmente en los desiertos de Chihuahua y Sonora (Franco and Nobel, 1989; Mandujano et al., 1998; Mandujano et al., 2007) también pusieron de manifiesto la importancia del ambiente físico como promotor de identidad de las comunidades vegetales y de diferentes tipos e intensidades de interacciones (Callaway and Walker, 1997; Holmgren et al., 1997; Tielbörger and Kadmon, 2000), recalcando indicios que describen a las interacciones entre especies como procesos dinámicos cuya intensidad fluctúa dependiendo tanto de la rigurosidad variable del ambiente (Tielbörger and Kadmon, 2000; Armas and Pugnaire, 2005), como de la etapa de desarrollo de los organismos intervinientes (Valiente-Banuet et al., 1991; Flores-Martínez et al., 1994).

La diferencia ambiental a meso (Geotopo) y micro (microambiente) escala, determinó el ensamble de especies arbustivas siendo notorio el cambio principalmente de las “jarillas”, ya que la alta dominancia de *Larrea cuneifolia* tanto en la llanura aluvial como en las laderas este y oeste (ambientes con mayor cantidad de nutrientes en el suelo y textura más fina en general) fue reemplazada en el médano (ambiente nutricionalmente más pobre y de textura más gruesa) por *Larrea divaricata*, propia de ambientes con suelos formados principalmente por arenas gruesas y bien drenados (Dalmasso y Marquez, 2004).

Bajo los diferentes arbustos se observó un marcado gradiente de luz y temperatura, aparentemente en función de las características morfológicas propias de cada arbusto. Esta relación entre el microambiente específico bajo el dosel fue también observado por diferentes autores (Nobel, 1989; Franco and Nobel, 1989; Mandujano et al., 2002; Mendez et al., 2004; Zuñiga et al., 2005) quienes también determinaron bajo los arbustos un ambiente más favorable que en el suelo descubierto.

Conocer el patrón de distribución espacial de las cactáceas estudiadas respecto al arbustal propio de cada geotopo, permitió obtener importantes indicios acerca de los procesos y características intrínsecas a cada especie que probablemente determinan las interacciones entre estas plantas.

El constante patrón de las cactoideas asociado a *Larrea cuneifolia* y a *Zuccagnia punctata*, arbustos dominantes en los tres geotopos (llanura aluvial, ladera este y ladera oeste) en que se encontraron *E. leucantha* y *P. sanjuanensis*, indica la fuerte relación entre estas dos cactáceas y los mencionados arbustos. Por otra parte, estas cactáceas no fueron encontradas en el médano, unidad en la que no se observó ningún individuo de *Z. punctata* y donde sólo aparecieron algunos pocos individuos de *L. cuneifolia* de bajo porte, lo que refuerza la hipótesis de la asociación intraespecífica entre los cactus cactoideos (*E. leucantha* y *P. sanjuanensis*) con estos arbustos (*L. cuneifolia* y *Z. punctata*).

En concordancia con los resultados obtenidos en este trabajo, otros autores empleando análisis de asociación basados en métodos de primer orden, determinaron también asociaciones interespecíficas entre cactáceas de este tipo con diferentes arbustos (Turner et al., 1966; Franco and Nobel, 1989; de Viana et al., 2000; Méndez et al., 2004).

En cambio, la distribución de las cactáceas opuntioideas (*T. aoracanthus* y *O. sulphurea*) demostró un fuerte patrón de distribución agregado intraespecíficamente e independiente a los arbustos en general. Algunos autores (Méndez et al., 2004, López and Valdivia, 2007) han estudiado la interacción entre las cactáceas de este grupo y los arbustos y no encontraron asociación intraespecífica. El método de análisis espacial por patrones de puntos (Wiegand and Moloney, 2004; Wiegand et al., 2006) empleado en esta tesis permitió comprender la importancia de la relación entre individuos de la misma especie de cactus, interacción que en los trabajos citados no fue evaluada.

El crecimiento y la emisión de elementos reproductivos también marcó diferencias entre los cactus opuntioideos y los cactoideos, aunque en general resultaron independientes de los arbustos.

La emisión de artejos y flores en los cactus opuntioideos respondió principalmente a la variabilidad temporal, quedando condicionada al período de lluvias mientras permaneció el resto del año vegetando, tal como también observaron Bullock y Martijena (1998). A escala temporal más amplia la alternancia de años en los que predominó la floración con años de mayor crecimiento, sugiere una estrategia reproductiva alternada en función de las condiciones ambientales que podrían influir en la locación de recursos como lo observaron Bowers (1996) y McIntosh (2002).

Las cactoideas *E. leucantha* y *P. sanjuanensis* resultaron independientes a la variación interanual tanto en el crecimiento como en la floración, siendo el volumen inicial la variable que mejor explica su desarrollo y reproducción.

Las diferentes tasas medias de crecimiento observadas en las curvas que relacionan al crecimiento con el volumen inicial, podrían indicar diferentes estadios de las poblaciones consideradas ya que *E. leucantha* alcanzó un volumen en el cual la tasa de crecimiento se tornó constante, mientras que *P. sanjuanensis* mantuvo una tasa media de crecimiento de tipo exponencial.

Según McIntosh (2002), probablemente la mayor capacidad de acumular recursos que poseen las cactáceas columnares podría amortiguar los años de baja captación de recursos, mientras que las opuntioideas serían más sensibles a las variaciones interanuales de humedad (variaciones extrínsecas).

Probablemente, la gran diferencia encontrada entre la distribución espacial de los dos grupos de cactáceas responda principalmente a las diferentes estrategias de colonización que poseen, ya que las cactoideas están restringidas a la dispersión por semillas mientras que las cactáceas opuntioideas lo hacen también de modo agámico.

En este sentido, los mayores porcentajes medios de germinación en las cactoideas respecto a las opuntioideas y su distribución espacial restringida casi exclusivamente bajo la sombra de algunos arbustos, permiten inferir que al igual que ocurre con otras cactáceas en los desiertos americanos, tanto *E. leucantha* como *P. sanjuanensis* son especies que al replicarse exclusivamente de modo sexual las semillas poseen una mayor probabilidad de germinación y desarrollo bajo arbustos que en el suelo

descubierto. Probablemente, dichos arbustos establezcan bajo sus copias diferentes beneficios para las plántulas actuando como sitios preferenciales para la deposición y acopio de semillas, sitios de menor radiación solar y temperatura, islas de nutrientes, protección contra depredadores, etc., como lo mencionan entre otros Franco and Nobel, (1989); Godínez-Alvarez and Valiente-Banuet, (1998); De Viana et al., (2000); Carrillo-García et al., (2000); Méndez et al., (2004) y López and Valdivia, (2007).

En cambio, la escasa o nula capacidad germinativa de las cactáceas opuntioideas y el exitoso enraizamiento de artejos de *T. aoracanthus*, son indicios que podrían explicar el actual patrón de distribución espacial independiente de los arbustos y la formación de grupos de individuos en los que posiblemente una buena proporción de ellos sea de origen agámico. Sin embargo, es necesario recalcar que si bien las opuntioideas se replicarían principalmente de modo agámico, mantienen un banco de semillas importante, a pesar de la alta tasa de aborto floral observada. Esto probablemente permita en años más húmedos la germinación de algunas semillas para asegurar el mantenimiento de la variabilidad genética.

8. Conclusiones.

La diferencia en los modos reproductivos de las cactáceas es evidentemente uno de los principales modeladores de la estructura y de la dinámica de estas poblaciones en el desierto hiperárido del Monte Central. En este tipo de ambientes se observó una marcada heterogeneidad que opera en diferentes escalas espaciales y temporales.

Se determinó un fuerte efecto de las diferencias (tipo y calidad de suelo, pendiente, exposición) entre las unidades fisiográficas como el principal estructurador de las comunidades vegetales propias de cada geotopo.

A menor escala, dentro de cada geotopo se observó la influencia de los diferentes arbustos en las variables ambientales estudiadas (radiación fotosintéticamente activa, temperatura, características edáficas). Probablemente estos arbustos tengan también un efecto en la retención de hojarasca bajo sus canopias, en los contenidos de humedad en el suelo, y en la interacción con animales al actuar como sitios preferenciales de deposición de semillas y al ofrecer protección contra los depredadores, etc.

En este estudio se determinó también una fuente de heterogeneidad ambiental en las diferentes posiciones bajo el arbusto, que genera un gradiente de condiciones desde el centro del arbusto (sitio más protegido) hacia la periferia (sitio más similar al suelo descubierto).

Respecto a la heterogeneidad temporal, se observó cómo la marcada estacionalidad, característica de los ecosistemas desérticos a estas latitudes, condicionó fuertemente a la floración y al crecimiento en cactoideas (en volumen) y en opuntioideas (en número de artejos), observado en el seguimiento de las plantas en el campo, como así también el período estival dio inicio a la emisión de raíces adventicias en los artejos de *T. aoracanthus* observados en el ensayo de enraizamiento en el laboratorio.

A partir de este trabajo, se pone en manifiesto la necesidad de futuros estudios que dilucidan por ejemplo, cuáles son las señales ambientales que dan inicio a los procesos que desencadenan en las diferentes respuestas de estas cactáceas.

En este contexto de heterogeneidad ambiental, la aplicación de análisis de patrones espaciales uni y bi-variados, permitió por primera vez interpretar la distribución de las cactáceas en función de las diferentes especies arbustivas, considerando explícitamente al espacio ya que los métodos de primer orden (especialmente no explícitos) empleados en trabajos anteriores no mostraban la

interacción intraespecífica observada entre los individuos de las especies opuntioideas, ni permitían observar cómo los patrones espaciales cambian con la escala considerada.

Posiblemente la fuerte asociación espacial de las cactáceas cactoideas con determinados arbustos esté condicionada principalmente por la única forma de reproducción que poseen (reproducción sexual). Como ocurre en otros desiertos, con cactoideas asociadas a arbustos que generan un ambiente propicio para la acumulación y germinación de semillas, con condiciones más favorables que el suelo descubierto.

Las cactáceas opuntioideas, *en especial T. aoracanthus*, poseen un sistema reproductivo alternativo a la germinación que se basa en el enraizamiento exitoso de los artejos que contactan el suelo. La alta eficacia de este sistema de reproducción clonal, posiblemente se deba a que cada artejo separado de su planta de origen, mantiene durante mucho tiempo (al menos un año, como se observó en este trabajo) una estructura con grandes cantidades de reservas de agua y nutrientes, un sistema fotosintético maduro, una importante cantidad de espinas completamente desarrolladas que los hacen menos vulnerables a posibles herbívoros y en toda su superficie se encuentran las aréolas que pueden emitir tanto nuevos artejos como raíces adventicias, que una vez enraizadas y dependiendo de las características del suelo permiten a los artejos aumentar su volumen en gran magnitud, ya en el primer año.

El fuerte agrupamiento espacial intraespecífico de las opuntioideas permite asegurar que existe al menos una primera dispersión a pequeña distancia que genera grupos de individuos a escalas típicas de 0,7 a 1 metro de distancia.

Una segunda dispersión puede ser responsable de la colonización de nuevos ambientes a mayor escala, ya que tanto los artejos como las semillas son susceptibles de ser movidos por crecidas aluviales, entre otros agentes dispersores.

La germinación nula de *O. sulphurea* y escasa de *T. aoracanthus*, también se contraponen a las mayores proporciones de germinación encontrada en *E. leucantha* y en *P. sanjuanensis*, remarcando las diferencias ya observadas entre los dos grandes grupos de cactáceas.

Por último, la mayor densidad de individuos de *T. aoracanthus* en todas las unidades fisiográficas, es quizás un indicio de la alta eficiencia de esta especie como colonizadora de ambientes desérticos, en contraposición a las otras tres especies que mostraron limitaciones en la ocupación de unidades fisiográficas, con menor número de

individuos por unidad de superficie y en el caso particular de las cactoideas, con una fuerte dependencia hacia ciertos arbustos.



9. Bibliografía.

- Altesor, A., E. Ezcurra, and C. Silva. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. *Acta Oecol.* 13: 777–785.
- Ayala-cordero, G., T. Terrazas, L. López-Mata and C. Trejo. 2006. Morpho-anatomical changes and photosynthetic metabolism of *Stenocereus beneckeii* seedlings under soil water deficit. *J. Exp. Bot.* 57: 3165–3174.
- Baddeley, A., 2008 Analysing spatial point patterns in R. Workshop Notes, Version 3 CSIRO and University of Western Australia. 199 páginas.
- Bailey, T. and A. Gatrell. 1995. Interactive spatial data analysis. Longman Scientific & Technical.
- Barbera, G., Carmini, F. and P. Inglese. 1992. Past and present role of the Indian-fig prickly pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller, Cactaceae) in the agriculture of Sicily. *Econ. Bot.* 46: 10-20.
- Benítez-Rodríguez, J., A. Orozco-Segovia, M., Rojas-Aréchiga. 2004. Light effect on seed germination of 4 *Mammillaria* species from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central México. *Southwest. Nat.* 49: 11–17.
- Benson, L. 1982. The cacti of the United States and Canada. Stanford University Press, Stanford, California, USA.
- Bertness, M. and R. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.* 9: 191-193.
- Bertness, M. and G. Leonard. 1997. The role of positive interactions in communities: Lessons from intertidal habitats. *Ecology.* 78 (7): 1976-1989.
- Bobich, E. and P. Nobel. 2001. Biomechanics and anatomy of cladode junctions for two *Opuntia* (cactaceae) species and their hybrid. *Am. J. Bot.* 88: 391–400.
- Bobich, E. and P. Nobel. 2001. Vegetative Reproduction as Related to Biomechanics, Morphology and Anatomy of Four Cholla Cactus Species in the Sonoran Desert. *Ann. Bot.* 87: 485-493.
- 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*. *J. Torrey Bot. Soc.* 123 (1): 34-40.
- Bullock, S. and N. Martijena. 1998. Growth and reproduction in forest trees of the cactus *Opuntia excelsa*. *Biotrópica.* 30(4): 553-558.
- Callaway, R. 1995. Positive interactions among plants. *Bot. Rev.* 61: 306-349.

- Callaway, R. and L. Walker. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*. 78 (7): 1958-1965.
- Carrillo-García, A.; Bashan, Y. and G. Bethlenfalvay. 2000. Resource-island soil and the survival of the gigante cactus, cardón of Baja California Sur. *Plant Soil*. 218:207-214.
- Cazón, A., M. De Viana & J. Gianello, 2002. Comparación del efecto fitotóxico de aleloquímicos de *Baccharis boliviensis* (asteraceae) en la germinación de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae). *Ecología Austral* 12: 73-78.
- Condit, R., P. Ashton, P. Baker, S. Bunyavejchewin, S. Gunatilleke, N. Gunatilleke, S. Hubbell, R. Foster, A. Itoh, J. LaFrankie, H. Lee, E. Losos, N. Manokaran, R. Sukumar, and T. Yamakura. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*. 288: 1414-1418.
- Connell, J. 1983. On the prevalence and relative importance of interespecific competition: evidence from field experiment. *Am. Nat.* 122: 661-696.
- Dale, M. 1999. *Spatial Pattern Analysis In Plant Ecology*. Cambridge Univ. Press.
- Dalmasso, A. y J. Marquez. 2004. La vegetación de la pampa del Acequión y alrededores (San Juan). *Multequina*. 13: 15-31
- Dau, L. and L. Labouriau. 1974. Temperature control of seed germination in *Pereskia aculeata* Mill. *An. Acad. Bras. Cienc.* 46: 311-322.
- De la Rosa-Ibarra, M. and H. García. 1994. Estimulación de la germinación de cinco especies de cactáceas consideradas en peligro de extinción. *Phyton*. 56: 147-150.
- De Viana, M., S. Suhring and B. Manly, 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., F. Casanoves, M. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada, C. Robledo. 2009. InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Drennan, P. and P. Nobel. 1998. Root growth dependence on soil temperature for *Opuntia ficus-indica*: influences of air temperature and a doubled CO₂ concentration. *Funct. Ecol.* 12: 959-964.
- Eriksson, O. 1989. Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos*. 55: 231-238.

- Fearn, B. 1974. An investigation into the effect of temperature on the seed germination of nine species of cacti using thermal gradient bars. *Cact. Suc. J.* 46: 215–219.
- Fearn, B. 1977. An investigation into the effect of age on the germination potential of seeds of 600 species of cacti, together with a note on the viability of *Lithops* seeds. *Excelsa*. 7: 103–108.
- Franco, A. & P. Nobel, 1989. Effect of Nurse Plants on the Microhabitat and Growth of Cacti. *J. Ecol.* 77: 870-886.
- Gámez-González, H., S. Moreno Limón, A. Ruiz Garza. 2007. Efectos alelopáticos de *Larrea tridentata*, *Karwinskia humboldtiana* y *Helietta parvifolia* sobre la germinación de cultivos de importancia económica. IX Congreso De Ciencia De Los Alimentos Y V Foro De Ciencia Y Tecnología De Alimentos. Pág: 432-438.
- García-Moya, E. and C. McKell. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology*. 51, 81–88.
- Gibson, A. and P. Nobel. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Godínez-Alvarez, H. and A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *J. Arid Environ.* 39: 21–31.
- Gustafson, E. 1998. Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems* 1: 143-156.
- Haase, P. 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on ripley's k-function: introduction and methods of edge correction. *J. Veg. Sci.* 6: 575-582.
- Hernández-González, O. And O., Briones Villarreal. 2007. Crassulacean acid metabolism photosynthesis in columnar cactus seedlings during ontogeny: the effect of light on nocturnal acidity accumulation and chlorophyll fluorescence. *Am. J. Bot.* 94(8): 1344–1351.
- Holmgren, M., M. Scheffer and M. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*. 78:1966–1975.
- Kiesling, R. 1984. Estudios de cactáceas en Argentina. *Maihue niopsis*, *Tephrocactus* y géneros afines (Opuntioideae). *Darwiniana* 25 (14): 171-215.
- Kiesling, R. 2003. *Flora de San Juan, República Argentina, Vol II*. Estudio Sigma Editores.

- Le Houérou, H. 1994. Drought-tolerant and water-efficient fodder shrubs (DTFS), their role as a 'drought insurance' in the agricultural development of arid and semi-arid zones in Southern Africa. Report to the Water Research Commission of South Africa, Pretoria, South Africa, 139pp.
- Le Houérou, H. 1996. The role of cacti (*Opuntia* spp.) in erosion control, land reclamation, rehabilitation and agricultural development in the Mediterranean Basin. *J. Arid Environ.* 33: 135–159.
- Levin, S. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology.* 73: 1943-1967.
- López, R. and S. Valdivia. 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.
- Loza-Cornejo, S, T. Terrazas, L., Lopez Mata, & C. Trejo. 2003. Características morfo-anatómicas y metabolismo fotosintético en plántulas de *Stenocereus queratoensis* (cactaceae): su significado adaptativo. *Interciencia.* 28: 83-89.
- Mandujano, M., Montaña, C., Méndez, I. and J. Golubov. 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., A. Flores-Martinez, J. Golubov & E. Ezcurra, 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *Southwest. Nat.* 47(2):162-168.
- Mandujano, M., C. Montaña, and M. Rojas-Aréchiga. 2005. Breaking seed dormancy in *Opuntia rastrera* from the Chihuahuan desert. *J. Arid Environ.* 62:15-21.
- Mandujano, M., J. Golubov and L. Huenneke. 2007. Effect of reproductive modes and environmental heterogeneity in the population dynamics of a geographically widespread clonal desert cactus. *Popul. Ecol.* 49:141–153.
- Manly B. 1997. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. Chapman & Hall, London.
- Martens, S., D. Breshears, C. Meyer. 1997. Scales of above-ground and below-ground competition in a semiarid woodland detected from spatial pattern. *J. Veg. Sci.* 8: 655-664.
- Martínez Carretero, E. y A. Dalmaso. 1992. Litter yield in shrub of *Larrea* in the andean piedemont of Mendoza, Argentina. *Vegetatio.* 101:21-33.

- Mauseth, J. 2006. Structure–function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Ann. Bot.* 98: 901–926.
- McAuliffe, J. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of Sahuaros. *Oecología*. 64: 319-321.
- McIntosh M. 2002. Plant size, breeding system, and limit to reproductive success in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant. Ecol.* 162: 273-288.
- Mendez, E., Guevara J. and O. Estevez. 2004. Distribution of cacti in *Larrea* spp. shrublands in Mendoza, Argentina. *J. Arid Environ.* 58: 451–462.
- Méndez, E. y S. Perez González. 2008. Germinación de *Echinopsis leucantha* Cactaceae) I- efectos de temperatura y concentraciones de calcio. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Cuyo.* 40: 91-96.
- Moreno, N., J. López and L. Arce. 1992. Aspectos sobre las semillas y su germinación de *Echinomastus mariposensis* Hester. *Cact. Suc. Mex.* 37: 21–27.
- Mourelle, C. & E. Ezcurra. 1996. Species richness of Argentine cacti: A test of biogeographic hypotheses. *J. Veg. Sci.* 7: 667-680.
- Nobel, P. 1980. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Bot. Gaz.* 141: 188-191.
- Nobel, P. and T. Hartsock. 1983. Relationships between photosynthetically active radiation, nocturnal acid accumulation, and CO₂ uptake for a crassulacean acid metabolism plant, *Opuntia ficus-indica*. *J. Plant Physiol.* 71: 71–75.
- Nobel P., G. Geller, S. Kee and A. Zimmerman. 1986. Temperatures and thermal tolerances for cacti exposed to high temperatures near the soil surface. *Plant Cell Environ.* 9: 279-288.
- Nobel, P. 1988. *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press, New York, New York, USA.
- Nobel, P. 1989. Temperature, water availability, and nutrient levels at various soil depths—consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects. *Am. J. Bot.* 76: 1486–1492.
- Nobel, P. 1994. *Remarkable Agaves and Cacti*. Oxford University Press, Inc., New York, 166pp.

- Nobel, P. and E. Pimienta-Barrios. 1995. Monthly stem elongation for *Stenocereus queretaroensis*: relationships to environmental conditions, net CO₂ uptake and seasonal variations in sugar content. *Environ. Exp. Bot.* 1: 17-24
- Nolasco, H., F. Vega-Villasante, H. Romero-Schmidt and A. Díaz-Rondero. 1996. The effects of salinity, acidity, light and temperature on the germination of seeds of cardón (*Pachycereus pringlei*) (S.Wats) Britton & Rose (Cactaceae). *J. Arid Environ.* 33: 87–94.
- Nolazco, H., Vega-Villasante, F. and A. Diaz-Rondero. 1997. Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *J. Arid Environ.* 36:123-132
- Ortega-Baes, P., M. Aparicio-González, G. Galíndez, P. Del Fueyo, S. Sühring and M. Rojas-Aréchiga. 2010. Are cactus growth forms related to germination responses to light? A test using *Echinopsis* species. *Acta Oecol.* 36: 339-342.
- Pedroni, F. and M. Sanchez. 1997. Dispersão de sementes de *Pereskia aculeata* Muller (Cactaceae) num fragmento florestal no sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Biol.* 57: 479–486.
- Potter, R., J. Petersen and D. Ueckert. 1984. Germination responses of *Opuntia* spp. to temperature, scarification and other seed treatments. *Weed Sci.* 32: 106–110.
- Reyes-Olivas, A., García-Moya, E. and L. López-Mata. 2002. Cacti-shrub interaction in the coastal desert of northern Sinaloa, Mexico. *J. Arid Environ.* 52: 431-445.
- Ripley, B. 1981. *Spatial Statistics*. Wiley, New York.
- Roig, F. 1981. Flora de la Reserva Ecológica de Ñacuñán. Cuaderno Técnico IADIZA 3-80. 1-177.
- Rojas-Aréchiga, M., C. Vázquez-Yanes and A. Orozco-Segovia. 1998. Seed response to temperature of two life forms of Mexican cacti species: an ecophysiological interpretation. *Plant Ecol.* 135: 207–214.
- Rojas-Aréchiga, M. and C. Vázquez-Yanes. 2000. Cactus seed germination: a review. *J. Arid Environ.* 44: 85–104.
- Romero-Schmidt, H., F. Vega-Villasante, H. Nolasco, and C. Montaña. 1992. The effect of darkness, freezing, acidity and salinity on seed germination of *Ferocactus peninsulae* (Cactaceae). *J. Arid Environ.* 23: 389–395.
- Sánchez-Venegas, G. 1997. Germinación, viabilidad y características distintivas de la semilla de *Opuntia joconostle* Weber, forma cuaresmero. *Cact. Suc. Mex.* 42: 16–21.

- Schoener, T. 1983. Field experiments on interespecific competition. *Am. Nat.* 122: 240-285.
- Silvius, K. 1995. Avian consumers of cardón fruits (*Stenocereus griseus*: Cactaceae) on Margarita Island, Venezuela. *Biotropica*. 27: 96–105.
- 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*. 7: 1-21.
- Sokal, R. And F. Rohlf. 1984. *Introducción a la bioestadística*. Revert E. S.A., Barcelona, España. 361pp.
- StatSoft, Inc. (2007). *Statistica (data analysis software system)*, version 7. www.statsoft.com.
- Stephenson A. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- Stoyan, D. & Stoyan, H. 1994. *Fractals, random shapes and point fields. Methods Of Geometrical Statistics*. Wiley & Sons, Chichester.
- Turner, R., S. Alcorn, G. Olin and J. Booth. 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Bot. Gaz.* 127: 95-102.
- Upton, G. and B. Fingleton. 1985. *Spatial data analysis by example: Volume 1: Point pattern and quantitative data*. - John Wiley & Sons.
- Valiente-Baunet, A., A. Bolognaro-Cravenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Núñez, G. Barnard & E. Vazquez, 1991. Spatial relation between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *J. Veg. Sci.* 2: 15-20.
- Valiente-Baunet, A., and E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *J. Ecol.* 79: 961-971.
- Valiente-Baunet A., F. Vite and J. Zavala-Hurtado. 1991b. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *J. Veg. Sci.* 2: 11–14.
- Vázquez-Vázquez, C., Zúñiga-Tarango, R., Orona-Castillo, I., B. Murillo-Amador, E. Salazar-Sosa, R. Vázquez-Alvarado, J. García-Hernández, E. Troyo-Diéquez. 2007. Análisis del crecimiento radical en cuatro variedades de nopal (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill). *J. Prof. Assoc. Cactus*. 9: 82-90.
- Vega-Villasante, F., H. Nolasco, C. Montaña, H. Romero-Schmidt and E. Vega-Villasante. 1996. Efecto de la temperatura, acidez, iluminación, salinidad, irradiación

- solar y humedad sobre la germinación de semillas de *Pachycereus pecten-aboriginum* “cardón barbón” (Cactaceae). *Cact. Suc. Mex.* 41: 51–61.
- Vogt, M., M. Rovera, C. Tonn, L. Sabini, and S. Rosas. 2007. Valoración Preliminar del efecto fungitóxico y alelopático del extracto clorofórmico de *Larrea divaricata*. IX Simposio Argentino y XII Simposio Latinoamericano De Farmacobotánica. 369-370.
- Wiegand T. & K. Moloney, 2004. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104: 209-229.
- Wiegand, T., W. Kissling, P. Cipriotti & M. Aguiar, 2006. Extending point pattern analysis to objects of finite size and irregular shape. *J. Ecol.* 94: 825-837.
- Wiens, J., N. Stenseth, B. Van Horne, and R. Ims. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* 66: 369-380.
- Zuloaga, F. y O. Morrone. 1999. Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina. II. Dicotyledoneae (Acanthaceae-Euphorbiaceae) y (Fabaceae-Zygophyllaceae). *Missouri Bot. Garden. St. Louis.* 1269 pp.
- Zuñiga, B., G. Malda & H. Suzán, 2005. Interacciones planta-nodrizo en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en un desierto subtropical de México. *Biotrópica.* 37: 351-356.