

FACTORES QUE AFECTAN LA GERMINACIÓN DE *TRICHOCEREUS CANDICANS* (CACTACEAE)

MONICA B. MAZZOLA¹, VIVIANA J. CENIZO^{1,2} y ALICIA G. KIN²

Summary: Factors affecting the germination of *Trichocereus candicans* (Cactaceae). In arid and semiarid regions, water availability and temperature are critical for cacti germination. The present study examined the effects of water stress and temperature, on germination of *Trichocereus candicans*, a cacti species native of Argentina. Water availability effects were tested using solutions of different water potential: 0, -0.1, -0.4, -0.7 y -1.0 MPa. Treatments included temperatures of 15, 20, 25, 30, 35, 20/10, 25/15 and 30/20°C. Total percentage, rate and mean germination time were determined. Results indicate that germination was higher when water availability is about 0 to -0.1 MPa, and then decreased when water potential reached -0.4 MPa or less. Maximum germination percentage and speed occurred around 25°C but decreased below 15 and above 35°C. Results suggest that *T. candicans* is adapted to germinate during the warm season months when precipitation events occur. Knowledge obtained in this study could be useful for developing conservations plans and *ex situ* propagation of the species.

Key words: *Trichocereus candicans*, germination, cacti.

Resumen: La humedad y la temperatura son factores que determinan la germinación de las cactáceas. En este estudio se evaluaron los efectos de disponibilidad de agua y la temperatura sobre la germinación de *Trichocereus candicans*, especie endémica de amplia distribución en Argentina. Se simularon potenciales agua a 0, -0.1, -0.4, -0.7 y -1.0 MPa y los tratamientos de temperatura incluyeron 15, 20, 25, 30, 35, 20/10, 25/15 y 30/20°C. Se analizó el porcentaje, la tasa y el tiempo medio de germinación. Las semillas requieren para germinar alta disponibilidad de agua (0 y -0.1 MPa) y los porcentajes se reducen significativamente a potenciales menores de -0.4 MPa. La especie germinó en el rango de temperaturas analizado ya sean constantes o alternas, y los mayores porcentajes se obtuvieron a 20, 25, 30 y 30/20°C, reduciéndose a 15 y 35°C. Sin embargo, la velocidad fue mayor a 25°C, lo que sugeriría que ésta sería la temperatura más adecuada para la germinación cuando la humedad no es limitante. Estos resultados indicarían que la especie germinaría durante los meses de primavera-verano cuando ocurren las precipitaciones. Esta información será de utilidad en planes de conservación y para la propagación *ex situ* de la especie.

Palabras clave: *Trichocereus candicans*, germinación, cactáceas.

INTRODUCCIÓN

Las cactáceas constituyen un elemento característico de las regiones áridas y semiáridas del continente americano. En estos ambientes, las semillas y plántulas de los cactus están expuestas

a baja disponibilidad de humedad durante períodos prolongados de tiempo y a amplias fluctuaciones diarias y estacionales de temperatura (Méndez, 2010, 2011; Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga, 2007; Gurvich *et al.*, 2008; Meiado *et al.*, 2010; Ortega-Baes *et al.*, 2010). Estas condiciones ambientales, a veces extremas, determinan que el paso de semilla a plántula sea una etapa crítica de su ciclo de vida y se vea reflejado en las bajas tasas de reclutamiento de las especies (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

Diversos estudios mencionan que la humedad edáfica, la temperatura y la luz, son los factores que afectan la germinación de las semillas de las cactáceas (Dubrovsky, 1998; Rojas-Aréchiga

¹ Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa, Uruguay 151, 6300, Santa Rosa, La Pampa, Argentina.

² Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de La Pampa, CC 300, 6300, Santa Rosa, La Pampa, Argentina. E-mail: vivianajorgelina@hotmail.com; kin@agro.unlpam.edu.ar

et al., 1998; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga, 2007; Flores *et al.* 2011; Méndez, 2011). Asociada al hábitat natural de estas especies, la disponibilidad de agua en el suelo juega el rol determinante durante el momento de la germinación. En ambientes áridos y semiáridos, las precipitaciones son muy variables, tanto espacial como temporalmente, y las plantas están frecuentemente expuestas a períodos prolongados de sequía. De este modo, algunas cactáceas presentan adaptaciones para germinar bajo condiciones de estrés hídrico, mientras que otras con menor tolerancia, germinan inmediatamente después de las lluvias (Dubrovsky, 1998; Flores & Briones, 2001). En condiciones adecuadas de humedad en el suelo, la temperatura tiene la capacidad de promover la germinación, como así también regular el tiempo y la velocidad de la misma (Probert, 1992). Entre las cactáceas, las temperaturas cercanas a 25°C tienden a ser óptimas para la germinación (Nobel, 2003); sin embargo, dependiendo de la especie, los requerimientos pueden ser de temperaturas constantes o incluir la exposición de las semillas a fluctuaciones térmicas (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1998; Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000; De la Barrera & Nobel, 2003; Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga, 2007). Por otra parte, el estímulo de la luz para la germinación queda evidenciado en la gran cantidad de especies que poseen fotoblastismo positivo (Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga, 2007; Flores *et al.*, 2011).

El género *Trichocereus* es uno de los más representativos de Argentina, con especies que se caracterizan por su hábito columnar (Kiesling, 1978). Dentro de este taxón, *T. candicans* (Gillies ex Salm-Dyck) Britton & Rose no ha recibido mucha atención, a pesar de ser una especie endémica con amplia distribución en el país, abarcando desde el sur de La Rioja, San Juan, San Luis, Córdoba, Mendoza, algunas sierras bajas de La Pampa, sur de Buenos Aires hasta el norte de Río Negro (Kiesling, 1978). Investigaciones recientes sobre la ecología de la germinación de *T. candicans* contemplan aspectos específicos de la respuesta a la luz y la temperatura, no así el efecto de la disponibilidad hídrica. La necesidad de luz para la germinación ha sido reportada por Ortega-Baes *et al.* (2010). Asimismo, el efecto de la temperatura ha sido también evaluado comparando la respuesta a 25°C vs 30/20°C (Ortega-Baes *et al.*, 2010) y a

20°C vs 30°C (Méndez, 2011). En ambos estudios no se encontraron evidencias que indiquen un comportamiento diferencial a dichas temperaturas. Sin embargo, dada la distribución de la especie, es factible suponer que la germinación pueda ser variable en un rango térmico de mayor amplitud.

En el presente estudio examinamos el efecto de la disponibilidad de agua y la temperatura sobre la germinación de *T. candicans*. El efecto de la humedad fue analizado en un gradiente de potencial agua entre 0.0 y -1.0 MPa. Dada las restricciones hídricas en el hábitat de la especie, cabe esperar que la misma tenga la capacidad de germinar bajo condiciones de estrés hídrico moderado. Basados en resultados de otras cactáceas, el efecto de las temperaturas fue analizado en un rango entre 15 y 35°C, incluyendo temperaturas constantes y alternas; esperando que las temperaturas extremas de este rango reduzcan la germinación. Los resultados de este trabajo contribuirán al conocimiento de los requerimientos para la germinación de la especie y permitirán entender la relevancia de los factores ambientales estudiados en el reclutamiento de *T. candicans* bajo condiciones naturales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de la especie

Las plantas poseen uno a varios tallos columnares, de color verde pálido de unos 60 cm de altura, con areolas grandes, lanosas. Presenta 9-11 costillas anchas con espinas subuladas, de varios centímetros hasta 11 cm de longitud, generalmente rectas, de coloración amarillas o castaño claro. Las flores son blancas, actinomorfas; los frutos son globosos, algo alargados, de aproximadamente 5 cm de diámetro, dehiscentes y las semillas son negras de 1,5 mm de largo, verrugosas, en forma de coma (Kiesling, 1978).

Colecta de semillas

La recolección de frutos se realizó en el centro-sur de la Provincia de La Pampa, Argentina. Se cosecharon frutos maduros provenientes de 20 plantas adultas seleccionadas al azar, los cuales fueron disectados y secados al aire. Posteriormente se realizó la extracción manual de las semillas, descartándose aquellas de coloración clara y/o tamaño muy reducido. Las semillas fueron

colocadas en bolsas de papel y almacenadas (≤ 3 meses) en un lugar seco a temperatura ambiente ($20\pm 2^\circ\text{C}$) hasta la realización de los ensayos de germinación.

Ensayos de germinación

Para cada tratamiento se sembraron 5 cajas de Petri esterilizadas con 25 semillas cada una. Las semillas se colocaron una capa fina de algodón y dos papeles de filtro esterilizados y embebidos con agua destilada, o con la solución osmótica correspondiente. Las semillas fueron previamente desinfectadas en una solución de hipoclorito de sodio al 10% (1:5 v/v) por 2 minutos y luego enjuagadas con agua destilada. A menos que se especifique de otra manera, la germinación se llevó a cabo en cámara de germinación con un fotoperíodo de 12 hs de luz/12 hs de oscuridad y a temperatura constante de 25°C . El número de semillas germinadas se registró cada 2-3 días por un período de 30 días. La semilla se consideró germinada cuando se observó la aparición de la radícula ($\geq 1\text{mm}$).

El efecto de la disponibilidad hídrica se evaluó simulando potenciales agua de -0.1, -0.4, -0.7 y -1.0 MPa con soluciones de Polietilenglicol 6000 (Michel & Kaufmann, 1973). Los tratamientos se compararon con un control preparado con agua destilada (0.0 MPa). El efecto de la temperatura se determinó exponiendo las semillas a temperaturas constantes (15, 20, 25, 30, 35°C) y alternas (20/10, 25/15, 30/20 $^\circ\text{C}$; el ciclo de luz coincide con la mayor temperatura). No se investigaron los efectos interactivos entre el potencial agua y la temperatura debido a la dificultad de manejar un gran número de réplicas en la cámara de germinación.

Para todos los tratamientos se registró (1) el porcentaje total de germinación, (2) la tasa de germinación, estimada como el porcentaje de germinación ponderado dando el máximo peso a las semillas que germinan primero y progresivamente menor a aquellas que germinan subsecuentemente (Reddy *et al.*, 1985) y (3) el tiempo medio de germinación (TMG), calculado como:

$$\text{TMG} = \frac{\sum n_i * t_i}{\sum n_i}$$

Donde: n_i es el número de semillas germinadas

en el tiempo i (no el número acumulado, sino la cantidad desde la observación anterior); t_i es el período comprendido entre el inicio del experimento y la i -ésima observación (expresado como número de días).

Análisis estadístico

Los datos de germinación fueron analizados mediante ANOVA, previo comprobación de homogeneidad de varianza. Las medias se compararon mediante el test de Tukey HSD ($p < 0.05$). El TMG para -0.7 MPa y -1.0 MPa no pudo ser calculado dado que la cantidad de ceros influía el análisis. Los valores se indican como media \pm error estándar.

RESULTADOS

Efecto de la disponibilidad hídrica

Las variaciones en el potencial agua tuvieron un efecto significativo sobre los porcentajes finales ($F_{4,24} = 94.48$; $P < 0.0001$), la tasa ($F_{4,24} = 62.56$; $P < 0.0001$) y el tiempo medio de germinación de las semillas ($F_{2,14} = 13.22$; $P = 0.0009$). Los mayores valores en estos tres parámetros se registraron en los tratamientos control (0 MPa) y -0.1 MPa (Figs. 1A-C). El porcentaje y la tasa de germinación de las semillas expuestas a -0.4 MPa fue significativamente menor que los observados en 0 y -0.1 MPa ($P < 0.05$; Figs. 1A y B). Esta reducción del potencial agua disminuyó la germinación en aproximadamente un 40%. A su vez, esto retrasó significativamente el tiempo medio de germinación en 6-7 días con respecto a lo observado en 0 y -0.1 MPa (Fig. 1C). Los porcentajes y tasas de germinación registrados bajo condiciones de -0.7 y -1.0 MPa fueron significativamente menores al resto de los tratamientos ($P < 0.05$, Fig. 1A y B), pudiéndose observar que el porcentaje a -0.7 MPa fue un 85% menor que a 0 MPa, mientras que a -1.0 MPa la germinación fue casi nula.

Efectos de la temperatura

La temperatura afectó significativamente el porcentaje ($F_{7,39} = 18.45$; $P < 0.0001$), la tasa ($F_{7,39} = 29.81$; $P < 0.0001$) y el tiempo medio de germinación ($F_{7,39} = 20.54$; $P < 0.0001$) de las semillas de *T. candicans*. Los mayores porcentajes de germinación se registraron en las temperaturas constantes de

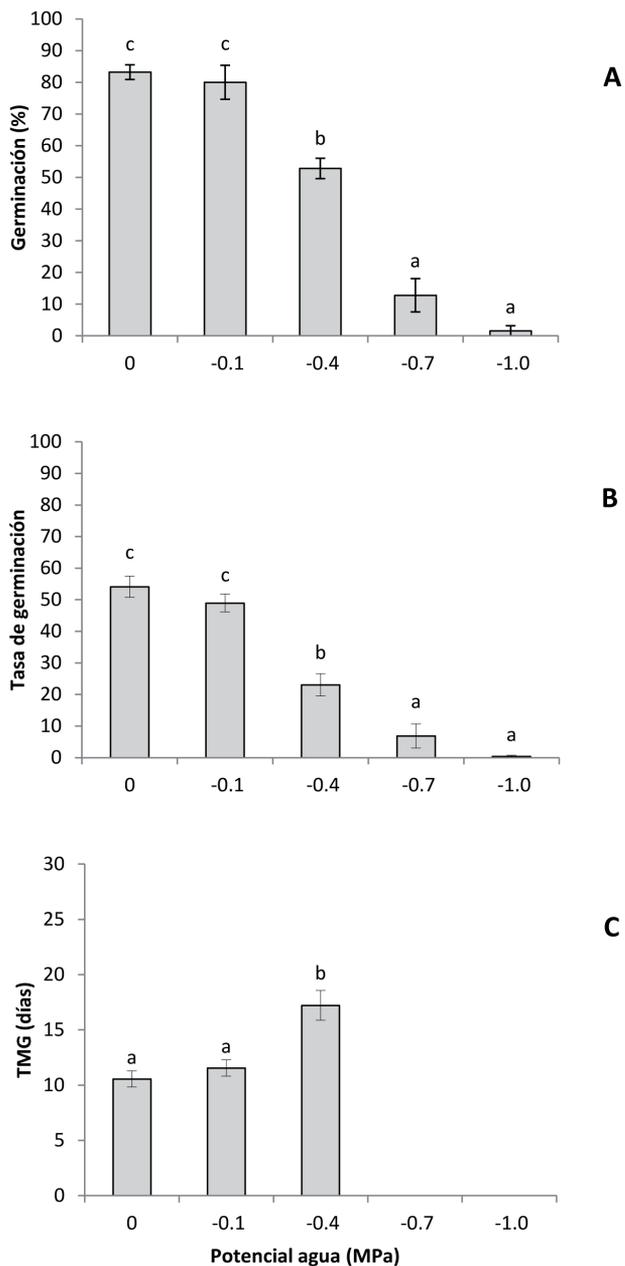


Fig. 1. A: Porcentaje de germinación, B: tasa de germinación y C: tiempo medio de germinación (TMG) de semillas de *T. candidans* según diferentes tratamientos de potencial agua (soluciones de PEG 6000). Los valores se expresan como media \pm error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$). El TMG no pudo ser calculado para -0.7 MPa y -1.0 MPa.

20, 25 y 30°C y en el régimen alterno de 30/20°C (Fig. 2A). Por otro lado, los menores porcentajes de germinación se observaron a 15, 35 y 20/10°C (Fig. 2A). La mayor tasa de germinación se registró

a 25°C (Fig. 2B), coincidiendo con el porcentaje máximo absoluto de semillas germinadas (Fig. 2A); mientras que las menores tasas de germinación se observaron a 15 y 20/10°C (promedio diario=15°C)

(Fig. 2B). Los menores tiempos medios requeridos para la germinación se registraron a 25, 30 y 35°C y los mayores valores a 15 y 20/10°C (Fig. 2C).

Al comparar el régimen térmico de 30/20°C con las respectivas temperaturas constantes mínima (20°C), máxima (30°C) y promedio diario (25°C) no se observaron diferencias significativas en la germinación y el TMG alcanzados bajo alternancia en comparación con las temperaturas constantes (Fig. 2A y C). La tasa de germinación fue similar a 20, 30 y 30/20°C siendo estos valores significativamente menores a la observada para la temperatura promedio de 25°C. En el caso de 25/15°C, no hay diferencias significativas en el porcentaje, la tasa y el TMG entre este régimen y su promedio diario (20°C). Sin embargo los valores alcanzados a 25/15°C para los tres parámetros fueron intermedios con respecto a las respectivas temperaturas constantes mínima (15°C) y máxima (25°C) (Fig. 2 A-C). Al analizar la respuesta a 20/10°C con las respectivas temperaturas constantes promedio (15°C) y máxima (20°C) se observó que tanto el porcentaje como la velocidad de germinación a 20/10°C no difieren significativamente con respecto al promedio diario. Sin embargo, la alternancia de 20/10°C reduce significativamente el porcentaje y la tasa de germinación, y aumenta aproximadamente cinco días el TMG con respecto a 20°C constante (Fig. 2 A-C). Dado que el tratamiento a 10°C constante no pudo realizarse por impedimentos técnicos, no fue posible obtener evidencia sobre los efectos del mismo sobre la germinación.

En resumen, no se observó un efecto significativo en la germinación bajo alternancia de temperaturas en comparación con las correspondientes temperaturas constantes representativas del promedio diario (30/20 vs 25°C, 25/15 vs 20°C, 20/10 vs 15°C). No obstante, fue posible observar que los tratamientos con fluctuaciones térmicas redujeron la germinación con respecto a la temperatura constante máxima del ciclo diario, cuando éste incluyó una temperatura menor o igual a 15°C (25/15 vs 25°C, 20/10 vs 20°C).

DISCUSIÓN

Los resultados mostraron que la germinación de las semillas de *T. candicans* está influenciada

por la disponibilidad de agua y la temperatura. En este trabajo, la germinación fue máxima con alta disponibilidad de agua (0 MPa). Si bien las semillas toleraron un estrés hídrico leve (-0.1 MPa) sin modificar los mayores porcentajes de germinación alcanzados, se pudo observar que a medida que se incrementó el estrés hídrico, la germinación se vio gradualmente reducida. Una relación similar entre germinación y potencial agua ha sido observada en *Mammillaria gaumeri*, un cactus globoso y de tamaño pequeño, que presenta un óptimo de germinación entre 0 y -0.2 MPa (Cervera *et al.*, 2006). De igual manera, en la cactácea columnar *Stenocereus queretaroensis*, el máximo de germinación también se produce cuando el potencial agua es de 0 MPa (De la Barrera & Nobel, 2003). No obstante, en comparación con estas dos especies, la respuesta de *T. candicans* a la reducción del potencial agua es más severa, dado que a -1.0 MPa la germinación final es prácticamente nula, mientras que en *M. gaumeri* y *S. queretaroensis* sólo se reduce un 34 y 23% respectivamente (De la Barrera & Nobel, 2003; Cervera *et al.*, 2006). En contraste, en las cactáceas columnares arborescentes *Neobuxbaumia tetetzo* y *Pachycereus hollianus* se ha observado que a medida que el potencial agua disminuye, se incrementa el porcentaje de germinación (Flores & Briones, 2001). Nuestros resultados y los previamente mencionados en relación a la germinación de las semillas de cactáceas bajo distintos niveles de estrés hídrico sugieren que no existe un patrón único de respuesta frente a este factor.

Las semillas de *T. candicans* germinaron en todo el rango de temperaturas constantes y alternas analizado, con mayores porcentajes cuando las temperaturas diarias promedio se ubicaron entre 20 y 30°C. Sin embargo, la velocidad de germinación fue mayor a 25°C, lo que sugeriría que ésta es la temperatura más adecuada cuando la humedad no es limitante. Este resultado coincide con lo observado para gran cantidad de especies de cactáceas, las cuales en general germinan entre 17 y 34°C, con valores óptimos alrededor de 25°C (Nobel, 2003; Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000). Además, la germinación de *T. candicans* a 15 y 35°C se redujo en un porcentaje igual o mayor al 50% en comparación con la registrada a 25°C. Estos resultados se ajustarían a lo propuesto por Nobel (2003), quien sugiere que la germinación de las

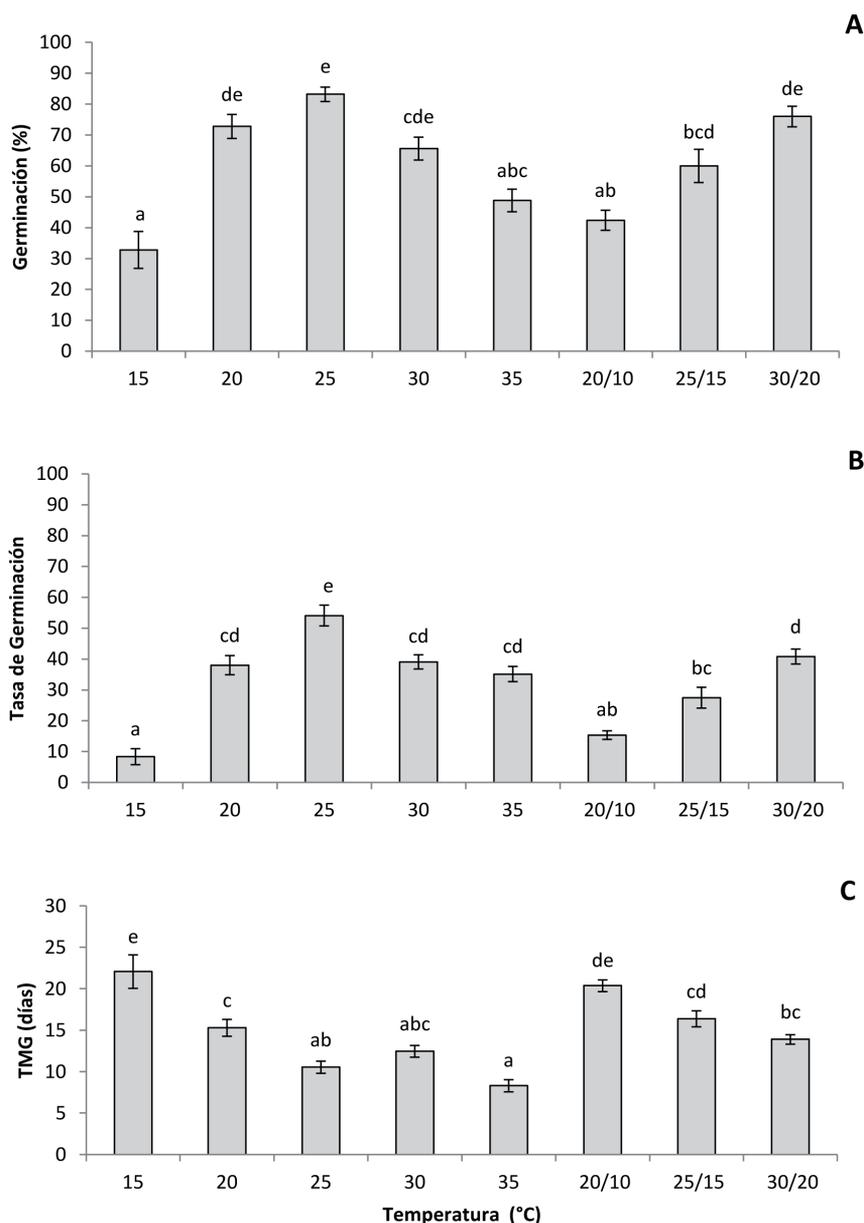


Fig. 2. A: Porcentaje de germinación, B: tasa de germinación y C: tiempo medio de germinación (TMG) de semillas de *T. candicans* según diferentes temperaturas constantes y alternas. Los valores se expresan como media ± error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

cactáceas se reduce en aproximadamente un 50%, cuando el valor de temperatura se ubica 9°C por debajo y por encima del valor óptimo.

El rango de temperatura promedio en el cual más del 50% de las semillas de *T. candicans*

germinaron (20-30°C), es menor al observado para las cactáceas columnares sudamericanas *Echinopsis schickendantzii* (Ortega-Baes *et al.*, 2011) y *Trichocereus terscheckii* (Ortega-Baes & Rojas-Aréchiga, 2007), y del hemisferio norte

Stenocereus queretaroensis (De la Barrera & Nobel, 2003), *Pachycereus hollianus*, *Cephalocereus chrysacanthus* y *Neobuxbaumia tetetzo* var. *tetetzo* (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1998). Estos resultados sugieren que *T. candicans* poseería una menor tolerancia a las temperaturas extremas que las especies mencionadas.

Cuando las temperaturas promedio diarias fueron iguales o superiores a 20°C más del 50% de las semillas germinaron, no encontrándose evidencia de que las fluctuaciones de temperatura tuvieran efectos significativos sobre la germinación en comparación con las constantes. Sin embargo, este porcentaje se redujo a menos del 50% cuando la alternancia incluyó la exposición a 10°C durante parte del ciclo diario; efecto similar al obtenido a la temperatura constante de 15°C. Esto permite suponer que temperaturas de 15°C o inferiores, pueden restringir la germinación, sugiriendo la existencia de mecanismos para limitarla durante la estación fría. Con respecto a esto, varios autores muestran que la germinación de los cactus se reduce o inhibe a bajas temperaturas. Por ejemplo, Rojas-Aréchiga *et al.* (1998) menciona para seis especies endémicas de México que la germinación es menor al 50% cuando las temperaturas son inferiores a 12°C. Otro estudio realizado por Gurvich *et al.* (2008) también señala que la germinación de cuatro especies de *Gymnocallicium*, endémicas de las Sierras Chicas de Córdoba (Argentina), se reduce a menos del 20% a 20/10°C y se inhibe completamente a 10/5°C. Sería importante llevar a cabo otros tratamientos con bajas temperaturas para determinar fehacientemente el valor que inhibe por completo la germinación de *T. candicans*.

En síntesis, los resultados obtenidos sugieren que las semillas de *T. candicans* responden favorablemente cuando las condiciones ambientales a nivel de micrositio son de alta disponibilidad de humedad edáfica (0 a -0.1 MPa) y las temperaturas promedio son cercanas a 25°C. De esta manera se evidencia la relevancia de estos factores sobre el establecimiento de la especie en su área de distribución; la cual abarca varias provincias fitogeográficas, pero adquiere mayor importancia en el Monte (Kiesling, 1978). En esta región predomina el clima templado a templado-cálido, con precipitaciones concentradas principalmente en los meses de septiembre-abril (Servicio Meteorológico Nacional, 2012). Estas características de la región

sugerirían que, bajo condiciones naturales, la germinación de *T. candicans* se produciría en primavera-verano cuando hay mayor disponibilidad de agua, como resultado de las precipitaciones, y las temperaturas diarias promedio superan los 15°C y son inferiores a 35°C. Dado que la especie crece en ambientes en donde las temperaturas extremas frecuentemente alcanzan valores inferiores a 0°C en los meses fríos y por encima de 40°C durante el verano (Cabrera, 1976; Kiesling, 1978; INTA *et al.*, 1980; Mazzola *et al.*, 2008) se podría pensar que el control que las temperaturas más bajas ejercen sobre el proceso de germinación evitaría la emergencia de las plántulas en inviernos inusualmente húmedos, lo que provocaría su muerte como resultado de las heladas. A su vez, el efecto de las altas temperaturas podría ser un mecanismo para restringir la germinación en el verano bajo condiciones de alta radiación y desecación, tanto atmosférica como edáfica, que también incrementen la mortalidad de las plántulas. De este modo, las semillas tendrían mayores probabilidades de germinar en micrositios donde las temperaturas extremas son atenuadas y la humedad se mantiene por más tiempo, posiblemente por el efecto de la vegetación o rocas circundantes. Estudios realizados en otras cactáceas muestran que estos micrositios además favorecen la supervivencia de las plántulas, al reducir la exposición de las mismas al estrés hídrico y térmico (Franco & Nobel, 1989; Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000; Peters *et al.*, 2008).

Las respuestas obtenidas con respecto a la disponibilidad de agua y las variaciones en temperatura sugieren la existencia de mecanismos adaptativos que le permiten a *T. candicans* afrontar la amplia variabilidad de temperaturas características de las regiones áridas y semiáridas donde habita; como así también aprovechar en forma eficiente la humedad disponible durante los meses cálidos. Esta información contribuye al conocimiento de la ecofisiología de *T. candicans* y además, puede ser utilizada con fines conservacionistas para obtener individuos de la especie que puedan ser reintroducidos en su hábitat natural. Por otra parte, permitiría también desarrollar protocolos de propagación de la especie en viveros y de esta manera satisfacer las necesidades de los cultivadores evitando la extracción de ejemplares de las poblaciones naturales con fines ornamentales.

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Agronomía-UNLPam por facilitar las instalaciones. A M. Yicarean por la asistencia técnica durante la realización de los ensayos. A la Administración de Parques Nacionales y del personal del P.N. Lihue Calel la excelente disposición y colaboración. A M.A. Ruiz, al Dr. P. Ortega-Baes y a los revisores anónimos por los comentarios realizados en el manuscrito. Este proyecto contó con financiación de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UNLPam, Argentina) y del PRH PICT 0301 UNLPAM.

BIBLIOGRAFÍA

- CABRERA, A. L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. En: *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, tomo 2, pp. 1-85. Ed. ACME, Buenos Aires.
- CERVERA, J. C., J. L. ANDRADE, J. L. SIMÁ & E. A. GRAHAMY. 2006. Microhabitats, germination, and establishment for *Mammillaria gaumeri* (cactaceae), a rare species from Yucatan. *Int. J. Plant Sci.* 167: 311-319.
- DE LA BARRERA, E. & P. S. NOBEL. 2003. Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. *J. Arid. Environ.* 53: 297-306.
- DUBROVSKY, J. G. 1998. Discontinuous hydration as a facultative requirement for seed germination in two cactus species of the Sonoran Desert. *J. Torrey Bot. Soc.* 125: 33-39.
- FLORES, J. & O. BRIONES. 2001. Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water potential and temperature. *J. Arid. Environ.* 47: 485-497.
- FLORES, J., E. JURADO, L. CHAPA-VARGAS, A. CERONI-STUVA, P. DÁVILA-ARANDA, G. GALÍNDEZ, D. GURVICH, P. LEÓN-LOBOS, C. ORDÓÑEZ, P. ORTEGA-BAES, N. RAMÍREZ-BULLÓN, A. SANDOVAL, C. E. SEAL, T. ULLIAN, & H. W. PRITCHARD. 2011. Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti taxa. *Environ. Exp. Bot.* 71: 79-88.
- FRANCO, A. C. & P. S. NOBEL. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *J. Ecol.* 77: 870-886.
- GODÍNEZ-ÁLVAREZ H., T. VALVERDE & P. ORTEGA-BAES. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Bot. Rev.* 69: 173-203.
- GURVICH, D. E., G. FUNES, M. A. GIORGIS & P. DEMAIO. 2008. Germination characteristics of four Argentinean endemic *Gymnocalycium* (Cactaceae) species with different flowering phenologies. *Nat. Area. J.* 28: 104-108.
- INTA, PROVINCIA DE LA PAMPA & FACULTAD DE AGRONOMÍA 1980. Inventario integrado de los recursos naturales de La Pampa. Clima, geomorfología, suelo y vegetación. Universidad Nacional de La Pampa, Santa Rosa, La Pampa.
- KIESLING, R. 1978. El género *Trichocereus* (Cactaceae) Apéndice I: Las especies de la República Argentina. *Darwiniana* 21: 263-330.
- MAZZOLA, M. B., A. G. KIN, E. F. MORICI, F. J. BABINEC & G. TAMBORINI. 2008. Efecto del gradiente altitudinal sobre la vegetación de las sierras de Lihue Calel (La Pampa, Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 43: 103-119.
- MEIADO, M. V., L. S. CORRÊA de ALBUQUERQUE, E. A. ROCHA, M. ROJAS-ARÉCHIGA & I. R. LEAL. 2010. Seed germination responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) to environmental factors. *Plant Species Biol.* 25: 120-128.
- MÉNDEZ, E. 2010. Germinación de *Echinopsis leucantha* (Cactaceae). Efectos de la temperatura y luz. *Bol. Soc. Latin. Carib. Cact. Suc.* 7: 21-24.
- MÉNDEZ, E. 2011. Efecto de la temperatura y la luz sobre la germinación de semillas de *Trichocereus candicans* y *Trichocereus strigosus*. *Bol. Soc. Latin. Carib. Cact. Suc.* 8: 16-19.
- MICHEL, B. E. & D. R. KAUFMANN. 1973. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. *Plant Physiol.* 51: 914-916.
- NOBEL, P. S. 2003. *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press, New York.
- ORTEGA-BAES, P. & M. ROJAS-ARÉCHIGA. 2007. Seed germination of *Trichocereus terscheckii* (Cactaceae): Light, temperature and gibberellic acid effects. *J. Arid. Environ.* 69: 169-176.
- ORTEGA-BAES, P., G. APARICIO-GONZÁLEZ, G. GALÍNDEZ, P. DEL FUEYO, S. SUHRING & M. ROJAS-ARÉCHIGA. 2010. Are cactus growth forms related to germination responses to light? A test using *Echinopsis* species. *Acta Oecol.* 36: 339-342.
- ORTEGA-BAES, P., G. GALÍNDEZ, S. SÜHRING, M. ROJAS-ARÉCHIGA, M. I. DAWS & H. W. PRITCHARD. 2011. Seed germination of *Echinopsis schickendantzii* (Cactaceae): the effects of constant and alternating temperatures. *Seed Sci. Technol.* 39: 219-224.
- PETERS, E. M., C. MARTORELL & E. EZCURRA. 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and

- establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *J. Arid. Environ.* 72: 593-601.
- PROBERT, R. J. 1992. The role of temperature in germination ecophysiology. In: Fenner, M. (ed.), *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*, pp. 285-325. CABI Publ., Wallingford.
- REDDY, L. V., R. J. METZGER & T. M. CHING. 1985. Effect of temperature on seed dormancy of wheat. *Crop Sci.* 25: 455-458.
- ROJAS-ARÉCHIGA, M & C. VÁZQUEZ-YANES. 2000. Cactus seed germination: a review. *J. Arid. Environ.* 44: 85-104.
- ROJAS-ARÉCHIGA, M., C. VÁZQUEZ-YANES & A. OROZCO-SEGOVIA. 1998. Seed response to temperature of Mexican cacti species from two life forms, an ecophysiological interpretation. *Plant Ecol.* 135: 207-214.
- SERVICIO METEOROLÓGICO NACIONAL. 2012. Climatología: mapas normales 1961-1990. *Disponible:* <http://www.smn.gov.ar/?mod=bdatos&id=1>. Consultado 23 Febrero 2012).
- Recibido el 14 de setiembre de 2012, aceptado el 11 de julio de 2013.

