

ASOCIACIONES ENTRE LAS CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS Y LA ABUNDANCIA
EN *GYMNOCALYCIUM QUEHLIANUM* (CACTACEAE) A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL
ASSOCIATIONS BETWEEN REPRODUCTIVE CHARACTERISTICS AND ABUNDANCE
IN *GYMNOCALYCIUM QUEHLIANUM* (CACTACEAE) ALONG AN ALTITUDINAL GRADIENT

PAMELA A. MARTINO, MARÍA LAURA LAS PEÑAS Y DIEGO E. GURVICH*

Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, FCEyN, CONICET-Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.

*Autor de correspondencia: degurvich@unc.edu.ar

Resumen

Antecedentes: A pesar de que las especies pueden presentar amplios rangos altitudinales, poco se conoce acerca de cómo varían sus abundancias y de las variables asociadas a esta variación.

Hipótesis: Existirá una asociación entre la abundancia y características reproductivas, como peso de la semilla, la germinación y el tamaño y forma de las plántulas a lo largo de un gradiente altitudinal.

Especies de estudio: *Gymnocalycium quehlianum*

Sitio de estudio y fecha: Sierras Chicas, Provincia de Córdoba, Argentina. 2015-2016.

Métodos: se midió la densidad y la estructura poblacional en tres sitios de la distribución de *G. quehlianum* en un gradiente altitudinal, a 615, 948 y 1,257 m snm. Se pesaron las semillas, se determinó el porcentaje y el tiempo medio de germinación (TMG), y se midió la longitud y diámetro de las plántulas.

Resultados: El peso de las semillas fue menor en la población de altitud intermedia, mientras que el porcentaje y el TMG no variaron significativamente entre las altitudes. El tamaño de la plántula fue menor en la altitud intermedia, mientras que la forma de las plántulas de las poblaciones extremas presentó una forma más alargada.

Conclusiones: No existe una relación entre la abundancia poblacional a lo largo del gradiente altitudinal y las variables analizadas. Algunas variables no presentaron diferencias a lo largo del gradiente, como el porcentaje de germinación y el tiempo medio de germinación; otras variables como el peso de la semilla y la forma y tamaño de las plántulas lo hicieron de manera contraria a lo esperado.

Palabras clave: Cactaceae, cactus globosos, características de las plántulas, características reproductivas, gradientes altitudinales, Sierras de Córdoba.

Abstract

Background: Even though species can have wide altitudinal ranges, little is known about how their abundance varies in these gradients and the variables associated with this variation.

Hypothesis: There will be an association between abundance and reproductive characteristics, such as seed weight, germination, and the size and shape of seedlings along an altitude gradient.

Study species: *Gymnocalycium quehlianum*

Study site and date: Sierras Chicas, Córdoba Province, Argentina. 2015-2016.

Methods: The density and its population structure (size classes) were measured in three sites of *G. quehlianum* distribution along an altitude gradient, at 615, 948, and 1,257 m asl. Seeds were weighted, the percentage and germination speed were evaluated, and the length and diameter of the seedlings were measured.

Results: The weight of the seed was lower in the population at intermediate altitude, while the percentage and mean germination time did not vary significantly between altitudes. The seedling size was smaller in the intermediate population while the seedlings shape of the extreme populations presented a more elongated shape.

Conclusions: There is no relationship between the population abundance along the altitudinal gradient and the variables analyzed. Some variables did not show differences along the gradient, such as the germination percentage and the mean germination time, while other variables such as seed mass and the shape and size of the seedlings did contrary to expectations.

Key words: Altitudinal gradients, Cactaceae, Córdoba Mountains, globose cacti, reproductive traits, seedling traits.

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution License CCBY-NC (4.0) internacional.

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



Los ambientes montañosos presentan una riqueza de especies muy alta en relación con el área que poseen (Rahbek *et al.* 2019), razón por lo cual son áreas muy importantes para la conservación de la biodiversidad (Perrigo *et al.* 2020). En estos ambientes las especies pueden presentar importantes rangos de distribución altitudinal (Gurvich *et al.* 2014, Bauk *et al.* 2015) variando su abundancia local a lo largo de los gradientes (Siebert 2005, Lynn *et al.* 2019). Entender los factores que regulan la abundancia de las especies a lo largo de gradientes altitudinales es importante tanto desde un punto de vista teórico (Lynn *et al.* 2019), como aplicado, ya que permiten evaluar como el cambio climático podría afectar la distribución y abundancia de las especies en estos ambientes (Illoldi-Rangel *et al.* 2012, Pacifici *et al.* 2015).

El rango altitudinal de una especie se relaciona con el nicho climático de la misma (Vázquez 2005, Polechová & Storch 2008), mientras que la abundancia a lo largo de dicho rango estará moldeada por diferentes factores, como los microambientes o el contexto biológico (Lynn *et al.* 2019). Si bien existen numerosos estudios que han analizado patrones de riqueza de especies en gradientes altitudinales (Guerrero *et al.* 2011, Gurvich *et al.* 2014, Gong *et al.* 2019), muy pocos se han detenido en analizar patrones de abundancia de especies particulares (Siebert 2005) y los factores que afectan dichos patrones (Lynn *et al.* 2019).

Las características reproductivas de las especies han sido señaladas de gran importancia para comprender la dinámica poblacional, y por ende la abundancia de las mismas (Baskin & Baskin 2001, Godínez-Álvarez *et al.* 2003, Fernández-Pascual *et al.* 2019). Particularmente en la familia Cactaceae se ha analizado como las características de las semillas, el peso, tamaño y forma de las plántulas (Bauk *et al.* 2015), la germinación (Bauk *et al.* 2017) y el crecimiento de las raíces (Martino *et al.* 2018) varían a lo largo de gradientes altitudinales. Sin embargo, ninguno de estos estudios analizó como estas variables se relacionaban a la abundancia de las especies. Sería de esperar que variables como el peso de las semillas y el porcentaje de germinación se relacionen positivamente con la abundancia (Lönnerberg & Eriksson 2013). Semillas más grandes generan plántulas más grandes que pueden presentar mayores probabilidades de establecimiento (Leishman *et al.* 2000, Balogh & Toft 2007) y mayores porcentajes de germinación podrían suponer un mayor número de plántulas establecidas (Kempel *et al.* 2013). Por otro lado, Bauk *et al.* (2017) encontraron que el porcentaje de germinación se relacionó positivamente con la altitud. En el mismo

estudio se analizó también la velocidad de germinación, que es una característica que puede afectar positivamente el establecimiento de las plántulas (Norden *et al.* 2009); sin embargo, el único estudio que analizó la velocidad de germinación en un gradiente altitudinal para una especie de cactus no encontró una relación entre el gradiente altitudinal y esta variable (Bauk *et al.* 2017). El tamaño de plántula es una característica importante, ya que puede afectar el establecimiento (Leishman *et al.* 2000, Seiwa *et al.* 2019). Sin embargo, esta característica ha sido poco estudiada en cactáceas (Sosa-Pivatto *et al.* 2014, Bauk *et al.* 2015). A nivel interespecífico se ha observado que especies con semillas grandes presentan plántulas más grandes y de forma más columnar (Sosa-Pivatto *et al.* 2014). A nivel intraespecífico y en un gradiente altitudinal, Bauk *et al.* (2015) encontraron que las plántulas son más columnares a mayores altitudes; una plántula más columnar sería más eficiente en la captación de luz (debido a una mayor relación superficie/volumen) pero más susceptible a la falta de agua.

La familia Cactaceae Juss. presenta una amplia distribución en las Américas y los centros de mayor diversidad se encuentran en áreas montañosas (Ortega-Baes & Godínez-Álvarez 2006, Gurvich *et al.* 2014). A pesar de esto, existen pocos estudios que han abordado como diferentes aspectos de la distribución y la biología de este grupo varían a lo largo de gradientes altitudinales (Hicks & Mauchamp 2000, Pavón *et al.* 2000, Ruedas *et al.* 2006, Guerrero *et al.* 2011, Gurvich *et al.* 2014, Bauk *et al.* 2015, 2017, Arroyo-Cosultchi *et al.* 2017, Martino *et al.* 2018). *Gymnocalycium quehlianum* (F. Haage ex Quehl) Vaupel ex Hosseus) es una especie endémica de las Sierras de Córdoba, Argentina, y se distribuye entre los 500 y 1,200 m snm, aproximadamente (Gurvich *et al.* 2006, 2014). Es una especie globosa y pertenece al subgénero *Trichosemium* (Demaio *et al.* 2011) y está categorizada como de preocupación menor por la UICN. Si bien se han estudiado algunos aspectos de la biología de esta especie, particularmente su biología reproductiva (Giorgis *et al.* 2015); un solo estudio analizó el crecimiento determinado de las raíces en un gradiente altitudinal (Martino *et al.* 2018). El objetivo general del estudio es analizar como la abundancia se relaciona a características reproductivas en *Gymnocalycium quehlianum* (Cactaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal. Particularmente se analizó la densidad poblacional y estructura de tamaños a lo largo de un gradiente altitudinal, y en los mismos sitios se analizó el peso de las semillas, la germinación total, la velocidad de germinación y el tamaño y la forma de las plántulas.

Materiales y métodos

Gymnocalycium quehlianum es endémico de la Provincia de Córdoba, Argentina y se distribuye a lo largo de las Sierras Chicas hasta las Sierras del Norte, y es abundante en ambientes serranos (Charles 2009, Gurvich *et al.* 2014). Se caracteriza por tener tallos cónicos enterrados, mayormente morados o verde grisáceos, de alrededor de 10 cm de diámetro. Con aproximadamente 11 costillas, formadas por 4 a 6 tubérculos redondeados que llevan una giba notable, aguda, que se proyecta hacia abajo, presenta cinco espinas radiales generalmente arqueadas sobre la giba. Las flores son blancas con garganta rojiza y los frutos subcilíndricos de 2 a 3 cm (Kiesling & Ferrari 2005).

El estudio se realizó en tres sitios donde *G. quehlianum* se encuentra a lo largo de un gradiente altitudinal que comprende desde San Marcos Sierras (30° 44' 00" S 64° 34' 16" O) hasta un sitio en la Ruta Provincial E-57, popularmente conocida como Camino del Cuadrado (31° 7' 51" S 64° 25' 07" O), en las Sierras de Córdoba, Argentina. Este gradiente representa prácticamente el rango altitudinal completo de la especie, no se ha registrado a mayor altitud, pero sí a unas altitudes un poco menores (500 m snm). Las poblaciones de estudio se encuentran a 615, 948 y 1,257 m snm. (Figura 1). Este intervalo de altitud implica importantes variaciones en la temperatura y precipitación media anual, siendo respectivamente 18.7 °C y 480 mm en las zonas más bajas, de 16.3 °C y 700 mm en las zonas intermedias y de 14.0 °C y 850 mm en el sitio más alto (De Fina 1992). La vegetación del sitio más bajo es un bosque seco de *Schinopsis lorentzii* (Griseb.) Engl. (orco quebracho), el sitio de altitud intermedia un bosque serrano de *Lithraea molleoides* Vell. (Engl.) (molle de beber), mientras que el sitio más alto son pastizales dominados por *Festuca hieronymi* Hack., una gramínea en mata (Giorgis *et al.* 2017). En todos los sitios la especie en estudio sólo habita afloramientos rocosos que presentan una baja cobertura vegetal (Gurvich *et al.* 2014). Los principales usos del suelo en la región y en los sitios de estudio son la ganadería extensiva y el turismo (Gurvich *et al.* 2006).

Densidad poblacional. En cada una de las altitudes se ubicaron al azar 30 parcelas de 1 m² en los afloramientos rocosos donde se encuentra la especie (Gurvich *et al.* 2006, 2014). Las características de los afloramientos son similares en cuanto a orientación, pendiente, y características generales del suelo y la vegetación. En cada sitio se dispusieron las parcelas en un área de al menos cinco

hectáreas a fin de que estuviera bien representada la densidad poblacional en cada altitud. Se tuvo presente que los sitios de muestreo fueran lo más parecido posible en sus características topográficas, de vegetación y de uso (ej. ganadería). En cada parcela se contó el número de individuos presentes y se midió el diámetro de cada uno. A partir de estos datos se calculó la densidad poblacional para cada altitud (ind/m²). Los individuos se dividieron en siete clases de tamaño y número aleatorio, que se utilizaron para realizar gráficos de frecuencias de tamaños.

Recolección de semillas y medición de su peso. Se recolectaron en campo frutos maduros de al menos 11 individuos (un fruto por individuo) de cada población durante los meses de enero y febrero del año 2015. Las semillas fueron removidas de los frutos, limpiadas y se dejaron secar a temperatura ambiente (Gurvich *et al.* 2008). Las semillas de las plantas de cada altitud se mezclaron en un pool de semillas, a partir del cual se utilizaron para los experimentos. Debido al bajo peso de las semillas se tomaron al azar 10 submuestras de 5 semillas de cada población, que fueron pesadas en una balanza analítica marca Ohaus (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). El peso total se dividió entre cinco a fin de obtener un valor de peso por cada semilla. A partir de este mismo pool de semillas se realizaron los experimentos de germinación y las mediciones del tamaño (largo ancho) de las plántulas y se asignó la forma.

Experimentos de germinación. Se realizó un experimento de germinación donde se utilizaron 30 cajas de Petri (réplicas) de 5.5 cm de diámetro por cada población (réplicas) con papel filtro estéril humedecido con 10 ml de agua destilada (Gurvich *et al.* 2008). El experimento se realizó cinco meses después de haberse colectado las semillas. En cada caja de Petri se colocaron 20 semillas, que fueron mantenidas en una cámara de germinación a 15/25 °C y un fotoperíodo de luz de 12 hrs en oscuridad y 12 hrs de luz (Gurvich *et al.* 2021). Se registró la germinación cada 48 hrs durante 30 días, siendo la protrusión de la radícula el indicador de semilla germinada. Los experimentos se realizaron en los laboratorios del Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, en la ciudad de Córdoba, Argentina. A partir de esta información se calculó el porcentaje de germinación y el tiempo medio de germinación (TMG), el cual expresa el tiempo de germinación del 50 % de las semillas incubadas. El mismo se calculó con la siguiente fórmula:

$$TMG = \sum ni \, ti / \sum ni$$

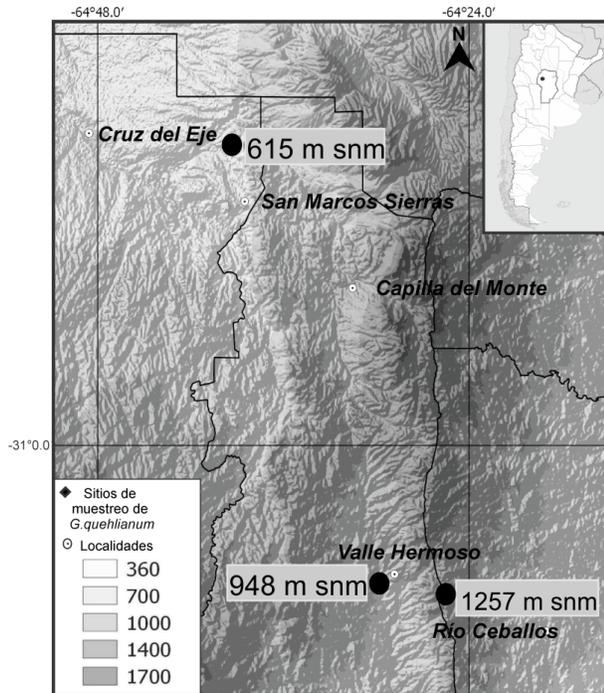


Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreo a diferentes altitudes de *Gymnocalycium quehlianum*. San Marcos Sierras (615 m snm), Valle Hermoso (948 m snm) y Camino del Cuadrado (1,257 m snm).

En la cual: ni es el número de semillas recién germinadas en el tiempo i y ti es el período transcurrido desde el comienzo de la prueba de germinación, expresada en número de días (Ellis & Roberts 1980).

Tamaño y forma de las plántulas. Estas mediciones se realizaron utilizando las plántulas de los experimentos de germinación. Se utilizaron 30 plántulas por altitud (una por cada caja de Petri) las cuales fueron seleccionadas por estar en buenas condiciones. Se utilizaron plántulas

de 35 días de edad por población estudiada, permaneciendo en las cajas de Petri (Sosa-Pivatto *et al.* 2014). Las mismas fueron medidas siguiendo el procedimiento utilizado en Sosa-Pivatto *et al.* (2014). A través de fotografías digitales a cada plántula se le midió el largo y ancho (mm), utilizando el software ImageJ® 1.43u (Rueden *et al.* 2017). Con el largo y ancho de las plántulas se calculó el índice de forma (relación largo/ancho), donde un valor de 1 indica que la plántula tiene una forma esférica, mientras que valores mayores indican una forma alargada y valores menores una forma aplanada (Sosa-Pivatto *et al.* 2014).

Análisis de datos. Debido a que los datos no presentaron distribución normal ni homogeneidad de las varianzas fue necesario realizar un análisis no paramétrico de Kruskal Wallis con una significancia de 0.05 para determinar las diferencias entre las altitudes. Como prueba a posteriori se realizó un análisis de pares. Los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico INFOSTAT (Di Rienzo *et al.* 2015).

Resultados

Tamaño poblacional. En total, sumando las tres altitudes, se registraron 70, 112 y 49 individuos en los sitios 1,257, 948 y 615 m snm respectivamente. En la Figura 2 se muestran individuos sexualmente maduros de cada población. La densidad de individuos varió significativamente (Kruskal-Wallis $K = 6.82$, g.l. = 2, $P = 0.027$) entre las poblaciones, siendo mayor a 948 m snm ($\bar{X} = 3.73$, D.E. = 4.18) y menor a los 615 m snm ($\bar{X} = 1.63$, D.E. = 1.59) (Figura 3).

Las estructuras de las diferentes clases de tamaños variaron entre las altitudes. En la población a menor al-



Figura 2. Plantas adultas de *G. quehlianum*. A) 615 m snm B) 948 m snm C) 1,257 m snm Escala: 5 mm.

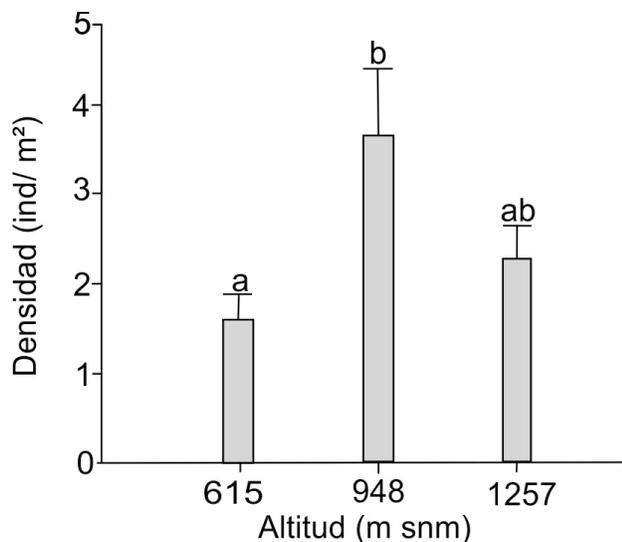


Figura 3. Número de individuos (media y error estándar) de *G. quehlianum* por m² en cada sitio muestreado. Las letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas (Kruskal Wallis, $P < 0.05$) entre las poblaciones.

titud ($\bar{X} = 5.69$), la distribución de tamaños está mayormente sesgada hacia individuos más grandes con respecto a las otras dos poblaciones donde las clases de tamaño más pequeñas son las que presentaron mayor número de individuos (Figura 4).

Peso de las semillas. Los pesos promedios de las semillas variaron entre un mínimo de 0.14 y un máximo de 0.19 mg entre las diferentes altitudes (Figura 5). Se encontraron diferencias significativas en el peso de las semillas (Kruskal-Wallis $K = 6.31$, g.l. = 2, $P = 0.032$), siendo las de la altitud intermedia las que presentaron semillas más livianas ($\bar{X} = 0.14$, D.E. = 0.04), mientras que en la altitud menor las semillas presentaron un peso intermedio ($\bar{X} = 0.18$, D.E. = 0.04) y en la población de mayor altitud las semillas fueron más pesadas ($\bar{X} = 0.19$, D.E. = 0.04) (Figura 5).

Germinación. El porcentaje de germinación varió entre 49.67 % (D.E. = 40.97) en semillas de la altitud a 1,257 m snm y 69.64 % (D.E. = 23.23) en semillas de la altitud a 615 m snm, pero no existieron diferencias significativas (Kruskal-Wallis $K = 5.92$, g.l. = 2, $P = 0.298$) entre las poblaciones de distintas altitudes. Sin embargo, existe una tendencia a una menor germinación en la población de mayor altitud (Figura 6A). El tiempo medio de germinación (TMG) varió entre 10 y 12 días, y tampoco hubo

diferencias significativas entre las poblaciones de las distintas altitudes (Kruskal-Wallis $K = 5.84$, G.L. = 2, $P = 0.145$; Figura 6B).

Tamaño y forma de las plántulas. El largo, ancho y forma (índice de esfericidad) de las plántulas variaron significativamente entre las altitudes (Kruskal-Wallis $K = 6.75$, 5.93 y 6.2, respectivamente, g.l.=2, $P < 0.05$; Figuras 7 y 8). En las tres variables el patrón fue similar: menores valores (\bar{X} = largo 2.40, ancho 2.42, forma 1.00) en la población que habita la altitud intermedia y mayores en las extremas (615 m snm \bar{X} = largo 2.50, ancho 2.43, forma 1.03 y 1,257 m snm \bar{X} = largo 2.50, ancho 2.72, forma 1.03; Figura 7). Las poblaciones extremas presentaron plántulas más altas, anchas, y con forma más alargada que las plántulas de la altitud intermedia que son más esféricas.

Discusión

Gymnocalycium quehlianum presentó una mayor abundancia en la altitud intermedia, lo que indica que allí se encuentra su óptimo ecológico. Si bien la población de la altitud intermedia presentó mayor frecuencia de individuos de menor diámetro, ésta fue muy similar a la estruc-

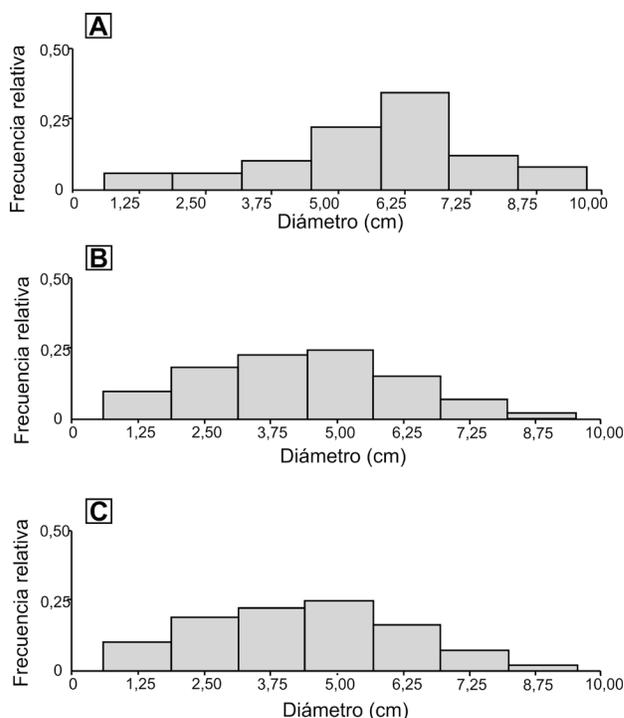


Figura 4. Estructura de tamaño de *G. quehlianum* a diferente altitud. A) Altitud de 615 m snm B) 948 m snm C) 1,257 m snm.

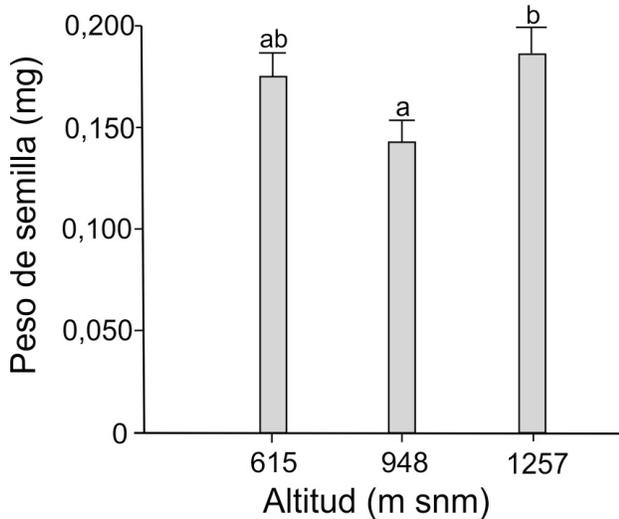


Figura 5. Peso de las semillas (media y error estándar) de *G. quehlianum* en las tres altitudes analizadas. Las letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas (Kruskal Wallis, $P < 0.05$) entre las poblaciones.

tura de la población de mayor altitud. Cabe señalar que la estructura de tamaños podría no estar relacionada a la edad de los individuos, ya que el crecimiento puede variar entre las altitudes (le Roux & McGeoch 2004). Por otro lado, los patrones encontrados indican que no existiría una relación entre la abundancia de la especie en el gradiente y las características reproductivas medidas. Algunas de las variables analizadas bajo condiciones de laboratorio, como el porcentaje y el tiempo medio de germinación no

variaron entre las poblaciones, mientras que otras, como el peso de la semilla, sí variaron, pero de forma contraria al patrón esperado. Particularmente, se esperaba un mayor peso de las semillas en los sitios donde la especie fuera más abundante (Leishman *et al.* 2000). En este sentido, es posible que otras variables, como parámetros poblacionales (*e.g.*, tasas de fecundidad, probabilidades de supervivencia de las plántulas), estén relacionadas a los patrones de abundancia (Lynn *et al.* 2019). Tampoco es posible descartar que algunas interacciones biológicas, tanto positivas como negativas, como la polinización, dispersión y competencia con otras especies, intervengan sobre los patrones de abundancia (Mangan *et al.* 2010, Lynn *et al.* 2019).

Todos los patrones observados en *G. quehlianum* difieren de lo encontrado en *G. monvillei* (Bauk *et al.* 2015, 2017). Por ejemplo, Bauk *et al.* (2015) encontraron que las plántulas son más columnares a mayores altitudes, y aquí encontramos que esto ocurre en ambos extremos altitudinales. Bauk *et al.* (2015) interpretaron que la forma de la plántula estaría regulada por un compromiso entre la tolerancia al estrés hídrico (produciendo plántulas más globosas, que presentan menor relación superficie/volumen) y la capacidad de crecimiento (las plántulas más columnares presentarían mayor superficie fotosintética). Bauk *et al.* (2017) encontraron que la germinación es mayor en las poblaciones de mayores altitudes y en el presente estudio no hay diferencias entre las poblaciones, incluso la tendencia es inversa, mayor germinación a menor altitud. El patrón de mayor germinación en poblaciones de mayor al-

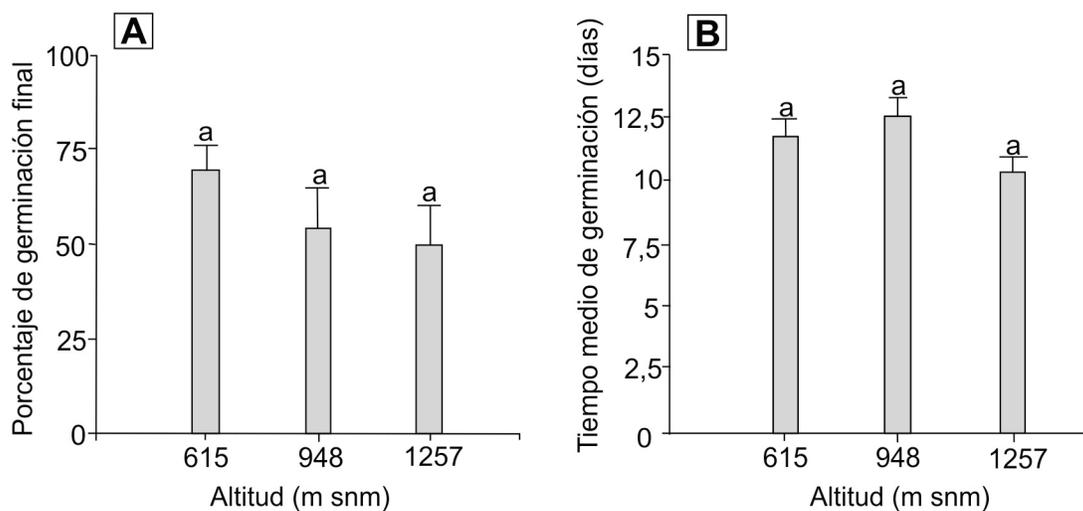


Figura 6. Porcentaje y tiempo medio de germinación en *G. quehlianum*. A) Porcentaje de germinación (media y error estándar) final en las tres poblaciones. B) Tiempo medio de germinación (TMG). En ninguno de los dos análisis se encontraron diferencias significativas (Kruskal Wallis, $P > 0.05$) entre las altitudes.

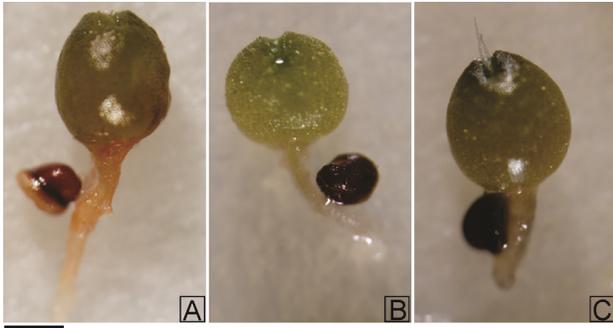


Figura 7. Fotografías de plántulas típicas de 35 días de *G. quehlianum* de cada una de las altitudes estudiadas. Escala: 1 mm. A) 615 m snm B) 948 m snm C) 1,257 m snm.

titud también fue observado en el árbol *Polylepis australis* (Rosaceae; [Marcora et al. 2008](#)). Para *G. monvillei* y *G. quehlianum* no existió un patrón claro entre el peso de las semillas y la altitud ([Bauk et al. 2015](#)). Estos resultados indicarían que las relaciones entre las distintas variables, como el peso de semilla, el porcentaje de germinación y la forma de las plántulas, y la altitud serían especie específicas. Son necesarios otros estudios en especies tanto en cactáceas como en otros grupos de plantas, para poder comprender mejor estas relaciones. Estas respuestas podrían deberse tanto a la naturaleza compleja de los gradientes altitudinales ([Körner et al. 2011](#)) y a la variedad de respuestas por parte de las especies ante los cambios ambientales ([Lynn et al. 2019](#)).

A pesar de que los ambientes montañosos están en grave peligro debido a la actividad humana ([Steinbauer et al. 2018](#)), es notorio el poco número de estudios sobre los patrones de abundancia de las especies y que factores lo controlan ([Lynn et al. 2019](#)). Nuestros resultados indican que existe un patrón unimodal, donde la mayor abundancia se encuentra en la altitud intermedia. Estos resultados indican que el óptimo ecológico de la especie se encuentra a esta altura. Son necesarios más estudios en otras especies para analizar si estos patrones se repiten, o existen otros patrones. Particularmente en Cactaceae, familia con un alto número de especies en riesgo de extinción ([Goettsch et al. 2015](#)) y que habitan principalmente ambientes montañosos, muy pocos estudios han analizado aspectos de su ecología a lo largo de gradientes ambientales ([Gurvich et al. 2014](#), [Bauk et al. 2015, 2017](#), [Martino et al. 2018](#)). Los resultados encontrados pueden abrir nuevas líneas de investigación sobre las respuestas de las especies a gradientes ambientales. Particularmente para comprender como las características reproductivas de las plantas influyen

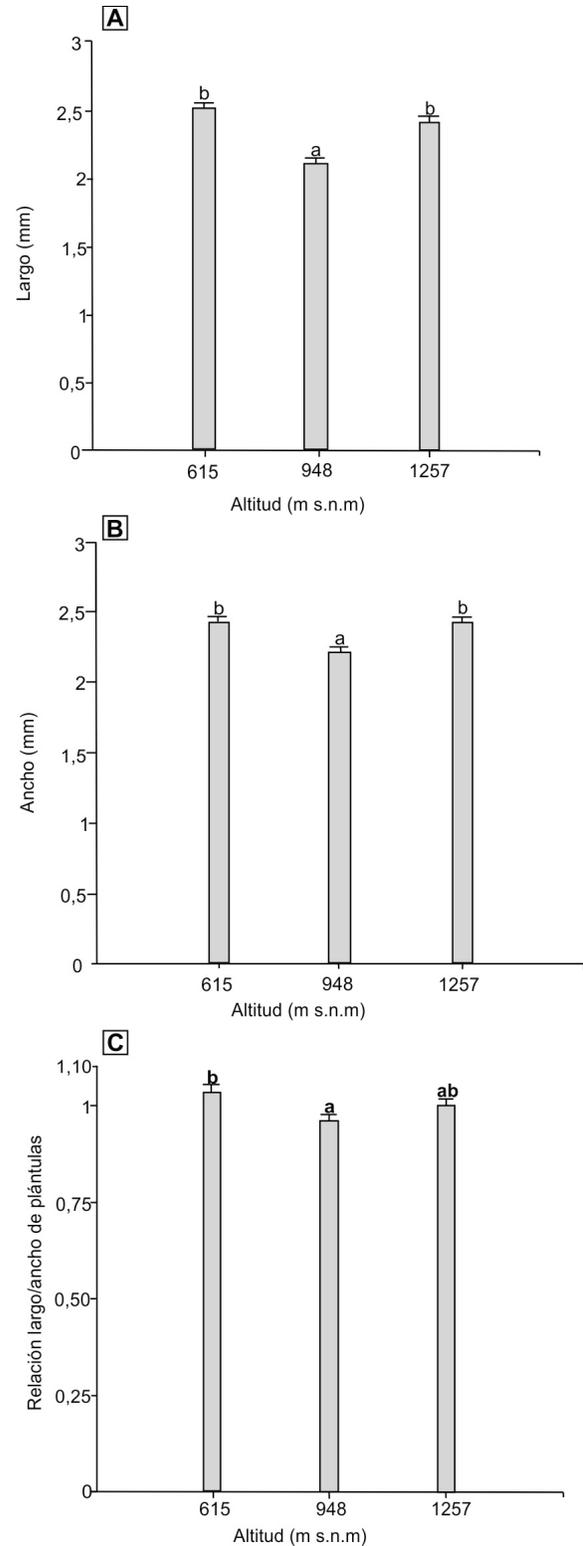


Figura 8. Características de las plántulas. A) Largo de plántulas (media y error estándar) de *G. quehlianum*. B) Ancho de plántulas. C) Relación largo/ancho de las plántulas. Las letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas (Kruskal Wallis, $P < 0.05$) entre las altitudes.

sobre los patrones de abundancia (Arroyo-Cosultchi *et al.* 2017). Conocer los patrones de las especies en estos ambientes es el primer paso para comprender la respuesta de las especies ante cambios globales. Las cactáceas globosas presentan su mayor riqueza de especies en estos ambientes, y un gran número de éstas está bajo algún riesgo de vulnerabilidad (Goettsch *et al.* 2015).

La principal conclusión del presente estudio es que no existe una asociación entre la abundancia y algunos caracteres regenerativos a lo largo de un gradiente altitudinal en *G. quehlianum*, incluso encontrándose patrones opuestos a los esperados. Sin embargo, también es claro que la altitud ejerce una fuerte presión sobre las características de las plantas. En este punto resulta interesante separar los efectos de la altitud sobre las plantas, de las respuestas que las mismas desarrollan para poder hacer frente a estos cambios ambientales. El presente estudio es una primera aproximación para comprender las complejas relaciones entre la altitud, la densidad poblacional y los caracteres reproductivos en una especie de cactus globoso.

Agradecimientos

La investigación fue financiada por el Research Committee of the Cactus and Succulent Society of America, FONCyT, PICT N° 2016-0077 y SECyT. Los comentarios de dos revisores anónimos mejoraron sustancialmente la calidad del artículo.

Literatura citada

- Arroyo-Cosultchi G, Arias S, López-Mata L, Terrazas T. 2017. Morphological plasticity of an endemic widespread columnar cactus and its congener. *Brazilian Journal of Botany* **40**:1029-1040. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40415-017-0399-7>
- Balogh BR, Toft CA. 2007. Effect of seed size on seedling performance in a long-lived desert perennial shrub (*Ericameria nauseosa*: Asteraceae). *International Journal of Plant Science* **168**:1027-1033. DOI: <https://doi.org/10.1086/518942>
- Baskin C, Baskin JM. 2001. A geographical perspective on germination ecology of tropical and subtropical zones. In: Baskin C, Baskin JM, eds. *Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*. San Diego: Academic Press, pp. 293-329. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2000.tb01610.x>
- Bauk K, Pérez-Sánchez R, Zeballos SR, Las Peñas ML, Flores J, Gurvich DE. 2015. Are seed mass and seedling size and shape related to altitude? Evidence in *Gymnocalycium monvillei* (Cactaceae). *Botany* **93**: 529-533. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjb-2015-0026>
- Bauk K, Flores J, Ferrero C, Pérez-Sánchez R, Las Peñas ML, Gurvich DE. 2017. Germination characteristics of *Gymnocalycium monvillei* (Cactaceae) along its entire altitudinal range. *Botany* **95**: 419-428. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjb-2016-0154>
- Charles G. 2009. *Gymnocalycium* in habitat and culture. England, Stamford, Ketton: G. Charles. ISBN: 9780956220608
- De Fina A. 1992. *Aptitud Agroclimática de la República Argentina*. Argentina, Buenos Aires: Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria. ISBN 950-0068-5
- Demaio PH, Barfuss MH, Kiesling R, Till W, Chiappella JO. 2011. Molecular phylogeny of *Gymnocalycium* (Cactaceae): assessment of alternative infrageneric systems, a new subgenus, and trends in the evolution of the genus. *American Journal of Botany* **98**: 1841-1854. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1100054>
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW. 2015. InfoStat Versión 2015. Grupo InfoStat. FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>
- Ellis RH, Roberts EH. 1980. Towards a rational basis for testing seed quality. In: Hebblethwaite PD, eds. *Seed Production*. England, London: Butterworths. pp. 605-635. ISBN 92-9043-279-9.
- Fernández-Pascual E, Mattana E, Pritchard HW. 2019. Seeds of future past: climate change and the thermal memory of plant reproductive traits. *Biological Reviews* **94**: 439-456. DOI: <http://doi.org/10.1111/brv.12461>
- Giorgis MA, Cingolani AM, Gurvich DE. 2015. Flowering phenology, fruit set and seed mass-number trade-off of five co-existing *Gymnocalycium* (Cactaceae) species from Córdoba Mountains, Argentina. *The Journal Torrey Botanical Society* **142**: 220-230. DOI: <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-14-00017.1>
- Giorgis MA, Cingolani AM, Gurvich DE, Tecco P, Chiappella J, Chiarini F, Cabido M. 2017. Changes in floristic composition and physiognomy are decoupled along altitudinal gradients in central Argentina. *Applied Vegetation Science* **20**: 558-571. DOI: <https://doi.org/10.1111/avsc.12324>
- Godínez-Álvarez H, Valverde T, Ortega-Baes P. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* **69**: 173-201.

- Goettsch B, Hilton-Taylor C, Cruz Piñon G, Duffy JP, Frances A, Hernández HM, Inger R, Pollock C, Schipper J, Superina M, Taylor NP, Tognelli M, Abba AM, Arias S, Arreola-Nava HJ, Baker MA, Bárcenas RT, Barrios D, Braun P, Butterworth CA, Búrquez A, Cáceres F, Chazaro-Basañez M, Corral-Díaz R, del Valle Perea M, Demaio PH, Duarte de Barros WA, Durán R, Faúndez Yancas L, Felger RS, Fitz-Maurice B, Fitz-Maurice WA, Gann G, Gómez-Hinostrosa C, Gonzales-Torres LR, Griffith MP, Guerrero PC, Hammel B, Heil KD, Hernández-Oria JO, Hoffmann M, Ishihara MI, Kiesling R, Larocca J, Luis León-de la Luz JL, Loaiza S. CR, Lowry M, Machado MC, Majure LC, Martínez Ávalos JG, Martorell C, Maschinski J, Méndez E, Mittermeier RA, Nassar JM, Negrón-Ortiz V, Oakley LJ, Ortega-Baes P, Pin Ferreira AB, Pinkava DJ, Porter JM, Puente-Martínez R, Roque Gamarra J, Saldivia Pérez P, Sánchez Martínez E, Smith M, Sotomayor M. del C. JM, Stuart SN, Tapia Muñoz JL, Terrazas T, Terry M, Trevisson M, Valverde T, Van Devender TR, Véliz-Pérez ME, Walter HE, Wyatt SA, Zappi D, Zavala-Hurtado JA, Gaston KJ. 2015. High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants* **1**: 1-7. DOI: <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.142>
- Gong H, Yu T, Zhang X, Zhang P, Han J, Gao J. 2019. Effects of boundary constraints and climatic factors on plant diversity along an altitudinal gradient. *Global Ecology and Conservation* **19**: e00671. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00671>
- Guerrero PC, Durán AP, Walter HE. 2011. Latitudinal and altitudinal patterns of the endemic cacti from Atacama desert to Mediterranean Chile. *Journal of Arid Environments* **75**: 991-997. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.04.036>
- Gurvich DE, Demaio P, Giorgis MA. 2006. The diverse globose cacti community of the Argentina's Sierras Chicas: ecology and conservation. *Cactus and Succulent Journal* **78**: 224-230. DOI: [https://doi.org/10.2985/0007-9367\(2006\)78\[224:TDGCCO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2985/0007-9367(2006)78[224:TDGCCO]2.0.CO;2)
- Gurvich DE, Funes G, Giorgis MA, Demaio P. 2008. Germination characteristics of four Argentinean endemics *Gymnocalycium* (Cactaceae) species with different flowering phenologies. *Natural Areas Journal* **28**: 104-108. DOI: [https://doi.org/10.3375/0885-8608\(2008\)28\[104:GCOFAE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3375/0885-8608(2008)28[104:GCOFAE]2.0.CO;2)
- Gurvich DE, Lorenzati MA, Sosa Pivatto M, Bauk K, Barroso FL. 2021. Effects of long-term seed storage on germination of 13 cacti species from Central Argentina. *Journal of Arid Environments* **185**: 104382. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2020.104382>
- Gurvich DE, Zeballos SR, Demaio P. 2014. Diversity and composition of cactus species along an altitudinal gradient in the Sierras del Norte Mountains (Córdoba, Argentina). *South African Journal of Botany* **93**: 142-147. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2014.03.018>
- Hicks D, Mauchamp A. 2000. Population structure and growth patterns of *Opuntia echios* var. *gigantea* along an elevational gradient in the Galápagos Islands. *Biotropica* **32**: 235-243. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00466.x>
- Illoldi-Rangel P, Ciarleglio M, Sheinvar L, Linaje M, Sánchez-Cordero V, Sarkar S. 2012. *Opuntia* in México: Identifying priority areas for conserving biodiversity in a multi-use landscape. *Plos One* **7**: e36650. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036650>
- Kempel A, Chrobock T, Fischer M, Rohr RP, Van Kleunen M. 2013. Determinants of plant establishment success in a multispecies introduction experiment with native and alien species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**: 12727-12732. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1300481110>
- Kiesling R, Ferrari O. 2005. 100 Cactus Argentinos. Buenos Aires: Editorial Albatros. ISBN: 9789502411088.
- Körner C, Paulsen C, Spehn EM. 2011. A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. *Alpine Botany* **121**: 73-78. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00035-011-0094-4>
- le Roux PC, McGeoch MA. 2004. The use of size as an estimator of age in the subantarctic cushion plant, *Azorella selago* (Apiaceae). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **36**: 509-517. DOI: [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2004\)36\[509:TUOSAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2004)36[509:TUOSAA]2.0.CO;2)
- Leishman MR, Wright IJ, Moles AT, Westoby M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner M, ed. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. England, Walingford: CABI Publishing, pp. 31-57. ISBN: 0 85199 4326
- Lönnberg K, Eriksson O. 2013 Rules of seed size game: contests between large-seeded and small-seeded species. *Oikos* **122**: 1080-1084. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.00249.x>
- Lynn JS, Kazenel MR, Kivlin SN, Rudgers JA. 2019. Context-dependent biotic interactions predict plant abundance across altitudinal environmental gradients. *Ecography* **42**: 1600-1612. DOI: <https://doi.org/10.1111/ecog.04421>

- Mangan SA, Schnitzer SA, Herre EA, Mack KM, Valencia MC, Sanchez EI, Bever JD. 2010. Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature* **466**: 752-755. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature09273>
- Marcora P, Hensen I, Renison D, Seltmann P, Wesche K. 2008. The performance of *Polylepis australis* trees along their entire altitudinal range: implications of climate change for their conservation. *Diversity and Distributions* **14**: 630-636. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00455.x>
- Martino PA, Bauk K, Ferrero MC, Gurvich DE, Las Peñas ML. 2018. Ecological significance of determinate primary root growth: inter-and intra-specific differences in two species of *Gymnocalycium* (Cactaceae) along elevation gradients. *Flora* **248**: 70-75. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.09.001>
- Norden N, Daws ML, Antoine C, Gonzalez MA, Garwood NC, Chave J. 2009. The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests. *Functional Ecology* **23**: 203-210. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01477.x>
- Ortega-Baes P, Godínez-Álvarez H. 2006. Global diversity and conservation priorities in the Cactaceae. *Biodiversity and Conservation* **15**: 817-827. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-004-1461-x>
- Pacifici M, Foden WB, Visconti P, Watson JEM, Butchart SHM, Kovacs KM, Scheffers BR, Hole DG, Martin TG, Akçakaya HR, Corlett RT, Huntley B, Bickford D, Carr JA, Hoffmann AA, Midgley GF, Pearce-Kelly P, Pearson RG, Williams SE, Willis SG, Young B, Rondinini C. 2015. Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change* **5**: 215-224. DOI: <https://doi.org/10.1038/nclimate2448>
- Pavón NP, Hernández-Trejo H, Rico-Gray V. 2000. Distribution of plant life forms along an altitudinal gradient in the semi-arid valley of Zapotitlán, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, **11**: 39-42. DOI: <https://doi.org/10.2307/3236773>
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausasv JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, van der Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC. 2013. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**: 167-234. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Perrigo A, Hoorn C, Antonelli A. 2020. Why mountains matter for biodiversity. *Journal of Biogeography* **47**: 315-325. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.13731>
- Polechová J, Storch D. 2008. Ecological niche. England, Oxford: Encyclopedia of ecology, pp. 1088-1092. ISBN: 9780444637680
- Rahbek C, Borregaard MK, Colwell RK, Dalgaard B, Holt BG, Moureta-Holme A, Nogues-Bravo D, Whittaker RJ, Fjeldsa J. 2019. Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? *Science* **365**: 1108-1113. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aax0149>
- Ruedas M, Valverde T, Zavala-Hurtado JA. 2006. Analysis of the factors that affect the distribution and abundance of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) that differ in their degree of rarity. *Acta Oecologica* **29**: 155-164. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2005.09.002>
- Rueden CT, Schindelin J, Hiner MC, DeZonia BE, Walter AE, Arena ET, Eliceiri KW. 2017. "ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data" *BMC Bioinformatics* **18**:529. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12859-017-1934-z>
- Seiwa K, Masaka K, Konno M, Iwamoto S. 2019. Role of seed size and relative abundance in conspecific negative distance-dependent seedling mortality for eight tree species in a temperate forest. *Forest Ecology and Management* **453**: 117537. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117537>
- Siebert SF. 2005. The abundance and distribution of rattan over an elevation gradient in Sulawesi, Indonesia. *Forest Ecology and Management* **210**: 143-158. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.015>
- Sosa-Pivatto M, Funes G, Ferreras AE, Gurvich DE. 2014. Seed mass, germination and seedling traits for some central Argentinian cacti. *Seed Science Research* **24**: 71-77. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960258513000366>
- Steinbauer MJ, Grytnes JA, Jurasinski G, Kulonen A, Lenoir J, Pauli H, Rixen C, Winkler M, Bardy-Durchhalter M, Barni E, Bjorkman AD., Breiner FT, Burg S, Czortek P, Dawes MA, Delimat A, Dullinger S, Erschbamer B, Felde VA, Fernández-Arberas O, Fossheim KF, Gómez-García D, Georges D, Grindrud ET, Haider S, Haugum SV, Henriksen H, Herreros MJ, Jaroszewicz B, Jaroszynska F, Kanka R, Kapfer J, Klanderud K, Kühn I, Lamprecht A, Matteodo M,

Características reproductivas y abundancia en *Gymnocalycium quehlianum*

Morra di Cella U, Normand S, Odland A, Olsen RL, Palacio S, Petey M, Piscová V, Sedlakova B, Steinbauer K, Stöckli V, Svenning JC, Teppa G, Theurillat JP, Vittoz P, Woodin SJ, Zimmermann NE, Wipf S. 2018. Accelerated increase in plant species richness

on mountain summits is linked to warming. *Nature* **556**: 231-234. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0005-6>

Vázquez DP. 2005. Reconsiderando el nicho hutchinsoniano. *Ecología Austral* **15**: 149-158.

Editor de sección: Pedro Luis Valverde

Contribución de los autores: PAM, realizó el trabajo de campo y analizó los datos; MLLP, diseñó el estudio y escribió el artículo; DEG, diseñó el estudio, analizó los datos y escribió el artículo.