



Cactées : la sous-famille des *Opuntioideae* en Amérique du Sud. (1^{ère} partie)

Personne ne l'ignore : la famille des Cactées est composée de 3 sous-familles :

La première, les *Pereskioideae*, est considérée comme le groupe de cactus ayant conservé le plus de caractères primitifs comme des feuilles bien développées, ou un tronc et des branches ligneuses (non succulents) entre autres. Les *Pereskioideae* contiennent les genres *Pereskia* et *Maihuenia*. Ce dernier semble bien différent du premier, mais ses caractères anatomique, palynologique, embryologique et d'autres encore, sont très proches de ceux des *Pereskia* (voir Mauseth, 1999 et Leuenberger, 1976).

La seconde sous-famille, les *Cereoideae*, comporte des plantes qui ont complètement perdu leurs feuilles tout au long d'un processus évolutif de réduction qui peut être interprété comme une adaptation à la rareté de l'eau. Dans cette sous-famille, nous trouvons des Cactées sphériques

comme *Gymnocalycium*, *Lobivia*, *Mammillaria*, etc., des plantes colonnaires, ou à tiges cylindriques côtelées comme *Cleistocactus*, *Cereus*, *Trichocereus* ou *Harrisia*, mais également les Cactées épiphytes comme *Rhipsalis*, *Selenicereus* ou *Hylocereus*, pour n'en mentionner que quelques-uns. Ces deux sous-familles possèdent un pollen similaire doté de 3 ouvertures allongées (photo 1).

La sous-famille que nous allons étudier maintenant, celle des *Opuntioideae*, est la plus singulière en raison de divers caractères étonnants bien que pas toujours faciles à observer.

Ces plantes ont conservé des feuilles, mais généralement elles tombent rapidement. Hormis chez *Quiabentia* et *Pereskopsis*, les feuilles sont cylindriques ou subulées, généralement réduites à quelques millimètres de long (photo 2).

Photo du haut *Opuntia sulphurea*. Ph. R. Kiesling.

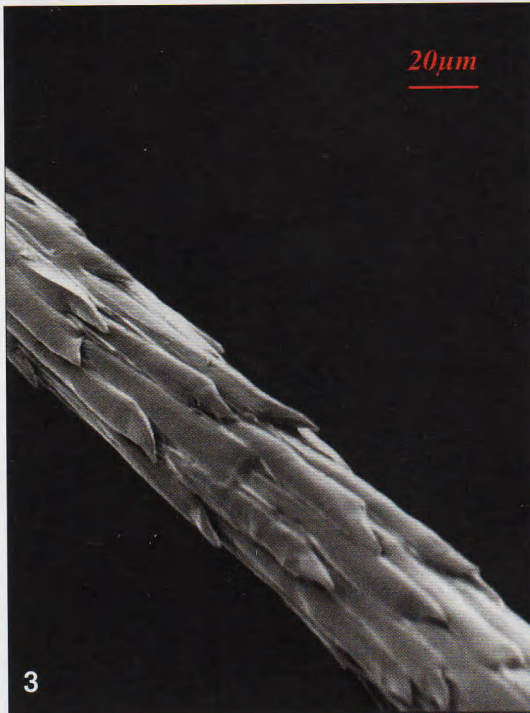
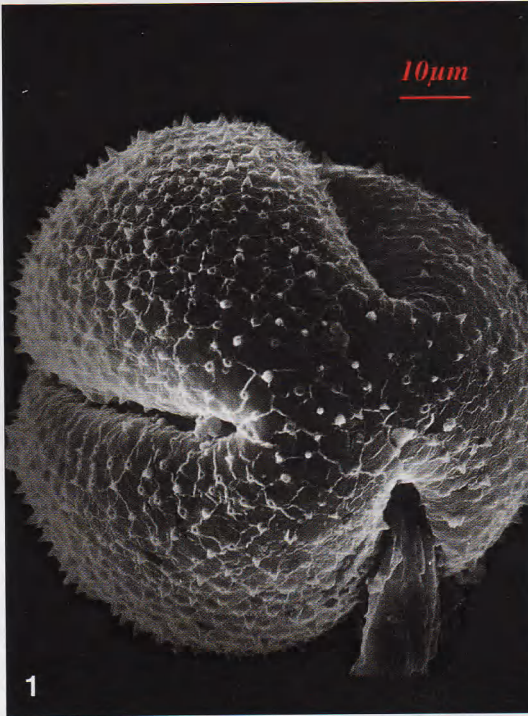


Photo 1 - Pollen de *Trichocereus candidans* avec trois ouvertures. Photo 2 - *Opuntia penicilligera*.
 Photo 3 - Glochides d'*Opuntia* en forme d'amas de petites épines. Photos 4 - La base des glochides est fragile et elles se détachent facilement (*Tephrocactus articulatus*). Ph. R. Kiesling.

De plus, presque toutes les espèces possèdent des glochides, c'est à dire des amas de petites épines réunies en touffes et de constitution particulière : les cellules externes sont séparées du corps des épines des glochides à leur base et celles-ci s'avèrent difficiles à extraire de notre peau en raison de cet appendice qui fonctionne comme l'ardillon d'un hameçon (photo 3). Les épines véritables possèdent aussi ce type de surface, au moins à l'apex. La base des épines des glochides est fragile et elles se détachent facilement (photo 4).

Le troisième caractère spécifique est la forme du grain de pollen. Le pollen des *Opuntioideae* ne possède pas 3 ouvertures allongées, mais de nombreuses, arrondies, réparties tout autour du grain (photo 5). Plus loin, nous signalerons un autre caractère de la surface du pollen : la nature du tectum (le "toit" du grain de pollen) qui diffère chez les *Opuntioideae* à articles plats de celui des autres genres d'*Opuntioideae*.

Une autre spécificité est le tissu qui recouvre la graine, appelé par certains "arile" et "enveloppe funiculaire" par d'autres (photo 6). Il s'agit d'une partie du funicule (le "cordon ombilical" d'une plante) qui s'est développée en enveloppe qui protège les graines des acides digestifs lorsqu'elles sont ingérées par des animaux, régule l'hydratation avant la germination, ou parfois aide à la dispersion, comme chez *Pterocactus* et *Tephrocactus*. Il a été montré que les graines d'*Opuntia* traitées à l'acide (pour simuler le processus se déroulant dans les voies digestives des animaux) avaient une meilleure germination que celles n'ayant pas été traitées. Le même auteur (Potter et al., 1984) a également observé que les graines anciennes donnaient de meilleurs résultats que les plus jeunes.

Ces 4 caractères sont communs à presque tous les genres et espèces d'*Opuntioideae*, avec seulement quelques rares exceptions, secondaires. Cela signifie que toutes ces particularités ont été développées très tôt, dès que ce groupe de plantes s'est séparé des autres cactées primitives. On en conclut que les *Opuntioideae* se sont séparés des autres cactées avant la séparation entre les *Cereoideae* et les *Pereskioideae*. En d'autres termes : les *Cereoideae* et les *Pereskioideae* sont plus proches phylogénétiquement qu'ils ne le sont avec les *Opuntioideae*.

Il y a une autre particularité chez les *Opuntioideae* : les tiges forment des segments (elles sont articulées) avec des séparations (strangulations) nettes entre eux, ce qui ne se rencontre pas de la même façon chez les autres Cactées.

Les fleurs sont plus ou moins similaires dans l'ensemble de la sous-famille ; c'est pour cette raison que certains botanistes veulent considérer *Opuntia* comme un genre immense incluant *Cylindropuntia*, *Nopalea*, *Tacinga*, *Tephrocactus*, *Maihueniopsis*, etc. et seulement quelques autres genres distincts. La prise en compte d'autres caractères (non floraux) permet pourtant de séparer plusieurs genres. Ces caractères sont à rechercher dans la forme de la plante et de ses ramifications, le fruit, le pollen et surtout l'enveloppe des graines.

Les fleurs de cactus sont protégées au niveau de l'ovaire par le réceptacle. Il ne s'agit pas d'une partie de la fleur, mais plutôt d'un rameau modifié, spécialisé dans la protection de celle-ci. Chez les *Opuntioideae*, il est vert et possède des aréoles presque "normales" (photo 7), c'est à dire des aréoles portant des poils, des glochides et parfois des épines. Le réceptacle conserve la capacité des tiges à émettre des



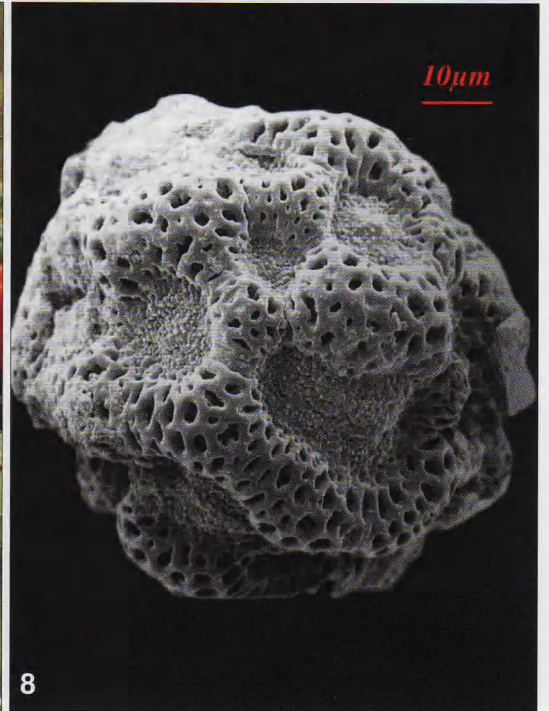
5



6



7



8

Photo 5 - Pollen d'*Opuntioideae* possédant de nombreuses ouvertures réparties tout autour du grain.
 Photo 6 - Tissus qui recouvre la graine ("arile" ou "enveloppe funiculaire"). Photo 7 - *Opuntia palmadora*.
 Photo 8 - Pollen d'*Opuntia*, le tectum est largement réduit et il ne reste qu'un réticule. Ph. R. Kiesling.

racines (et également des tiges ou des fleurs) ; on peut prélever un fruit immature et le mettre en terre pour multiplier la plante ; en réalité, c'est un mode de propagation très courant dans la nature et très souvent les peuplements sont formés de clones propagés par la rupture des segments ou, plus fréquemment encore, par des fruits s'étant enracinés. Ces plantes se propagent également par des graines apomictiques, c'est à dire des graines produites sans fécondation (pas à partir d'un ovule, mais à partir d'une cellule latérale à $2n$ chromosomes) : la nouvelle plante est génétiquement identique à la plante mère, de même que lors de la reproduction par les segments ou les fruits.

On connaît quelques espèces qui produisent fréquemment des fleurs et des fruits sur des fruits précédants, formant ainsi un chapelet ; en réalité, les fleurs se sont développées à partir des aréoles du réceptacle qui n'est pas vraiment une partie de la fleur ou du fruit, mais une (forme spéciale de) tige.

L'aire de dispersion des *Opuntioideae* s'étale du sud du Canada au sud de l'Argentine ; elle est pratiquement similaire à celle du seul genre *Opuntia* que l'on trouve depuis le sud du Canada jusqu'au nord de la Patagonie.

L'espèce-type du genre *Opuntia* est *Opuntia ficus-indica* forma *ficus-indica* (la forme non épineuse), l'*Opuntia* connu à fruits comestibles. A quoi cela sert-il de savoir qu'elle est l'espèce type du genre ? Et bien, chaque fois que nous avons à comparer une plante à un *Opuntia* typique, nous devons la comparer à cette espèce-type.

Les *Opuntia* possèdent un type de pollen que l'on ne retrouve chez aucun autre cactus : le tectum (photo 8) est largement réduit et il ne reste qu'un réticule ; chez tous les autres genres le tectum est continu,

avec de petites perforations. Bien qu'il existe quelques stades intermédiaires, cela fait une grande différence et peut être considéré comme le signe d'une évolution séparée. En fait, la différence est une affaire de proportion : la surface des perforations est supérieure à celle du tectum chez *Opuntia*, alors que c'est l'inverse chez les autres genres.

De plus, les *Opuntia* possèdent des tiges plates (compressées latéralement). Ce peut être un bon moyen pour éviter les excès du soleil à certains endroits, ou de recevoir tout le rayonnement disponible à d'autres. La méthode est simple : disposer ses articles perpendiculairement ou parallèlement à l'Équateur selon ses besoins plus ou moins importants en lumière. On en trouve un bon exemple chez *Opuntia sulphurea* (photo en tête d'article) qui, en terrain découvert, au pied des Andes en Argentine centrale et septentrionale et au sud de la Bolivie, pousse en émettant des segments alignés rampants sur le sol comme les wagons d'un train.

Mais dans les zones de plaine, à l'ombre des arbres ou des buissons, cette espèce pousse en un arbuste de 0,50 m de haut et portant des segments orientés dans toutes les directions afin de recevoir autant de lumière que possible (ces plantes sont dénommées *O. pampeana* ou, mieux encore, *O. sulphurea* var. *pampeana*). *O. sulphurea* présente des fruits jaunes au sud, mais au nord ils sont rouges. Ils sont utilisés comme colorants dans les aliments ou les matériaux.

Quoiqu'il en soit, plusieurs espèces d'*Opuntia* développent des tiges plates jusqu'à cylindriques ou presque cylindriques, comme *Opuntia salmiana*, *O. aurantiaca* (photo 9), *O. colubrina* et *O. schickendantzii* par exemple.



Photo 9 - *Opuntia aurantiaca*. Photo 10 - *Consolea* sp. Photo 11 - *Opuntia schultzei*.
Ph. R. Kiesling.

Pour autant, ces espèces ne sont pas liées aux autres genres comme *Cylindropuntia* ou *Quiabentia*. *Opuntia* s'est séparé très tôt des autres *Opuntioideae* primitifs (à troncs et rameaux cylindriques) et *O. salmiana* mentionné plus haut, et les autres, ont évolué seulement récemment à partir d'*Opuntia*.

Quelques espèces d'*Opuntia* sont très grandes, de véritables arbres, comme *Opuntia quimilo* de la végétation du chaco d'Argentine, Paraguay et Bolivie et dont le style possède une forme curieuse que l'on retrouve chez le genre *Consolea* : le style possède un anneau circulaire lobé dont la fonction apparente est de forcer les pollinisateurs (insectes) à entrer en contact avec les anthères (A. Coccuci, com. pers.). Peut-être cette espèce est-elle plus proche des consoleas des Caraïbes que des oponces sud-américaines. Le genre *Consolea* des îles des Caraïbes, renferme des plantes au tronc non articulé et aux branches asymétriques qui forment de grands arbres (photo 10). Ceci a été bien étudié par Areces Mallea dans plusieurs publications (1996, et sous presse).

Au sein du genre *Opuntia* on trouve deux groupes très désagréables pour le taxonomiste. Pourquoi désagréables ? Parce que bien que possédant des tiges plus ou moins aplaties, le pollen ne correspond pas à celui des *Opuntia* "normaux" ; le pollen est "tecté", c'est à dire que son enveloppe est continue, et puis certains caractères végétatifs montrent des différences avec ceux attendus chez les *Opuntia* : l'un de ces groupes est constitué d'*Opuntia brasiliensis* et *O. schultzii* (Pin, 1998) (photo 11) avec des plantes qui poussent à l'intérieur de la forêt tropicale, à l'ombre, et sont de véritables arbres avec un tronc bien défini (et de section circulaire) et une frondai-

son (de rameaux segmentés aplatés).

Ainsi, le genre *Brasiliopuntia*, créé pour ces espèces, paraît raisonnable bien que les jeunes tiges soient plates comme chez les autres oponces.

L'autre groupe est celui des "Airampos" (série *Airampos* de Backeberg). Ces plantes ont, elles aussi, un pollen tecté ; et les segments sont curieusement obliques, mais aussi presque ovoïdes. Très récemment (juin 2000) Hunt et Illif ont créé le genre *Tunilla* et réalisé les combinaisons correspondantes pour 12 noms sous ce genre très nouveau. Ce groupe est très commun dans les Andes depuis la Bolivie, sur les hauts-plateaux (altiplano), les pentes et au pied des Andes jusqu'à Mendoza, au centre ouest de l'Argentine, de même que dans une zone relativement petite au nord-est du Chili et au sud-est du Pérou. Ces espèces sont très proches entre elles, c'est à dire très difficiles à différencier et je me demande parfois s'il y a là une seule ou environ six espèces.

Des exemples qui précèdent on a pu déduire que les *Opuntioideae* occupent des environnements très différents ; depuis les hautes montagnes jusqu'aux forêts tropicales en incluant presque tous les milieux intermédiaires et les îles des Caraïbes. Nous soulignons l'aire de dispersion énorme, presque tout le continent américain, des *Opuntioideae*.

(A suivre dans le prochain numéro)

Dr Roberto KIESLING

Instituto de Botanica Darwinion

Labarden 200

Casilla Correo 22

ARG-1642 San Isidro

Argentina