



Cactées : la sous-famille des *Opuntioideae* en Amérique du Sud. (2^{ème} partie)

Les autres genres d'*Opuntioideae* possèdent en général des tiges de section arrondie, soit des articles sphériques, ovoïdes ou cylindriques.

Les genres ou espèces qui conservent les caractères les plus primitifs sont ceux formés de plantes de grande taille au tronc ligneux ; il en est ainsi du déjà mentionné *Brasiliopuntia*, des *Austrocylindropuntia* avec comme espèce-type *A. subulata*, des *Quiabentia*, *Pereskioipsis* et aussi *Consolea*.

Austrocylindropuntia subulata est l'espèce-type du genre et présente les caractères les plus primitifs de celui-ci : grandes plantes, tronc ligneux, réceptacle épais. Elle a été confondue plusieurs fois avec *O. exaltata*, mais les observations d'A. Berger au Jardin Botanique de La Mortola, très proche du Jardin Exotique de Monaco, établissent clairement les différences. Feuilles

plus longues, épines plus courtes et forme différente des tubercules chez *A. subulata* par rapport à *O. exaltata*, mais le plus net est sans doute dans la forme du fruit, presque cylindrique (ou conique) chez *A. subulata* et parfaitement sphérique chez *A. exaltata*.

Chez *Austrocylindropuntia* on trouve des espèces très bien adaptées aux environnements froids et lumineux comme *A. floccosa*, *A. lagopus* et ses alliées, qui sont intermédiaires avec les *Maihueniopsis* (*Cumulopuntia*) comme le prouvent les fréquents changements réalisés au profit des uns ou des autres. Ma conception est que *Maihueniopsis* dérive de *Austrocylindropuntia* en tant que groupe adapté aux altitudes élevées ; et tous deux devraient bien être recombinaés en tant que sous-genres d'un seul genre naturel.

Photo du haut (4) - *Puna subterranea*.

Dans ce même genre on trouve de belles petites plantes comme *A. vestita*, *A. verschafeltii* (photo tête d'article) et *A. shaferi* (également appelé *A. weingartiana*) ; toutes trois se trouvent au nord-ouest de l'Argentine et en Bolivie.

Sans doute certains pensent-ils que *Cylindropuntia* est proche d'*Austrocylindropuntia* en raison des similitudes de leurs tiges ; mais je ne partage pas cette opinion. Ces deux genres ont évolué indépendamment dans des zones très éloignées : le Mexique et le sud des USA d'un côté, les Andes sud-américaines de l'autre. *Cylindropuntia* présente un critère d'identification bien net : les épines sont recouvertes par une enveloppe. Il s'agit de l'épiderme de l'épine, distinct du corps de celle-ci. Ces plantes se sont diversifiées en de très nombreuses espèces. L'une d'elle, *C. tunicata* a émigré il y a très longtemps vers le sud et l'on en trouve maintenant des colonies en Équateur, au Pérou, en Bolivie et au nord du Chili, ainsi qu'en deux endroits en Argentine. *Grusonia* est très proche, maintenant accepté comme genre séparé à la suite de recherches récentes (Pinkava, 1999).

Les genres les plus évolués sont ceux qui ont perdu leur tronc ligneux et développé des caractères propres afin de s'adapter à différents environnements.

Un genre très évolué est *Tephrocactus* (photo 1), adapté aux déserts sablonneux (ou semi-déserts) de l'ouest de l'Argentine. Ses aréoles sont transformées en véritables sacs remplis de glochides et de poils avec une ouverture étroite. Les fruits se dessèchent à maturité et s'ouvrent par plusieurs craquelures irrégulières exposant les graines au vent. Comme les graines sont recouvertes d'une enveloppe très légère (arile), le vent les disperse aisément. En outre, lors des rares pluies, les graines flottent à la surface de l'eau. La reproduction

des *Tephrocactus* est essentiellement végétative : les articles se détachent et produisent des racines facilement ; les grandes étendues recouvertes par une espèce de *Tephrocactus* ne concernent probablement qu'un seul pool génétique, un clone ou peut-être deux. Ce genre, dans la conception étroite que j'en ai, comporte seulement 7 espèces, mais Gilmer et Thomas (1998) le réduisent à 5 seulement.

Des populations clonales comme chez *Tephrocactus*, sont également fréquentes chez *Opuntia*, mais pas aussi faciles à observer. Les fruits et les articles se détachent de la plante-mère, donnant de nouvelles plantes. Probablement, il vaudrait mieux dire "des plantes séparées" car, génétiquement, elles sont toutes identiques.

Maihueniopsis (photo 2) est un autre genre que Backeberg avait, dans son système, inclus dans *Tephrocactus*. Et la raison de cette erreur est facile à comprendre : des sujets cultivés en pot, sous serre et avec trop peu de lumière comme c'est le cas dans l'Europe du Nord, se développent de manière très semblable aux *Tephrocactus*. Mais dans la nature les *Maihueniopsis* forment des coussins au sein desquels les tiges sont très rapprochées ; leurs fruits ne sont pas secs, comme chez *Tephrocactus*, mais juteux et ils ne s'ouvrent pas à maturité pour disséminer les graines ; le fruit entier se détache de la plante et roule sur le sol pendant des mois pour, finalement, se déshydrater et se casser, ou alors pourrir à la saison des pluies. J'ai trouvé sur le sol des fruits encore entiers 8 mois après l'époque de leur maturité. Les graines sont également complètement différentes de celles des *Tephrocactus* : la structure de leur enveloppe est très compacte et elles ne peuvent normalement pas être emportées par le vent. Il est tout à fait plausible que les rongeurs prennent les fruits à terre et dispersent les



Photo 1 - *Tephrocactus floccosus*. Ph. Arevalo.

Photo 2 - *Maihueiopsis darwinii* Ph. R. Kiesling.

graines, mais je n'ai jamais pu observer cela.

L'espèce-type de *Maihueniopsis*, *M. glomerata*, et ses alliées ont des graines munies d'un tégument compact mais souple, en forme de lentille. D'autres espèces comme *M. boliviana*, ont des graines avec un tégument très dur, comme un bois extrêmement dur, et en forme de pépin de raisin. Les espèces présentant ce type de graines ont été séparées par Ritter sous *Cumulopuntia* et quelques spécialistes sont d'accord avec cette séparation (Stuppy, inéd. ; Wallace & Dickie, 1996). Les espèces maintenues sous *Maihueniopsis* possèdent aussi des épines plus ou moins aplaties ; alors que chez celles rangées sous *Cumulopuntia* elles sont cylindriques.

Un autre argument pour séparer *Cumulopuntia* est le péricarpe plus épais et l'enveloppe funiculaire qui ne se développe pas en un tissu charnu comme chez *Maihueniopsis*, mais j'ai l'impression que cela n'est pas vérifié pour toutes les espèces.

Mon sentiment est que cette séparation est exagérée car ces deux groupes partagent de très nombreux caractères et biotopes. Nous ne devons pas considérer uniquement les différences, mais aussi les affinités. On les rencontre dans la Patagonie sèche et le long des Andes du Pérou jusqu'à l'Argentine et au Chili.

Une partie de ces espèces mérite d'être mieux étudiée pour connaître leurs relations. Celles des zones basses du Chili et du Pérou ("*Tephrocactus*" *sphaericus*, "*Tephrocactus*" *kuenrichianus*) semblent bien différentes de celles que je connais de l'Argentine et de la Bolivie.

Tacinga est un petit genre du nord du Brésil. Ses tiges sont cylindriques et ses fleurs ont des étamines dépassant des tépales et sont nettement recourbées (photo 3). Ce sont des plantes manifeste-

ment adaptées aux colibris. La conception classique de *Tacinga* inclut seulement une paire d'espèces, mais aujourd'hui quelques spécialistes (Stuppy et Taylor, com. pers.) supposent que certains *Opuntia* à tiges plates du nord du Brésil font partie de *Tacinga*, car leurs fleurs possèdent les mêmes caractères.

Puna est un genre très adapté. Son nom vient des zones où il croît, les hautes terres à la frontière entre l'Argentine et la Bolivie, ou dans les provinces de Mendoza, San Juan et Catamarca. La grande différence entre *Puna* et les autres genres d'*Opuntioideae* réside dans le réceptacle floral aux aréoles très réduites, juste une écaille portant des poils et des soies, comme on en trouve très fréquemment chez les *Cereoideae*. Une autre spécificité est que les épines sont situées de chaque côté de l'aréole en paires latérales, ce qui est unique chez la sous-famille mais se rencontre chez plusieurs *Cereoideae* (comme *Rebutia*). Autre caractère propre : l'enveloppe de la graine, un tissu souple comme duveteux, et les fruits indéhiscent mais secs (souvenez-vous chez *Maihueniopsis* aussi ils sont indéhiscent mais très juteux). Une autre particularité étonnante est l'absence complète de glochides chez deux espèces et chez la troisième elles ne se développent que lorsque la plante est givée.

Parmi les espèces connues depuis longtemps *Puna clavarioides*, possède des tiges aériennes conique-inversées, des tiges souterraines formant un "cou" et de grands tubercules qui pourraient bien être moitié-tige et moitié-racine avec une fonction de réserve. En hiver, le lien entre les tubercules et les tiges aériennes se rompt (comme chutent les feuilles des arbres décidus) et chaque printemps de nouvelles tiges aériennes sont produites. C'est un mode de vie semblable à celui des plantes à bulbes,

appelées géophytes. *P. clavarioides* ne possède pas de glochides.

Puna subterranea (photo 4) est aussi connue depuis un certain temps. Elle possède de petites tiges aériennes cylindriques réunies à la racine succulente sans étranglement ; sur le terrain il s'agit surtout de petites plantes avec peu de tiges et pratiquement pas de glochides, mais en culture elle se développe plus et si on la greffe elle produit des glochides en abondance.

L'espèce découverte le plus récemment, il y a quelques années, est *Puna bonniae* ; elle possède de petits articles sphériques, attachés directement aux racines tubéreuses. En hiver, la saison sèche, la plante se contracte entièrement et disparaît dans le sol. Elle ne pousse pas vraiment à haute altitude, mais plutôt vers 1 500 m ; mais la sécheresse et la luminosité de son habitat le rendent bien semblable aux altiplanos. Cette plante aussi a perdu toute glochide et ses épines sont également disposées en paires latérales.

Le dernier genre à prendre en compte est *Pterocactus*. Il s'agit de plantes également très adaptées aux environnements rudes dans lesquelles elles vivent : la Patagonie froide et ventée ainsi que les étendues sablonneuses de l'Argentine occidentale. Il comprend aujourd'hui moins de 10 espèces. Toutes possèdent des racines tubéreuses, comme les espèces de *Puna*, mais d'importants caractères permettent de différencier les deux genres, notamment les fleurs apicales, c'est à dire que les fleurs apparaissent au sommet des articles (photo 5).

En réalité, j'ai ici un doute fondamental : les articles chez ces plantes sont-ils réellement des tiges ou bien seulement des réceptacles ? Dans cette deuxième hypothèse cela signifierait que les *Pterocactus* ne possèdent pas de tiges véritables mais seulement des réceptacles floraux

assurant la photosynthèse. La graine ailée (photo 6) est un autre caractère distinctif. Le tégument se développe en une aile circulaire qui, dans les habitats très ventés fréquentés par ces plantes, assure la dispersion sur de longues distances. A ma connaissance, c'est le seul cas de dispersion par le vent chez les cactées. Quelques espèces de Patagonie ont une aile non entièrement développée.

L'espèce la plus connue est *Pterocactus tuberosus* (aussi appelée *P. kuntzei*) dont la distribution est très large : plus de 1 000 km entre le nord de la Patagonie et Salta, le long des Andes.

Dans la province de San Juan, on trouve 3 autres espèces : *P. reticulatus*, avec presque pas d'épines et un réticule caractéristique sur les tubercules. Le fruit est différent de celui des autres espèces car, à maturité, un étranglement se forme à la base du fruit et la tige continue à pousser.

P. gonjianii est très semblable au précédent, mais plus épineux ; cette spination n'est pas vraiment la différence majeure mais plutôt le fait que les fruits sont disposés à l'extrémité des articles, comme c'est la norme dans le genre. Les deux espèces ont une aire de répartition plus ou moins commune et j'ai hésité de nombreuses années avant de décrire *P. gonjianii* ; mais la disposition du fruit, pas seulement la différence de spination, m'a convaincu qu'il y avait bien là deux espèces différentes.

La Patagonie abrite plusieurs espèces de *Pterocactus*, toutes mimétiques comme celles que l'on vient de voir, certaines dotées de formes étonnantes ou d'épines remarquables comme *P. australis* (photo 8) aux épines argentées aplaties.

P. araucanus nous surprend toujours avec ses différentes formes de tiges, tantôt très tuberculées, tantôt continues (photo 9). Peut-être s'agit-il de différentes espèces ?



3



5



6

Photo 3 - *Tacinga formalis*. Photo 5 - *Pterocactus kuntzei*.
Photo 6 - Graines de *Pterocactus araucanus*. Ph. R. Kiesling.



Photo 7 - La Quiaca a Abre Pampa.

Photo 8 - *Pterocactus australis*. Photo 9 - *Pterocactus araucanus*. Ph. R. Kiesling.

Nous terminerons avec le plus petit des *Pterocactus* : *P. valentinii* est non seulement de petite taille, mais ses épines sont semblables à celles des tiges immatures des autres espèces. Souvent, en observant cette plante dans les collections, je me demande s'il s'agit vraiment de *P. valentinii* ou d'un sujet juvénile d'une autre espèce. Dans mon article de 1982 j'avais considéré que cette espèce était endémique de la côte de Patagonie, mais ma découverte de celle-ci au nord-ouest de Neuquen m'a fait changer d'opinion et j'admets aujourd'hui que cette espèce possède une distribution disjointe, comme l'indiquait Castellanos (1964).

Après ma conférence lors de Monaco Expo Cactus, le périodique *Cactaceae systematics initiatives* (9 : 2) a publié les résultats d'un vote effectué par une partie du groupe du consensus organisé par D. Hunt, dans ce cas, spécifique aux *Opuntioideae*. Au moins 50 % des 18 votants ont accepté *Opuntia*, *Pereskioipsis*, *Tacinga*, *Pterocactus*, *Quiabentia*, *Tephrocactus*, *Maihue-*

niopsis et *Cylindropuntia*. *Austrocylindropuntia* n'a emporté que 39 % des votes et les suivants encore moins : *Consolea*, *Brasiliopuntia*, *Cumulopuntia*, "Airampoa" (*Tunilla* désormais), *Grusonia*, *Miqueliopuntia*, *Puna* et *Nopalea*. Cela signifie que les 4 seuls genres acceptés ou "provisoirement" acceptés lors du consensus initial (Hunt, 1990) ont été portés à 9 ; selon moi quelques autres méritent également d'être retenus. Un autre pas en avant dans la discussion sur les *Opuntioideae* sera franchi très bientôt lors de la publication du prochain numéro de *Succulent research publications*, le n° 4, qui comprendra plusieurs articles sur cette sous-famille.

Dr Roberto KIESLING

Instituto de Botanica Darwinion
Labarden 200
Casilla Correo 22
ARG-1642 San Isidro
Argentina

BIBLIOGRAPHIE

(Mentionnée ou consultée)

- Areces Mallea A.** 1996. New taxa of *Consolea* from Cuba. *Brittonia* 48 : 224-236.
- Backeberg C.** 1958. *Die Cactaceae* I. Fischer Verlag. Jena.
- Britton N. L. & Rose J. N.** 1919. *The Cactaceae* I. Smithsonian Inst. Washington.
- Castellanos A.** *Pterocactus* 1960-61 (1964). *Revista Fac. Ci. Agraria, Cuyo* : 8(21) : 3-13.
- Guilmer K. & Thomas, H. P.** 1998. Die Gattung *Tephrocactus*. *Schumannia* 2 : 85-128.
- Hunt D. R.** (ed.) 1986. The genera of *Cactaceae* : towards a new consensus. *Bradleya* 4 : 65-78.
- Hunt D. R. & Taylor, N.** 1990. The genera of *Cactaceae* : progress towards consensus. *Bradleya* 8 : 85-107.
- Hunt D. R. & Illif, J.** 2000. *Tunilla*, a new generic name for the "Airampo group". *Cactaceae systematics initiatives* 9 : 8-12.
- Kiesling R.** 1982. The genus *Pterocactus*. *Cact. Succ. Journ. Great Britain* 44 : 51-56.
- Kiesling R.** 1982. *Puna*, un nuevo género de *Opuntioideae*. *Hickenia* 289-292.
- Kiesling R.** 1984 Estudios en cactaceas de Argentinas : *Maihueiniopsis*, *Tephrocactus* y generos afines. *Darwiniana* 25 : 171-215.
- Leuenberger B. E.** 1976. Pollen Morphologie der *Cactaceae*. *Dissertationes Botanicae* 31 : 1-321. Cramer Verlag.
- Mauseth J.** 1999. Anatomical adaptations to xeric conditions in *Maihueunia*. *Journ. plant research* 112 : 307-315.
- Pin A. B.** 1998. Nota sobre dos especies de *Brasiliopuntia* : *B. schulzii* y *B. brasiliensis*. *Rojasiana* 4 : 144-163.
- Pinkava D.** 1999. *Cactaceae*. Part 4. *Journ. Arizona-Nevada acad. sciences*. 32 (1) : 48-52.
- Potter R. L., Petersen, J. L. & Ueckert, D. N.** 1984. Germination responses of *Opuntia* ssp. to temperature, scarification and other seeds treatments. *Weed science* 32 : 106-110.
- Stuppy W.** ined. Anatomical studies in *Opuntioideae* seeds.
- Wallace R. & Dickie S.** 1996. Molecular systematic and phylogeny of the subfamily *Opuntioideae*. *IOS bulletin* 6 : 65.