

Origen, Domesticación y Distribución de *Opuntia ficus-indica*

Roberto Kiesling
Instituto de Botánica Darwinion
C. C. 22 (1642) San Isidro - Argentina
TEL (5411) 4743-4800; FAX (5411) 4747-4748
e-mail: rkiesling@darwin.edu.ar

ABSTRACT

Based on historic reports, cytological evidence, bibliographic references, and taxonomic evidence from herbarium specimens and in the field, this paper concludes that the common prickly-pear plant, *Opuntia*, a horticultural plant whose domestication began 9000 years ago by the ancient Mexicans, has been divided erroneously into various species. During domestication from the wild species (2X), *O. ficus-indica* species acquired a higher ploidy (6X and 8X) level through natural hybridization. The present wild plants of Mexico have been described as *O. streptacantha* and *O. megacantha*. After the discovery of America, *O. ficus-indica* was introduced into Spain and, later, throughout the Mediterranean basin by sailors who used it as a vegetable to prevent scurvy. In the new locations, new spined and spineless specimens developed from seedlings that exhibited relic traits of the old-world parents. In the new countries, botanists described the "new" specimens as new species. This evidence suggests that the spined and nonspined specimens are only forms of *O. ficus-indica*, and thus, for nomenclatural reasons, the name *O. ficus-indica* f. *amyclaea* (Tenore) Schelle must be used for the spined plants.

INTRODUCCION

Opuntia ficus-indica es, entre las cactáceas, la de mayor importancia agronómica, tanto por sus sabrosos frutos como por sus tallos que sirven de forraje o pueden ser consumidos como verdura. El mejoramiento genético que ha sufrido se remonta a la época prehispánica; los cronistas de indias ya relatan sobre estas plantas -y sus frutos-, que fueron llevadas a España posiblemente en el primer o segundo viaje de Colón a América, aunque el primer registro cierto es para México, en 1515 (según la crónica de Fernández de Oviedo de 1535, reproducida en López Piñero, 1992).

En su forma sin espinas, esta especie es una forma hortícola, no se encuentra silvestre. De acuerdo a Bravo (1991) su domesticación comenzó hace unos 8000 años. Callen (1965) ofrece un dato similar basado en el estudio de coprolitos humanos, fechados en unos 9.000 años, que contienen restos de la epidermis de esta especie.

La forma silvestre (con espinas) de la que se obtuvo la forma hortícola (sin espinas, *O. ficus-indica* en sentido restringido, u *O. ficus-indica* f. *ficus-indica*), fue descrita como *Opuntia megacantha* Salm-Dick, como se demuestra más adelante. Muchos otros nombres específicos de las series *Streptacanthae* y *Ficus-indicae* (Britton & Rose, 1919) corresponden a variaciones morfológicas menores de *Opuntia megacantha*. También los estudios cromosómicos muestran su identidad, como ha sido demostrado, por lo menos parcialmente, por Griffiths, Walkington y Benson, en varias publicaciones. Igualmente, Benson (1982) considera *O. megacantha* como sinónimo de *O. ficus-indica*, mencionándola como la "forma con espinas", pero sin distinguirla a nivel de *variedad* ni de *forma*. Varios otros autores siguen este criterio (Brutsch & Zimmermann, 1993, Gibson & Nobel, 1986).

Uno de los pocos autores que considera bajo *O. ficus-indica* solo a la forma inerme, es Bravo (1978), utilizando criterios exclusivamente morfológicos y no biológicos. Sin embargo en más de una oportunidad se contradice (1978: 282; 322). En la misma publicación para *O. ficus-indica* diferencia seis "variedades hortícolas", basándose principalmente en características de los frutos. También Scheinvar (1995) distingue como especies separadas a *O. ficus-indica*, *O. streptacantha* y

O. amyclaea; sin embargo (com. pers.), también considera que *O. ficus-indica* es una forma hortícola originada de *O. streptacantha* y que distinguirlas a nivel específico es conveniente por razones prácticas.

Regresiones

La demostración más evidente que *O. megacantha* es una forma de *O. ficus-indica* la constituye el hecho que esporádicamente algunas ramas de la forma sin espinas comienzan a desarrollarlas, en especial bajo estrés (Griffiths, 1914, Le Houérou, 1996). Por otro lado, al cultivar semillas de la forma inermes, se obtienen plantas con espinas, muy variables en sus caracteres (Ochoa, com. pers., Chessa, com. pers.)

ADN

Muy recientemente, Wang et al. (1999, this volume) realizó estudios de ADN en las formas espinosas e inermes, llegando a la conclusión que la diferencia entre ambas reside en uno o pocos genes. Además, en varias especies, por ejemplo *Prosopis alba* y *P. chilensis*, la misma especie tiene progenie con y sin espinas.

DISTRIBUCION Y NATURALIZACION EN OTRAS AREAS

Luego de su introducción en España, ca. 1500, esta especie, como así también otras del mismo género, se divulgó toda la cuenca del Mediterráneo, donde se encuentra naturalizada. Incluso para Italia se describió, en 1826, entre otras, *O. amyclaea* Tenore, que corresponde a la forma espinosa de la especie que estamos tratando. *O. amyclaea* fue considerada como forma de *O. ficus-indica* por Schelle (1907) por lo que, en ese nivel taxonómico, tiene prioridad el nombre *O. ficus-indica* f. *amyclaea* (Ten.) Schelle. Ya Berger (1912) opina que la *O. ficus-indica* var. *amyclaea*, divulgada en Italia, debe ser la forma original de la especie; en otras palabras, que *O. amyclaea* es simplemente una forma regresiva de *O. ficus-indica*.

En el siglo XVIII los navegantes la distribuyeron en gran parte del mundo, ya que la consumían en ensalada por sus propiedades antiescorbúticas (Diguét, 1928). En Bolivia fue introducida por los conquistadores españoles (Hoffmann, 1995). En la actualidad en Sudáfrica y en Australia se considera como maleza a la forma espinosa, ya que invade terrenos dedicados a ganadería (Brutsch & Zimmermann, 1993; Barbera e Inglese: 11).

En los diferentes países tropicales donde se la cultiva o donde se naturalizó, *O. ficus-indica* ha sufrido variaciones genéticas y fenotípicas a las que los horticultores distinguen y dan nombres, aunque en muchas oportunidades, de nivel específico o varietal, mientras que deberían (según Trehane, 1995), nombrarse como *cultivares* de las dos formas: la f. *ficus-indica* y la f. *amyclaea*.

En general la introducción de la forma inermes (f. *ficus-indica*) está registrada para los distintos países. En cambio llama la atención que no se dispone de datos o incluso se dice expresamente que no se conocen detalles sobre la introducción de la forma espinosa.

En los Estados Unidos de Norteamérica, David Griffiths realizó mejoramiento genético de esta especie, resultando numerosos cultivares (aunque descriptos en muchos casos como especies). Griffiths realizó varias publicaciones entre los años 1905 y 1915.

Nombres Comunes

Algunos nombres comunes son muy ilustrativos acerca de su origen y distribución.

El nombre **tuna** es de origen caribeño (Bravo, 1991: 505), tomado por los primeros españoles que conocieron estas plantas. Más exactamente es un vocablo Taíno (Moringo, 1966). Con éste término se designa mayormente a los frutos, aunque también se utiliza para la parte vegetativa de las especies de *Opuntia*. Lo extendido de este nombre sugiere que fue el primero conocido por los españoles, aún antes que los nombres mexicanos.

Nopal es un término mexicano derivado del Náhuatl "Nopalli" (Bravo, 1991: 558; Moringo: 424), con el que se designa a varias especies.

El primer nombre español es **Higo de las Indias**, que alude a su origen, las "Nuevas Indias" y de allí su primer nombre científico: *Cactus ficus-indica* L. El nombre ficus-indica había sido usado en "frases diagnosticas" ya mucho antes de Linné, para designar varias especies.

Otro nombre, ampliamente distribuido, es "**Tuna de Castilla**"; (o Nopal de Castilla) que personalmente interpreto como que Castilla fue el primer centro europeo de diseminación de esta planta (Andalucía, según Le Houérou, 1996).

Al retirarse de España, los moros llevaron esta especie al norte de Africa, llamándola "**Higo de los cristianos**". Actualmente en Marruecos es sumamente frecuente la forma espinosa y escasa la forma inerme; su nombre es "**Tapia**", ilustrativo de su utilidad como cerco (Anibal Prina, com. pers.). Su amplia difusión en la cuenca del Mediterráneo puede apreciarse por el termino "**Sabra**", que en Israel designa tanto al poblador nativo como a esta especie, como también por la ilustración de esta especie en sellos postales de varios países que rodean el mar Mediterráneo.

La forma cultivada fue llevada en 1769 a California por misioneros Franciscanos, provenientes de México, llamándosela hasta hoy "**mission cactus**" (Benson & Walkington, 1965).

En el nor-este del Brasil su mayor utilidad es como forraje, suministrado durante todo el año, lo que se expresa claramente por su nombre local "**palma forrageira**". Su introducción en ese país no esta registrada con exactitud (Domingues, 1963). Su cultivo es muy importante en esa zona, como se pudo verificar recientemente en el oeste del Estado de Pernambuco.

Cromosomas

En la familia de las Cactáceas, el número básico es $x=11$ y el número de cromosomas somáticos es mayormente 22. Para las *Opuntioideae*, de acuerdo a Pinkava (1985) el 63,3 % de los taxa son poliploides; sin embargo, de una observación más detallada de los recuentos se observa que solo en el grupo de especies de *Opuntia* de las series *Streptacantha* y *Ficus-indicae*, existen octoploides. Específicamente para *O. ficus-indica*, numerosos recuentos cromosómicos muestran que tanto la forma inerme como la espinosa tienen $2n=88$, o sea que en ambas son octaploides. Se publicaron también dos recuentos de diploides ($2n=22$) para esta especie (Spencer, 1955, para Puerto Rico y Weedon & Powell, 1978 para USA), aunque posiblemente se trate de errores de identificación. McLeod (1975) destaca la presencia de ejemplares híbridos, con $2n=77$, entre *O. ficus indica* "megacantha" (octaploide, $2n=88$) y *O. phaeacantha* Engelm. var. *major* Engelm. (hexaploide: $2n=66$). Carpio (1952) también menciona $n=44$ para *O. ficus-indica* y sugiere que las anomalías en la meiosis y la presencia de tri y tetraivalentes indican un aloploiploide originado de dos especies con $2n=44$, o un autoaloploiploide.

Otros recuentos son:

Pinkava et al. (1973) *O. ficus-indica* y *O. megacantha*?? : $n=44$.

Pinkava et al. (1982) *O. streptacantha* $n=44$.

Sosa y Acosta (1966) *O. amyclaea* y *O. megacantha* 2n=88.

Stockwell (1935) *O. polyacantha* 2n= 44, 44, 44, 66.

También Mazzola & al. (1988) y Sajeve & al. (1988), (trabajos no vistos, citados por Barbera e Inglese, 1993), observaron para *O. ficus-indica*, cultivada en Italia, 2n=88.

En la publicación de Pinkava & al. (1992), no se estudia *O. ficus-indica* ni especies afines, sino otras, mayormente de baja ploidía. Sin embargo este trabajo es muy interesante respecto a esta especie, ya que en una clave y en las "conclusiones" se resume parte de lo investigado en muchos años por este grupo de citólogos: se diferencia a *O. ficus-indica* de las otras especies de California por el porte arbóreo, la presencia de numerosos tubérculos muy notables en el receptáculo, sobre los que se disponen las areolas, y por ser octoploide.

Izoensimas

Investigaciones recientes (Chessa, no publicado) muestran, por el análisis de cinco sistemas isoenzimáticos, que en una misma localidad, ejemplares con espinas y sin espinas son indistinguibles. En cambio, pueden observarse diferencias isoenzimáticas entre las plantas con frutos amarillos y las de frutos rojos. De acuerdo a esto, quizás debería considerarse que el color del fruto tiene mayor importancia para diferenciar formas o cultivares que la presencia o ausencia de espinas. Sin embargo considero que estas investigaciones son preliminares y que además, por razones prácticas, es mejor diferenciar las formas por la presencia o ausencia de espinas. Por otro lado, la existencia (aunque poco frecuente) de frutos de color intermedio e incluso de quimeras (frutos con parte de un color y parte de otro) dificultan una clasificación basada en este carácter.

Parasitos

Las cochinillas del género *Dactylopius* parasitan numerosas especies de Cactáceas, entre ellas del género *Opuntia*. En ese parasitismo muestran una gran especificidad. *D. coccus*, del que se extrae comercialmente la grana, tiene una absoluta preferencia por *O. ficus-indica* y por las especies que aquí consideramos sinónimos (*O. megacantha*, *O. streptacantha*, *O. cordobensis*). En la Argentina y muy posiblemente en toda Suramérica, esta cochinilla no se encuentra en la naturaleza o solo como consecuencia de su importación intencional y crianza.

Por esto es de interés tener datos arqueológicos e históricos sobre este colorante, como referencia indirecta a la presencia o ausencia de *O. ficus-indica*.

En el Perú la grana, se utilizó desde épocas pre-hispánicas (Marín, 1991), pero nos queda la duda si se trataba de la misma especie de cochinilla y de la misma cactácea. Sin embargo Fester (1941) y Fester y Lexow (1943) mencionan que el análisis espectroscópico de colorantes de tejidos prehispánicos peruanos (Paracas) y otros del N de la Argentina, demuestran —aunque en forma no concluyente— que el colorante rojo no corresponde a *Dactylopius coccus*, de México y Centroamérica, sino a otra u otras especies de *Dactylopius*.

El padre José de Acosta (1590) relata acerca de "tunales domésticos" para el Alto y Bajo Perú, siendo sus comentarios sobre los frutos coincidentes con lo que conocemos ahora sobre *O. ficus-indica*, lo que abona la sospecha de que en esa época ya se cultivaba en estas latitudes.

Para la Argentina Lafone-Quevedo (1927) al mencionar el Quiskaloro, (*Opuntia anacantha* u otras especies de bajo porte) menciona que la grana se extraía de estas especies silvestres. De acuerdo a las entomólogas L. Claps y L. de Haro, de Tucumán, Argentina (com. pers.) en el país no existe el *Dactylopius coccus*. En cambio si existen otras cinco especies del mismo género, que parasitan diferentes especies de *Opuntia*, las cuales también producen colorante rojo. De acuerdo a esto

posible que la grana extraída antiguamente en este territorio se extrajera de otras especies de *Dactylopius*.

De acuerdo a investigaciones que se están llevando a cabo en el Departamento de Entomología de la Universidad de Tucumán, Argentina, sobre la familia Dactylopiidae, las cochinillas nativas que viven sobre diversas especies de cactáceas no atacan a la *O. ficus-indica* ni a "*O. cordobensis*", lo que constituye un fuerte indicio a favor de su coespecificidad (L. Claps y L. de Haro, com pers.).

De lo anterior puede inferirse que la cochinilla de la grana y la *O. ficus-indica* no se divulgaron por Sudamérica andina antes de la llegada de los conquistadores españoles, pero que sí había "tunales domésticos" antes del 1600 en Perú.

CONCLUSIONES

Al considerar estos y otros antecedentes desde un punto de vista biológico y además observar las poblaciones y distribución en la Argentina, Bolivia y Perú, se concluye que:

- 1) La *O. ficus-indica* f. *ficus-indica* es el resultado de la selección realizada desde hace 8-9000 años en el actual México y que continúa hasta hoy. Posiblemente, a partir del diploide silvestre, se originó un (alo-) tetraploide más vigoroso, con mejores características para las tribus recolectoras, al que protegieron o cultivaron. Este proceso y las retrocruzas con las plantas silvestres habrían producido grandes anomalías genéticas, resultando un aumento de la ploidia en las plantas cultivadas y silvestres, hasta llegar a octoploides ($2n=88$), con plantas aún más vigorosas, de las que se seleccionaron las de frutos mayores y de mejor sabor. A la llegada de los españoles, este proceso ya se habría realizado.
- 2) La variedad cultivada (sin espinas) de esta especie fue introducida en España, posiblemente pocos años después del descubrimiento de América (ca. 1500). En un principio se cultivó como curiosidad, en los jardines de la nobleza. Más adelante se divulgó en las zonas cálidas de España, Italia, etc. De allí se llevó a otros países del Mediterráneo y posteriormente a Sudamérica, Sudáfrica, Australia, India, etc. Básicamente su propagación se debió a los navegantes, que lo llevaban como verdura fresca por su contenido en vitamina C.
- 3) Se produjo una naturalización en los distintos países donde el clima le permitió crecer libremente; producto de frutos no aprovechados, o quizás de semillas distribuidas por vía endozooica, ya sea por seres humanos, pájaros u otros animales. Este proceso debió repetirse en numerosas oportunidades y produjo muchos nuevos centros de diversificación infraespecífica.

Las plantas así nacidas tienen varios caracteres que las diferencian de las cultivadas, el más notable la presencia de espinas y, por la diferente segregación de caracteres, tienen fenotipos y características fisiológicas algo diferentes entre sí.

Muy seguramente esto fue así también en toda América. Por ejemplo en California, como lo sugiere la lectura del trabajo de Benson & Walkington (1965), o el de McLeod (1975): la fácil hibridación entre la f. *ficus-indica* y especies nativas podría interpretarse simplemente como una hibridación entre la forma cultivada y extremos de la especie silvestre. En México seguramente sucede lo mismo.

Resumiendo, se considera que esta especie, o grupo de especies, es el resultado de una prolongada selección, con cruza y retrocruza que produjeron este alto y homogéneo nivel de ploidía, único en el género.

Consecuencias Sistemáticas y Nomenclaturales

Cada uno de los párrafos anteriores demuestra o sugiere que la presencia o ausencia de espinas no es de por sí un carácter que permita diferenciar a *O. ficus-indica* de otras especies.

La historia de su difusión fuera de México sugiere que se propagaron intencionalmente las plantas inermes; mientras que las espinosas son formas recesivas generadas por semillas diseminadas accidentalmente. Los nombres comunes actuales también indican los diferentes caminos por los que esta especie se propagó en el mundo. La ausencia del colorante producido por el *Dactilopus coccus* indica la ausencia de *O. ficus-indica* en la Sudamérica prehispánica.

El análisis de los numerosos recuentos cromosómicos muestran que las especies consideradas corresponden a un grupo muy homogéneo con $2n=8x=88$. El del ADN evidencia una identidad casi absoluta entre los genes de la *O. ficus-indica* inermes y las que presentan espinas; lo mismo que el estudio de las isoenzimas.

Todo esto refuerza la evidencia que dan las regresiones producidas por estrés en algunas plantas o las que se obtienen experimentalmente por semillas.

La consecuencia biológica es que las diferentes entidades consideradas y denominadas bajo varios nombres específicos corresponden a una sola especie biológica. La consecuencia nomenclatural es que las denominadas "especies" que comprenden las plantas inermes y espinosas deben considerarse solo como formas; el nivel más bajo de las categorías taxonómicas.

Nomenclatura

El nombre *O. ficus-indica* tiene prioridad sobre otros atribuibles a esta especie. El ejemplar elegido como Lectotipo (Leuenberger, 1991) corresponde a una planta sin espinas —o muy pequeñas— por lo que corresponde designarla como f. *ficus-indica*. Si a la luz de los datos referidos anteriormente, se considera que las plantas que presentan espinas son solo fenotípicamente diferentes de las inermes, desde un punto de vista biológico, a los ejemplares con espinas puede corresponderles la categoría de *variedad* o la de *forma*.

Observación:

Existen otras especies cultivadas de *Opuntia*, como *O. robusta* Wendl., mayormente como forrajera, aunque también son muy apetecidos sus frutos, globosos y rojos; *Nopalea cochinilifera* (L.) Salm-Dick, como verdura y como forrajera, y unas pocas especies más. En México y otros países de América varias otras especies de *Opuntia* y cactáceas de otros géneros son consumidos por personas y animales.

RESUMEN NOMENCLATORIAL

Opuntia ficus-indica (L.) Miller, *Gard. Dict.* ed. 8, Nr. 2; 1768.-

Basónimo: *Cactus ficus-indica* L., *Sp. pl.*: 468. 1753.-

f. ***ficus-indica***

Opuntia tuna-blanca Speg. *An. Soc. Cient. Arg.* 99 107. 1925

Opuntia ficus-indica var. *gymnocarpa* (F. A. C. Weber) Speg., *An. Mus. Nac. Bs. As.* 3 (4): 512. 1905.

Opuntia ficus-indica var. *decumana* (Haw.) Speg., *l.c.* 3 (4): 512. 1905.

Es posible distinguir fácilmente *O. ficus-indica* de las otras especies sudamericanas ya que el receptáculo floral y los frutos presentan numerosas areolas (38 o más, raro menos en algunos cultivares), dispuestas sobre tubérculos notables. Las especies nativas de Sudamérica, en cambio, presentan pocas areolas en las flores y frutos, y no dispuestas sobre tubérculos.

Existen numerosas descripciones completas de esta tan conocida especie (cfr. Bravo, 1978; Britton y Rose, 1919; Benson, 1982, etc.). Por lo que aquí solo se destacan los caracteres más notables:

Plantas arbustivas o arbóreas, hasta de 5 m alt. Tronco leñoso bien definido. Artejos oblongos a espatulados, de 30-50 cm long., 20-30 cm lat. y ca. 2 cm espesor, de color verde opaco, algo grisáceo por la capa de cera que los cubren, con areolas muy separadas: 2-5 cm. Espinas generalmente ausentes o hasta 2 por areola, cortas: solo 0,5-1 cm, débiles, blancuzcas. Flores de 6-8 cm long. x 7-10 cm diám., amarillas, pocas veces anaranjadas. Frutos ca. 6 (-8) cm long. y 3 (-4) cm diám., con numerosas areolas, tuberculados, ovales, amarillentos, rojizos o anaranjados.

El peso de los frutos varía en las variedades hortícolas entre menos de 100 hasta casi 250 gr.

Opuntia ficus-indica* f. *amyclaea (Ten.) Schelle, *Handb. Kakteenkultur*: 51. 1907.

Opuntia amyclaea Ten., *Ad Florae neopolitanae prodromum appendix quinta*: 15. 1826.

Opuntia ficus-indica var. *amyclaea* (Tenore) Berger, *Hortus Mortolensis*: 411. 1912.

O. megacantha Salm-Dick, *Dick. Bot. Gart.*: 363. 1834.

O. cordobensis Speg., *An. Mus. Nac. Bs. As.* 3 (4): 513. 1905.

O. strepthacanta ¿¿¿??

Plantas hasta 5 m alt., muy ramificadas. Artejos ovales, grandes: ca. 30 cm long., 20 cm lat. y 2 cm espesor, con numerosas areolas, separadas ca. 2 cm, con tomento castaño oscuro, de ca. 4 mm diám., sobresalientes. Espinas pocas en artejos jóvenes, luego ca. 10, hasta de 2,5 cm long., irregulares, flexibles, blancas, la mayoría reflexas. Flores grandes, amarillas. Frutos obcónicos, desde globosos, pequeños: ca. 3,5 cm long. y 3 cm diám., hasta bastante grandes, alargados, en forma de barril: 5 (-7) cm long. y 3 (-5) cm diám., con numerosas (ca. 30-40) areolas prominentes, sin espinas o pocas y pequeñas.

Se la encuentra frecuentemente en Salta, La Rioja, Catamarca y Córdoba, pero también en otras provincias del país. Muchas veces se la observa cultivadas por sus frutos, como ya mencionó Cárdenas para Bolivia (1968: 244-226) o también asilvestrada, pero, de acuerdo a lo observado, siempre cerca de caminos o poblaciones. En el Perú se cultiva profusamente -más que la f. *ficus-indica*- ya que por poseer espinas no es comida por los animales domésticos. Se la utiliza con doble propósito: para la cría de la cochinilla de la grana y por sus frutos.

BIBLIOGRAFIA

- Acosta, J. de, 1590, t.1: 385, citado en Di Lullo, O. 1944. El Folklore de Santiago del Estero. Publicación Oficial. S. del Estero.
- Barbera, G. & Inglese, P., 1993. *La coltura del ficodindia*. Edagricola. Bologna.
- Benson, L. 1982. *The cacti of the United States and Canada*. 1-1044 p. Stanford Univ. Press. California.
- Benson L. & Walkington, D.L. 1965. The southern California prickly Pears - invasion, adulteration and trial by fire. *An Missouri Bot. Gard.* 52: 262-273.
- Berger, A: 1912. *Hortus Mortolensis*. West Newman & Co. , Hatton Garden. London. 1-460.
- Bravo H., H. 1978. *Las cactáceas de México*. Vol 1: 1-743. Univ. Nac. Autónoma de México. ----- 1991. Id. Vol 3: 1-643.
- Britton & Rose, *The Cactaceae* 1. 1919. Smitsonian Inst. Washington. 1-236.
- Brutsch , XX & Zimmermann, H, 1993 COMPLETAR
- Callen, E. O. 1965. Food habits of Some Pre-Columbian Mexican Indians. *Economic Botany* 19:335-343.
- Cárdenas, M.H. 1947. Los bosques de cactáceas del centro de Bolivia. *Folia Universitaria* (Imprenta Universitaria, Cochabamba) 1 (1):119-126.
- 1952. Un viaje botánico de Santa Cruz a Cochabamba. *Rev. Agric. (Cochabamba)* 10 (7):3-14. 1952.
- 1953. Un viaje botánico por el distrito petrolero de Bolivia. *Rev. Agric. (Cochabamba)* 11 (8):3-14.
- 1968. Un viaje por los Bañados de Izozog. *Rev. Agric. (Cochabamba)* 25 (11):5-11.
- 1969. Manual de Plantas económicas de Bolivia. Imprenta Ichtus. La Paz.
- Carpio, M. D. A. 1952. Nota sobre la cariología de dos especies de *Opuntia*. *Genética Iberica* 4:47-62.
- Castellanos, A. & Lelong, H. V. 1934. Cactáceas cultivadas que deben excluirse del catálogo de la flora argentina. *Rev. Argent. Agron.*, Buenos Aires 1:213-222.
- & ----- 1940. The Cactus Family in the Museum of Natural Science of Buenos Aires. *Cactus Succ.* 12 (3):49-51.
- Chessa, I. (no publicado) Role of Isoenzymes as molecular markers in *Opuntia* genotypes identification.
- Diguet, L. 1928. Les Cactacées utiles du Mexique: 1-551. *Archives d'Historie Naturelle*. Soc. Nat. D'Acclimatation de France. París.
- Fernández de Oviedo. 1535. Historia general. Libro X (no visto, reproducido en López Piñero, J.M. et al., 1992. Medicinas, drogas y alimentos vegetales del Nuevo Mundo. Ito. Estudios Documentales e Historicos sobre la Ciencia. Univ de Valencia. España.
- Fester, G. A. 1941. Colorantes de insectos. *Anales Soc. Cient. Argentina* 131:100-103.
- & Lexow, S. 1943. Colorantes de insectos (2ª comunicación) *Anales Soc. Cient. Argentina* 135:89-96.
- Gibson A. C. & Nobel P. S. 1986. *The Cactus Primer*. Pp 286. Harvard Univ. Press.
- Griffiths, D. 1914. Reversion in Prickly Pears. *Journal of Heredity* 5:222-225.
- Hoffmann, W. 1995. Ethnobotany. En: Agroecology, cultivation and uses of Cactus-pear. FAO, *Plant Production and Protection Paper*. 12-19.
- Kiesling, R. 1999. Nuevos sinónimos en *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae). *Hickenia* 2 (66):309-314.
- Lafone Quevedo, S.A. Tesoro de Catamarqueñismos. Ed. Coni. Buenos Aires.
- Le Houérou, H.N. 1996. The role of cacti (*Opuntia* sps.) in erosion control, land reclamation, rehabilitation and agricultural development in the mediterranean basin. *Journal of Arid Enviroments* 33:135-159.
- Marín, R. 1991. *Dactiliopus coccus* (Costa), cochinilla de la tuna sobre *Opuntia ficus-indica*. *Quepo* 5:37-43.
- Moringo, M. A. 1966. *Diccionario de Americanismos*. 1-738. Mochnik Ed. Buenos Aires.
- McLeod, M.G. 1975. A new hibrid fleshy-fruited prickly-pear in California. *Madroño* 23 (2):96-98.
- Nobel, P. S. 1988. *Environmental biology of Agaves and cacti*. Pp. 273. Cambridge Univ. Press.
- Pinkava, D. J., McLeod, M. G., Mc.Gill, L.A. & Brown, R. C. 1973. Chromosome numbers in some cacti of Western North America II. *Brittonia* 25:2-9.
- Pinkava D. J. & Parfitt, B.D. 1982. Chromosome numbers in some cacti of North America IV. *Bull. Torrey Bot. Club* 109:121-128.

- Pinkava D. J. Backer, M.A., Parfitt, B.D., Mohlenbrock M.W. & Worthington. 1985. Chromosome numbers in some cacti of North America V. *Systematic Botany* 10 (4):471-483.
- Pinkava, D. J., Parfitt, B.D, Backer, M. A. & Worthington, R. D. 1992. Chromosome numbers in some cacti of North America VI, with nomenclatural changes. *Madroño* 39:98-113.
- Scheinvar, L. 1995. Taxonomy of utilized *Opuntias*. En Agro-ecology, cultivation and uses of cactus pear: 20-27. FAO *Plant Production and Protection Paper* 132.
- Schelle, E. 1907. *Kakteen*: 1-368 + 197 ilustr. A. Fischer Vlg. Tübingen.
- Sosa R. & Acosta A. 1966. Poliploidia en *Opuntia* sps. *Agrociencia* (Chapingo) 1:100-106.
- Spencer, J. L. 1955. A cytological study of the Cactaceae of Puerto Rico. *Botanical Gazette* 117:33-37.
- Stockwell, P. 1935. Chromosome numbers of some of the Cactaceae. *Botanical Gazette* 96: 565-570.
- Trehane, P. (ed.) 1995. International Code of Nomenclature for Cultivated Plants. XVI + 175 pp. Regnum Vegetabile 133.
- Weedin, J. F. & Powell, A.M. 1978. Chromosome numbers in Chihuahuan desert Cactaceae. Trans. Pecos Texas. *Amer. Journ. Bot.* 65:531-537.
- Walkington, D. L. 1968. The taxonomic history of Southern California Prickly Pears. *Cactus Succ.* 40:186-192.