

Clasificación Infraespecífica y Distribución Geográfica de *Opuntia elata* (Opuntioideae-Cactaceae)

Infraspecific classification and geographical distribution of *Opuntia elata* (Opuntioideae-Cactaceae)

Luis J. Oakley*^{1,2,3}  & Virginia Y. Mogni¹ 

1. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario (UNR), Campo Experimental Villarino, (C.C. N° 14, 2123) Zavalla, Santa Fe, Argentina. vymogni@gmail.com

2. Instituto de Investigaciones en Ciencias Agrarias de Rosario (IICAR), Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario (UNR) y Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Campo Experimental Villarino, (C.C. N° 14, 2123) Zavalla, Santa Fe, Argentina. loakley@unr.edu.ar

3. Herbario FCQ, Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Nacional de Asunción, Campus Universitario, Ruta Mariscal Estigarribia Km. 11.5, (CP 111421) San Lorenzo, Dpto. Central, Paraguay.

Resumen

En el marco de los estudios de la Familia Cactaceae para el Cono Sur Sudamericano, uno de los grupos más controvertidos en cuanto a la interpretación de sus entidades y que más problemas de identificación ha generado es *Opuntia* ser. *Armatae* K. Schum. El objetivo del trabajo es aportar nueva información sobre una de las especies de dicho grupo: *Opuntia elata* Link & Otto ex Salm-Dyck. Como resultado se discute la afinidad de este taxón con otras especies de la Serie *Armatae*, y se describe una nueva variedad: *O. elata* var. *pyrrhantha*. Además, se provee una detallada descripción morfológica de la especie y sus variedades e imágenes de los principales caracteres taxonómicos, y un mapa de su distribución geográfica.

Palabras claves: Complejo Elata; Cono Sur Sudamericano; Taxonomía de Opuntioideae.

Abstract

In the studies of the Cactaceae Family in the Southern Cone of South America, one of the most controversial groups is *Opuntia* ser. *Armatae* K. Schum., mainly regarding the interpretation and identification of its entities. The objective of this work is to provide new information that allows a better circumscription of *Opuntia elata* Link & Otto ex Salm-Dyck. The relationship of *O. elata* with another species of the Series *Armatae* is mentioned, and a new variety is described: *O. elata* var. *pyrrhantha*. A detailed morphological description of *O. elata* and its varieties, images of its main taxonomic features, and a map of its geographical distribution are provided.

Keywords: Elata Complex; Opuntioideae Taxonomy; Southern Cone of South America.

Introducción

La Familia Cactaceae Juss. (Angiospermae, Eudicotyledoneae, Caryophyllales; Cantino *et al.*, 2007; Hernández-Ledesma *et al.*, 2015; APG IV, 2016), está constituida por alrededor de 150 géneros y 1851 especies (Korotkova *et al.*, 2021). Se trata de plantas perennes, terrestres, epífitas o trepadoras, con tallos suculentos, con mecanismo foto-sintético CAM, adaptadas morfológica y fisiológicamente para prosperar en ambientes áridos o semiáridos, si bien muchas especies crecen en bosques estacionalmente secos y también en húmedos (Nobel, 1996). Desde el punto de vista biogeográfico, se caracteriza por su distribución exclusivamente americana (Barthlott *et al.*, 2015), a excepción de la epífita *Rhipsalis baccifera* (J.S. Muell.) Stearn, cuya área natural se extiende al sur de África, Madagascar y Ceilán (Calvente *et al.*, 2011). En la actualidad, Cactaceae se divide en cuatro Subfamilias: Pereskioideae K. Schum., Maihueñoideae P. Fearn, Opuntioideae K. Schum. y Cactoideae (Hunt *et al.*, 2006). La subfamilia Opuntioideae es la segunda en importancia en cuanto al número de especies, unas 220-350, alrededor del 16 % del total de la familia y se reconoce como monofilética (Wallace & Dickie 2002; Griffith & Porter, 2009; Hernández *et al.*, 2014).

Opuntia Mill. es uno de los géneros de Opuntioideae con el mayor número de especies (ca. 150 *sensu* Stuppy, 2002), distribuidas desde el Sur de Canadá hasta el Norte de la Patagonia en la Argentina (Kiesling, 1975; Barthlott & Hunt, 1993; Hunt *et al.*, 2006). Se trata de subarbustos rastreros o apoyantes, arbustos y pequeños árboles, de tallos fotosintéticos -macroblastos-aplanados y articulados ('artejos') y areolas -braquiblastos- con o sin espinas, pero siempre con gloquidios (conocidos popularmente como 'janas' o 'penepes'); brotes vegetativos con hojas reducidas, cónicas y prontamente caducas. Flores solitarias, actinomorfas, rotáceas, perfectas; estambres numerosos y generalmente irritables (fenómeno conocido como 'tigmonastia'); polen semitectado,

reticulado; estigma plurilobulado, ovario infero, pericarpelo (estructura caulinar que rodea al ovario) carnosos, verde, con areolas que llevan gloquidios o pequeñas espinas. Fruto baya, a menudo comestible, con numerosas semillas cubiertas por un arilo conspicuo, de origen funicular, de consistencia ósea (Buxbaum 1953; Kiesling 1984; Anderson 2001; Stuppy 2002; Hunt *et al.*, 2006).

La sistemática clásica de este género es complicada debido a la frecuente reproducción vegetativa, ya sea a partir de fragmentos de tallo, frutos (cuya cubierta caulinar puede generar raíces) o por apomixis (Mondragón Jacobo & Bordelón, 2002; Pinkava, 2002; Reyes Agüero *et al.*, 2006; Kiesling *et al.*, 2011), lo que genera el establecimiento de aparentes poblaciones, que en realidad están constituidas por un solo clon. En la naturaleza, la reproducción agámica (asexual) en las especies de *Opuntia* es más frecuente que la reproducción sexual, dependiendo de las condiciones ambientales, dando homogeneidad de caracteres morfo-lógicos (Mandujano, 2007; Mandujano *et al.*, 2007). Como en una determinada especie puede haber caracteres, fundamentalmente de tipo vegetativo, que se expresan de manera muy distinta entre individuos, algunos taxónomos han descrito a grupos homogéneos (clones) como taxones diferentes. Un ejemplo es el caso de *Opuntia cordobensis* Speg., que en realidad es una forma espinosa de *O. ficus-indica* (L.) Mill. (Kiesling, 1998). También se han reportado numerosos casos de hibridación (aloploidia) y de poliploidia (autopoliploidia) para este grupo taxonómico (Pinkava, 2002; Majure *et al.*, 2012; Las Peñas *et al.*, 2017, 2019).

Se han propuesto varios esquemas de clasificación infragenéricos en *Opuntia*, a nivel de Subgéneros y Series (Britton & Rose, 1919; Berger, 1929; Castellanos, 1957; Backeberg, 1958; Stuppy, 2002). Recientes trabajos de filogenia molecular han demostrado que, en Sudamérica, las especies del género se agrupan principalmente en dos clados: Macbridei y Elatae (Majure *et al.*, 2012). El clado Elatae

-que incluye a *Opuntia elata* Link & Otto ex Salm-Dyck- se ha resuelto como grupo hermano del clado norteamericano; así estos análisis filogenéticos muestran evidencia de una diferenciación temprana entre los linajes sudamericanos y norteamericanos de *Opuntia*, reflejando su compleja historia evolutiva. En particular, la posición del clado Elatae dentro del género resulta relevante, ya que podría tener implicancias en la interpretación taxonómica y biogeográfica de sus especies (Majure *et al.*, 2012).

Desde el punto de vista de la taxonomía clásica, uno de los grupos más controvertidos en cuanto a la interpretación de sus entidades y que más problemas de identificación ha generado es *Opuntia* ser. *Armatae* K. Schum. (= *Opuntia* ser. *Elatae* Britton & Rose). Se trata de arbustos erectos, muy ramificados, que raramente sobrepasan los 2 m de altura, con flores con tépalos de color amarillo, amarillo-anaranjado o anaranjado, todos nativos del Centro y Este del Cono Sur Sudamericano (Font, 2014; Las Peñas *et al.*, 2017)

Leuenberger (2002) y Font (2014) llevaron a cabo dos revisiones completas del grupo, en las que usaron criterios distintos para la delimitación de las entidades; pero también hubo estudios parciales sobre algunas de las especies (Kiesling, 2005; Machado, 2008).

En algunas obras modernas sobre la familia Cactaceae, el criterio de Leuenberger (2002) ha sido aceptado, por ejemplo, en el tratado de Anderson (2001) y en la última edición del “*The New Cactus Lexicon*” (Hunt *et al.*, 2006). La revisión de Font (2014) constituyó un avance de gran relevancia en el estudio de esta serie, no sólo por la apreciable cantidad de material examinado, sino también por la identificación de caracteres reproductivos constantes de suma utilidad para la delimitación de las entidades. Por otra parte, Las Peñas *et al.* (2017) identificaron tres grupos bien definidos de especies crípticas dentro de *Opuntia* ser. *Armatae*, a los que propusieron tratarlos como ‘complejos’: Elata, Megapotamica y Monacantha. Con respecto a la cariólogía del grupo, se han

reportado recuentos cromosómicos que coinciden en que las especies de los complejos Elata y Megapotamica son tetraploides -2n: 44-, mientras que las dos de Monacantha son diploides -2n: 22- (Realini *et al.*, 2014; Las Peñas *et al.*, 2017).

En el presente trabajo se mencionan las novedades taxonómicas que en los últimos años han modificado el número de especies aceptadas de la Serie *Armatae* y en particular del complejo Elata, y, por otra parte, se analiza la variabilidad infraespecífica de *Opuntia elata* y su distribución geográfica.

Materiales y Métodos

Este trabajo se basó en una profunda revisión de la literatura del grupo taxonómico en cuestión, en observaciones de individuos a campo, en bases de datos virtuales (JStor Global Plants, <http://plants.jstor.org/>; Trópicos, <http://plants.tropicos.org/>) y análisis de ejemplares de herbario, incluyendo ejemplares tipo. Se visitaron las colecciones de los siguientes herbarios: BA, BAB, BACP, CORD, CTES, FCQ, FACEN, LIL, PY, SF, SI, y USZ; y se analizaron imágenes digitales de: B, ESA, K, MO, NY, P, SGO, US y ZSS (acrónimos según Thiers, 2025). Para las decisiones nomenclaturales, se siguieron las reglas y previsiones del Código Internacional de Nomenclatura –ICN- (Turland *et al.*, 2018).

Para el mapeo de la distribución se utilizaron registros propios y de los ejemplares de herbario revisados. Aquellos especímenes que no contaban con coordenadas fueron georreferenciados mediante Google Maps, considerando la información provista por los colectores. Además, se incorporaron registros de GBIF (2025), incluyendo ejemplares de herbario y observaciones de iNaturalist (2025) previamente revisadas y con grado de investigación, condición que se alcanza cuando más de dos tercios de los identificadores de la comunidad coinciden en la determinación de una observación. La elaboración del mapa se llevó a cabo utilizando QGIS 3.42.0-Münster (2025).

Resultados y Discusión

1- Reconsideración del número de especies aceptadas para la serie *Armatae*

Desde el último tratamiento de *Opuntia* ser. *Armatae* y la propuesta de delimitación de complejos dentro del grupo (Las Peñas *et al.*, 2017), han surgido novedades que ameritan la actualización de las especies que conforman el complejo Elata, en particular. En la Tabla 1 se presenta una lista comparativa de los criterios de delimitación de las especies del complejo mencionado, en las tres revisiones anteriores (Leuenberger, 2002; Font, 2014; Las Peñas *et al.*, 2017) y en este trabajo. Entre las novedades se destacan la exclusión de *O. stenarthra* K. Schum. y *O. assumptionis* K. Schum., no solo del complejo Elata, sino también de la Serie *Armatae*, debido a que se trata de especies que presentan más afinidades con el subarbusto rastrero *O. anacantha* Speg. ex J.G. Sm., clasificado en la Serie *Aurantiacae* Britton & Rose (Oakley, 2019; Oakley, inédito).

Por otra parte, dos taxones que formaban parte de la sinonimia de *O. elata* se consideran como entidades independientes: *O. rioplatensis* Font y *O. canterae* Arechav.

Cuando Font (2014) estableció *Opuntia rioplatensis* -como “*rioplatense*”-, en realidad fue debido a la elevación al rango de especie de *O. elata* var. *obovata* Whalter, hasta ese momento la única conocida en el grupo con botones florales de ápice agudo. Con respecto a esta decisión, Las Peñas *et al.* (2017) plantearon que algunas características aparentemente consideradas como propias de *O. rioplatensis* (v.g. “*areoles on large and low protuberances, dark glossy green*”, “*Receptacule with redish glochids above*”), también habían sido observadas a campo en algunos individuos que presentan los botones florales típicos de *O. elata*, por lo que propusieron mantener la variedad *obovata* como tal. Sin embargo, recientemente ha surgido evidencia molecular de que, a pesar de presentar un único carácter con un estado constante (ápice del botón floral), debe considerarse a *O. rioplatensis* como una especie distinta (Dr. Matías Köhler, com. pers.), además de ser uno de los

parentales putativos del híbrido *Opuntia x cristalensis* Oakley, Font & M.Köhler (Köhler *et al.*, 2021). En lo que concierne a *Opuntia canterae*, especie hasta el momento endémica de Uruguay, ha sido rehabilitada en base a evidencia tanto morfológica como molecular (Köhler & Majure, 2020).

A raíz de estos cambios se puede afirmar que *Opuntia* ser. *Armatae* abarca las siguientes siete especies nativas del Cono Sur Sudamericano: *Opuntia arechavaletae* Speg., *O. bonaerensis* Speg., *O. canterae*, *O. elata*, *O. megapotamica* Arechav., *O. monacantha* Haw. y *O. rioplatensis*.

Clave actualizada para la diferenciación de las especies de *Opuntia* ser. *Armatae*

1. Arbustos siempre con un tronco bien definido; tépalos petaloides lanceolados a espatulados, amarillos. *Complejo Monacantha* 2
- 1'. Arbustos, generalmente sin un tronco definido o apenas desarrollado en la base; tépalos petaloides elíptico-obovados, espatulados, obovados o cordados, amarillo-anaranjados o anaranjados (raro amarillos). 3
2. Lóbulos estigmáticos amarillentos; frutos estrechamente turbinados u obovoides, con cavidad ovárica bien desarrollada, que ocupa casi todo su espacio interior. *O. monacantha*
- 2'. Lóbulos estigmáticos verdosos; frutos obclaviformes, con la cavidad ovárica pequeña, restringida hacia el ápice. *O. arechavaletae*
3. Frutos con pulpa blanco-cremosa a verdosa. Lóbulos estigmáticos cremosos. *Complejo Elata* 4
- 3'. Frutos con pulpa rojo-vinosa. Lóbulos estigmáticos verdosos. *Complejo Megapotamica* 6
4. Botones florales con ápice plano u obtuso. *O. elata*
- 4'. Botones florales con ápice agudo. 5
5. Artejos elípticos a largamente oblanceolados. Frutos obcónicos. *O. canterae*
- 5'. Artejos obovados, obovado-oblongos a subromboidales. Frutos obovados o subpiriformes. *O. rioplatensis*
6. Artejos elípticos o espatulados; areolas con gloquidios escasos y cortos. *O. bonaerensis*
- 6'. Artejos orbiculares, suborbiculares o subespatulados, areolas con pinceles de gloquidios pardo-rojizos, a veces conspicuos. *O. megapotamica*

2- Consideraciones sobre *Opuntia elata*

2.1- Historia Taxonómica

Opuntia elata apareció por primera vez como “*nomen nudum*” en una lista de cactus cultivados en el “*Hortus Berolinensis*” (Link & Otto, 1827) y recién fue válidamente publicada como especie por Salm-Dyck (1834), con una diagnosis que solo incluía caracteres vegetativos muy simples y basada en un ejemplar cultivado en Berlín. Si bien este autor no dio detalles sobre su origen geográfico preciso ni de su colector, destacó que la especie habitaba en Brasil y en la isla de Curazao, que en esa época formaba parte de las Indias Occidentales Holandesas y que actualmente es un territorio autónomo de los Países Bajos. A fines del siglo XIX, Schumann (1899) solo la citó como una especie poco conocida. Pocos años después, en un artículo sobre la obra póstuma de Frédéric Weber publicado por Roland-Gosselin (1904), no solo se mencionó a la especie, sino que se amplió su descripción agregando caracteres reproductivos; y, además, se estableció una variedad: *O. elata* var. *delaetiana* F.A.C. Weber ex Rol.-Goss., que posteriormente fue elevada al rango de especie por Vaupel (1913).

Britton & Rose (1919), ubicaron a *O. elata* dentro del marco de su clasificación del género en la Serie *Elatae* del Subgénero *Platyopuntia* Engelm., y elaboraron una clave-basada fundamentalmente en la forma de los artejos- para diferenciarla de las otras especies que consideraron parte del grupo. Además, estos autores mencionan que la especie también habita en el Paraguay, ponen en duda su existencia en Curazao y afirman que crece escapada de cultivo en Cuba.

Pasada una década, Berger (1929) clasificó el taxón en su Serie (“*Reihe*”) *Monacanthae* A. Berg., aparentemente con un criterio estrictamente geográfico, ya que agrupó en la misma a la mayoría de las especies del género *Opuntia* descritas hasta ese momento para el sur de América del Sur. Un año después, Walther (1930) describió dos variedades para *O. elata*: var. *oblongata* Walther y var. *obovata*, basadas

en individuos cultivados por John D. Wright en Montecito (California, EEUU).

Castellanos (1957) propuso un nuevo sistema de clasificación del Subgénero *Platyopuntia* y ubicó a *O. elata* en la Sección *Euplatyopuntia* A. Cast. Subsección *Vulgares* (Engelm.) A. Cast. -*nom. illeg.*-, junto a otras once especies arbustivas.

Posteriormente, en su monumental pero deficiente obra ‘*Die Cactaceae*’, Backeberg (1958) ubica a *O. elata* en la Serie (“*Reihe*”) *Oligacanthae* Backeb., agrupada junto a la mayoría de las especies nativas más australes de América del Sur (*Opuntia quimilo* K. Schum., *O. salagria* A. Cast., *O. anacantha*, etc.). Por su parte, Ritter (1979, 1980) no incluyó a *O. elata* cuando transfirió varias especies sudamericanas de *Opuntia* al género *Platyopuntia* (Engelm.) Kreuz. -*nom. illeg.*

Hasta fines del siglo XX, en varios trabajos florísticos o ecológicos, se les atribuyó de forma errónea el nombre *Opuntia paraguayensis* K. Schum., a algunos individuos arbustivos de “*tunas*” con flores amarillo-anaranjadas o anaranjadas del Cono Sur. Esta confusión finalizó cuando Leuenberger (2001) demostró que *O. paraguayensis* es en realidad un sinónimo heterotípico de *O. ficus-indica*. Este mismo autor, en su revisión de la Serie *Armatae*, esclareció la identidad de *O. elata* y a partir de un exhaustivo análisis histórico, planteó que lo más probable es que la especie fue colectada por primera vez por el naturalista F. Sellow a principios del siglo XIX en el NW de Uruguay (en esa época ocupado por Brasil) y designó un neotipo proveniente de esa zona -Salto- (Leuenberger, 2002).

Kiesling (2005) en el tratamiento de la familia Cactaceae para la Flora de Entre Ríos acepta *O. elata* incluyendo en el concepto de la misma a *O. cardiosperma* en el rango de variedad. Posteriormente, Font (2014) consideró a *O. elata* como un taxón muy amplio, sin categorías infraespecíficas subordinadas e incluyó en su sinonimia a 10 taxones. Este criterio fue cuestionado por Las Peñas *et al.* (2017) que aceptaron tres variedades: var. *elata*, var. *cardiosperma* y var. *obovata* (ver Tabla 1).

Taxón	Año de publicación	Leuenberger (2002)	Font (2014)	Las Peñas et al. (2017)	Este trabajo
<i>Opuntia assumptionis</i> K. Schum.	1899	O. assumptionis	= <i>O. elata</i>	= <i>O. stenarthra</i>	O. assumptionis*
<i>Opuntia canterae</i> Arechav.	1905	= <i>O. elata</i>	= <i>O. elata</i>	= <i>O. elata</i> var. <i>elata</i>	O. canterae
<i>Opuntia cardiosperma</i> K. Schum.	1899	O. cardiosperma	= <i>O. elata</i>	O. elata Link & Otto ex Salm-Dyck var. cardiosperma (K. Schum.) R. Kiesling	O. elata var. cardiosperma
<i>Opuntia chakensis</i> Speg.	1905	= <i>O. cardiosperma</i>	= <i>O. elata</i>	= <i>O. elata</i> var. cardiosperma	= <i>O. elata</i> var. cardiosperma
<i>Opuntia elata</i> Link & Otto ex Salm-Dyck	1834	O. elata	O. elata	O. elata var. <i>elata</i>	O. elata var. <i>elata</i>
<i>Opuntia elata</i> Link & Otto ex Salm-Dyck var. <i>deilaetiana</i> F.A.C. Weber ex Rol.-Goss.	1904	O. deilaetiana (F.A.C. Weber ex Rol.-Goss.) Vaupel	= <i>O. elata</i>	= <i>O. elata</i> var. cardiosperma	Taxón dudoso
<i>Opuntia elata</i> Link & Otto ex Salm-Dyck var. <i>obovata</i> Walther	1930	= <i>O. megapota mica</i> Arechav.?	O. rioplatensis Font ("como <i>rioplatense</i> ")	O. elata var. obovata	O. rioplatensis
<i>Opuntia grosseana</i> F.A.C. Weber ex Rol.-Goss.	1904	taxón dudoso	no tratado	no tratado	<i>O. elata</i> var. cardiosperma
<i>Opuntia mieckleyi</i> K. Schum.	1903	= <i>O. cardiosperma</i>	= <i>O. elata</i>	= <i>O. elata</i> var. cardiosperma	= <i>O. elata</i> var. cardiosperma
<i>Opuntia stenarthra</i> K. Schum.	1899	O. stenarthra	afín a <i>O. anacantha</i> Speg. ex J.G. Sm.	O. stenarthra (incluido en el Complejo <i>elata</i>)	O. stenarthra*
<i>Opuntia subsphaerocarpa</i> Speg.	1925	taxón dudoso	afín a <i>O. anacantha</i>	= <i>O. stenarthra</i>	= <i>O. stenarthra*</i>
<i>Platyopuntia pyrhantha</i> F. Ritter	1980	= <i>O. elata</i> ?	= <i>O. elata</i>	= <i>O. elata</i> var. <i>elata</i>	O. elata Link & Otto ex Salm-Dyck var. pyrrhantha (F. Ritter) Oakley
<i>Platyopuntia limitata</i> F. Ritter	1979	= <i>O. elata</i> ?	= <i>O. elata</i>	= <i>O. elata</i> var. cardiosperma	= <i>O. elata</i> var. pyrrhantha
<i>Platyopuntia pituitosa</i> F. Ritter	1980	no tratado	= <i>O. elata</i>	no tratado	= <i>O. elata</i> var. <i>elata</i>
<i>Platyopuntia rubrogemma</i> F. Ritter	1979	no tratado	= <i>O. elata</i>	no tratado	= <i>O. elata</i> var. <i>elata</i>

*Taxones excluidos de la Ser. Amatae

Tabla 1. Comparación de los criterios de circunscripción de las especies del Complejo Elata.

2.2. Variabilidad infraespecífica

Coincidentemente con lo afirmado por Font (2014), tanto en el campo como en ejemplares de herbario, se observó un alto grado de variabilidad continua de los estados de carácter en numerosas poblaciones de *O. elata*, a lo largo de su amplia distribución geográfica. Fundamentalmente en lo que se refiere al tamaño y forma de artejos, número y longitud de espinas, forma de las piezas florales y de los frutos. Sin embargo, sí se encontraron diferencias constantes en algunas características morfológicas, que ameritarían la diferenciación infraespecífica a nivel variedad.

Entre estas diferencias destacan las referidas a los caracteres seminales, que son de gran importancia taxonómica en Dicotiledóneas (Corner, 1976) y en particular en Opuntioideae (Engelman, 1960; Stuppy, 2002). Así, en algunas poblaciones (por ejemplo, las cercanas a la localidad del neotipo), las semillas se caracterizan por el arilo glabrescente (con pelos muy cortos, casi adpresos) (Fig. 1B), mientras que en otras presentan una pilosidad más o menos notable en los lados laterales (mientras que el anillo funicular sí es glabrescente) (Fig. 1D, F). Esto último aparece en la diagnosis de *O. cardiosperma*: “*seminibus cordatis late marginatus, in lateribus villosis*” (Schumann, 1899) y por eso aquí se propone mantener esta entidad como variedad de *O. elata*, como lo propusieron Kiesling (2005) y Las Peñas *et al.* (2017).

Otro carácter que se ha observado con estados constantes es el color de los filamentos estaminales, que pueden ser blanquecino-cremosos (Figs. 2E, 3E) en las variedades *elata* y *cardiosperma*, o rojizo-anaranjados (Fig. 5E) en poblaciones chaqueñas que aquí se proponen establecer como una nueva entidad infraespecífica: la var. *pyrrhantha*.

2.3. Tratamiento Taxonómico

Opuntia elata Link & Otto ex Salm-Dyck., Hort. Dyck.: 361. 1834. TIPO. URUGUAY. [Dpto. Salto], Salto. 7-1-1917, J. Shafer 120

(neotipo, US 00197586!, designado por B. Leuenberger, Bot. Jahrb. Syst., 123, 423. 2002; isoneotipo, K 000100943!).

Arbustos erectos de hasta 1-2 m de alto; tallos muy ramificados, generalmente con un pequeño tronco basal. Artejos obovado-oblongos, elípticos u elíptico-lanceolados, de 9-30(-42) cm de largo $\times$ 5-7(-11) cm de ancho $\times$ 1-1,5(-2) cm de espesor, con la base angostada, verde-claro a verde-oscuros. Areolas circulares o elípticas de 3-4(-5) $\times$ 3-3,5(-4) mm, en número de 15-30 por cada lado de los artejos, revestidas por un denso indumento blanquecino y gloquidios pardo-rojizos (más densos en el ápice de la areola). Espinas subuladas, de tamaño muy variable, 1-3 por areola o ausentes, blanquecinas, blanco-grisáceas o castañas. Flores de (6-)7-8 cm de diámetro cuando abiertas, dispuestas a lo largo de los artejos; botones florales con ápice obtuso o plano; pericarpelo obcónico a obovado, de (3-)4-6,5 $\times$ (1,5-)2-2,5 cm, verde, 13-17(-20) areolas revestidas de indumento blanco-grisáceo y pocos gloquidios; tépalos sepaloides en siete series, con las primeras piezas triangulares de color verde-rojizo, las demás trapezoidales o deltoides, variando desde totalmente verde-rojizas, rojizas, hasta amarillo-anaranjadas, con una franja central purpúrea, todas con un mucrón apical; tépalos petaloideos espatulados (Fig. 2E), obovados (Fig. 3E) u oblongo-espatulados (Fig. 5E), de 2,7-4 $\times$ 1,6-2,5 cm, con el ápice obtuso o escotado, anaranjados o amarillo-anaranjados; estambres de hasta 2-2,5 cm de largo; estilo obclaviforme, de 2,5 $\times$ 0,8 cm, coronado por 5-10 lóbulos estigmáticos, conniventes, blanco-cremosos. Frutos obovados o piriformes, de (5-)6,5-7(-9) $\times$ (2,5-)3-5,5 cm, exteriormente rojo-purpúreos e interiormente verdosos o blanco-verdosos (Fig. 1A, C, E). Semillas con arilo lenticular-cordado, de 4-6,5(-7) mm de ancho y 2,5-3 mm de espesor, castaño-claro, glabro (Fig. 1 B) o pubescente en los flancos laterales (Fig. 1D, F).

Clave de las variedades de *Opuntia elata*

1. Filamentos estaminales de color blanquecino o cremoso, en toda su extensión. Botón floral con el ápice generalmente obtuso. Tronco generalmente sin espinas. 2

1'. Filamentos estaminales de color rojizo o anaranjado, al menos en su tercio superior. Botón floral con el ápice generalmente plano. Tronco muy espinoso.

var. pyrrhantha

2(1'). Semillas con el arilo totalmente glabro o con pelos muy pequeños, adpresos.

var. elata

2'. Semillas con el arilo pubescente en los flancos laterales de la semilla y anillo funicular glabrescente.

var. cardiosperma

1. Opuntia elata var. elata (Fig. 2)

=*Platyopuntia rubrogemma* F. Ritter, Kakteen Südamerika 1: 33. 1979. *Opuntia viridirubra* (F. Ritter) P.J. Braun & Esteves subsp. *rubrogemma* P.J. Braun & Esteves, Succulenta [Netherlands] 74: 133. 1995. TIPO. BRASIL. Rio Grande do Sul. Quarita, 1965, F. Ritter 1407 (lectotipo U, designado [como holotipo] por U. Eggli *et al.*, Englera 16: 551. 1995; isoelectotipo, ZSS 14964, solo muestra de semillas).

=*Platyopuntia pituitosa* F. Ritter, Kakteen Südamerika 2: 404. 1980. *Opuntia pituitosa* (F. Ritter) Iliff, Cactaceae Consensus Init. 2: 9. 1997. TIPO. ARGENTINA. Corrientes. Monte Caseros, 3-5-1959, F. Ritter 1036 (holotipo, U –no visto).

=*Opuntia paraguayensis* auct. non K. Schum.

=*Opuntia assumptionis sensu* Kiesling (2005) non K. Schum.

Dentro de su variabilidad la variedad *elata* presenta dos morfotipos muy diferentes: uno con la mayoría de los artejos inermes o con algunas espinas de hasta 5 cm de largo (Fig. 2C, D), y otro, con los artejos muy espinosos, con 1-2(3) espinas en todas las areolas, de 7-11 cm de largo, muy tenaces (Fig. 2A, B).

Distribución y habitat: E de la Argentina, S de Brasil, S de Paraguay y Uruguay. Crece en el borde de bosques xerófilos, en sabanas, barrancas y valle de cursos de agua y en áreas antropizadas (vías férreas, bordes de alambrados) sobre suelos francos o limo-arcillosos.

Observaciones: Se han observado y coleccionado ejemplares en las provincias de Catamarca: Dpto. Paclín: 10 km from La Viña

over Cuesta del Totoral, towards La Merced on RN 38, Leuenberger *et al.* 4337 (CORD) y de Tucumán: Dpto. Capital: Río Salí, en isla del río, Venturi 2940 (LIL, SI), posiblemente escapados de cultivo.

Material estudiado: ARGENTINA. Buenos Aires: Ptdo. La Plata, isla Martín García, 20-12-1946, Palacios 66 (LIL). Corrientes: Dpto. Esquina, Estancia La Blanca, 14-3-1975, Krapovickas *et al.* 27729 (CTES). Dpto. Mburucuyá, Ea. Santa María, 22-7-1956, Pedersen 3935 (P). Dpto. Saladas, Río Santa Lucía, Paso Naranjito, 30-3-1974, Krapovickas *et al.* 24570 (CTES). Entre ríos: Dpto. Colón, Colón, 8-12-1976, Velazco 1977 (BA). Dpto. Concepción del Uruguay, cerca del Parque Unzué, 19-2-1965, Burkart *et al.* 25762 (SI). Dpto. Diamante, Diamante, 12-1960, Burkart 22238 (SI). Dpto. Federación, Villa del Rosario, Pedersen 8151 (SI). Dpto. Gualeguaychú, Gualeguaychú, 3-9-1973, Erb s.n. (LIL 585.070). Dpto. La Paz, La Paz, montes de espinillo y Ñandubay, Burkart & Bacigalupo 21299 (SI). Dpto. Nogoyá, Crucecitas, Ea. Las Aguaditas, Pedersen 7336 (C, MO, SI). Santa Fe: Dpto. Nueve de Julio, 10 Km al E de Tostado, sobre ruta 98, 24-3-1980, Williams *et al.* 922 (BA, CTES).

BRASIL. Río Grande do Sul: Quaraí, Serra Jaraô, 27-11-1979, Pedersen 12560 (CTES, SI). PARAGUAY. Itapúa: Encarnación, 7-10-1987, Basualdo 1518 (FCQ). URUGUAY. Montevideo: Peñarol, 3-1924, Herter 85.334 (LIL).

2. Opuntia elata var. cardiosperma (K. Schum.) R. Kiesling, Fl. Illustr. Entre Ríos 6 (4b): 412. 2005. *Opuntia cardiosperma* K. Schum., Monatsschr. Kakteenk. 9: 150. 1899. *Platyopuntia cardiosperma* (K. Schum.) F. Ritter, Kakteen Südamerika 1: 246. 1979. (Fig. 3).

TIPO. PARAGUAY. [Dpto. Central], near Recoleta, Asunción, 3-3-1899, J. Anisits 64 (lectotipo, B!, designado por B. Leuenberger, Willdenowia, 31(1), 174. 2001).

=*Opuntia mieckleyi* K. Schum., Blüh. Kakteen 1: tab. 44. 1903. TIPO. Tab. 44, Blüh. Kakteen

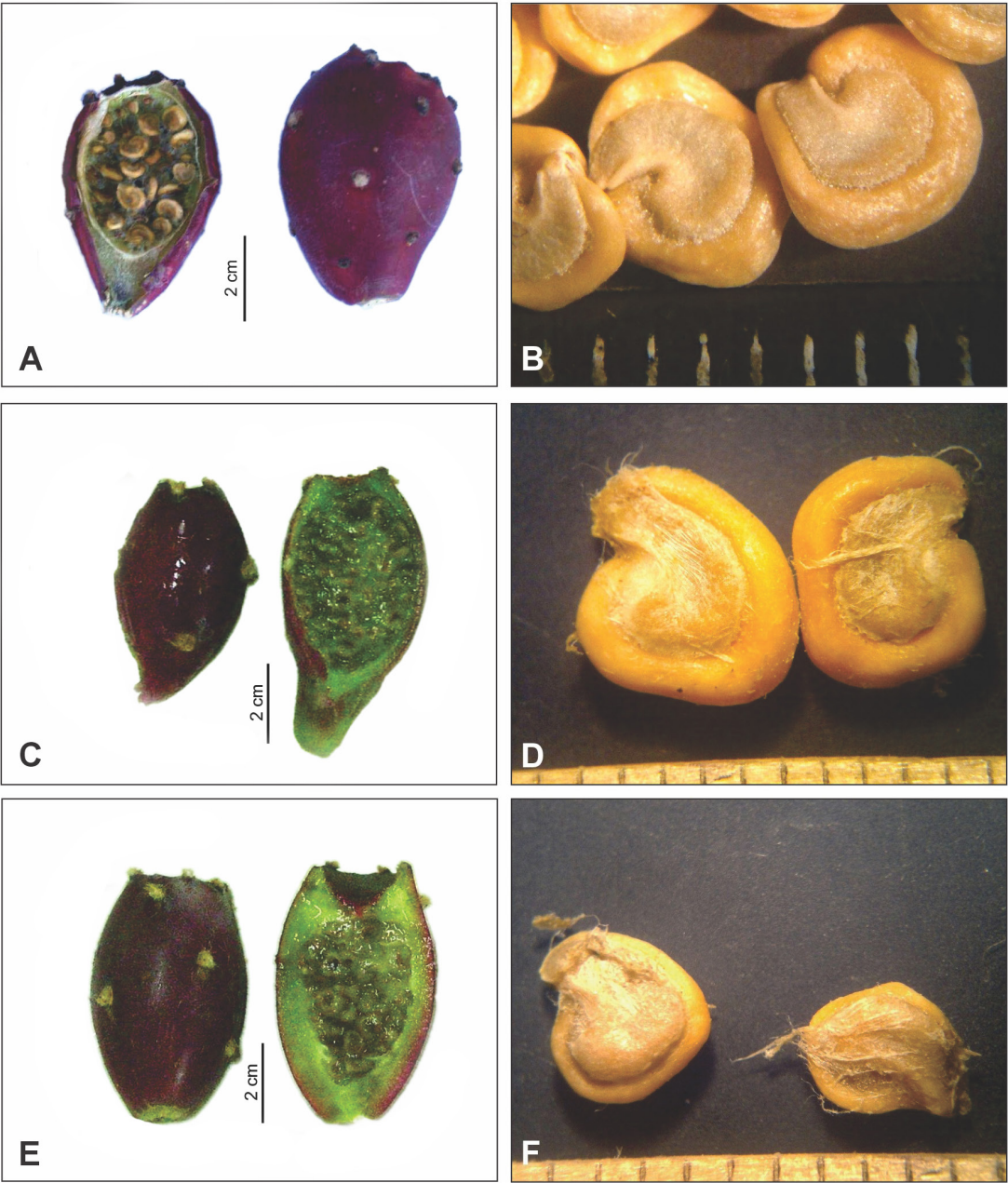


Figura 1. A-B. *Opuntia elata* var. *elata*. **A.** Fruto, corte longitudinal y vista exterior. **B.** Semillas. **C-D.** *O. elata* var. *cardiosperma*. **C.** Fruto, corte longitudinal y vista exterior. **D.** Semillas. **E-F.** *O. elata* var. *pyrrhantha*. **E.** Fruto, corte longitudinal y vista exterior. **F.** Semillas.

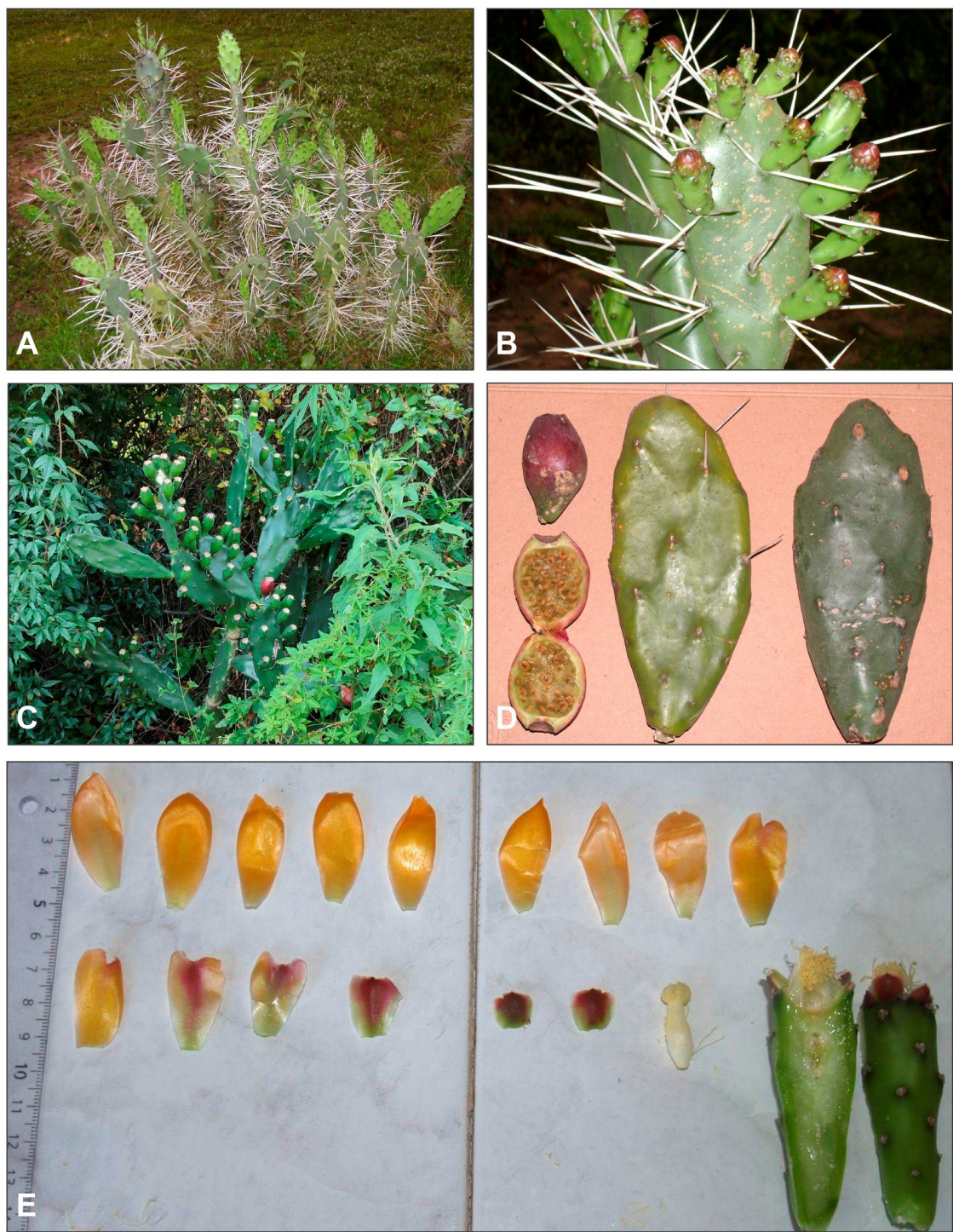


Figura 2. *Opuntia elata* var. *elata*. **A-B.** Individuo con artejos espinosos (Ea. El Socorro, Corrientes, Argentina). **C.** Individuo con artejos inermes. Créditos: M. Benitti, CC-BY-NC, <https://www.inaturalist.org/observations/258847770>. **D.** Fruto y detalle de artejos casi inermes. **E.** Flor, con piezas del “perianto” y estilo/estigma, separados y corte longitudinal del pericarpelo, androceo y cavidad ovárica.

1. 1903 (lectotipo designado por R. Crook & R. Mottram, Bradleya 18: 128. 2000).

=*Opuntia grosseana* F.A.C. Weber ex Rol.-Goss., Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 10: 391. 1904. [como "*grosseiana*"]. TIPO. PARAGUAY. [Dpto. Paraguari], Paraguari, s/d (P 04556873!, lectotipo, aquí designado). *Syn. nov.*

=*Opuntia chakensis* Speg., Anales Mus. Nac. Buenos Aires 11 ser. 3, 4: 519. 1905. TIPO. Fotografía, Anales Soc. Ci. Argent. 99: 95. 1925 (lectotipo designado por R. Crook & R. Mottram, Bradleya 14: 106. 1996).

=*Opuntia paraguayensis* auct. non K. Schum.

Esta variedad también se caracteriza por presentar artejos elípticos o elíptico-lanceolados con los márgenes algo sinuosos entre las areolas; espinas 1-2 por areola o ausentes, de 0,5-3(-5) cm de largo, castañas y los frutos con ombligo ancho y poco profundo (Fig. 1C).

Distribución y habitat: NE de la Argentina, centro del Paraguay y en el extremo SW de Brasil (Mato Grosso do Sul), Crece en el interior y borde de bosques xerófilos, sobre suelos arcillosos y alcalinos.

Observaciones: *Opuntia grosseana* fue considerado como un taxón dudoso por Leuenberger (2002), ya que en la descripción original se especifica que los caracteres serían intermedios entre los de *O. anacantha* y *O. elata*. En el herbario P existe un espécimen (P 04556873), sin datos de origen o colector, pero que en la etiqueta hay una nota manuscrita, posiblemente de Roland-Gosselin, con el nombre propuesto por Weber y donde aclara que se trata de una planta originaria del Paraguay, introducida por M. Hermann Grosse. Por esta razón, se designa aquí este ejemplar como el lectotipo de la especie, debido a que sin dudas forma parte del material original. Si bien el espécimen solo consta de una única flor, por la longitud del pericarpelo, forma del estilo y tépalos, se considera aquí que corresponde a un individuo de *O. elata* var. *cardiosperma*, que además es particularmente

abundante en la localidad mencionada en el protólogo (Paraguari).

Material estudiado: ARGENTINA. Chaco. Dpto. Fontana, 12-1931, Meyer 16 (SI). Dpto. San Fernando, Resistencia, 10-7-1924, Castellanos 24/1329 (BA). Corrientes: Dpto. Ituzaingó, Ruta 34, 12 km do Destacamento Policial Santo Tomás en direção a ruta 12, 18-1-2007, Paula-Souza 7403 (ESA, CTES!). Dpto. San Cosme, Paso de la Patria, 4 Km al E de esta última, 20-2-1969, Krapovickas & Cristóbal 14.939 (CTES, LIL). Dpto. San Martín, San Antonio, 12 Km E de Carlos Pellegrini, ca. Esteros del Cambá Trapo, 1-3-1989, Tressens *et al.* 3718 (CTES, SI). Entre Ríos: Dpto. La Paz: La Paz a Villaguay, RP 6, al Sur del Arroyo Feliciano, Bacigalupo & Kiesling 1791 (SI). Formosa: Dpto. Laishi, Reserva Ecológica El Bagual, San Francisco de Laishi, 22-7-1999, Di Giacomo 412 (BAB, CTES). Dpto. Pirané, El Colorado, 10-71, Insfran 895 (CTES). Santa Fe: Dpto. Garay, 10 Km O de Helvecia, 28-12-1985, Pensiero & Faurie 2459 (SF). Dpto. Nueve de Julio, límite con Sgo. del Estero, 10-10-1943, Castellanos s.n. (BA 47329). Dpto. Vera, Próximo a Vera, 18-10-2003, Marino 1799 (SF); R.P 98, entrada de Las Gamas, 27-10-2016, Pensiero *et al.* 11281 (SF).

PARAGUAY. Boquerón: Fortín Avalos Sánchez, 30-10-1985, Mereles 665 (FCQ); Campo Loro, 8-4-1987, Schmeda 870 (FCQ). Cordillera: Arroyos y Esteros, Compañía Acevedo, 2-1-2010, Pin 676Ba (FCQ, PY, CTES. FACEN). Paraguari: Cerro Mbatoví, 02-7-1988, Zardini 5468 (MO, FCQ); Valle Apu'a, Cnia. Achotei, Ea. Lago Ypoa, 9-11-2000, Mereles *et al.* 8255 (FCQ). Pte. Hayes: Cerrito, cercanías del río Verde, 25-5-1987, Zardini *et al.* 2646 (MO, FCQ); Ruta transChaco, Estancia Tacuara, Zardini & Basualdo 3528 (PY, MO); Río Aguara-Guazú, southern side, 30-7-1994, Zardini 40218 (MO, SI).

3. *Opuntia elata* var. *pyrrhantha* (F. Ritter) Oakley, *comb. et stat. nov.* *Platyopuntia pyrrhantha* F. Ritter, *Kakteen Südamerika* 2: 498. 1980. *Opuntia pyrrhantha* (F. Ritter) P.J.



Figura 3. *Opuntia elata* var. *cardiosperma*. **A.** Individuo creciendo aislado en un claro (El Bagual, Formosa, Argentina). **B.** Detalle de artejos y flores del individuo anterior. **C.** Individuo creciendo en el interior de un bosque (Colonia Benítez, Chaco, Argentina). **D.** Detalle de un artejo con botones florales, flores abiertas y fruto. **E.** Flor, con piezas del “perianto” y estilo/estigma, separados y corte longitudinal del pericarpelo, androceo, cavidad ovárica y botón floral.

Braun & Esteves. Succulenta [Netherlands] 74: 133. 1995. (Figs, 4, 5, 6).

TIPO. BOLIVIA. Dpto. Tarija. [Prov. Gran Chaco], Taringuiti, 1963, F. Ritter 1166 loc. 2 (lectotipo U, designado [como holotipo] por U. Eggli *et al.*, Englera 16: 482. 1995; isolectotipo, ZSS 14531, solo muestra de semillas).

=*Platyopuntia limitata* F. Ritter, Kakteen Südamerika 1: 245. 1979. *Opuntia limitata* (F. Ritter) P.J. Braun & Esteves, Succulenta [Netherlands] 74: 133. 1995. *Syn. nov.* TIPO. Paraguay. Alto Paraguay. Puerto Casado, 1963, F. Ritter 1203 (lectotipo, U, designado [como holotipo] por U. Eggli *et al.*, Englera 16: 491. 1995; isolectotipo, SGO 122048!).

Esta variedad se caracteriza por presentar los tépalos petaloides generalmente anaranjado-oscuros y más cortos que en las otras variedades, de 2,5-2,7 × 1,4-1,5 cm, y de ápice generalmente obtuso (Fig. 5E); por otra parte, los frutos son profundamente umbilicados, y con la pared interna algo rojiza y pulpa verde-crema (Fig. 1E). Dentro de su variabilidad pueden encontrarse tres morfotipos muy comunes: uno con artejos mayormente obovado-elípticos (Fig. 5A, B), otro con artejos predominantemente oblongos (Fig. 5C, D) y el tercero con artejos elíptico-lanceolados, angostos, muy similares a los de *O. anacantha* (Fig. 4). En cuanto a las espinas, pueden estar ausentes o 1-2 por areola, de hasta 8 cm de longitud, muchas veces curvadas o retorcidas (Fig. 6).

Distribución y habitat: Habita en el centro-N de la Argentina, SE de Bolivia y W del Paraguay, donde crece en los bordes y claros de bosques xerófilos, sobre suelos limosos o en las sabanas y pastizales de *Elionurus muticus* (Spreng.) Kuntze ('aibe'), sobre suelos arenosos. También se han observado individuos en el Estado de Mato Grosso do Sul, Brasil (Dr. Matías Köhler, com. pers.).

Material estudiado: ARGENTINA. Chaco: Dpto. Gral. Güemes, El Colchón, 26-11-2004, Martínez 97 (CORD). Formosa: Dpto.

Bermejo, Vaca Perdida, 20-3-1986, Arenas 3230 (BACP); Vaca Perdida, 20-12-96, Scarpa 29 (BACP); La Soledad, 13-10-1982, Molina 596 (BAB); La Rinconada, 20-12-1996, Scarpa 33 (BACP). Dpto. Maticos, Ing. Juárez, 2-1983, Maranta & Arenas 350 (BA); Ea. Nacif, 20 km al N de Ing. Juárez sobre la ruta 83, 24-2-1983, Arenas 2296 (BACP). Dpto. Patiño, Pozo de Navagán, reducción indígena Pilagá, 19-1-1982, Arenas 1984 (BACP); ídem loc., 14-11-1983, Arenas & Maranta 2447 (BACP); Las Lomitas, 1988, Sturzenegger s.n. (BACP 3006); 1 km al N de Posta Cambio Salazar, 10-11-1994, Fortunato *et al.* 4451 (BAB); 8 Km al N de Las Lomitas, por ruta 28, 10-11-1994, Fortunato 4407 (BAB) Dpto. Ramón Lista, El Quebracho, 5-12-1983, Maranta 453 (BCAP). Salta: Dpto. Rivadavia, Misión La Paz, 15-2-1982, Arenas 2119 (BACP); Los Blancos, 21-1-1983, Maranta & Arenas 321 (BACP); ídem loc. 24-1-1983, Maranta & Arenas 320 (BA); 2 km al Este de Misión La Paz, 6-1-2003, Scarpa 565 (SI, CTES).

BOLIVIA. Santa Cruz, Prov. Cordillera: Along road to San Joaquin, just E of La Mora, 500 ms.m, 24-1-1998, Nee 48142 (NY, CTES); Around highway and railroad bridges over Río Seco on N side of settlement of Río Seco, along new highway from Santa Cruz to Abapó, 24-5-1998, Nee & Bohs 49472 (NY, CORD); Camino hacia Boyuibe, entrando a mano derecha hacia Palmarito, 10-6-2006, Arroyo *et al.* 3248 (MO, USZ). Prov. Vallegrande: Camino de Chañara a Moromoro sobre grandes afloramientos rocosos, 18-1-2011, Betancur *et al.* 21 (MO, USZ); Mallaguada, propiedad Palo Torcido, 26-1-2012, Betancur *et al.* 99 (MO, USZ). Tarija, Prov. Gran Chaco: Municipio de Yacuiba, ingresando por Sofri, 2 Km de ida a Villamontes, 6-10-2010, Linneo & Ruiz 2369 (MO, USZ).

PARAGUAY. Alto Paraguay: Proposed Biosphere Reserve "Gran Chaco Americano", Madrejón, 6-2-2002, Zardini & Guerrero 57933 (MO, FACEN, P). Boquerón: Cercanías de Filadelfia, 6-1986, Mereles 1239 (FCQ); Km. 412, ruta IX Carlos A. López, 2 km del cruce a Loma Plata, picada 17, 31-10-1989,



Figura 4. *Opuntia elata* var. *pyrrhantha*. Individuo con artejos elíptico-lanceolados, angostos, cultivado en el Jardín Botánico de la Facultad de Cs. Químicas (Univ. Nac. de Asunción, Paraguay).

Florentín Peña & Quintana 423 (PY); ruta 9 Carlos A. López, 2 km del cruce a Loma Plata, camino a Neuland, 20-9-1989, Florentín Peña & L. Molas 266 (PY); Parque Valle Natural, 8 km de Cnia. Neuland, 13-3-2005, Fortunato *et al.* 8780 y 8781 (BAB, CTES). Pte. Hayes: Km. 18 de la ruta 12 hacia Fortín Martínez, 12-11-1985, Brunner 1345 (PY); Around Pozo Colorado, 2-11-2001, Zardini & Vera 57072 (FACEN, MO). Cercanías de Campo León, 30-10-1992, Mereles & Degen 4963 (FCQ).

2.4- Mapa de distribución geográfica

El mapa de distribución (Fig. 7) se obtuvo a partir de 65 registros propios y de ejemplares de herbario revisados, en los cuales fue posible determinar la identidad a nivel variedad. En el caso de los registros de GBIF, se identificaron solo a nivel especie, dado que en la mayoría de los casos no se disponía de suficiente información de referencia para determinar la variedad correspondiente. De acuerdo a su

distribución se puede afirmar que *O. elata* es una especie nativa del Cono Sur Sudamericano: N y E de la Argentina, SE de Bolivia, S y SW del Brasil, C y W de Paraguay y Uruguay. Desde el punto de vista biogeográfico es un elemento típico del Centro y SE del Dominio Chaqueño (Cabrera & Willink, 1980) o de la Subregión Chaqueña (Morrone, 2014).

Así, la variedad *elata* habita en los distritos Uruguayense y Oriental de la provincia biogeográfica Pampeana, y en los distritos del Ñandubay y del Algarrobo en la provincia del Espinal. Por otra parte, la variedad *cardiosperma* es un elemento florístico del distrito Oriental (Chaco húmedo) de la provincia biogeográfica Chaqueña, aunque también aparece en el distrito del Ñandubay en la provincia del Espinal. La variedad *pyrrhantha* es un elemento casi exclusivo de la provincia biogeográfica Chaqueña, en el norte del distrito Occidental (Chaco seco), con numerosas poblaciones en las llanuras



Figura 5. *Opuntia elata* var. *pyrrhantha*. **A-B.** Individuo con artejos mayormente obovado-elípticos (Ñancorainza, Chuquisaca, Bolivia). **C-D.** Individuos con artejos predominantemente oblongos (**C.** Fortín Lavalle, Chaco, Argentina. **D.** Puerto Casado, Alto Paraguay, Paraguay). **E.** Flor, con piezas del “perianto” y estilo/estigma, separados y corte longitudinal del pericarpelo, androceo y cavidad ovárica.



Figura 6. *Opuntia elata* var. *pyrrhantha*. Detalle de artejo con espinas curvadas (Las Lomitas, Formosa, Argentina).

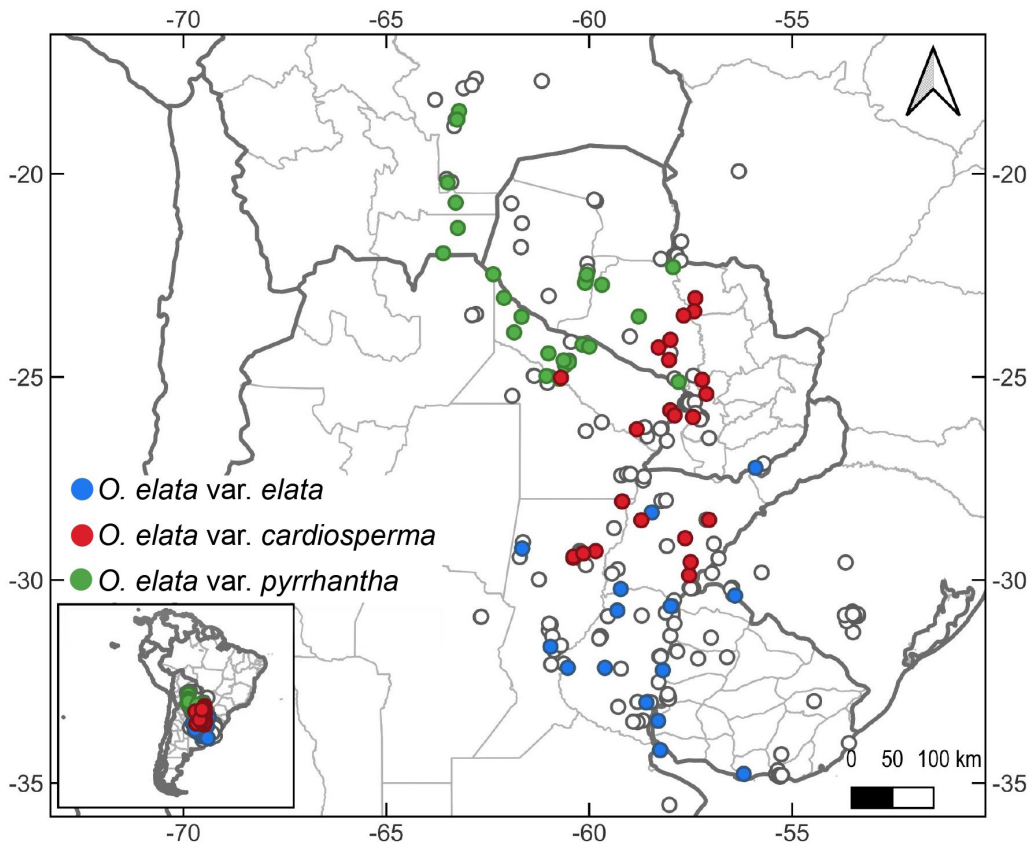


Figura 7. Mapa de distribución de *Opuntia elata*. Los círculos sin color se corresponden a individuos donde no se pudo identificar la identidad a nivel variedad.

aluviales de los ríos Bermejo y Pilcomayo. Esta variedad también crece en los valles secos interserranos, del Dpto. Santa Cruz en Bolivia.

Cabe aclarar que se han detectado individuos de *O. elata* creciendo en otros continentes al igual que varias especies del género, que se encuentran asilvestradas fuera de su área natural de distribución y que en muchos casos se comportan como malezas agresivas (Aymerich & Font, 2023).

Conclusiones

De acuerdo a su distribución (Fig. 7) se puede afirmar que *Opuntia elata* es una especie nativa del Dominio Chaqueño. También se puede advertir que las poblaciones de la variedad del tipo y *cardiosperma* ocupan áreas más húmedas, mientras que las de la variedad *pyrrhantha* ocupan zonas secas, con un régimen de precipitaciones de 300-800 mm anuales (Ramella & Spichiger, 1989). Por último, se considera necesario la realización de estudios adicionales para establecer si las variedades no constituyen en realidad entidades independientes a nivel especie.

Agradecimientos

A las autoridades y curadores de los herbarios consultados. A Jefferson Prado por su asesoramiento sobre temas nomenclaturales. A María Laura Las Peñas por su asesoramiento en los temas de filogenia molecular. A Débora Chamorro, Darién E. Prado, Luciano Galetti (Argentina), Moisés Mendoza, Michael Nee (Bolivia) y a Germán González (Paraguay), por su acompañamiento y ayuda en las recorridas a campo. Ambos autores agradecen a la Universidad Nacional de Rosario.

Referencias

- Anderson, E. (2001). *The Cactus Family*. Timber Press. Portland, Oregon, USA.
- APG IV. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1-20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Arechavaleta, J. (1905). Cactáceas. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 5(2), 161-291.
- Aymerich, P. & Font, F. (2023). On the identity of *Opuntia elata* s.l. (Cactaceae) introduced in the Mediterranean region. A taxonomic and nomenclatural update. *Mediterranean Botany*, 44, 1-9. <https://doi.org/10.5209/mbot.80196>
- Backeberg, C. (1958). *Die Cactaceae. Handbuch der Kakteenkunde*. Vol. 1. G. Fischer Verlag. Jena, Alemania.
- Barthlott, W. & Hunt D. (1993). Cactaceae. En K. Kubitzki *et al.* (Eds.). *The Families and Genera of Vascular Plants II. Flowering Plants, Dicotyledons* (Vol. 1, pp. 161-197). Springer Verlag. Berlin Heidelberg. Alemania.
- Barthlott, W., Burstedde, K., Geffert, J., Ibsch, ..., & Mutke, J. (2015). Biogeography and Biodiversity of Cacti. *Schumannia*, 7, 1-205. https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_17
- Berger, A. (1929). *Kakteen. Anleitung zur Kultur und Kenntnis der wichtigsten eingeführten Arten*. E. Ulmer Verlag. Stuttgart, Alemania.
- Britton, N. & Rose, N. (1919). *The Cactaceae: Descriptions and illustrations of plants of the cactus family*. Vol. 1. The Carnegie Institution of Washington. Washington, USA. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.46288>
- Buxbaum, F. (1953). *Morphology of cacti. Section II: Flower*. Abbey Garden Press. Pasadena. USA.
- Cabrera, A. & Willink, A. (1980). *Biogeografía de América Latina*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, USA.
- Calvente, A., Zappi, D., Forest, F. & Lohmann, L. (2011). Molecular phylogeny of tribe Rhipsalideae (Cactaceae) and taxonomic implications for *Schlumbergera* and *Hattiora*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 58, 456-468. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.01.001>
- Cantino, P., Doyle, J., Graham, S., Judd, W., ..., & Donoghue, M. (2007). Towards a Phylogenetic Nomenclature of Tracheophyta. *Taxon*, 56(3), 822-846.
- Castellanos, A. (1957). Revisión de las Cactáceas Argentinas. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias* (Mendoza), 6, 1-29.
- Corner, E. (1976). *The seeds of dicotyledons*. Vol. 1. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Engelman, E. (1960). Ovule and seed development in certain cacti. *American Journal of Botany*, 47(6), 460-467.
- Font, F. (2014). A revision of *Opuntia* series *Armatae* K. Schum. (*Opuntia* ser. *Elatae* Britton & Rose) (Cactaceae-Opuntioideae). *Succulent Plant Research*, 8, 51-94.

- GBIF.org (5 de marzo de 2025). GBIF Occurrence download. <https://doi.org/10.15468/dl.a2323g>
- Griffith, P. & Porter, J. (2009). Phylogeny of Opuntioideae (Cactaceae). *Int. J. Plant Sci.*, 170, 107-116.
- Hernández, H., Gómez-Hinostrosa, C., Bárcenas, R., Puente, R. & Reyes-Agüero, J. (2014). A checklist of the subfamily Opuntioideae (Cactaceae) from North and Central America. *Succ. Pl. Res.*, 8, 185-200.
- Hernández-Ledesma, P., Berendsohn, W., Borsch, T., von Mering, S., ..., & Uotila, P. (2015). A Taxonomic Backbone for the Global Synthesis of Species Diversity in the Angiosperm Order Caryophyllales. *Willdenowia*, 45(3), 281-383 <https://doi.org/10.3372/wi.45.45301>.
- Hunt, D., Taylor, N. & Charles, G. (Eds.). (2006). *The New Cactus Lexicon. Description and illustrations of the cactus family*. DH Publ. UK.
- iNaturalist community (5 de marzo de 2025). Observations of *Opuntia elata* from South America. <https://www.inaturalist.org>
- Kiesling, R. (1975). Los Géneros de Cactaceae de Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 17(3), 197-227.
- Kiesling, R. (1984). Estudios en Cactaceae de Argentina: *Maihueniopsis*, *Tephrocactus* y géneros afines (Opuntioideae). *Darwiniana*, 25(1-4), 171-215.
- Kiesling, R. (1998). Nuevos sinónimos en *Opuntia ficus-indica*. *Hickenia*, 2 (66), 309-314.
- Kiesling, R. (2005). Cactaceae, en A. Burkart & N. Bacigalupo (Eds.). *Flora Ilustrada de Entre Ríos* (Vol. 4, pp. 401-444). Colección Científica del INTA. Buenos Aires, Argentina.
- Kiesling, R., Saravia, M., Oakley, L., Muruaga, N., Metzinger, D. & Novara, L. (2011). *Flora del Valle de Lerma* (Salta, Argentina): Cactaceae. *Aportes Botánicos de Salta- Ser. Flora*, 10(7), 1-104.
- Köhler, M. & Majure, L. (2020). Reassessment and typification of *Opuntia cantherae* (Opuntioideae, Cactaceae), an endemic prickly-pear cactus of Uruguay. *Plant Ecology and Evolution*, 153(2), 325-333. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2020.1723>
- Köhler, M., Oakley, L., Font, F., Las Peñas, M.L. & Majure, L. (2021). On the continuum of evolution: a putative new hybrid speciation event in *Opuntia* (Cactaceae) between a native and an introduced species in southern South America. *Systematics and Biodiversity*, 19(8), 1026-1039.
- Korotkova, N., Aquino, D., Arias, S., Eggli, U., ..., & Berendsohn, W. (2021). Cactaceae at Caryophyllales.org –a dynamic online species-level taxonomic backbone for the family. *Willdenowia*, 51, 251-270. <https://doi.org/10.3372/wi.51.51208>
- Las Peñas, M.L., Oakley, L., Moreno, N. & Bernardello, G. (2017). Taxonomic and cytogenetic studies in *Opuntia* ser. Armatae (Cactaceae). *Botany*, 95, 101-120. <https://doi.org/10.1139/cjb-2016-0048>.
- Las Peñas, M.L., R. Kiesling, R. & Bernardello, G. (2019). Phylogenetic reconstruction of the genus *Tephrocactus* (Cactaceae) based on molecular, morphological, and cytogenetical data. *Taxon*, 68(4), 714-730. <https://doi.org/10.1002/tax.12092>
- Leuenberger, B. (2001). *Opuntia paraguayensis* (Cactaceae) reassessed. *Willdenowia*, 31, 181-187. <https://doi.org/10.3372/wi.31.31116>
- Leuenberger, B. (2002). The South American *Opuntia* ser. Armatae (= O. ser. Elatae) (Cactaceae). *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 123 (4), 413-439.
- Link, J. & Otto, C. (1827). Verhandlungen des Vereins zur Beförderung des Gartenbaues in den Königlich Preussischen Staaten, 3, 432.
- Machado, M. (2008). Notes on Brazilian taxa of series Armatae (Elatae). *Cactaceae Systematics Initiatives*, 24, 33-35.
- Majure, L., Puente, R., Griffith, M., Judd, W., Soltis, P. & Soltis, D. (2012). Phylogeny of *Opuntia* s.s. (Cactaceae): Clade delineation, geographic origins, and reticulate evolution. *American Journal of Botany*, 99(5), 847-864. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100375>
- Mandujano, M. (2007). La clonalidad y sus efectos en la biología de las poblaciones. En: L. Eguiarte, V. Souza & X. Aguirre (Eds.). *Ecología Molecular* (pp. 215-250). Instituto Nacional de Ecología. México D.F, México.
- Mandujano, M., Golubov J. & Huenneke, L. (2007). Effect of reproductive modes and environmental heterogeneity in the population dynamics of a geographically widespread clonal desert cactus. *Population Ecology*, 49, 141-153. <https://doi.org/10.1007/S10144-006-0032-2>
- Mondragón J. C. & Bordelón, B. (2002). Presencia de apomixis en cruces de nopales mexicanos y su identificación molecular preliminar. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 25(3), 247-252. <https://doi.org/10.35196/rfm.2002.3.247>
- Morrone, J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782, 1-110. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3782.1.1>
- Nobel, P. (1996). Responses of some North American CAM plants to freezing temperatures and doubled CO₂ concentrations: implications of global climate change for extending

- cultivation. *Journal of Arid Environments*, 34, 187-196.
<https://doi.org/10.1006/jare.1996.0100>
- Oakley, L. (2019). *Análisis de la variabilidad infraespecífica y de distribución de Opuntia anacantha Speg. (Cactaceae-Opuntioideae) en la Región Chaqueña Argentina*. (Tesis de Maestría en Manejo y Conservación de Recursos Naturales, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario).
- Oakley, L. (inédito). *Estudio taxonómico, genómico y biogeográfico de los taxones de Opuntia ser. Aurantiaceae (Cactaceae-Opuntioideae)*. (Tesis de Doctorado en Ciencias Agrarias – en ejecución-, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario).
- Pinkava, D. (2002). On the evolution of the continental North American Opuntioideae (Cactaceae). En: D. Hunt & N. Taylor (Eds.) *Studies in the Opuntioideae. Succulent Plant Research*, 6, 59-78.
- QGIS 3.42.0-Münster (5 de marzo de 2025). *Sistema de información geográfica QGIS*. Asociación QGIS. <https://www.qgis.org>
- Ramella, R. & Spichiger, R. (1989). Interpretación preliminar del medio físico y de la vegetación del Chaco Boreal. Contribución al estudio de la flora y de la vegetación del Chaco I, *Candollea* 44, 639-680.
- Realini, M., Gottlieb, A., Font, F., Picca, P., Poggio, L. & González E. (2014). Cytogenetic characterization of southern South American species of *Opuntia* s.l. (Cactaceae, Opuntioideae). *Succulent Plant Research*, 8, 31-50.
- Reyes-Agüero, J., Aguirre, J. & Valiente-Banuet, A. (2006). Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environments*, 64, 549-585.
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.06.018>
- Ritter, F. (1979). *Kakteen in Südamerika. Band 1. Brasilien/Uruguay/Paraguay*. F. Ritter. Spangenberg, Alemania.
- Ritter, F. (1980). *Kakteen in Südamerika. Band 2. Argentinien/Bolivien*. F. Ritter. Spangenberg, Alemania.
- Roland-Gosselin, M. (1904). OEuvres posthumes de M. le Dr. Weber, Médecin inspecteur de L'Armée. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle (Paris)*, 10, 382-399.
- Salm-Dyck, J. (1834). *Hortus Dyckensis*. Chez Arnz & Comp. Dusseldorf, Alemania.
- Schumann, K. (1899). Die Cactaceae der Republik Paraguay III. *Monatsschrift für Kakteenkunde*, 9, 132-188.
- Schumann, K. (1903). *Opuntia Mieckleyi* K. Sch. n. spec. *Blühende Kakteen (Iconographia Cactacearum)*, 1, t. 44. J. Neumann. Neudamm. Melsungen, Alemania.
- Spegazzini, C. (1905). *Cactacearum platensium tentamen*. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 11, 476-521.
- Spegazzini, C. (1925). Nuevas Notas Cactológicas. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 99, 85-146.
- Stuppy, W. (2002). Seed characters and the classification of the Opuntioideae. En: D. Hunt & N. Taylor (Eds.) *Studies in the Opuntioideae. Succulent Plant Research*, 6, 25-58.
- Thiers, B. (2025). *Index Herbariorum: A Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff*. [online]. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <https://sweetgum.nybg.org/science/ih/> [Acceso: consulta permanente]
- Turland, N., Wiersema, J., Barrie, F., Greuter, W., Hawksworth, D. Herendeen, P., Knapp, S., ..., & Smith, G. (eds.). (2018). *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. Regnum Vegetabile 159 [online]. Glashütten: Koeltz Botanical Books. <https://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php> [Acceso: 5 de marzo 2025]
- Vaupel, F. (1913). *Opuntia DeLaetiana* Weber n. spec. t. 148. En K. Schumann (Ed.) *Blühende Kakteen (Iconographia Cactacearum)* 3. Verlag J. Neumann-Neudamm. Melsungen, Alemania.
- Wallace, R. & Dickie, S. (2002). Systematic implications of chloroplast DNA sequence variation in subfam. Opuntioideae (Cactaceae). En: D. Hunt & N. Taylor (Eds.) *Studies in the Opuntioideae. Succulent Plant Research*, 6, 9-24.
- Walther, E. (1930). Species. *Cactus and Succulent Journal* (Los Angeles), 1(11), 203-205.