

1967-1  
CH1  
409

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

ESTUDIO CITOGENETICO DE  
OCHO ESPECIES DE LA  
FAMILIA AGAVACEAE



JARDIN BOTANICO

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
B I O L O G O  
PRESENTA  
AURORA CHIMAL HERNANDEZ

MEXICO, D.F.

1967



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

CON CARINO Y GRATITUD

a mis padres

y

hermanos.

## AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo se realizó en el Programa de Genética de la Comisión Nacional de Energía Nuclear y en el Jardín Botánico de la Universidad Nacional Autónoma de México; bajo la dirección del Biol. Rafael Villalobos-Pietrini, del Laboratorio de Genética Vegetal del Programa de Genética y del Dr. Arturo Gómez - Pompa, del Instituto de Biología de la U.N.A.M. Agradezco al Dr. Alfonso L. de Garay, director del Programa de Genética de la Comisión Nacional de Energía Nuclear, las facilidades dadas. Al Biol. Javier Valdéz G., secretario del Jardín Botánico, por la revisión del manuscrito.



JARDIN BOTANICO

La realización e impresión de este trabajo, se  
llevó al cabo gracias a la ayuda económica pro  
porcionada por la Comisión Nacional de Energía  
Nuclear.

## CONTENIDO

I.- INTRODUCCION

II.- MATERIAL Y METODOS

III.- RESULTADOS

IV.- DISCUSION

V.- BIBLIOGRAFIA

## INTRODUCCION

Una de las primeras inquietudes del hombre, en lo relativo a las plantas, fué la de ordenarlas. En un principio los sistemas de clasificación fueron pragmáticos, considerando las utilidades que reportaban, pero en ningún caso las reunieron en grupos con acentuadas afinidades naturales. Posteriormente se tomaron en cuenta características referentes al habitat y forma de vida de las mismas; este criterio perduró hasta mediados del siglo XVIII cuando Linneo inició la era de las clasificaciones artificiales, que aunque de enorme valor en el desarrollo de la sistemática vegetal, no agrupó a las plantas en unidades naturales. Fué hasta fines del siglo pasado bajo la influencia de las ideas evolucionistas cuando se iniciaron los sistemas naturales de clasificación, sobresaliendo entre los autores más importantes: Eichler, Engler, Bessey, Hutchinson y otros, quienes buscaron las relaciones filogenéticas de las plantas basándose principalmente en sus características morfológicas.

En los últimos años se han hecho estudios más completos sobre ciertos grupos de plantas en los que no solamente se incluyen datos morfológicos sino también citológicos, anatómicos, ecológicos, genéticos, químicos, etc., que han venido a modificar las interpretaciones de las relaciones que existen entre los diferentes grupos. Los datos citogenéticos que se relacionan con el número, morfología y comportamiento de los cromosomas, han resultado valiosos para la interpretación de ciertos aspectos evolutivos y sistemáticos de las plantas, como ha sucedido, en particular con la familia Agavaceae, en la que Hutchinson (1934) reunió géneros que pertenecían tradicionalmente a las familias Liliaceae y Amaryllidaceae, tomando como base el hábito arborescente y el tipo de inflorescencia. Casi contemporáneamente, McKelvey y Sax (1933), realizaron estudios en Yucca, Hesperaloe, Hesperoyucca, Cleistoyucca y Samuela de las Liliaceas; Agave y Fourcraea de las Amaryllidaceas, en los que observaron afinidades taxonómicas y citológicas, apoyando así en parte el nuevo arreglo de Hutchinson, puesto que también incluyó a las tribus Nolineae, Dracaeneae y Phormieae y el género Doryanthes, cuyos comple-

jos cromosómicos son diferentes al de los géneros anteriores.

La mayoría de los géneros incluidos en la familia Agavaceae, se encuentran ampliamente distribuidos en nuestro país; los más sobresalientes son: Yucca, Dasyllirion, Nolina y Agave, este último que le da el nombre a la familia, se localiza desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Colombia, incluyendo la mayor parte de las Antillas; Berger (1915) lo considera originario de la parte central de México. En general las tribus Yuceae, Polyantheae y Agaveae, se localizan en América con excepción del género Dorvanthes, de la tribu Agaveae, que se encuentra en Australia y de las tribus Dracaeneae y Phormieae que habitan las regiones cálidas y templadas de Asia, Africa y Oceanía. El género Dracaena es el único de la tribu Dracaeneae que se ha reportado de América (Standley 1952).

La generalidad de las especies que se encuentran en México, se localizan en las zonas áridas y semiáridas que cubren más del 60% de la superficie total del país.

Según Engler y Prantl (1887-1899) las familias Liliaceae y Amaryllidaceae, pertenecen al orden Liliales, cuyas características principales son: posición del ovario, presencia de endospermo, existencia de rizoma o bulbo, hojas de forma lineal y dispuestas en roseta, flores trímeras con perianto generalmente en dos series, ovario con tres carpelos y excepcionalmente con dos.

Como se mencionó anteriormente, Hutchinson (1934) hace una re clasificación que ha originado muchas discusiones entre los taxónomos; no obstante hay que mencionar que las familias consideradas en el orden Liliales de Engler, fueron separados por Hutchinson en varios órdenes, siendo situado el orden Agavales entre las Liliales y el grupo climax Palmae, quedando la familia Agavaceae dentro del orden mencionado.

\* Las características más importantes del orden Agavales son:



plantas perennes, frecuentemente con un tallo leñoso, la mayoría xerofíticas, hojas a menudo fibrosas, flores con tendencia a la unisexualidad y el ovario súpero o ínfero. Hutchinson (1934) como ya se indicó, consideró el hábito arborescente y el tipo de inflorescencia, como características principales para la clasificación de la familia Agavaceae, argumentando que estas son más estables que la posición del ovario que tradicionalmente se usaba para separar Liliaceae y Amarilidaceae. Lawrence (1951) al observar que hay géneros como Ophiopogon (Liliaceae), Bomarea y Hemerocallis (Amaryllidaceae) en los cuales el ovario no es definitivamente súpero o ínfero, apoya al planteamiento de Hutchinson. Benson (1962) reporta que la posición del ovario ha sido adoptada por varios autores solamente como un medio arbitrario para la separación de estos grandes grupos.

De acuerdo con las características antes mencionadas, Hutchinson trasladó dos tribus de las Amarilidaceas: Agaveae y Polyantheae y cuatro tribus de las Liliaceas: Yuceae, Phormieae, Nolineae y Dracaenas, a la nueva familia Agavaceae, dejando solamente en su posición original a los géneros Astelia y Milligamia de la última tribu, por no presentar el mismo hábito.

Las tribus y los géneros incluidos dentro de esta familia se presentan en la Tabla I, en la que se resumen las fórmulas cromosómicas y el autor que las reporta, así como la distribución geográfica.

El género Hosta fué transferido por Traub (1953) de la tribu Hemerocallideae de las Liliaceas a la familia Agavaceae, basándose en la similitud de cariotipo y morfología floral; de esta manera formó la nueva tribu: Hosteae, a la cual considera la más primitiva del grupo.

En relación a la taxonomía de los géneros y especies, hay multitud de nombres que han caído dentro de la sinonimia de otros, para dar idea del problema se citan a continuación algunos sinónimos de las especies incluidas en este trabajo:

Tribu 1.

Género

Tribu 2.

Género

Tribu 3.

Tribu 4.

Género

Tribu 5.

Género

Tribu 6.

Género

Tribu 7.

Género

\* CROMOS

TABLA I

## NUMERO CROMOSOMICO Y DISTRIBUCION GEOGRAFICA DE LOS GENEROS DE LA FAMILIA AGAVACEAE

	Familia	Familia Anterior	Cariotipo	Distribución Geográfica	Autor
1.	Hosteae	Liliaceae			
	<u>Hosta</u>		30...3n(4L*-1M**-25s***)	Japón y China.	Sato 1942
2.	Yuceae	Liliaceae			
	<u>Yucca</u>		30(5L + 25s)	E.U., México, A. Central.	Presente Reporte
	<u>Hesperaloe</u>		30(5L + 25s)	S.W. de Texas, California y Mex.	Presente Reporte
	<u>Clistoyucca</u>		30(5L + 25s)	California y Arizona.	Whitaker 1934
	<u>Samuela</u>		30(5L + 25s)	Texas y México.	McKelvey y Sax 1933
3.	Dracaeneae	Liliaceae			
	<u>Cordyline</u>		19...4n(2L + 17s)	Trópicos, excepto Africa.	Rattenbury 1957
	<u>Cohnia</u>			Nueva Caledonia, Isl. Madagascar.	
	<u>Dracaena</u>		19...5n(2L + 17s)	Regiones Cálidas y Templadas.	Sato 1942
	<u>Sansevieria</u>		20...5n(2L + 18s)	India Tropical y Sud Africa.	Miége 1962
4.	Phormiae	Liliaceae			
	<u>Phormium</u>		16(4L + 12s)	Nueva Zelandia.	Cave 1955
5.	Nolineae	Liliaceae			
	<u>Nolina</u>		18-19(6L + 13s)	México y S.W. de Texas.	Cave 1964
	<u>Calibanus</u>		19(6L + 13M)	México.	Presente Reporte
	<u>Dasyllirion</u>		19(6L + 13M)	Texas y México.	Presente Reporte
	<u>Beaucarnea</u>		19(?L + ? M)	México.	Flory y Varma 1960
6.	Agaveae	Amaryllidaceae			
	<u>Agave</u>		30...6n(5L + 25s)	América, de Utah a Colombia.	Presente Reporte
	<u>Furcraea</u>		30(5L + 25s)	México y Centro América.	Cave 1964
	<u>Beschermeria</u>		30(5L + 25s)	México.	Cave 1964
	<u>Doryanthes</u>		24(2L + 22s)	Australia.	Cave 1964
7.	Polyantheae	Amaryllidaceae			
	<u>Polyanthes</u>		30(5L + 25s)	Centro América.	Sharma y Ghostt 1956
	<u>Prochnyanthes</u>			México.	
	<u>Pseudobravoia</u>			México.	
	<u>Bravoia</u>		30(5L + 25s)	México.	Sato 1942

CROMOSOMAS LARGOS

\*\* CROMOSOMAS MEDIANOS

\*\*\* CROMOSOMAS CORTOS

Hesperaloe funifera (Koch) Trelease (1902).

Yucca funifera Koch (1862).

Hesperaloe davyi Baker (1898).

Agave xalapensis Roez1 (1864).

Agave uncinata Jacobi (1864).

Calibanus hookerii (Lem.) Trelease (1911).

Dasyllirion hookerii Lem (1859).

Dasyllirion caespitosum Scheidw (1861).

Como se puede apreciar, las dificultades sistemáticas se extienden aún hasta la especie y en la actualidad la resolución del problema taxonómico tiene gran importancia.

El cariotipo de varios de los géneros incluidos en la familia - Agavaceae, presenta un patrón asimétrico característico al cual se le ha denominado cariotipo "Yucca-Agave", que consta de 30 cromosomas en número haploide, de los cuales 5 son sumamente grandes y 25 - muy cortos. Sato (1935) los denomina "L" y "s", respectivamente. Estos cromosomas en metafase, presentan una distribución característica (Fig 1), los grandes están dispuestos en la periferia y los cortos en el centro (McKelvey y Sax 1933, Whitaker 1934, Sato 1935).

Granick (1944) indica que este complejo cromosómico bimodal fué analizado por primera vez por Strasburger en 1882 en Hosta. Schaffner (1909) observó 12 cromosomas en número haploide para Agave virgínica (4 L + 8 s). Müller (1910) en el género Yucca encontró 10 L y - 46 s. Catalano (1930) describió para Agave y Furcraea 7 cromosomas L en células madres del polen (CMP) y consideró a los cromosomas pequeños como fragmentos de cromatina separados de los grandes.

Miyake y Müller (Granick 1944) analizaron la semejanza de los - cariotipos de Hosta, Beschorneria, Yucca y Agave, pero fué Heitz (Granick 1944) el primero en sugerir una relación taxonómica y citológica

entre los géneros de las tribus Agaveae y Polyantheae.

McKelvey y Sax (1933) observaron semejanzas en varios aspectos morfológicos de Yucca y géneros afines como: Hesperaloe, Hesperoyucca, Cleistoyucca y Samuela de la familia Liliaceae y Agave, Furcraea y Beschorneria de la Amaryllidaceae, e iniciaron el estudio citológico de estas plantas, encontrando en todas cariotipos semejantes, lo que hizo suponer que tuvieron un origen común. Al analizar los cromosomas de Nolina sp. y Dracaena arborea, encontraron que ambas especies tienen 38 cromosomas, lo que les permitió concluir que no hay relación de estos grupos con los anteriores.

Whitaker (1934) independientemente de Hutchinson, consideró que las familias Liliaceae y Amaryllidaceae deberían reunirse en una sola, teniendo como base sus semejanzas morfológicas y citológicas y de distribución geográfica. Además comparó los cromosomas de las especies Butomus umbellatus de la familia Butomaceae con los de otros géneros de familias afines del orden Helobiales, demostrando que existen semejanzas del molde asimétrico de sus cariotipos, no muy común en el reino vegetal, por lo que supone que el grupo Yucca-Agave, participó de un ancestro común, que sería el grupo Helobiales.

Sato (1935, 1942) realizó investigaciones de 162 géneros pertenecientes a 9 familias, incluyendo Liliaceae, Amaryllidaceae y Agavaceae; el análisis lo hizo desde el punto de vista de la alteración del cariotipo: cambios de número cromosómico (poliploidia y heteroploidia), alteración estructural de los cromosomas (tamaño, fusiones, fragmentaciones, traslocaciones e inversiones) y presencia del cromosoma-SAT y considera que el sistema de Hutchinson es más aceptable que el de Engler.

Granick (1944) estudia el cariotipo de 31 especies del género Agave, encontrando gran semejanza entre ellos, por lo que considera sumamente difícil hacer la delimitación de las especies en base a dichos datos. También hace una revisión completa del número cromosómico de la mayoría de los géneros de la familia Agavaceae y otros géne

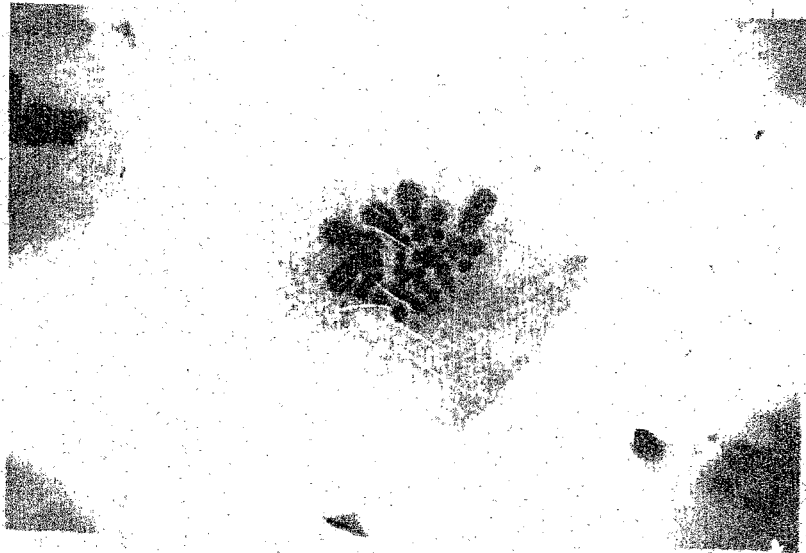


Fig. 1.- Metafase I, mostrando 30 bivalentes (5 grandes en la periferia y 25 pequeños en el centro). (800 X).

ros de las Monocotiledóneas, lo que permite postular una línea evolutiva (Fig. 2).

Darlington (1956) encuentra que el patrón cromosómico reportado en los géneros Aloe, Gasteria y Haworthia, de la tribu Aloineae, que presentan cromosomas asimétricos ( $n = 7; 4 L + 3 s$ ), es similar al de Eucomis ( $n = 15; 4 L + 11 s$ ) y Hyacinthus ( $n = 14; 4 L + 10 s$ ) de la tribu Scillieae, ambas de la familia Liliaceae, considera que la unión que hace Hutchinson de los grupos Yucca y Agave está justificada, así mismo hace notar que la similitud de hábito y complejo cromosómico sugiere la existencia de un ancestro común siendo posible que Eucomis haya existido entre las Aloineae y el complejo Yucca-Agave.

Sharma y Bhattacharyya (1962) observan detalladamente la morfología y el tamaño cromosómico en diez especies de Agave y tomando en cuenta la posición del centrómero, consideran ocho tipos de cromosomas:

A. Cromosomas "L" con dos constricciones: una primaria subterminal y la otra secundaria, submediana en la parte distal del brazo — largo.

B. Cromosomas "L" con dos constricciones: una primaria y la otra secundaria, ambas dispuestas en posición casi subterminal, en cada uno de los extremos del cromosoma.

C. Cromosomas "L" con dos constricciones: una primaria casi mediana y la otra secundaria subterminal en el extremo distal del brazo corto.

D. Cromosomas "L" con una constricción primaria casi subterminal.

E. Cromosomas medianos, con una constricción casi submediana.

F. Cromosomas "s" con dos constricciones: una primaria mediana y

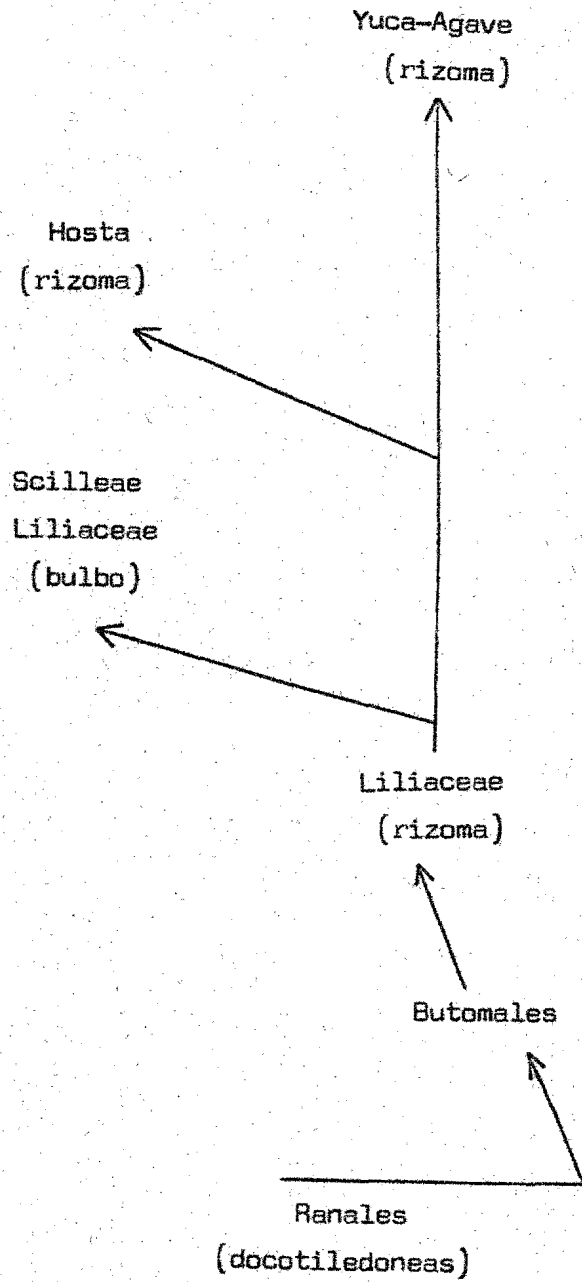


Fig. 2.- Línea Evolutiva postulada por Granick (1944) basándose en datos citológicos.



la otra secundaria subterminal en el brazo corto.

G. Cromosomas "s" con una constricción primaria submediana.

H. Cromosomas "s" con una constricción primaria mediana.

El tipo A lo encuentran en todos los ejemplares incluyendo los poliploides que presentaron de 1 a 3 pares de estos cromosomas. Consideran que las diferencias encontradas pueden ser utilizadas como un criterio para la identificación de especies y variedades. También hacen notar que hay variaciones en el número de cromosomas de las plantas jóvenes y las adultas, siendo más acentuado en las primeras (27%) que en las últimas (5%).

Sharma y Sarkar (1964) reportan el número cromosómico de 5 especies de Yucca, con variaciones de 42 a 52 cromosomas; aún incluso, en especies como Yucca aloefolia y Yucca glauca en las que McKelvey y Sax (1933) y Watkins (1936), encontraron un número constante de 60 cromosomas.

La importancia económica de la familia Agavaceae estriba principalmente en la producción de materias para la industria textil (fibras duras) y licorera.

Fibras textiles como el "henequén" o fibra "sisal", que se obtiene de Agave sisalana, A. Fourcroides, A. zapupe, A. cantala y algunas especies de Furcraea.

La fibra llamada "ixtle" se extrae de Agave ixtli, A. salmiana, A. lechuguilla, A. falcata, A. endlichiana, Hesperaloe funifera y Yucca carnerosana.

Bebidas alcohólicas: "pulque" que se obtiene de A. atrovirens, A. salmiana, A. zapupe, A. mapisaga; "tequila" de A. tequilana; "mez

cal" de A. mescal, A. subtilis, A. longisepala, A. palmaris, A. cupreata y "sotol" que se extrae del género Dasyllirion.

Otros productos: saponinas y sapogeninas, que son sustancias precursoras de las hormonas esteroides, se han encontrado aunque en cantidades relativamente pequeñas de Agave y Yucca (Correl 1955) y se utilizan industrialmente, ácido cítrico por fermentación de agua miel; del género Yucca se puede obtener papel en gran escala, por el alto contenido celulósico de sus troncos, pero la falta de agua en zonas en que se encuentra ha impedido su explotación.

Por lo expuesto anteriormente y considerando de interés el problema taxonómico y filogenético de esta familia, así como por la importancia que tienen las investigaciones citogenéticas y el hecho de que en México se encuentre la mayor diversidad de las especies de las Agavaceas, fuimos estimulados a realizar diversos trabajos en este grupo, que incluyen análisis cromosómicos, sistemas de reproducción, cruzas inter e intrataxa y su biología floral. En el presente estudio se analiza el comportamiento de los cromosomas meióticos y los complejos cromosómicos de ocho especies que hasta ahora no se habían estudiado bajo este aspecto. Los datos que se reportan constituyen la primera etapa del trabajo que ha sido programado a largo plazo.

## MATERIAL Y METODOS

Para realizar esta investigación fueron utilizadas plantas que se encuentran creciendo en la sección de agaves del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, aprovechando su época de floración que se presenta tardíamente en la vida de éstas y que en ocasiones es única.

### ESPECIES ANALIZADAS

Yucca lacandonica

Hesperaloe funifera

Agave nizandesis

Agave xalapensis

Agave potatorum var. verchaffeltii

Agave af. atrovirens

Dasyilirion serratifolium

Calibanus hookerii

Yucca lacandonica Gómez-Pompa y Valdés. Chimal No. 74\*. Teapa, Tabasco. Plantas de 1 a 1.5 m. de altura, (Fig. 3), epifitas, tallo parcialmente horizontal, curvado; hojas delgadas; inflorescencia paniculada, poco densa. Es la única especie del género Yucca hasta ahora encontrada de la zona húmeda y de condición epífita.

Hesperaloe funifera (Koch) Trelease. Chimal No. 12. San Luis Potosí. Plantas de 1 a 2 m. de altura (Fig. 4), acaules, con hojas lineares de bordes filíferos; inflorescencia paniculada de 2 a 4 m. de altura, flores hermafroditas; fruto en cápsula. Nombre vulgar "samandoque".

Agave nizandesis Cutak. Chimal No. 29. Nizanda, Oaxaca. Plantas pequeñas de 15 a 25 cm. de alto (Fig. 5), acaules, estoloníferas; hojas arrosetadas crasas, tendidas, de color verde claro con una franja amarillenta a lo largo de la parte media; inflorescencia en espi-

---

\* Número del ejemplar de herbario.

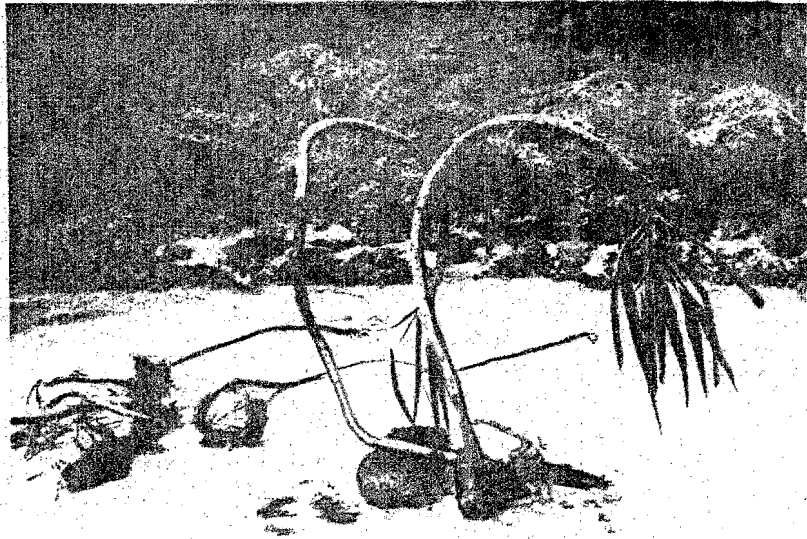


Fig. 3.- Yucca Lacandonica Gómez Pompa y Valdés en el Jardín Botánico de la -- U.N.A.M., recién transportada de -- Teapa, Tabasco.

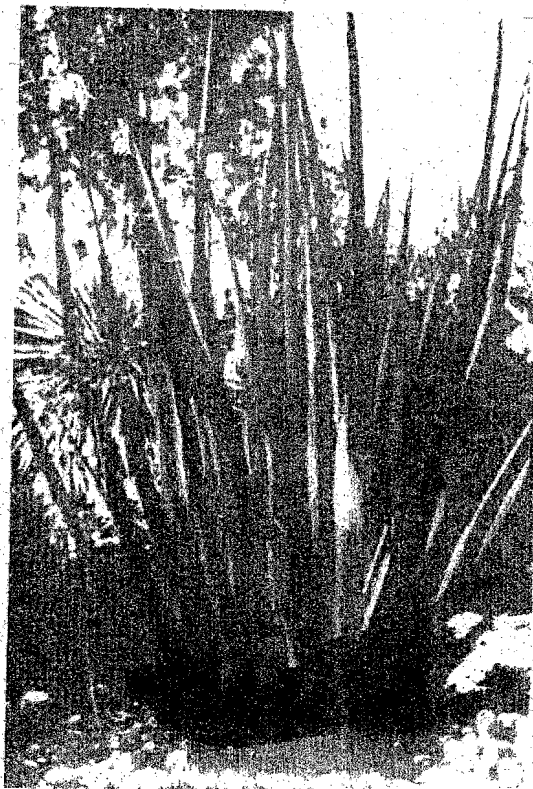


Fig. 4.- Hesperaloe funifera (Koek) Trelease.  
Proveniente del Edo. de San Luis Po-  
tosí. (Jardín Botánico de la U.N.A.M.).

ga de 1 m. de altura, con muy pocas flores, las cuales están reunidas en grupos de 3 a 4 de color amarillo verdoso.

Agave xalapensis Roezl. Chimal No. 2. Veracruz. Plantas acaules de 40 a 60 cm. de altura (Fig. 6); hojas de color verde oscuro y bordes con espinas pequeñas muy juntas de color moreno; inflorescencia en espiga de 1.5 a 2.5 m. de alto, flores hermafroditas de color verde púrpura.

Agave potatorum var. verchaffeltii (Lem.) Berger. Chimal No. 37. Tehuacán, Puebla. Plantas acaules, de 30 a 50 cm. de alto (Fig. 7);- hojas color verde glauco bordes lobulados con espinas pequeñas, inflorescencia paniculada de 3 a 5 m. de alto.

Agave af. atrovirens Karw. Chimal No. 65. Naucalpan, Edo. de México. Variedad cultivada; plantas bastante grandes de 1.50 a 2.30 m. de altura (Fig. 8); hojas color verde oscuro de 2 m. de largo y 20 a 30 cm. de ancho; inflorescencia paniculada de 5 a 8 m. de altura, flores hermafroditas verde amarillentas de 18 cm. de largo. Nombre vulgar: "maguey manso", "tobala" o "verde grande". Esta especie es una de las más importantes en la producción de "pulque".

Dasyliirion serratifolium (Schult) Zucc. Chimal No. 36. Oaxaca. - Plantas acaulescentes dioicas (Fig. 9), hojas lineares de 1.5 m. de largo, de color verde glauco; inflorescencia paniculada muy densa de 2.5 m. de altura, flores pequeñas (5 mm.), de color amarillento, coriáceas.

Calibanus hookerii (Lem.) Trelease. Chimal No. 95. San Luis Potosí. Estas plantas tienen de 50 a 80 cm. de altura y poseen un aspecto peculiar pues el tallo es subgloboso y alcanza hasta 1 m. de diámetro (Fig. 10); su interior es esponjoso, cubierto por una corteza parecida a la del corcho; hojas lineares, delgadas de 50 cm. de largo, dispuestas en manojo; inflorescencia paniculada de 10 a 20 cm. de alto, flores dioicas, pequeñas y coriáceas.

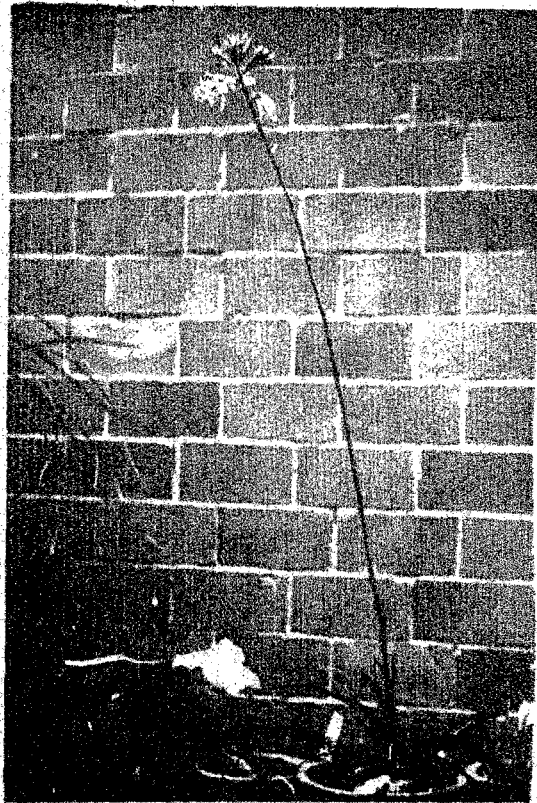


Fig. 5.- Agave nizandensis Cutak. Proveniente del Edo. de Oaxaca. (Jardín Botánico de la U.N.A.M.).



Fig. 6.- Agave xalapensis Roezl. Proveniente del Edo. de Veracruz. (Jardín Botánico de la U.N.A.M.).



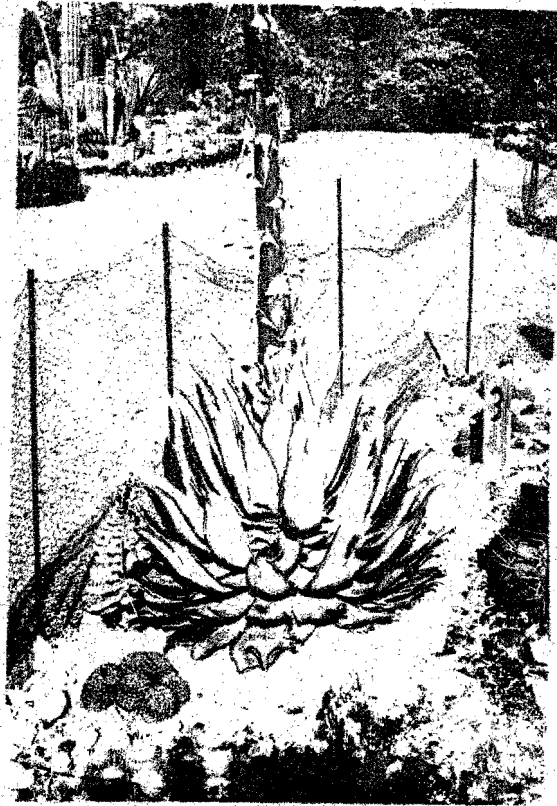


Fig. 7.- Agave potatorum var. verchaffeltii  
(Lem.) Berger. Proveniente del Edo.  
de Puebla. (Jardín Botánico de la  
U.N.A.M.).



Fig. 8.- Agave af. atrovirens Karw. Provenien  
te de cultivos del Edo. de México —  
(Jardín Botánico de la U.N.A.M.) —  
(Foto Ruiz Oronoz).

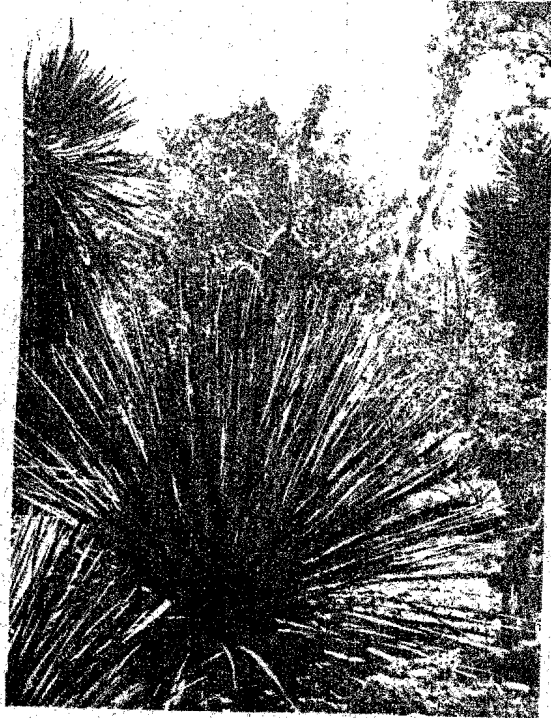


Fig. 9.- Dasyllirion serratifolium (Schult).  
Zucc. Proveniente del Edo. de Oaxa  
ca. (Jardín Botánico de la U.N.A.M.).

Estos ejemplares se encuentran depositados en el Herbario Nacional del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU).

Con objeto de conocer el momento en que aparecen las diversas figuras meióticas se colectaron botones jóvenes durante el día a intervalos de una hora observándose el contenido de las anteras por medio del microscopio. Esto permitió elegir el tamaño del botón para los estudios que se deseaban realizar. El fijador utilizado fué alcohol-acético (3:1) aplicado durante 24 horas (si se desean conservar botones indefinidamente, deben colocarse en alcohol de 70% y a una temperatura de congelación hasta que sean procesados.

Con objeto de hacer observaciones en los cromosomas de las células mitóticas fueron seleccionados 2 materiales:

- a) Los meristemos de las puntas de las raíces principales y laterales.
- b) Los filamentos en crecimiento de las anteras.

Para la tinción de cromosomas mitóticos se siguió la técnica de Villalobos-Pietrini (1965) que consiste en lo siguiente:

- 1.- Inmersión de las puntas de las raíces y los filamentos en colchicina (Merck) al 0.1%, durante tres horas.
- 2.- Hidrólisis con ácido clorhídrico normal a la temperatura ambiente por 8 minutos.
- 3.- Inmersión en Solución I\* , 20 minutos.

---

\* Solución I

Orceína (G.T. Gurr) .....	3 gr.
Acido acético glacial .....	70 c.c.
Agua destilada .....	30 c.c.

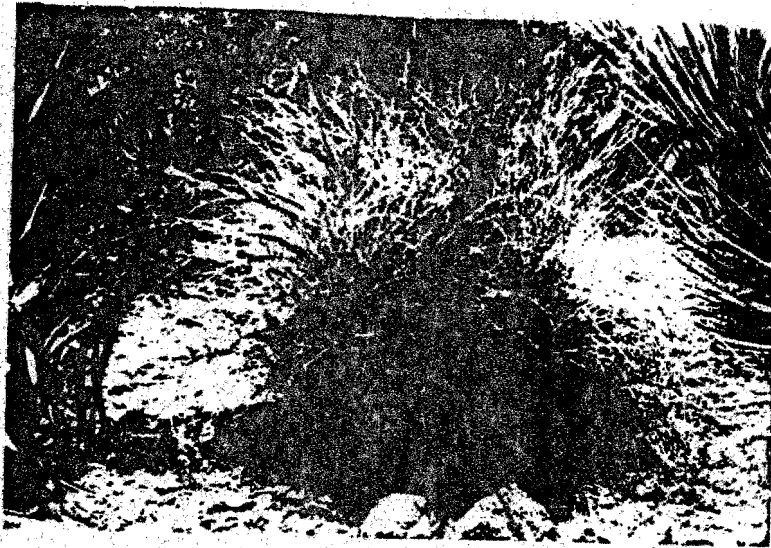


Fig. 10.- Calibanus hookerii (Lem.) Trelease.  
Proveniente del Edo. de San Luis -  
Potosí. (Jardín Botánico de la U. -  
N.A.M.).

4.- Paso a la Solución II\*\* , 5 minutos.

Las etapas 2, 3 y 4, se realizan en portaobjetos escavados, para su mejor manipulación.

5.- Traslado del material teñido a un portaobjetos normal con una gota de ácido acético al 45 %.

6.- Aplicación del cubreobjeto sobre la preparación y presión (Squash) con la goma de una lápiz.

Los cromosomas meióticos fueron estudiados en las anteras, siguiendo la técnica de Belling (1936). Las anteras se maceran en una gota de aceto-carmin al 5% con agujas de disección calientes, para formar acetato de fierro, el cual actúa como mordente y permite una mayor diferenciación de los cromosomas sobre el citoplasma. Después se coloca un cubreobjetos y la preparación es calentada un poco a la flama de una lámpara de alcohol: la preparación se cubre con un papel filtro y sobre él se presiona ligeramente, el exceso de colorante se elimina con ácido acético glacial.

Con ambas técnicas es posible lograr 2 tipos de preparaciones:

a) Transitorias, sellando los bordes del cubreobjetos con parafina.

b) Permanentes, las preparaciones recién hechas selladas con parafina, se congelan con CO<sub>2</sub> por medio del microtomo de congelación o-

---

\*\* Solución II

Orceína ..... 2 gr.  
Acido Acético Glacial .....60 c.c.  
Agua Destilada .....40 c.c.  
Verde Janus B ..... 2.5 gr.

Cada solución se somete a ebullición, utilizando un refrigerante, después de la cual se enfría y se filtra.

con hielo seco (Conger y Fairchild 1953). La congelación permite desprender fácilmente los cubreobjetos con el bisturí, sin pérdida de material. Inmediatamente se deshidratan en alcohol de 96%, alcohol absoluto y alcohol butílico, permaneciendo de 3 a 5 minutos en cada uno y en seguida se montan en Bálsamo de Canadá.

Mediante un microscopio de campo claro (Zeiss) y de contraste de fases (Zeiss), con objetivo de inmersión, fueron fotografiadas las células y algunas se dibujaron mediante la cámara clara de un aparato de dibujo (Zeiss), que permitió mejorar el análisis del número y morfología de los cromosomas.

Las preparaciones permanentes, se encuentran en el Laboratorio de Genética Vegetal del Programa de Genética (Comisión Nacional de Energía Nuclear).

## RESULTADOS

La etapa de floración en las especies estudiadas, se realiza en distintas épocas del año, la mayoría de ellas florecen en los meses de abril a septiembre; en los magueyes pulqueros y en general en el subgénero Agave, esta etapa acontece una sola vez en su ciclo vital debido a que todo el material de reserva contenido en las hojas es destinado a la inflorescencia hasta que el fruto madura, muriendo poco después la planta.

La mayoría de las fases meióticas y principalmente la metafase-I, fueron encontradas entre las 14 y las 16 horas. El tamaño de las yemas florales y específicamente de las anteras, varía considerablemente en las diferentes especies; así, en Agave nizandensis, la antera mide de 1 a 3 mm. y en Agave af. atrovirens alrededor de 25 mm. — (Tabla II).

Se observó que los primeros estados de la profase: leptóteno, cigóteno y paquíteno, están sincronizados, ya que en cada antera joven todas las células madres del polen se hallan en un mismo estado. Al desarrollarse la meiosis, la sincronización se va perdiendo, presentándose en una misma antera, fases desde el diplóteno hasta la telofase I; la porción terminal de la antera contiene los estados de la meiosis más tempranos.

A pesar de que se estudiaron géneros diferentes, el comportamiento de los cromosomas en la meiosis es muy semejante al descrito comúnmente por lo que sólo se señalan los aspectos particulares que se presentan en cada una de las especies.

Yucca lacandonica  $2n = 60$  (10 L + 50 s).

Los cromosomas somáticos se estudiaron en los meristemas radiculares de la planta adulta, los 10 "L" son submetacéntricos, no presentándose el cromosoma-SAT entre ellos; de los 50 "s", 26 son metacéntricos y 24 submetacéntricos (Fig. 11).



TABLA II

Tamaño en mm. de las anteras en los diversos estados de la microsporogénesis de diferentes especies.

Especie	<u>Agave af. atrovirens</u>	<u>Agave potatorum var. verschaffeltii</u>	<u>Agave nizandensis</u>	<u>Hesperaloe funifera</u>	<u>Dasyllirion serratifolium</u>
Profase I	15	9	7	2	.5
Tetrasporas	25	11	11	3	.8
Granos de Polen	39	26	15	3.5	1

Hesperaloe funifera  $2n = 60$  (10 "L" + 50 "s").

Las células madres del polen así como las células que se encuentran al principio de la profase, contienen de 2 a 3 nucleolos (Fig. 12).

El complemento cromosómico se analizó en los meristemos radiculares de plantas adultas y en los filamentos de las anteras. De los 5 pares de cromosomas "L", un par presenta constricción secundaria (cromosoma-SAT) y el resto son submetacéntricos; de los cromosomas cortos, 20 son metacéntricos y 30 submetacéntricos (Fig. 13).

Agave xalapensis  $2n = 60$  (10 "L" + 50 "s").

En la anafase I meiótica al 25% de las células presentaron puentes cromosómicos (Fig. 14). Sin embargo no se observaron micronucleos ni otras anomalías en los granos de polen.

En esta especie los cromosomas somáticos se obtuvieron de los filamentos de las anteras; al igual que la especie anterior presenta un par de cromosoma-SAT; 4 pares "L" son submetacéntricos; de los 50 "s", 9 pares son metacéntricos y 16 submetacéntricos (Fig. 15).

Agave nizandensis  $2n = 60$  (10 "L" + 50 "s").

Se observaron puentes cromosómicos en el 5% de las células en anafase I y los granos de polen fueron aparentemente normales. En paquíteno, el nucleolo se observa separado en dos porciones por la zona del organizador nucleolar del par de cromosomas-SAT (Fig. 16).

El complemento cromosómico de esta especie se obtuvo de los meristemos radiculares de plántulas, plantas adultas y filamentos de las anteras. Un par grande corresponde a los cromosomas-SAT, 4 pares "L" son submetacéntricos; entre los 50 cromosomas cortos hay 30 metacéntricos, 4 submetacéntricos del mismo tamaño y 16 submetacéntricos ligeramente más grandes (Fig. 17).

Agave potatorum var. verchaffeltii  $2n = 60$  (10 "L" + 50 "s").

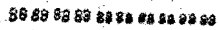
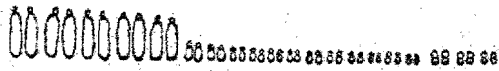
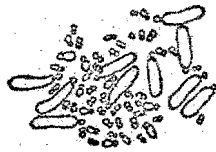


Fig. 11.- Cariotipo de Yucca lacandonica  
Gómez Pompa y Valdés. (800 X).

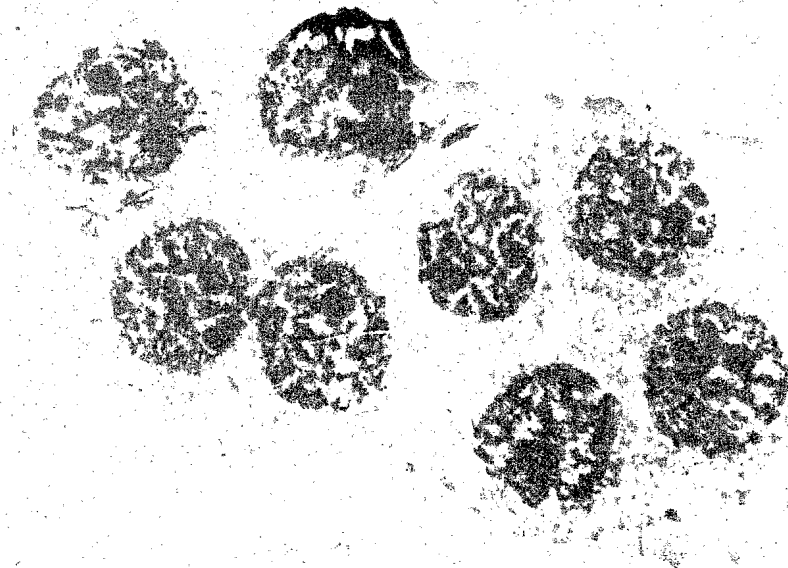


Fig. 12.- Células madres del polen, de Hesperaloe funifera (Koch), mostrando 2 y 3 nucleolos. (800 X).

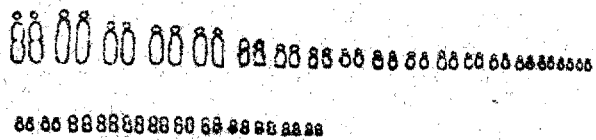
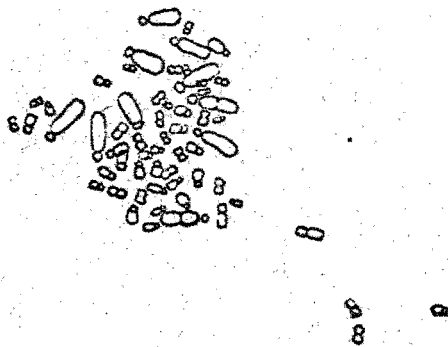


Fig. 13.- Cariotipo de Hesperaloe funifera  
(Koch) Trelease. (800 X).

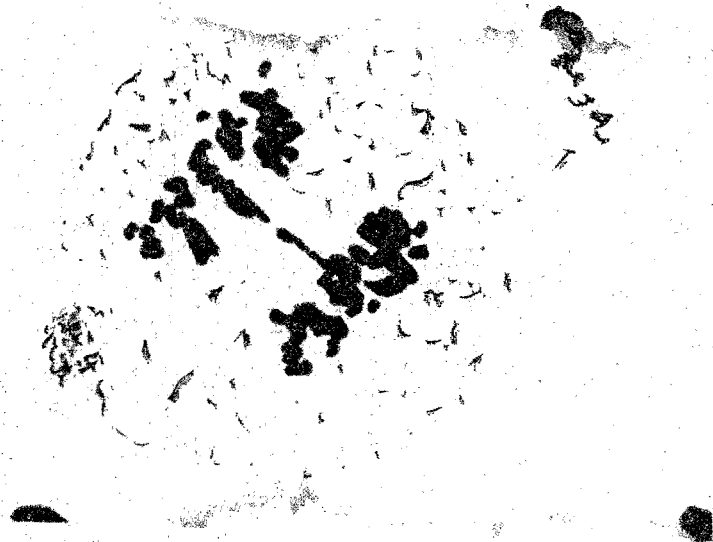


Fig. 14.- Cromosomas en Anafase I, de Agave xalapensis Roehl. Se observa claramente un puente cromosómico. — (800 X).

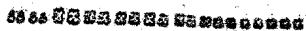
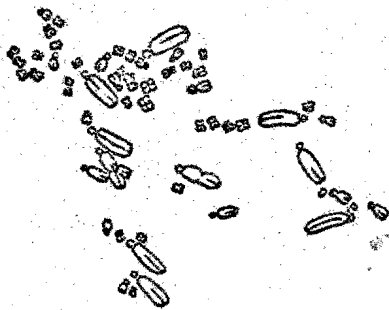


Fig. 15.- Cariotipo de Agave xalapensis  
Roelz. (800 X).

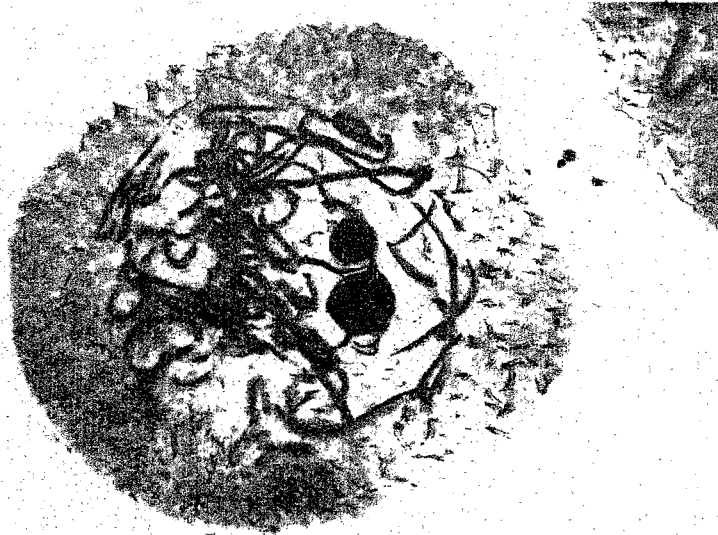


Fig. 16.- Paquíteno de Agave nizandensis con el nucleolo dividido en dos partes por la zona del organizador nuclear del cromosoma-SAT. (800 X).



En esta especie también se encontraron varios nucleolos en pro fase I, en telofase II y en las tetrasporas, uno de los cuales presenta mayor tamaño que los demás (Fig. 18 y 19). En diacinesis se detectaron quiasmas tardíos entre los cromosomas "L" (Fig. 20). En anafase I se observaron puentes cromosómicos con una frecuencia de 40%, sin embargo, los granos de polen no presentan alteraciones visibles.

En esta especie el complemento cromosómico se estudió en los filamentos de las anteras, en los que se encontraron células con diferentes números cromosómicos, siendo el más frecuente 60 el número modal, constituido por un par de "L" de cromosoma-SAT, 4 pares "L"-submetacéntricos; 14 pares de cromosomas cortos submetacéntricos; 6 pares submetacéntricos más grandes que los anteriores y 5 pares metacéntricos de los cuales hay uno ligeramente mayor (Fig. 21).

Agave af. atrovirens  $2n = 150$  (15 "L" + 125 "s").

Al igual que la especie anterior, presentó un nucleolo grande y varios pequeños. En metafase II se observaron grupos de cromosomas-monovalentes y multivalentes, la determinación de éstos últimos fué difícil debido al elevado número de cromosomas (Fig. 22). En anafase I también se observaron puentes cromosómicos (60%), en consecuencia la mayoría de los granos de polen presentaron anomalías, como son: tamaños irregular, falta de ornamentación y huecos (Fig. 23). El grano de polen de esta especie es más grande en comparación con el de las especies diploides y presentan la misma forma.

Esta variedad por su complemento cromosómico corresponde a un-pentaploide, cuya determinación se hizo en los filamentos de las anteras. De los 25 cromosomas "L", 4 son submetacéntricos con una constricción secundaria y 21 son también submetacéntricos pero sin constricción secundaria; de los 125 cromosomas "s", 22 son submetacéntricos, 68 submetacéntricos más pequeños, 2 metacéntricos, 33 metacéntricos de menor tamaño (Fig. 24).

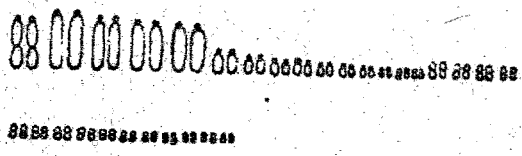
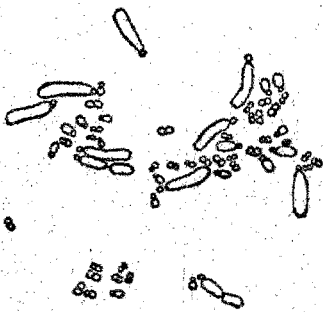


Fig. 17.- Cariotipo de Agave nizandensis.  
Cutak. (800 X).



Fig. 18.- Paquíteno de Agave potatorum var. verschaffeltii, con varios nucleos, uno de los cuales es de mayor tamaño. (800 X).



Fig. 19.- Tetrasporas de Agave potatorum var. verschaffeltii mostrando varios — nucleos. (800 X).

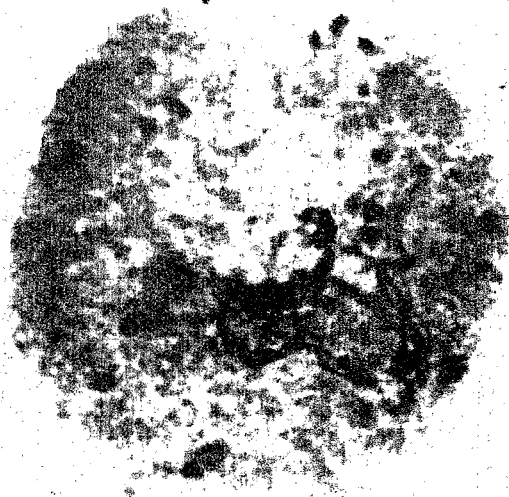


Fig. 20.- Diacinesis de Agave potatorum var. verschaffeltii. Se observan quiasmas tardíos entre los cromosomas grandes. (800 X).

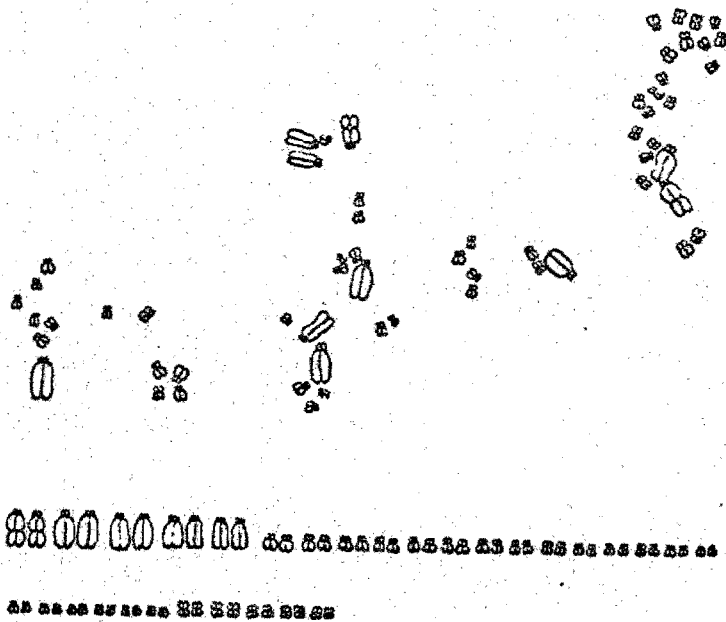


Fig. 21.- Cariotipo de Agave potatorum var. verschaffeltii (Lem.) Berger.  
(800 x).

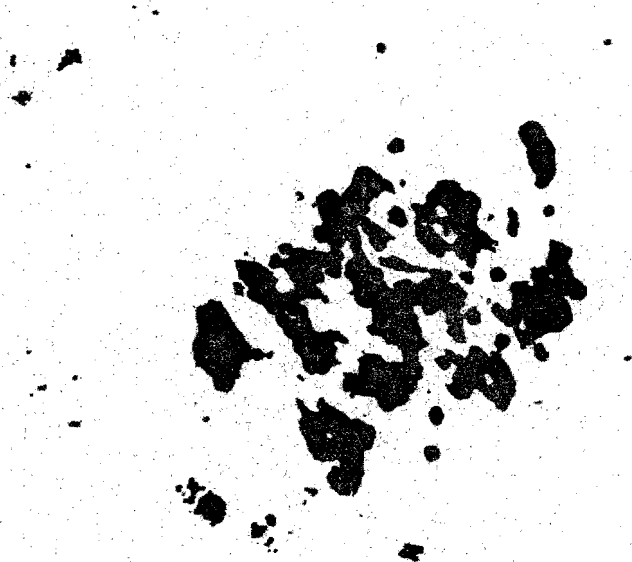


Fig. 22.- Metafase I de Agave af. atrovirens.  
Nótese la dificultad para la deter-  
minación de bivalentes. (800 X).

Calibanus hookeri  $2n = 38$  (12 "L" + 26 "M\*\*").

En esta especie, única del género Calibanus, se llevó al cabo el análisis detallado del cariotipo en los meristemas radiculares de plantas adultas, observándose 38 cromosomas como número diploide con la siguiente morfología: 12 grandes con centrómero subterminal, 14 metacéntricos de tamaño mediano y 12 submetacéntricos también medianos (Fig.-25).

Dasyllirion serratifolium  $2n = 38$  (12 "L" + 26 "M\*\*").

En las tetrasporas, los cromosomas permanecieron individualizados por un tiempo más largo que lo normal (Fig. 26). El grano de polen es más esférico y contiene un surco menos aparente que las especies anteriores (Fig. 27).

Al igual que el género anterior, el complemento cromosómico de esta especie se estudió en los meristemas radiculares de la planta adulta. De los 38 cromosomas, 12 "L" tienen centrómero subterminal, 14 "M\*\*" también con centrómero subterminal y 12 "M" son metacéntricos (Fig. 28).





Fig. 23.- Granos de polen anormales de Agave  
af. atrovirens Karw. (200 X).

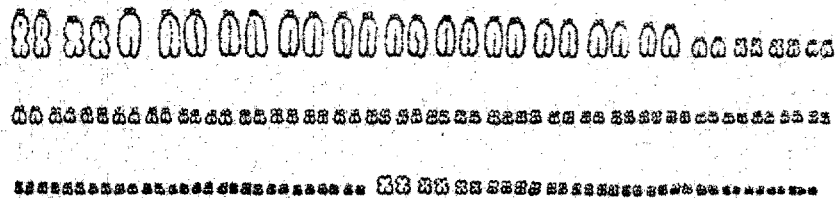
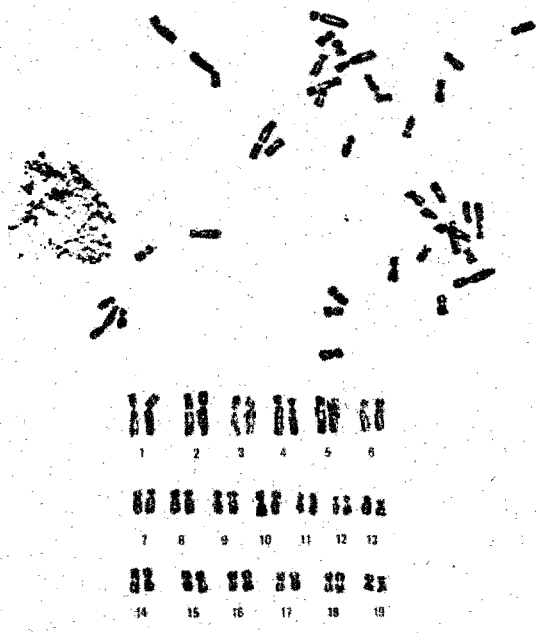


Fig. 24.- Cariotipo de Agave af. atrovirens  
Karw. (800 X).



Calibanus hookerii (Lem.)

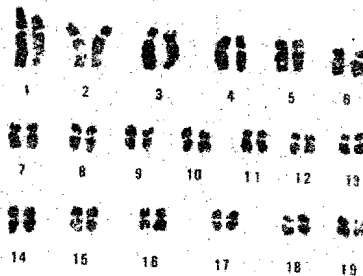
Fig. 25.- Cariotipo de Calibanus hookerii  
(Lem.) Trelease.



Fig. 26.- Tetrasporas de Dasydirion serrati folium. Mostrando las cromosomas aún individualizados. (800 X).



Fig. 27.- Grano de polen de Dasyllirion serratifolium (Schult) Zucc. (800 X).



Dasylirion serratifolium (Schult)

Fig. 28.- Cariotipo de Dasylirion serratifolium (Schult) Zucc. (800 X).

## DISCUSION

Es evidente que al estudiar estas ocho especies no se ha definido la situación sistemática de la familia Agavaceae, sin embargo el conocimiento del número y morfología cromosómica será útil para una mejor comprensión de sus relaciones filogenéticas.

Consideramos que para resolver dicho problema es necesario ampliar estos estudios con un mayor número de especies de los grupos implicados y relacionados.

Hay varias causas que ocasionan la observación del diferente número cromosómico en una especie, entre ellas encontramos:

a) La aplicación de técnicas de presión (Squash), la cual ocasiona el rompimiento de la membrana celular dejando libre a los cromosomas que debido a su pequeño tamaño se pierden fácilmente.

b) La formación de mosaicos. Es importante destacar este hecho pues las células somáticas pueden ser capaces de desarrollar un nuevo individuo; en este grupo de plantas esta muy acentuada la reproducción vegetativa, fijándose por ese mecanismo un número cromosómico diferente.

Este tipo de reproducción vegetativa o apomixis está representada por dos modalidades:

a).- Formación de hijuelos en la base de la planta adulta (Fig. 29), que son aprovechados para la propagación de las especies de interés comercial.

b).- Formación de hijuelos en la inflorescencia tanto en el tallo como en el pedicelo floral (Fig. 30), estos propágulos se desprenden y al desarrollarse dan lugar a nuevos individuos; esto se conoce como viviparidad (Fig. 31).



Fig. 29.- Formación de hijuelos en la base de la planta adulta de Agave asperrima Jacobi. (Jardín Botánico de la — U.N.A.M.).





Fig. 30.- Formación de hijuelos en el tallo floral de Fourcraea bedinghausi - Koch. (Jardín Botánico de la U.N.-A.M.).



Fig. 31.- Formación de hijuelos en el pedice  
lo floral de Agave macroacantha —  
Zucc. (Jardín Botánico de la U.N.-  
A.M.).

La presencia de mosaicos celulares, al formar hijuelos, posibilita el establecimiento de plantas de distinto número cromosómico, como fué puntualizado por Sharma y Battacharyya (1962) en el género Agave y Sharma y Sarkar (1962) en algunas especies de Yucca.

Se comprende por lo anteriormente dicho que es obviamente necesario verificar registros de un elevado número de células en individuos de una población o especie con el objeto de precisar su cariotipo; además de contar con ejemplares de herbario correctamente identificados, ya que la mayoría de los estudios citogenéticos de estas familias han sido hechos sobre plantas cultivadas y semillas de procedencia e identificación dudosa.

Al estudiar los cromosomas de especies diploides de los géneros Agave, Hesperaloe y Yucca, se hallaron diferencias en su morfología que consideramos suficientes para establecer la separación de dichas taxa. Esto concuerda con el criterio de Sharma y Battacharyya (1962), que se opone a las ideas de Granick (1944) que estimó esas diferencias como de poco valor taxonómico, pese a que al revisar sus ilustraciones sobre metafases mitóticas, pueden notarse diferencias suficientes que permiten efectuar tal separación.

Los puentes cromosómicos que reportamos en el transcurso de la meiosis de Agave af. atrovirens y Agave potatorum var. verschaffeltii, son aberraciones cromosómicas debidas, quizás a fenómenos de hibridación. Esto se infiere por la gran variabilidad que presentan los fenotipos en las localidades en que viven. La hibridación interespecífica ha sido demostrada en Agave sisalana en Africa (Lock 1962).

La presencia de puentes cromosómicos en Agave nizandensis durante la meiosis, aparentemente no causa problema en la distribución normal de los cromosomas, pero indudablemente debe de ocurrir un desequilibrio génico en las microsporas resultantes.

La existencia de los multivalentes mencionados en las meiosis de Agave af. atrovirens, pudo ser causada como resultado de la poliploi-

día mantenida mediante la reproducción vegetativa, puesto que el ejemplar descrito procede de una población cultivada. El ejemplar que estudiamos representa el segundo pentaploide descrito. En una población de Agave sisalana originaria de Yucatán, Sato (1944) describió el primer pentaploide reportado en la literatura.

La única especie de Yucca conocida hasta ahora en zonas húmedas y de condición epífita es Yucca lacandonica, en la que también encontramos 60 cromosomas mitóticos, además es la única en la cual no se ha observado constricción secundaria en ninguno de los cromosomas "L". Este hecho puede ser de gran interés para el estudio de la evolución cariotípica en Yucca.

Se observó gran similitud en el cariotipo de Calibanus hookerii con respecto a Dasyllirion serratifolium, de los cuales podemos inferir que estos dos géneros se encuentran estrechamente relacionados, lo que apoya su colocación dentro de la tribu Nolinae.

El hallazgo de un patrón cromosómico 5 "L" y 25 "s" en especies de familias diferentes, hizo pensar a McKelvey y Sax (1933) en la baja probabilidad de que se presente un patrón similar entre dos grupos vegetales que no tuvieron un ancestro común. Esto nos hace coincidir con el criterio de Hutchinson que establece la base para la formación de la familia Agavaceae.

Hutchinson (1954), formó la familia Agavaceae incluyendo a las tribus Nolineae, Dracaeneae y Phormieae, debido únicamente a la semejanza de hábito y tipo de inflorescencia, sin el conocimiento de la diferencia en el patrón cromosómico de estas tribus con respecto al de Yucca-Agave.

Stebbins (1950) establece que uno de los mecanismos de evolución de los grupos vegetales se basa en los cambios morfológicos de los cromosomas, considerando que el tipo asimétrico es más evolucionado -

que el simétrico. De acuerdo con esto en la familia que estudiamos, las tribus Hosteae, Yuceae, Agaveae y Polyantheae son más evolucionadas que Dracaeneae, Phormiae y Nolineae.

En lo que respecta a la evolución de los órganos sexuales se han hecho consideraciones de que las plantas unisexuales son más evolucionadas que las plantas hermafroditas (Lawrence 1951), en este caso nos encontramos con que la tribu Nolineae menos evolucionada cariотípicamente esta más evolucionada sexualmente que el resto de las tribus.

En conclusión, se sugiere la posibilidad de considerar dentro de la familia Agavaceae unicamente los géneros que presentan el cariотipo Yucca-Agave, en el cual quedarían incluidos algunos géneros de las liliaceas y amarylidaceas, o bien unir ambas familias, estimando que para esto es necesario hacer una recopilación de una mayor cantidad de datos que los ya existentes para efectuar una clasificación a nivel inferior de familia, que puede ser satisfactoria para la mayoría de los especialistas del grupo.

## BIBLIOGRAFIA

- Belling, J., 1929. The iron-acetocarmine method of fixing and staining chromosome. Biol. Bull. 50: 160-162.
- Benson, L., 1962. Plant taxonomy. Ronald Press, N.Y.
- Berger, A., 1915. Die Agaven, Jena.
- Burnham, R.C., 1962. Discussions in cytogenetics. Burgess Publishing, Minneapolis, Minn.
- Catalano, G., 1930. Contributo alla cencenza della cause sterilita in Agave e Fourcroya. Lav. Inst. Bot. Palermo. 1: 1-56.
- Cave, M.S., 1953. Cytology and embriology in the delimitation of genera. Chron. Bot. 14: 148-153.
- Cave, M.S., 1962. Embryological characters of taxonomic significance. Lilloa 31: 171-182.
- Cave, M.S., 1964. Cytological observations on some genera of the Agavaceae. Madroño 17: 163-170.
- Conger, A.D. and Fairchild, L.M. 1953. A quick freeze method for making smear slides permanent. Stain Technology 28: 281-283.
- Correl, D.S., 1955. Plantas precursoras della Cortisona. Economic Bot. 9: 307-360.
- Darlington, C.D. and Wylie, A.P., 1955. Chromosome Atlas of flowering plant. G. Allen and Unwin, London.
- Darlington, C.D., 1956. Chromosome Botany. G. Allen and Unwin, London.
- Darlington, C.D. and La Cour, L.F., 1962. The Handling of chromosomes. 4th. ed. G. Allen and Unwin, London.
- Darlington, C.D., 1955. Cytology. J. and A. Churchill, London.
- Engler, A. and Prantl, K., 1888. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. II. Teil, Berlin.
- Flory, W.S. and Varma, R., 1960. The Genus Beaucarnea. Virginia Jour. Sci. N.S. 11: 178.
- Gentry, H.S. 1960. Agave geminiflora y A. colimana. Memorias del Primer Congreso Mexicano de Botánica. En Prensa.
- Giolli, F., 1933. Sul polimorfismo sessuale en Nolina longifolia, Hensley. Lav. Inst. Bot. Palermo. 8: 129-143.
- Gómez-Pompa, A. y Valdés, J., 1962. Una especie epífita de Yucca, de la Selva Lacandonica. Bol. Soc. Bot. Mex. 27: 43-45.

- Gómez-Pompa, A., 1963. El género Agave. Cactaceas Suculentas Mexicanas. 8: 3-25.
- Granick, E.B., 1944. A karyosystematic study of genus Agave. Amer. Jour. Bot. 31: 283-298.
- Hutchinson, J., 1934. The families of flowering plants. Vol. II. Monocotyledons. Macmillan, London.
- Lawrence, G.M., 1951. Taxonomy of vascular plants. New York. Macmillan.
- Lock, W.C., 1962. Sisal. Tanganyika Sisal Grower's Association
- Maciel, G.R., 1966. Contribución al estudio edáfico de la zona magueyera de Sta. María Tecajete, Hgo. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- McKelvey, D. and Sax, K., 1933. Taxonomic and cytological relationships of Yucca and Agave, Jour. Arnold Arb. 14: 76-81.
- Miege, J., 1962. Quatrième liste de nombres chromosomiques d'espèces d'Afrique Occidentale. Rev. Cytol. et Biol. Veg. 24:149-164.
- Rattenbury, J.A., 1957. Chromosome numbers in New Zealand Angiosperms. Trans. Roy. Soc. N.Z. 84: 936-938.
- Rhoades, M.M., 1961. Meiosis. The Cell. Vol. III. Academic Press, New York and London.
- Rose, J.N., 1906. Dasylyrion and its allies. Contr. U.S. Nat. Herb. - 10: 87-91.
- Sato, D., 1935. Analysis of the karyotypes in Yucca, Agave and the related genera with special reference to the phylogenetic significance. Jap. Jour. Genet. 11: 272-278.
- Sato, D., 1942. Karyotype alteration and phylogeny in Liliaceae and allied families. Jap. Jour. Bot. 12: 57-161.
- Schaffner, J.N., 1909. The reduction division in the microsporocytes of A. virginica. Bot. Gaz. 47: 198-214.
- Sharma, A.K. and Ghosh, C.J., 1956. The cytology of two varieties of Polyanthes tuberosa, with special reference to their interrelationship and sterility. Genetica 28: 99-111.
- Sharma, A.K. and Datta, C.P., 1960. Chromosome studies in species of Dracaena with special reference to their means of speciation. Jour. Genet. 57: 43-76.

- Sharma, A.K. and Bhattacharyya, U.C., 1952. A cytological study of the factors influencing evolution in Agave. La Cellule 62: 257-279.
- Sharma, A.K. and Sarkar, A.K., 1964. A study on the structures and behavior of chromosomes in different species of Yucca. Bot. Tidsskr. 60: 180-190.
- Shinners, L.N., 1966. Texas Polyanthes, including Manfreda (Agave subgenus Manfreda) and Runyonia (Agavaceae) Sida 2 (4): 333-338.
- Standley, P.C. and Steyermark, A.J., 1952. Flora of Guatemala. 24, Part. III. Chicago Natural History Museum.
- Standley, P.C., 1961. Trees and shrubs of México. Cont. U. S. Nat. Herb. Washington, D.C. 23: 87-142.
- Stebbins, G.L. Jr., 1950. Variation and Evolution in Plants Columbia University Press, New York.
- Swanson, C.P., 1957. Cytology and Cytogenetics. Prentice Hall, N.Y.
- Traub, H.P., 1953. The Tribes and genera of the Agavaceae. Plant. - Life 9: 134-137.
- Trelease, W., 1911. The Desert group Nolineae. Proc. Amer. Philos. Soc. Philadelphia. 4: 405-443.
- Vignoli, L., 1936. Cariologia del género Agave. Lav. Inst. Bot. Palermo. 7: 175-217.
- Villalobos-Pietrini, R., 1965. Alteraciones inducidas por los Rayos X en los cromosomas de las células meristemáticas de la raíz de Vicia faba. I. Aspectos técnicos. Bol. Soc. Bot. 29: 178-183.
- Watkins, G.M., 1936. Chromosome numbers and species characters in Yucca. Amer. Jour. Bot. 23: 328-333.
- Whitaker, T.W., 1934. Chromosome constitution in certain monocotyledons. Jour. Arnold. Arb. 15: 135-143.