

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO  
FACULTAD DE CIENCIAS



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA

ESTUDIO CITOGENETICO DE AGAVES  
PRODUCTORES DE FIBRA EN YUCATAN.

*A. angustifolia* var. *marginata* Hort.

*A. fourcroydes* *A.* híbrido 11648

*A. ixtli* *A. sisalana*

TESIS

QUE PARA OPTAR AL GRADO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

PRESENTA

ISIDRO CASTORENA SANCHEZ

MEXICO, D. F.

1985



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.

La presente tesis fue desarrollada en el Centro de Investigación Científica de Yucatán A. C. gracias a las facilidades otorgadas por la Dirección y el personal de dicho Centro.

Se agradece al Laboratorio de Genética del Jardín Botánico de la UNAM la asesoría brindada en la técnica de Feulgen aunque, desde luego, no tiene responsabilidad alguna en las conclusiones obtenidas con ella en este trabajo.

Se reconocen los comentarios efectuados por los Drs. Manuel Uribe Alcocer y Víctor Manuel Salceda Sacanelles, asesores de esta tesis, del Mtro. Andrés Vovides y de los miembros del jurado, Drs. Avedis Aznaburian, Miguel Betancourt, Robert Bye, León Cázares, y María Esther de la Rosa.

El afecto recibido por quienes han estado cerca o lejos, pero siempre conmigo, fue definitivo para la conclusión de la investigación.

## PROLOGO

Dada la deficiente informaci3n bibliogr3fica sobre la importancia econ3mica, taxonomía, biología y citogenética del género Agave, en particular de las secciones Rigidae y Sisalana, se consider3 de inter3s para esta investigaci3n y futuros trabajos de mejoramiento, taxon3micos y evolutivos, resumir la informaci3n respectiva disponible, as3 como determinar el comportamiento cromos3mico en mitosis y meiosis de cinco especies del género, productoras de fibra en el estado de Yucatán.

Debido a la prevalencia de poliploidía en estas plantas, se estudio tambi3n la relaci3n que tiene la constituci3n del cariotipo con la inestabilidad cromos3mica, infertilidad y viabilidad de semillas. Por lo antes señalado se hizo necesario:

- 1.- Llevar a cabo una revisi3n bibliogr3fica sobre la economía, taxonomía y biología del género.
- 2.- Por medio del an3lisis de células somáticas y mei3ticas, contribuir al conocimiento citogenético del grupo agaves productores de fibra, para conocer su grado de poliploidía, establecer el cariotipo y estudiar la presencia de marcadores cromos3micos que permitan caracterizar al complemento en cada caso, as3 como detectar alteraciones en los procesos de sinapsis y disyunci3n en la primera meiosis que puedan sugerir su origen auto o poliploide.

3.- Comparar en las especies estudiadas la morfología de los granos de polen y su viabilidad en el momento de la antesis; registrando el tiempo de ocurrencia de las divisiones post-meióticas en condiciones de cultivo in vitro, con objeto de conocer su capacidad de respuesta y potencialidades para futuros trabajos de genética somática.

4.- Evaluar la capacidad de reproducción sexual de las plantas en su medio natural, basada en el número de semillas desarrolladas por fruto y en el porcentaje de germinación de las mismas, con el fin de conocer con mayor detalle la relación que tiene el grado de ploidía con la reproducción sexual en los taxa estudiados.

5.- Reportar las modificaciones que se creyeron necesarias, a las técnicas convencionales empleadas en este trabajo.

## INDICE

Prólogo	
Introducción.....	1
I.1. Taxonomía del género	
<u>Agave</u> .....	5
I.2. Biología del género	
<u>Agave</u> .....	17
I.3. Importancia económica de los agaves productores de fibra .....	34
I.4. Citogenética del género	
<u>Agave</u> .....	41
II. Materiales y métodos....	52
III. Observaciones y resulta- dos .....	56
IV. Discusión.....	67
V. Conclusiones.....	71
VI. Anexo de ilustraciones..	75
VII. Bibliografía.....	79

## INTRODUCCION

Los agaves se distribuyen ampliamente por todo el territorio nacional. Su conocimiento científico se ha desarrollado lentamente y desde hace poco tiempo. En años recientes ha cobrado actualidad, lo que sin duda está influenciada por los problemas que su producción y comercialización genera.

Gentry (1982) reconoce una simbiosis hombre-agave muy antigua, si bien su origen y temporalidad son difíciles de establecer, se han encontrado indicios en coprolitos que se remontan al período formativo en Mesoamérica, es decir, en la etapa de cazadores y recolectores nómadas y, por tanto, preagrícola, según ha podido establecerse por dichos restos asociados con los asentamientos de ese período en lugares tales como el Valle de Tehuacán y diversas cuevas de Tamaulipas, durante aproximadamente 9000 años, esto significa que han estado presentes en la dieta humana desde entonces.

El paso hacia la agricultura y con ella a la vida sedentaria permitió el proceso de selección, domesticación y consecuente mejoramiento hasta lograr las variedades que hoy se conocen, las cuales en la actualidad se presentan asociadas con diversos grupos indígenas de México. Así, por ejemplo, los otomíes y nahuas del altiplano utilizan el A. atrovirens tanto para bebidas azucaradas o fermentadas como para la obtención de mixiotes empleados en la cocina. También aprovechan las flores, raíces y bases de las hojas jóvenes que después del cocimiento se incorporan a la dieta, las puntas de las ho-

jas les sirven de agujas, la fibra para la fabricación de hilos y cordeles y, con la planta, delimitar sus propiedades.

Por su parte los pobladores de las regiones semidesérticas de Aguascalientes, S.L.P. e Hidalgo hicieron lo mismo con A. salmiana, mientras que los pueblos del Balsas emplearon ampliamente A. mapisaga para fines similares.

Otros agaves utilizados intensivamente por grupos indígenas fueron los productores de fibra larga los que de acuerdo a su distribución geográfica a lo largo del Golfo se dividen en dos grupos: los zapupes que se encuentran en el norte de Veracruz y el Estado de Tamaulipas y diversas formas de henequén en la Península de Yucatán.

Estudios etnobotánicos han demostrado que este enorme potencial que por milenios ha sido utilizado, se refleja en la riqueza de los vocablos en los que se designan sus variedades, su cultivo y su uso en múltiples lenguas indígenas, así como en el amplio conocimiento popular sobre su uso y cultivo, mismo que persiste hasta nuestros días.

Con la aparición de las haciendas la simbiosis hombre-agave es trastocada brutalmente, surgiendo un proceso económico que requiere de amplias extensiones de tierra y un uso intensivo del trabajo humano, cuyo producto final, la comercialización y distribución eran apropiados por el dueño de la hacienda.

A partir de los agaves fueron tres los principales productos obtenidos mediante este proceso económico:

---

- 1.- el pulque en el altiplano, a partir del aguamiel extraída del A. atrovirens.
- 2.- El mezcal y el tequila en la zona suroccidental del país, destilados elaborados a partir de fermentaciones de azúcares almacenados en el tronco de A. tequilana y múltiples especies de agaves utilizados en la producción de mezcal.
- 3.- fibras largas en Yucatán, obtenidas de las hojas de A. - fourcroydes.

Resulta necesario hacer notar que la comercialización de estos tres productos aportó a las regiones mencionadas en el momento de su auge el grueso de sus ingresos los que, sin embargo, beneficiaron a los hacendados y sus administradores y hundieron en la extenuación y miseria a los grupos de indígenas que originalmente los usaban.

Con la Revolución Mexicana el régimen de propiedad de la tierra cambió para convertirse en ejidal, lo que si bien en parte restituyó la tierra a sus legítimos propietarios, generó una baja en la productividad de la misma debida a diferentes factores entre los que destacan: falta de recursos para adquirir los insumos apropiados y la tecnología moderna, el reducido tamaño de las parcelas que además es explotada por los ejidatarios y su familia fundamentalmente, la baja calidad de las tierras ejidales, la aparición de caciques y acaparadores, etc., lo cual ha redundado en el abandono de la tie-

ra o su venta a "pequeños propietarios" sin haber sacado a los ejidatarios y sus familias de la miseria.

Ello y otros procesos sociales trajeron como consecuencia una refuncionalización de la relación hombre-agave y la obtención de los productos derivados de ellos:

1.- la producción de pulque hace que los productores de aguamiel se vean esquilmosos por acaparadores que se encargan de comercializarlo.

2.- La producción del mezcal y el tequila es controlada por empresas monopólicas, predominantemente.

3.- El henequén es comercializado por una empresa paraestatal principalmente, de su producción depende una gran proporción de los habitantes de Yucatán, sin embargo la demanda internacional de la fibra se redujo sensiblemente desde hace varias décadas contradicción que se ha convertido en el problema prioritario del Estado, por lo cual la investigación del mismo en cualesquiera de sus aspectos resulta relevante, tanto en términos científicos como sociales.

## I.1. TAXONOMIA DEL GÉNERO AGAVE

El género Agave fue establecido por Linneo en 1753 y en la actualidad agrupa 136 especies, 26 subespecies, 29 variedades y 7 formas o sea un total de 197 taxa (Gentry, 1982).

El género citado comprende un gran grupo de plantas suculentas nativas de Norteamérica con su centro de origen en México, considerando que ahí se encuentra el mayor número de especies y la máxima variabilidad (Berger, 1915 y Ramírez, 1936).

Existen dos tendencias en cuanto a la ubicación taxonómica del género Agave. La conservadora, que coloca al género citado y otros no relacionados, como Doryanthes, en la familia Amarillidaceae, subfamilia Agavoidea (Pax y Hoffman, 1930), por tener un ovario ínfero evidenciando una estructura floral básica, y la tendencia moderna que reúne tribus de xerófitas leñosas tanto de Liliáceas como de Amarillidaceas para formar una nueva familia: Agavaceae (Hutchinson, 1934).

No obstante este arreglo propuesto por Hutchinson, hay que mencionar que en la actualidad hay taxónomos que siguen considerando al género Agave y otros no relacionados como parte de la familia Amaryllidaceae (Goldblatt, 1981).

Lo anterior habrá de tomarse en cuenta al revisar la literatura sobre el tema. Tradicionalmente se ha dividido al género en dos subgéneros no del todo discretos pues existen

especies intermedias:

I. Subgénero Littaea que presenta inflorescencia en espiga.

II. Subgénero Agave provisto de inflorescencia en panícula.

:(Ver cuadro 1).

CUADRO 1.- Taxa del género Agave (Tomado de Gentry, 1982).

A - Subgénero Littaea

SECCION	ESPECIES	SUBESPECIES	VARIETADES	FORMAS	TOTAL
Amolae	8		1		9
Choritepalae	3				3
Filiferae	8				8
Marginatae	21			7	28
Parviflorae	4	2	1		7
Polycephalae	5		2		7
Striatae	3	1			4
Urceolatae	2	1	2		5
T O T A L	54	4	6	7	71

B - Subgénero Acave

SECCION	ESPECIES	SUBESPECIES	VARIETADES	FORMAS	TOTAL
Americanae	6	5	8		19
Campaniflorae	3				3
Deserticolae	10	11			21
Crenatae	6	1	1		8
Ditepalae	10	2			12
Hiemiflorae	12				
Marmoratae	4				4
Parryanae	6		4		10
Rigidae	13		8		21
Salmianae	5	1	3		9
Sisalanae	6				6
Umbelliflorae	2	1			3
T O T A L	82	21	23	0	126

Los dos subgéneros de Agave, se localizan originalmente en América desde donde fueron introducidos a diversos países del nuevo y viejo mundo lo que complicó su taxonomía, pues originó sinonimias múltiples así como errores en la determinación taxonómica. Entre los factores que mas influyeron destacan:

1. El largo ciclo de vida que en algunas especies llega a 35 o más años por lo que normalmente no se dispuso de órganos florales para su clasificación.
2. La gran cantidad de hibridación interespecífica que en algunos casos ha llevado al establecimiento erróneo de nuevas especies como en el caso de Agave gracilipes, que resultó ser la  $F_1$  de la cruce entre A. neomexicana x A. lechuguilla (Gentry, 1981).
3. La enorme variabilidad genética intraespecífica favorecida por la condición poliploide (Gómez-Pompa, 1963).
4. La variación homóloga presente en especies próximas o lejanas o aún en secciones diferentes (Gentry, 1982).
5. Variación ontogenética en diferentes estados del ciclo biológico de la planta (Gentry, 1982).
6. Variación ambiental principalmente por la competencia de nutrientes e iluminación (Gentry, 1982).

De esta manera el criterio de especie en los agaves tiene que ser entendido en su forma más amplia, sobre todo al limitar y definir los taxa. Así por ejemplo en el caso de los dos agaves productores de fibra, el henequén, Agave fourcroydes Lem; y el sisal, A. sisalana Perrine, no obstante

que se les designa como especies, deben ser considerados clones poliploides, estériles o casi estériles y sólo desde el punto de vista práctico se puede aceptar designación binomial.

Siguiendo este criterio, en éste trabajo se aceptó la designación correcta más antigua y se trató de relacionarla con sus sinónimos más conocidos.

En la taxonomía del género Agave, es posible reconocer que desde el establecimiento del género por Linneo, el concepto de especie sólo en algunos casos se logra con alguna precisión ya que durante los siglos XVIII y XIX las adiciones específicas se establecen más con fines hortícolas que científicos, no se ilustran las descripciones ni se preservan los especímenes así como tampoco se basan en ejemplares tipo, pues no existen en ese tiempo. Durante este período las descripciones o más bien listados de especies se basaron en las plantas que crecían en jardines particulares de toda Europa; en el norte mantenidas en invernaderos, en el sur al aire libre. Debido a que la mayoría de taxa reconocidos por los botánicos europeos de la época crecían bajo muy diferentes condiciones, así como que de ellos sólo quedan descripciones escritas muchas veces incompletas, resultan muy dudosas de aceptar por lo que sólo se mantienen en base a su prioridad taxonómica. Gentry (1982), establece:

"Así para el año de 1753 Linneo describe 4 especies, en 1834 Salm-Dick describe 34 más, que aumenta a 45 en una publicación posterior en 1859.

Para el período de 1864-67 Jacobi reconoció 78 taxa y su influencia perduró por todo lo que restaba del siglo.

Corresponde a Baker en 1877 marcar el inicio de la taxonomía moderna del género, reconociendo 110 taxa, los cuales acompañó de ilustraciones a color y depositó ejemplares en el jardín botánico de Kew. En ocasiones utiliza órganos florales para sus determinaciones pues cuenta con materiales provenientes de jardines botánicos acondicionados. Para 1888 aumenta a su lista 28 nuevas especies y propone su agrupamiento en tres subgéneros.

En 1915 Berger describe 274 especies en una monografía que sistematiza el conocimiento del género Agave, basándose principalmente en Jacobi y otros botánicos europeos. Dos contribuciones destacan de su obra, una fue el hecho de emplear ampliamente caracteres florales y otra el haber conservado ejemplares herborizados, los cuales se encuentran actualmente en el Herbario Nacional de los Estados Unidos, donde se les ha designado ejempleres tipo!

En la descripción histórica del autor antes citado apenas se mencionan las contribuciones de los botánicos americanos, quienes en una mejor posición geográfica, aparentemente no hicieron uso de este privilegio. "En el período 1875-1911 destaca Engelmann quien, siguiendo los criterios europeos abunda en el análisis de las características que permiten la clasificación de las especies del género Agave y corresponde a su discípula Mulford en 1896 publicar la primera revisión americana del género Agave, limitada a las especies

de los Estados Unidos.

Sin lugar a dudas es Trelease, sucesor de Engelmann, quien hace la contribución más significativa al conocimiento de los Agaves de Norteamérica, Centroamérica y el Caribe. Durante los años 1907-24, colecta y fotografía ejemplares vivos para ser cultivados en el jardín botánico de Missouri así mismo prepara material de herbario y fotografía plantas para su estudio taxonómico. Debido a que sus registros de colecta, consignan lacónicas descripciones sobre todo del sitio de donde procede el ejemplar, fué en muchos casos imposible localizar nuevamente el material por el descrito y de su vasta obra, aunada a la de Berger, resultan mencionadas 310 especies. Posteriores a su última publicación se han añadido 35 nuevas especies, por lo que el reconocimiento de ellas se hace muy complicado, aún para los taxónomos especializados en el grupo" (entry, 1979).

La taxonomía del género Agave podría parecer que se ha realizado sólo por el interés que en él tuvieron un selecto grupo de botánicos, pero en el fondo queda el interés económico que se tiene en este recurso natural que, en un principio como plantas ornamentales, ha pasado a la industria como materia prima para la cordelería, a los complejos químico-farmacéuticos y a la industria alimenticia entre otros.

El subgénero Agave, en particular la sección Rigidae (Berger, 1915), está confinada a una zona entre latitudes 10° y 25° norte (Wienk, 1976), desde las costas al sur de Cali-

fornia, hasta México, Centroamérica y el Caribe. Agrupa especies de pequeño a gran tamaño, perennes, suculentas; con tallos cortos a largos; hojas ensiformes, rígidas, carnosas, fibrosas, ordinariamente patulosas, armadas regularmente con dientes de pequeño a mediano tamaño sobre los márgenes casi rectos, espina terminal pequeña a mediana, variable cónica a subulada, la superficie superior desde acanalada hasta aplanada; la inflorescencia es una panícula abierta con relativamente escasas ramas, umbeladas, frecuentemente bulbíferas; flores protándricas pequeñas a medias, verdosas a amarillentas; tépalos generalmente casi el doble de largos que el tubo, rápidamente conduplicados, al caerse se reflejan a lo largo del tubo; filamentos insertados casi a la mitad del tubo; cápsulas dehiscentes presentes, generalmente ovoideas, a veces faltan. Ampliamente representando en México y Centroamérica, ausente en el sureste de Estados Unidos (Gentry, 1982).

Diversas especies de esta sección tienen importancia económica sobre todo en la producción de fibras y licores. Su distribución tropical está favorecida por las tormentas convectivas del verano y otoño (Gentry, 1982), reconoce 13 especies y 7 variedades en la sección Rigidae: (ver cuadro 2).

CUADRO 2 - Taxa Sección Rigida:

ESPECIE	VARIEDAD / DISTRIBUCION ORIGINAL
1. <u>Agave aktites</u> , Gentry, 1972	México, Costas Sonora y Sinaloa.
2. <u>A. angustifolia</u> , Haw, 1819	Desde México, Costas, Atlántico y Pacífico hasta Costa Rica.
2.1 <u>A. angustifolia</u> var. <u>deweyana</u> , (Trel.) Gentry, Stat. Nov.	México, Tamaulipas y Veracruz.
2.2 <u>A. angustifolia</u> var. <u>letonae</u> , (Taylor) Gentry, Stat. Nov.	Salvador.
2.3 <u>A. angustifolia</u> var. <u>marginata</u> . Hort.	Cosmopolita.
2.4 <u>A. angustifolia</u> var. <u>nivea</u> , (Trel.) Gentry, Stat. Nov.	Guatemala.
2.5 <u>A. angustifolia</u> var. <u>rubescens</u> , (Salm.) Gentry, Stat. Nov.	México, Oaxaca, Puebla.
2.6 <u>A. angustifolia</u> var. <u>sargentii</u> , Trel, 1912	México, Puebla y Tlaxcala.
3. <u>A. bredlovei</u> , Gentry, sp. nov.	México, Chiapas.
4. <u>A. cantala</u> , Roxb, 1814	México, Guerrero.
4.1 <u>A. cantala</u> , var. <u>acuispina</u> , (Trel.) Gentry, Stat. Nov.	Salvador.
5. <u>A. datylio</u> , Simon ex Weber, 1902	México, Península de Baja California.

CUADERO 2.- (Continuación).

5.1 A. datylio, var, vexans. (Trel.) Johnston, 1924.

México, Península de Baja California, Sierra Giganta.

---

6. A. decipiens, Baker, 1892.

Estados Unidos, Cayos de Florida.

---

7. A. fourcroydes, Lem., 1864.

México, Península de Yucatán.

---

8. A. karwinskii, Zucc., 1833.

México, Puebla, Oaxaca.

---

9. A. macroacantha, Zucc., 1833.

México, Puebla, Oaxaca.

---

10. A. panamara, Trel., 1920.

Panamá, Costa Pacífica.

---

11. A. rhodantha, Trel., 1920.

México, Sinaloa.

---

12. A. stringens, Trel., 1920.

México, Jalisco.

---

13. A. tequilana, Weber, 1902.

México, Jalisco.

---

La sección Sisalana, Trel. 1913, agrupa plantas de tamaño mediano a grandes con tallos cortos a largos, producen abundantes vástagos, a menudo bulbíferas algunas veces con semillas, la mayoría cultivadas; las hojas generalmente lanceoladas, carnosas, en su mayoría verdes, rara vez glaucas o pruinosas, dispuestas radialmente, inermes o armadas irregularmente con dientes pequeños, frecuentemente cartilagineos; espina terminal pequeña, brevemente acanalada por encima o sin canal; panículas generalmente difusas, muy ramificadas, abiertas frecuentemente bulbíferas; flores de mediano a pequeño tamaño, verde amarillentas, tubo amplio, casi tan ancho como largo, iguala a  $2/3$  la longitud de los tépalos; tépalos subiguales, lineares a lanceolados, moderadamente cucullados, generalmente involutos, radicalizados, marchitan poco después de la antesis; filamentos insertos cerca de la mitad del tubo; pistilo sobrepasa a las anteras después de la antesis.

Aunque varias de las especies que se colocan en esta sección han sido cultivadas con fines hortícolas por muchos años, en general poco es lo que se conoce de estos taxa, incluso no se conocen sus habitats naturales excepto en el Agave kewensis; actualmente por su valor ornamental y como productoras de fibras han sido introducidas en todo el mundo. Ver cuadro 3.

CUADRO 3 - Taxa de la Sección Sisalana. (Tratado de Salmey,  
1982).

ESPECIE Y AUTOR / LUGAR DE COLECTA Y LAS CONDICIONES EN QUE SE ENCUENTRA

A. amaniensis Trel & Nowell, 1933.

Amán, Tanzania cultivado para la investigación.

A. desmettiana Jacobi, 1866.

México, Sinaloa, cultivado, patio de una casa.

A. kwensis Jacobi, 1866.

México, Chiapas, crece silvestre.

A. neglecta Small, 1903.

Estados Unidos, cultivado en jardines botánicos.

A. sisalana Perrine, 1838.

Trópico cálido húmedo, cultivado.

A. weberi Cels. ex Poisson, 1901.

En la frontera México, Estados Unidos, cultivado.

En general el género Agave muestra una distribución geográfica similar al de las cactáceas tiende fuertemente a localizarse en laderas y terrenos montañosos, a diferencia de las cactáceas que se encuentran principalmente en valles y planicies (Gentry, 1982).

Nobel y Stanley (1983), estudiaron la tolerancia de los tejidos de las hojas de Agaves a temperaturas extremas, sus datos experimentales les permitieron simular el comportamiento térmico de diferentes arreglos que consideran, el tamaño de la roseta, número de hojas y volumen de la hoja por unidad de longitud. La tolerancia fisiológica de los 15 taxa por ellos estudiados va desde -11 hasta 60° C.

Reportan que las especies que ocupan los habitats más fríos muestran mayor tolerancia a las bajas temperaturas; las especies de los habitats más cálidos muestran amplia tolerancia a las altas temperaturas. En el primer caso citan que Agave utahensis y A. schottii desarrollan rosetas pequeñas que permiten resistir las bajas temperaturas de su medio. En el segundo caso A. deserti y A. lechiguilla muestran en los tejidos de sus hojas la menor absorvancia a las radiaciones de baja frecuencia lo que origina un menor calentamiento de las mismas.

Estos autores concluyen que la morfología y la tolerancia de los tejidos a temperaturas extremas, reflejan los límites de temperatura del habitat original de estas plantas, aunque la tolerancia a las bajas temperaturas parece limitar más la distribución del grupo.

## I.2 BIOLOGIA DEL GENERO AGAVE.

Poco es lo que se sabe de la biología del grupo, los estudios publicados casi en su mayoría corresponden al sisal. En las páginas siguientes se presenta un resumen de la biología de la especie antes citada, y se completa con algunas observaciones de campo que se refieren a otros agaves productores de fibra.

Gentry (1982) considera a los agaves como rosetas perennes, monocárpicas ya que requieren de muchos años para completar su desarrollo. Su crecimiento y acumulación de reservas progresan conjuntamente por períodos de ocho a veinte años. Pasado este tiempo cuando han alcanzado una masa crítica, se dispara la floración la cual se presenta una sola vez en la vida de la planta. Al término de esta, la planta reduce todas sus funciones, degenera y muere.

Los agaves se reproducen por dos mecanismos asexuales y en algunos casos sexualmente formando semillas; en general presentan algún grado de fertilidad con individuos de la misma especie e incluso con los de especies cercanas en cuyo caso forman híbridos interespecíficos.

Los productos de la reproducción asexual o vegetativa se deben a dos procesos diferentes los cuales se encuentran separados en el tiempo; uno es por medio de vástagos que proceden de rizomas subterráneos que se originan en la base del tronco a partir de yemas situadas bajo el nivel del suelo,

19

el rizoma tiene la forma de un cilindro sólido recubierto por brácteas; su diámetro es de 1.5 a 3 cm.; su longitud es variable, crece horizontal al suelo. Durante su crecimiento logra emerger a la luz y produce plántulas, a partir del primer año. De cinco a diez rizomas forman la planta durante su vida.

En los tres primeros años la producción de vástagos es rápida, después es cada vez más lenta y termina poco antes de la floración. En el caso del sisal se forman aproximadamente veinte vástagos por planta, en el henequén de diez a veinte plántulas por año. Sólo en este último caso son los vástagos los que se emplean para el cultivo.

La otra forma de reproducción vegetativa es por medio de bulbillos, los cuales aparecen en la base de las flores cuando estas han caído prematuramente y desarrollan, a partir de una pequeña yema, plántulas en miniatura muchas veces con un cierto desarrollo radicular, las cuales sólo requieren llegar al suelo para continuar con su crecimiento y desarrollo. Una planta de sisal puede llegar a producir de 2,000 a 3,000 bulbillos y éstos son empleados para su cultivo.

Aunque el henequén produce varios cientos de bulbillos, resulta lógico pensar que se usarán estos para su cultivo, pero como antes se mencionó son los vástagos los que se aprovechan.

En la bibliografía sobre el tema pareció hallarse un

indicio que tal vez permita reconocer la preferencia de tal material biológico para ser cultivado. Bolio (1914), menciona que al cultivar bulbillos de henequén se presentará un deterioro en las plantas que se reflejará en una baja en la producción. Sharma y Bhattacharyya (1962), reportan que en Agave vivipara var. tortoisa, en el meristemo radicular observaron un 5% de células con divisiones celulares anormales en una planta madre y un 27% de células anormales en bulbillos. Dada la escasez de vástagos que sufre Yucatán, en los últimos 4 años el Centro de Investigación Agrícola de la Península de Yucatán, dependiente del I.N.I.A\*, realiza pruebas de campo para comparar el crecimiento y desarrollo de plantas procedentes de bulbillos y de vástagos de henequén. Debido a lo anterior, en este estudio se ha evitado el empleo de bulbillos, eliminando la posibilidad de confundirlos en el campo ya que las plantas que proceden de bulbillillo o de se milla, presentan una hoja de mayor tamaño que es posible detectar hasta los seis meses inclusive, mientras que los vástagos muestran hojas de tamaño uniforme, además de estar uni das a la planta madre por el rizoma que les origina.

El sistema radicular merece una atención especial en este trabajo, pues contiene los meristemas radiculares que in cluyen células en división. La raíz es fibrosa formada por numerosos elementos que crecen adventicios desde la base de las hojas, en la parte inferior del tallo, se distinguen dos

\* Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas.

elementos: las raíces primarias o principales que son grandes y muy ramificadas, crecen radialmente desde el tronco de la planta por medio de un meristemo terminal. Alcanzan de 1.5 a 3 metros de longitud, ocasionalmente en suelos óptimos hasta 5 metros. Lock (1969), menciona que se localizan a profundidades de 10 a 30 centímetros, tienen un diámetro de 2 a 4 milímetros y presentan suberificadas las capas de células externas por lo que su consistencia es rígida y de color pardo. Su función es anclar firmemente la planta al substrato, así como conducir los nutrientes del medio hasta la planta.

En su crecimiento las raíces primarias dan lugar a las secundarias, las cuales crecen profusamente formando una densa matriz. En un principio son delgadas, suaves y de color blanco cremoso, con diámetro de 1 a 2 milímetros, y presentan zona pilífera localizada a un centímetro de su ápice.

Después de poco tiempo se presenta suberificación de las capas exteriores de estas raíces, por lo que debido al crecimiento de su meristemo apical presentarán nuevas porciones con zona pilífera funcional. Las raíces secundarias cumplen la función de absorber el agua y los nutrientes del suelo. De este modo tienden a localizarse en la capa superficial del suelo, la más fértil, de manera que pueden disponer de los minerales que se van liberando al quedar en solución, así como recibir protección del material orgánico que les libra de la desecación; es por esto que cualquier cambio que se presente en el suelo afecta a las raíces secundarias principalmente al meristemo radicular.

En general sus raíces son muy sensibles a cambios bruscos en la humedad del medio, requieren además suelos bien aireados, ricos en calcio. Se pudo comprobar en este trabajo que cualquiera de los factores antes mencionados limitan su crecimiento, principalmente al inhibir la división celular del meristemo radicular en menos de 12 horas, así como que el tiempo de recuperación a estos efectos, después de alcanzar las condiciones normales es frecuente que pase de los diez días. Durante este tiempo el crecimiento y desarrollo de las plantas se interrumpe, volviéndose a presentar, cuando se restablece el funcionamiento radicular.

En casos extremos se ha visto que plantas desprovistas de raíz sobreviven hasta seis meses, al hacer uso de sus reservas de las hojas y del tronco.

El tronco de los agaves es el eje principal, del cual se desprenden las hojas y el centro de crecimiento o cogollo, en el sisal que ha llegado a su etapa de madurez alcanza una longitud de 1.20 metros y un diámetro de 20 centímetros a partir del segundo año de vida el subsecuente crecimiento tiende a ser solamente apical; está recubierto de una capa cortical lignificada de aproximadamente tres milímetros de espesor a la que se unen las hojas. En el centro de la planta o cogollo no se presenta esta capa lignificada, pues las bases de las hojas jóvenes se sobrelapan alrededor del meristemo.

El tronco funciona también como un órgano de almacena-

miento. Dependiendo de las condiciones en que haya crecido la planta y en qué momento se presente la floración, resultará más o menos alargado; esto hace que las plantas crecidas en jardines fuera del habitat natural, tiendan a desarrollar grandes troncos ya que se retrasa el período de floración y se evita la competencia con otras plantas, con lo que se favorece el crecimiento de tallo y algunas veces de las hojas, (Lock, 1969).

Gentry (1982), menciona que la presencia de troncos grandes es más la excepción que la regla y la mayoría de los agaves presentan rosetas sésiles.

Nobel (1977), reporta que en Agave deserti se presenta una demanda extrema sobre el agua y los carbohidratos, almacenados durante su crecimiento, en el proceso de floración, por lo que supone que los hábitos monocárpicos estarían determinando una ventaja evolutiva que asegurará la supervivencia de semillas, aunque sea una sola vez en la vida de la planta no obstante su habitat desértico. Este autor señala la importancia de un estudio profundo de los hábitos monocárpicos encontrados en el subgénero Agave para reconocer si realmente les confiere una ventaja evolutiva.

El tronco de estas plantas se utilizó desde tiempos prehispánicos para obtener bebidas azucaradas como el aguamiel y fermentadas como el pulque. Sus especies productoras se incluyen en el subgénero Agave selección Salmianae. En nuestro país, las bebidas que se producen por fermentación y destila-

ción, no se conocieron antes de la conquista de México (Bottorff, 1971). Destacan el tequila que se produce en Jalisco a partir de A. tequilana y el mezcal en Oaxaca que en este lugar ha desplazado en los últimos 30 años al pulque y que se basa en la explotación del A. angustifolia, así como el A. rhodocantha que todavía se encuentra es estado silvestre; todas ellas del subgénero Agave sección Rigidae.

El meristemo apical en el sisal se encuentra situado en el extremo terminal del tronco. En un corte longitudinal aparece claramente separado del tejido del tronco y del de las hojas. Comprende una capa de células pequeñas en constante división, da lugar por un proceso de diferenciación a diversos tipos celulares, incluso a los que formarán fibras.

Una vez que se ha formado una porción de hoja más allá del meristemo solamente se presentará crecimiento intercalar, por dilatación celular y engrosamiento de su pared por acción de auxinas.

Datta (1971), reporta en el análisis citológico de células productoras de fibras, localizadas en la base de las hojas del A. americana var. marginata alba., encontrar que los números cromosómicos, se presentan como múltiplos de 15, aunque tengan un tipo de variación numérica. La tendencia a la endomitosis total es mayor que la parcial por lo que de 75 células productoras de fibra en desarrollo analizadas, aproximadamente 72% mostraban números pares de ploidía, el 28% restante números impares de ploidía. Concluyendo que

durante la diferenciación celular en la producción de fibras se presentan diversos tipos de poliploidías así como no disyunción somática, que alteran el número de cromosomas de la especie durante esa etapa.

El proceso de formación de las hojas a partir del meristemo, determina en su distribución en el tronco un patrón geométrico definido, resultando series de espirales ascendentes y que pueden presentarse en una población grande de plantas en dirección en uno u otro sentido al de las manecillas del reloj. Además de su distribución en el tronco queda determinado el orden en el que las hojas se irán exponiendo a la luz, pues en un principio se encuentran imbricadas entre sí y al llegar a cierto tamaño, se desprende la hoja de mayor tamaño. Esta se reconoce por su color verde-amarillento, tomando en poco tiempo su color característico. Dado que el ángulo de divergencia entre hojas sucesivas es aproximadamente de  $137.5^\circ$ , en la roseta sólo se encontrará superpuesta una hoja a otra una vez cada 34 hojas con lo que se asegura al máximo que la luz incida sobre la mayoría de ellas con igual intensidad.

El sisal produce de 200 a 250 hojas antes de florear y en los períodos de óptimo crecimiento libera hasta 2 hojas por mes. Esta es sésil ya que carece de pecíolo, sus márgenes casi paralelos en toda su longitud y su venación, aunque no visible, es paralela como corresponde a las monocotiledóneas. Su hoja es más larga que ancha, su longitud promedio es de 1.20 metros, carece de espinas marginales en la planta en de

sarrollo mientras que plantas de menos de un año si presentan esbozos de espinas marginales.

La hoja presenta tres regiones bien delimitadas: la base que se encuentra uniendo la hoja al tronco, está engrosada, carnosa y bulbosa, de sección triangular, resuelve con su arquitectura un complejo problema de resistencia de materiales pues determina el ángulo de la hoja, así como su soporte no obstante el gran aumento de peso durante su crecimiento; la parte media o lámina que corresponde a la región de máxima anchura de la hoja, presenta una sección en forma de V, abierta y la punta o ápice que termina en una espina lignificada de 1.0 a 1.5 centímetros de longitud.

La epidermis de la hoja se encuentra cubierta por una cutícula serosa repelente al agua. El tejido de la epidermis muestra estomas hundidos en su espesor, en general los estomas de los Agaves muestran un mismo patrón se hallan formados por dos células guarda que controlan la abertura y el cierre de los estomas y dos células accesorias, la superior e inferior que les refuerzan. Gentry y Sauck (1978), reportan que no se han encontrado diferencias entre los estomas de las diferentes especies de Agaves estudiados, ni tampoco entre la superficie adaxial (superior) y abaxial (inferior) de su hoja, por lo que concluyen que no se pueden utilizar estas estructuras para diferenciar especies. Al revisar la bibliografía del tema, no se encontró ningún estudio que analizara la relación entre número de estomas por unidad de área y nivel de ploidía en los Agaves.

El mesófilo se localiza entre las dos capas epidérmicas de la hoja, las capas externas presentan células en palizada y bajo éstas se encuentra parénquima esponjoso, constituido por numerosas células redondeadas, con pared celular delgada, debido a que alternan células en diferentes tamaños, dejando entre sí pequeños espacios que contienen aire, que será utilizado durante la respiración y fotosíntesis.

Recordando que los agaves tienen un metabolismo ácido de crasuláceas, se consideró pertinente revisar algunos trabajos sobre el tema con el fin de correlacionar la estructura de la hoja con la importante función fotosintética. Destacaron entre ellos: Hartsock y Nobel (1976)., quienes reconocen que hasta esa fecha se han identificado tres opciones diferentes para la fotosíntesis: (1) La mayoría de las plantas siguen el camino  $C_3$  por la reducción de pentosa fosfato, donde el  $CO_2$  se incorpora a la Ribulosa-1-5-difosfato (RuDP) para producir dos moléculas de ácido 3-fosfoglicérico, un compuesto de 3 carbonos. (2) El camino  $C_4$ , donde los primeros productos fotosintéticos son ácidos dicarboxílicos de 4 carbonos como el oxalacetato y malato que se forman después de haber incorporado el  $CO_2$ , al fosfoenolpiruvato (PEP); y (3) El metabolismo ácido de crasuláceas (CAM), que se encuentra en muchas plantas suculentas que crecen en zonas áridas. En estas la abertura de los estomas se presenta en la noche, incorporándose el  $CO_2$  por medio de la (PEP) carboxilasa para formar ácidos orgánicos. Durante el día la acidez de los tejidos vá decreciendo a medida que los ácidos orgánicos son

descarboxilados y el  $\text{CO}_2$  interno liberado se retiene por el cierre estomático. Debido a que las diferencias de concentración de vapor de agua entre el tejido de la planta y el aire del ambiente es menor en la noche, la apertura de los estomas de las plantas CAM (nocturna), determina un ahorro de agua. Comparando la pérdida de agua por  $\text{CO}_2$  fijado en las condiciones naturales de las plantas CAM, las  $\text{C}_4$  pierden seis veces más agua y las  $\text{C}_3$  diez veces más, aunque el volumen de  $\text{CO}_2$  fijado diariamente por las plantas  $\text{C}_3$  ó  $\text{C}_4$  sea mayor que el de las CAM, por lo que estas últimas tienden a presentar un crecimiento relativamente más lento.

Estos autores experimentalmente demostraron que al aprovisionar al *A. deserti* con una adecuada dotación de agua, se presentó un cambio en la fijación de  $\text{CO}_2$  en el día, tanto en invernaderos como en el campo y que bastaba un riego al día para mantener el cambio. Si se dejaba secar el suelo por 3 semanas se daba lugar a que las plantas rewertieran a la función estomática normal de las plantas CAM y reconocen también que los cambios en la función estomática de estas plantas no modifican su apertura nocturna, la cual nunca varió durante el experimento, así como que el cambio en el comportamiento estomático sólo representa beneficios reales durante los días largos del año.

Nobel y Hartsock (1981), reportan haber encontrado cambios en la temperatura óptima para la fijación del  $\text{CO}_2$ , durante la noche en cactus y agaves a los que se les había sometido a cambios de temperatura durante su crecimiento. En

el cuadro 4 se resumen los datos del proceso de aclimatación.

ESPECIES	TEMPERATURA OPTIMA PARA LA FIJACION DE CO <sub>2</sub>	
	ACLIMATAACION 10°C	ACLIMATAACION 30°C
<u>Carnegiea gigantea</u> . . . . .	14.2	21.2
<u>Coryphanta vivipara</u> . . . . .	10.2	23.2
<u>Ferocactus acanthodes</u> . . . . .	12.0	21.8
<u>F. viridescens</u> . . . . .	13.0	19.2
<u>Mammillaria dioica</u> . . . . .	12.6	16.0
<u>Opuntia bigelovii</u> . . . . .	11.4	22.0
<u>Agave americana</u> . . . . .	11.6	18.6
<u>A. deserti</u> . . . . .	15.2	17.8
<u>A. utahensis</u> . . . . .	10.4	19.8

CUADRO 4.- Determinación gráfica de las temperaturas óptimas para la fijación de CO<sub>2</sub> durante la noche en un grupo de plantas mantenidas a temperaturas ambientales bajas y altas por 4 semanas durante 24 hs. Se midió la cantidad de gases intercambiados, las temperaturas variaron  $\pm 0.6^\circ\text{C}$ .

En el cuadro 5, se resumen los tiempos medios para que se logren los cambios en las temperaturas óptimas.

ESPECIES	TIEMPO MEDIO (DIAS)	
	Cambio 10°C a 30°C	Cambio 30°C a 10°C
<u>Carnegiea gigantea</u>	1.8	1.6
<u>Coryphanta vivipara</u>	7.7	3.8
<u>Ferocactus acanthodes</u>	1.6	1.7
<u>Opuntia bigelovii</u>	1.8	1.3
<u>Agave americana</u>	0.6	0.5
<u>A. utahensis</u>	0.8	1.5

CUADRO 5.- Determinación gráfica de los tiempos medios para un cambio en la temperatura óptima de las plantas sometidas a bajas y después altas temperaturas ambientales y viceversa.

Nobel y Hartsock (1981) al estudiar los cambios en la fijación del CO<sub>2</sub> en las especies de agaves sometidas a aclimatación térmica concluyeron:

- 1.- Que los cambios observados reflejan las condiciones del régimen térmico de sus ambientes naturales.
- 2.- No obstante que el tiempo medio en el que se presentó el cambio mencionado varió entre especies, su rápido establecimiento pudiera conferirles ventajas de aclimatación a fenómenos atmosféricos que afectan el clima en su habitat natural.

En los agaves las fibras se localizan en toda la planta, pero las únicas aprovechables por su cantidad, calidad y tamaño son las de las hojas. Se encuentran embebidas en el parénquima foliar, en el sisal una hoja de un metro o más contiene cerca de 1,000 fibras. Lock (1969), refiere que se pueden clasificar en dos tipos: las mecánicas que se encuentran localizadas en la periferia de la hoja a todo lo largo de ésta, en la región subepidérmica dispuestas en tres o cuatro filas que recuerdan la formación de un escuadrón. Son las más numerosas y finas, su función es reforzar ésta y proporcionarle sostén para mantenerla rígida; su sección transversal es casi redonda, o bien en forma de herradura y su longitud variable.

El otro tipo se conoce como fibras en listón y se pre-

sentan también a lo largo de la hoja, forman una línea media que corre de uno a otro margen en el espesor de la misma y se encuentra en menor proporción, distribuída irregularmente por el resto del parénquima foliar. Su longitud es grande, pero debido a que su sección es en forma de media luna, a menudo se parten longitudinalmente durante el desfibrado por lo que se pierden. Estas fibras dan protección a los elementos del floema y xilema y se disponen alrededor del paquete vascular.

La constitución histológica de las fibras es prácticamente igual dentro de este grupo. Son paquetes de células fusiformes con paredes engrosadas, provistas de un canal interior muy delgado y fuertemente unidas entre sí, en el extremo distal de la hoja coalescen y se lignifican para constituir la espina terminal.

Se há dicho que los Agaves son plantas monocárpicas perennes, poco antes de la floración, se reconocen las plantas que han alcanzado una masa crítica y van a florear. El indicio más seguro de esto lo dá el aspecto externo del cogollo o centro de crecimiento de las hojas, pues se observan estas más o menos juntas o cerradas, así como anormalmente cortas. El pedúnculo floral o quiote, presenta un crecimiento inicial de 10 a 12 centímetros por día, que se hace más lento en su última etapa, hasta alcanzar 5 ó 6 metros de longitud y de 10 a 12 centímetros de diámetro.

Al principio no se observan ramificaciones en el pedúnculo floral. Estas se desprenden de yemas axilares que se encuentran protegidas por brácteas rematadas por una aguda espina terminal, el desarrollo de las ramas florales va de abajo a arriba y comienza justo en el momento en que termina su crecimiento longitudinal el pedúnculo floral. Las ramas florales se abren tricotómicamente 5 ó 6 veces, los pedicelos florales están provistos de racimos de flores, aproximadamente 48 por rama. La primera rama que florea es la inferior, las restantes van floreando progresivamente hasta llegar a la última; dicho proceso dura varias semanas.

La flor de los agaves es epígina, ya que las partes florales están por encima del ovario. La flor presenta en general un color verde pálido a verde amarillento. El perianto es regular, dividido en seis segmentos angostos unidos en la base y forman un tubo corto. Presenta seis estambres insertos en la base de la corona, con filamentos largos provistos de anteras bilobuladas. El estilo se presenta como un tubo alargado, el estigma es trilobulado. Las anteras son protándricas y sobresalen de la flor. En una flor aislada la antesis se presenta dos o tres días antes de que el estilo se haya desarrollado completamente y el estigma produzca un exudado pegajoso y sea receptivo. La polinización se lleva a cabo por insectos voladores especialmente abejas e incluso murciélagos (Gentry, 1982), o bien por el viento; una vez llevada a cabo la polinización el estilo se marchita.

El fruto en la mayoría de los agaves es del tamaño de

una nuez. En promedio alcanza 3 centímetros de largo por 2 centímetros de diámetro. En un principio tiene color verde y se presenta carnosos, a medida que crece y madura se torna oscuro, hasta llegar a ser negro en su completa madurez. Los frutos maduran aproximadamente en seis meses, son trilobulares, las semillas son triangulares, negras y con la consistencia del papel, sólo cuando se ha efectuado la fecundación, ya que también se presentan intercaladas semillas de color blanco, las cuales se piensa son producto de óvulos que no fueron fecundados. El número de frutos, semillas negras y blancas, parece ser diferente en las distintas especies de este género; en la literatura se reporta que A. sisalana, sólo ocasionalmente produce frutos, ya que poco después de la fecundación se forma en el pedicelo, que soporta al ovario, una capa de abscisión por lo que fácilmente se pierde. En Yucatán durante los años de 1982 a 1984, se ha seguido el comportamiento de las flores fecundadas y sólo en un caso entre 80 observaciones se halló un sólo fruto normal. Un resultado diferente se encontró en el proceso reproductivo del Agave híbrido 11648, durante su primera floración en Yucatán, después de 9 años de cultivarlo con fines de investigación no comerciales, pues aunque se formaron los frutos y maduraron de manera normal, en 100 plantas, en el muestreo de semillas, que se hizo con el fin de conocer su viabilidad no se encontró capacidad de germinación.

Lock (1969), asegura que ambas especies antes mencionadas

son fértiles y producen semilla viable bajo ciertas condiciones en Africa, donde han sido estudiadas desde 1931, la primera y desde 1941 la segunda. En el caso del henequén que se explota corrientemente en Yucatán, se pudo observar durante el tiempo en que se realizó este estudio que sólo ocasionalmente fructifica, que presenta un porcentaje bajo de germinación que vá del 1 al 5% y que las plántulas en crecimiento después del primer mes, fácilmente se etiolan y mueren. Bolio (1914), indica que las semillas del henequén producen plántulas de lento crecimiento, que degeneran en calidad y producción, muestran gran variación y generalmente se asemejan al A. ixtli. Estos resultados coinciden con la experiencia que se ha tenido al germinar semillas de henequén con fines de investigación y cuyas plantas en el segundo año de vida, muestran una desviación de su fenotipo normal, que se supone se mantiene a través de la reproducción vegetativa a partir de vástagos.

Otros Agaves con los que se ha tenido contacto como el A. ixtli Karw., y A. angustifolia Haw., muestran gran número de frutos en el estado maduro así, como gran capacidad de germinación de las semillas, 60% para el primero, 100% para el segundo. Con una relación de semillas fecundadas contra no fecundadas 3:1, por lo que pareciera que subyace una determinante genética, más que el proceso de fertilización en sí mismo. Lo cual se piensa investigar en la próxima temporada de floración.

### I.3. IMPORTANCIA ECONOMICA DE LOS AGAVES PRODUCTORES DE FIBRA

Wienk (1976), menciona que de las especies cultivadas del género Agave productoras de fibra, se obtiene el 90% de las fibras duras. Las especies más importantes son: A. sisalana y A. fourcroydes; así como A. cantala y A. letonae = A. angustifolia, var. letonae, que se cultivan en menor cantidad. En la literatura se hace referencia a estas especies y se les denomina agaves de fibra larga, para diferenciarlos de otras especies que producen fibra corta como: A. lechuguilla, A. funkiana, A. amaniensis y A. angustifolia, que aunque con menor importancia comercial, por sí mismos tienen valor como progenitores al cruzarlos con agaves de fibra larga. La cosecha de las plantas cultivadas se lleva a cabo cuando las hojas inferiores comienzan a marchitar y han desarrollado un cierto tamaño; sólo las hojas inferiores se cortan, desde la base. El corte se realiza una vez por año, hasta que la planta florea y muere. La fibra se extrae mecánicamente por medio del desfibrado, sólo en el caso de A. cantala es por maceración.

La introducción de estas plantas con fines comerciales a la agricultura en el trópico es posible reconstruirla sólo en parte, así es muy probable que la primera especie de Agave plantada fuera de México fuera A. cantala introducida por españoles a Filipinas y después a Indonesia, donde coexiste actualmente con una forma silvestre de la misma especie por lo que Gentry (1982) considera fue resultado de una selec

ción humana reciente.

A. letonae, no se conoce fuera del Salvador, que se supone es el lugar donde se seleccionó.

A. fourcroydes, ha sido introducido a muchos países de Centroamérica y el Caribe, con muy escaso éxito en su cultivo si lo comparamos con la producción de este en Yucatán, donde ha sido manejado por el hombre desde el inicio de la civilización maya e intensivamente en el período clásico. (Irigoyen, 1950).

A. angustifolia, la más difundida de sus especies se encuentra en muchos países tropicales como planta ornamental, en India se ha diversificado en variedades locales.

A. amaniensis, se encontró creciendo en la vegetación secundaria, en la Estación de Investigación Agrícola del Este de Africa, en Amán, Tanzania. No se conoce su origen pero lo más factible es que haya sido introducido por los alemanes, antes de la primera guerra mundial.

A. sisalana, no se ha precisado su origen, Gentry (1982), supone que uno de sus ancestros podría ser A. kewensis de la sección de Sisalanae, lo que basa en la afinidad que este tiene con la planta cultivada así como por su condición silvestre encontrando poblaciones en Chiapas, que crecen a lo largo del río Chiapa, desde donde podría haberse difundido e hibridado con A. angustifolia. Si se considera lo propuesto por el mencionado autor, su origen no podría localizarse en Yucatán como se ha considerado por largo tiempo si no en

Chiapas. En 1836 después de ser introducido el sisal a Yucatán, fué enviado a Florida y a partir de este material, es que muchos países que actualmente lo cultivan lograron iniciar su explotación. El hecho de que el sisal presente una baja o nula reproducción sexual en condiciones normales, reproduciéndose sólo vegetativamente, facilitó su cultivo pues no se presentaron cambios en su genotipo y no se hizo necesario la selección de líneas. En el cuadro 6 se resume la producción mundial del sisal y henequén durante 1976-1980.

Cuadro 6.-

PRINCIPALES PAISES PRODUCTORES DE FIBRAS DURAS, 1976-1980.

FIBRA/PAIS	1976	1977	1978	1979	1980
	TON.*	TON.	TON.	TON.	TON.
HENEQUEN	120,800	116,100	100,100	89,900	92,900.
MEXICO	114,300	109,600	93,500	83,400	86,400
OTROS <sup>1</sup>	6,500	6,500	6,600	6,500	6,500
SISAL	426,800	402,800	377,600	366,700	417,600
BRASIL	180,000	186,600	181,500	175,000	205,000
TANZANIA	113,000	105,000	92,000	81,400	86,000
KENIA	33,600	34,500	31,500	36,900	46,900
MADAGASCAR	18,600	18,800	15,900	14,900	16,000
MOZAMBIQUE	14,000	14,000	14,000	11,000	12,000
ANGOLA	25,000	3,000	7,000	7,800	8,500
OTROS <sup>2</sup>	42,600	40,900	35,700	39,700	43,200

FUENTE: Estadísticas: Sisal, Henequén, Abacá y Coco, 1976-1980, FAO, 1981.  
\*TON. 1000 Kilos.

1 Centroamérica y el Caribe.

2 Etiopía, Indonesia, Jamaica, Venezuela, República Dominicana.

Para explicar el actual decremento en la producción de fibras duras en Yucatán, sería conveniente conocer que el mercado del citado producto siempre ha regulado la producción, la primera gran demanda de fibras duras se presentó a mediados del siglo pasado en que la mecanización en el campo necesitó de hilo para engavillar. La tecnificación de la agricultura norteamericana se convierte entonces en el principal motor para el desarrollo del monocultivo en Yucatán y en otros países del trópico.

Es por eso que introducen estas plantas casi simultáneamente a los lugares señalados en el cuadro 6; sin embargo el henequén se mostró rebelde al cultivo fuera de sus condiciones naturales. Así cobró mayor importancia el cultivo del sisal, que paradójicamente en México no ha prosperado adecuadamente. Este fue introducido simultáneamente a Filipinas, Brasil y Africa Oriental a partir de 1900. El henequén en el mismo tiempo empezó a ser cultivado en Cuba. Detrás del cultivo intensivo de estos Agaves productores de fibras largas, estuvieron el colonialismo, la esclavitud, la pobreza, la enfermedad y la muerte. El mercado de estos productos va en ascenso de 1850-1928, corresponde al período de bonanza económica, destaca la producción henequenera de Yucatán en 1916 que alcanzó la cifra tope de 200,000 toneladas (López y García, 1984).

La crisis económica de 1929-1934 limita drásticamente las importaciones repercutiendo fuertemente sobre los países productores de materia prima.

En el período de 1938-1954 la economía de guerra dió lugar a gran demanda de materias primas, así como mejores precios lo que permitió un principio de industrialización en los países productores como México. Así la incipiente industria cordelera de Yucatán crece rápidamente y elabora productos a base de fibra de henequén hasta alcanzar el 70% de la producción en el campo (García y De Sicilia, 1984).

En los años 1955-1970, el desarrollo capitalista llega a su fase monopolista, aparece la industria transnacional y la revolución tecnológica. Con esta se empieza a producir - en gran escala polímeros sintéticos de ácido adípico y hexametilendiamina, mediante la reacción de Carothers descubierta en 1938. Esto dió lugar a la síntesis de productos industriales que más competitivos, han detenido la producción de fibras naturales y en otros casos las han liquidado, al sustituirlas totalmente.

No obstante lo anterior las oscilaciones en el precio y la demanda de las fibras duras en el mercado sufren altibajas impredecibles como durante el embargo petrolero de 1973-1974 en que se presenta un alivio momentáneo en los países productores de fibras.

Durante los años 1974-1980 algunos países como Haití y Brasil mantienen su producción e incluso la elevan. Esto ha sido posible por las condiciones de su producción e industrialización, donde destacan bajos salarios e inversión de capital mínima pues en el primer país mencionado se desfibra a mano. A partir de la presente década el cultivo del hene-

quén ha sufrido nuevos embates, por las justas demandas sala  
riales de los trabajadores y subsidios de los productores y  
por la diversificación de otras fribas duras de origen vege-  
tal como el abacá (Musa textilis) y el bonote (Cocos nucife-  
ra) que entre otras le han restado posibilidades en el mercado.

Las condiciones socioeconómicas en las que se basa el  
cultivo del henequén en Yucatán determinan limitaciones a la  
producción, transformación y su comercio. Son tres los ti-  
pos de producción que imperan en las cercanías de Mérida:

1. Los ejidos contribuyen con aproximadamente 60 mil tonelada  
das al año, en su producción intervienen cerca de 60 mil perso  
nas. En el desfibrado interviene personal de los ejidos,  
conforman 40 unidades de desfibración adquiridas con ayuda  
del Banco de Crédito Rural. La fibra en bruto se vende a  
Cordemex. El banco mencionado financia y controla las acti-  
vidades de los ejidos. Su productividad es baja y el Gobierno  
Federal ha eliminado a un número considerable de ejidata-  
rios de la producción henequenera.

2. Los parcelarios (rentan la tierra) producen cerca de 20  
mil toneladas de fibra. Su cosecha la venden a Cordemex pa-  
ra ser desfibrada.

3. Los pequeños propietarios que producen cerca de 20 mil  
toneladas de fibra y constituyen el sector minoritario, pero  
el de mayor productividad.

El problema es complejo pues se tiene el caso de un mismo  
trabajador que es ejidatario, parcelario y pequeño propieta

tario a la vez, teniendo los cultivos en zonas vecinas con igual suelo, precipitación, etc., y cuya productividad es diferente en cada una de ellas. Esto hace pensar que intervienen otro tipo de factores como podría ser la organización de la producción y tal vez hasta problemas políticos. No es difícil de explicar que en promedio por hectárea la producción 1980-1983 haya sido de sólo 540 Kg. de fibra -- por hectárea. (Gobierno del Estado de Yucatán, monografía 1983).

En un informe, FAO (1978) reporta que si se aplicaran modificaciones sencillas a las actuales técnicas de cultivo del henequén en Yucatán se llegarían a obtener rápidamente cosechas de 900-1,000 Kg. por hectárea. Acciones más complejas que afectan: densidad de plantas, fertilizantes y el corte podrían aumentar la producción de fibra hasta 1,300 Kg. por hectárea.

En el citado informe fijan un tope a la producción dadas las condiciones de suelo en Yucatán, de 1,500 Kg. por hectárea. Para lograr esto se tendrían que implementar medidas complejas, como lograr variedades genéticas mejoradas, o substituir al henequén por otra planta más productiva.

El problema de la zona henequenera no sólo es de producción, pues interviene también el mercado y la nueva tecnología que puede abrir nuevos caminos a los productos derivados. De tal forma que para 1966 se crea el Centro de Investigación de la Península de Yucatán, dependiente del I.N.I.A., el que tiene a su cargo los aspectos agronómicos de la producción del cultivo.

En 1980 inicia sus labores el Centro de Investigación Científica de Yucatán, que con un enfoque interdisciplinario estudia los factores biológicos de la producción, las posibles conversiones químicas y biotecnológicas de las fibras duras así como de los subproductos y desechos de la transformación industrial con el fin de diversificar su uso, así como las directrices y tendencias del mercado, para su mejor venta. Bajo esta perspectiva surgió el presente trabajo que intenta contribuir al conocimiento citogenético de los agaves productores de fibra en la región.

#### I.4 CITOGENETICA DEL GENERO AGAVE

Para el conocimiento general de los estudios realizados en este grupo de plantas, se consultaron los trabajos de: Federov (1974), que recoge la información publicada de 1887 a 1967 y Goldblatt (1981) que enlista las publicaciones del tema de 1975 a 1978 inclusive. En base a estos autores se recopilaron gran parte de los trabajos publicados. Surgen así dos trabajos claves para la citogenética del género Agave y otro en particular para siete taxa productores de fibras; se hace referencia a Vignoli (1936) y Granick (1944); Doughty (1936), respectivamente.

En la revisión del primer autor se citan 52 taxa estudiados citogenéticamente en el género Agave, los números diploides van de 50-180 cromosomas. A continuación en el cuadro 7 se consignan los números cromosómicos de las especies estudiadas.

CUADRO 7: Números cromosómicos diploides en Agave, reportados por Federov 1974.

ESPECIE	NUMERO (S) 2n	AUTORES
<u>A. amaniensis</u> Trel et Now.	60	Doughty, 1936
<u>A. americana</u> L.	20	Müller, 1912
	60	Mckelvy y Sax, 1933
	60, 120, 180, (118, 119)	Matsuura y Suto, 1935
	120	Granick, 1944
	120 (44, 96, 104, 110, 115, 125, 134)	Inariyama, 1937
	120, 240	Sharma y Bhat-tacharyya, 1962
		Sato, 1935, 1938, 1942
<u>A. angustifolia</u> Haw.	60	Doughty, 1936
	120	Inariyama, 1937
		Granick, 1944
<u>A. asperrima</u> Jacobi.	148-186	Cave, 1964
<u>A. atrovirens</u> Karw.	180	Sato, 1938, 1942
<u>A. bouchéi</u> Jacobi.	60	Vignoli, 1936, 1937
<u>A. brevispina</u> Trelease.	60	Granick, 1944
<u>A. caespitosa</u> .	60	Vignoli, 1936
<u>A. candelabrum</u> Todaro.	90	Vignoli, 1936
	90	Inariyama, 1937

Continuación CUADRO 7 -

ESPECIE	NUMERO (S) 2n	AUTORES
<u>A. cantala.</u>	90	Doughty, 1936
<u>A. celsii</u> Hook.	60	Cave, 1964
<u>A. consociata</u>	60	Mckelvey y Sax, 1933
<u>A. deserti</u> Engelm.	60	Lenz, 1950
	118	Cave, 1954
<u>A. expansa</u> Jacobi	119	Granick, 1944
<u>A. ferox</u>	120	Vignoli, 1936
<u>A. filífera</u> Salm-Dyck.	60	Mckelvey y Sax, 1933
		Doughty, 1936
		Cave, 1964
<u>A. fourcroydes</u> Lem.	140	Doughty, 1936
<u>A. ghiesbrectii</u> C. Koch.	180	Vignoli, 1936 , 1937
<u>A. gilbeyi</u> hort.	180	Vignoli, 1936
<u>A. haseloffii</u> Jacobi.	60	Vignoli, 1936
<u>A. jarsia</u>	120	Granick, 1944
<u>A. kerchovei</u> Lem.	120	Sharma y Bhat-
		tacharyya, 1962
<u>A. lechuguilla</u> Torr.	110-120	Cave, 1964
	120	Granick, 1944
<u>A. lespinassei</u>	60	Doughty, 1936
<u>A. lurida</u> Ait.	90	Vignoli, 1936
	120, (100, 108, 114)	Sharma y Bhat-
		tacharyya, 1962

Continuaci3n CUADRO 7 -

ESPECIE	NUMERO (S) 2n	AUTORES
<u>A. lutea</u>	60	Sato, 1935 , 1938, 1942
<u>A. melliflua</u> Trelease	120	Granick, 1944
<u>A. mickelsiae</u> Gosselin	120	Granick, 1944
<u>A. micracantha</u> Salm	60	Vignoli, 1936 , 1937
<u>A. pachycentra</u> Trelease	120	Granick, 1944
<u>A. rigida</u> Mill	136 (124)	Sharma y Bhat- tacharyya, 1962
<u>A. rovelliana</u> Todaro	50	Vignoli, 1936 , 1937
<u>A. salmiana</u> Otto	120	Vignoli, 1936 , 1937
<u>A. sartori</u> C. Koch	60	Vignoli, 1936 , 1937
<u>A. schottii</u> Engelm	60	Granick, 1944
<u>A. shawii</u> Engelm	60	Lenz, 1950
<u>A. sisalana</u> Perrine	138	Doughty, 1936
	149	Granick, 1944
	150	Inariyama, 1937
		Vignoli, 1937
		Sato, 1938, 1942
<u>A. striata</u> Zucc	60	Granick, 1944
<u>A. stricta</u>	50	Vignoli, 1936
<u>A. univittata</u>	60	Sato, 1938, 1942
<u>A. utahensis</u> Engelm	120	Granick, 1944

Continuación CUADRO 7.-

ESPECIE	NUMERO (S) 2n	AUTORES
<u>A. variegata</u>	120	Sato, 1935
<u>A. verschaffeltii</u>	60	Sato, 1938, 1942
<u>A. vexans</u> Trelease	174	Cave, 1964
<u>A. victoriae-reginae</u> Moore	60	Cave, 1964
<u>A. virginica</u>	60	Mckelvey y Sax 1933
<u>A. vivipara</u> L.	60	Sato, 1935, 1938, 1942
		Mahabaley y Bhate, 1941
		Sharma y Bhat- tacharyya, 1962
<u>A. warelliana</u>	90-100	Vignoli, 1936
<u>A. wightii</u> Prain	180 (52)	Sharma y Bhat- tacharyya, 1962
<u>A. xalappensis</u> Roetzl	60	Granick, 1944
<u>A. xylonacantha</u> Salm	60	Granick, 1944
<u>A. zapupe</u>	90	Sato, 1938, 1942
	120	Doughty, 1936

El cariotipo Yucca-Agave, muestra un patrón básico de 10 cromosomas grandes (L) dispuestos en la periferia de la figura metafásica y 50 pequeños (s) en el centro de la misma, fué observado por primera vez por Strasburger en 1882, citado por Granick (1944) y corroborado por otros trabajos.

Estudios posteriores han venido confirmando su existencia en algunos géneros de la familia Agavaceae propuesta por Hutchinson (1934). Ver cuadro 8.

CUADRO 8 - Correlación del cariotipo y clasificación de Agavaceae, modificado de Granick (1944).

Familia AGAVACEAE	CARIOTIPO 2n L=grandes M=medianos s=pequeños	Distribución geográfica
<u>Tribu Yuceae</u>		
Género <u>Yucca</u>	10L, 50s	E.U.A., México, Centroamérica.
<u>Hesperaloe</u>	" "	Sureste de Texas, México.
<u>Hesperoyucca</u>	" "	California.
<u>Clistoyucca</u>	" "	California, Arizona.
<u>Samuela</u>	" "	Texas, México.
<u>Tribu Dracaenae</u>		
Género <u>Cordyline</u>	60s	Trópicos menos Africa.
<u>Cohnia</u>	?	Nueva Caledonia, Madagascar.
<u>Dracaena</u>	38s	Regiones cálidas del Viejo Mundo.
<u>Sansevieria</u>	42s	Trópico, Sudáfrica, India.

## CUADRO 8.- Continúa.

Familia AGAVACEAE	CARIOTIPO 2n L=grandes M=medianos s=pequeños	Distribución geográfica
<u>Tribu Formieae</u>		
Género <u>Formium</u>	8L, 24s	Nueva Zelanda
<u>Tribu Nolineae</u>		
Género <u>Nolina</u>	6L, 32M	Suroeste EUA, México.
<u>Calibanus</u>	6L, 32M	México.
<u>Dasytirion</u>	6L, 32M	Texas, México.
<u>Tribu Agaveae</u>		
Género <u>Agave</u>	10L, 50s	Desde Utaha a Brasil.
<u>Furcrea</u>	10L, 50s	Trópico americano.
<u>Beschorneria</u>	10L, 50s	México.
<u>Doryanthes</u>	6L, 30M	Australia.
<u>Tribu Polyantheae</u>		
Género <u>Polyanthes</u>	10L, 50s	Centroamérica, México.
<u>Prochnyanthes</u>	10L, 50s	México.
<u>Pseudobravoia</u>	10L, 50s	México.

Mckelvy y Sax (1933), indican que la presencia de un cariotipo básico idéntico en tan diversos géneros, es tan original que no puede deberse al azar, por lo que suponen que los grupos que lo presentan deberán tener alguna relación de parentesco.

Otras evidencias a nivel citológico parecen corroborar lo anterior, Watkins (1936) reconoce la similitud de la es-

estructura del saco embrionario de Yucca y Agave, los cuales comparten un delgado tubo chalazal en el que se localizan las células antípodas.

Sato (1935), Doughty (1936) y Vignoli (1936, 1937) señalan en el género Agave la presencia de un cariotipo fuertemente bimodal que para Stebbins (1971) queda comprendido en la categoría 4c compartiéndolo con los géneros Aloe, Gasteria y Haworthia, además de los señalados en el cuadro anterior, los cuales son considerados casos extremos por la asimetría de su cariotipo.

El concepto de simetría en el cariotipo fué establecido por Lewitsky (1931) y está basado en la proporcionalidad del tamaño y relación de brazos en un complemento.

En general existe una tendencia predominante en las plantas fanerógamas hacia el aumento de asimetría en el cariotipo, que incluso en algunos géneros se relaciona con una gran especialización de sus flores zigomórficas; mientras que otros géneros relacionados que presentan cariotipos con menor asimetría, muestran flores menos especializadas.

La presencia de un mismo cariotipo en el grupo Yucca-Agave, es difícil de explicar. Granick (1944), basada en el arreglo taxonómico de Hutchinson (1934) reconoce que un ancestro del grupo podría ser una forma de Liliacea provista de rizoma. Sato (1935) señala que diversos miembros de Scilleae\* entre ellos el género Camassia  $2n=30$  y Eucommis --

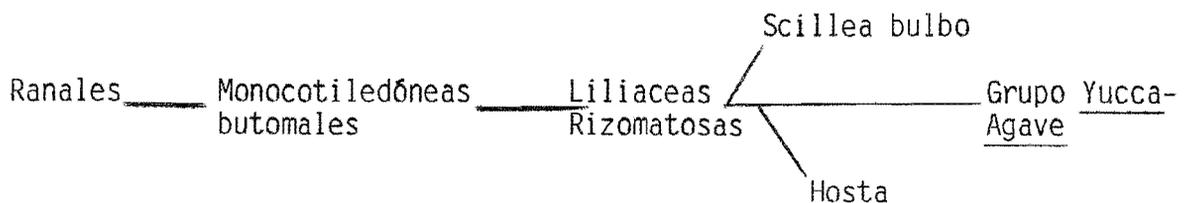
\* Scilleae, Orden Asparagales (Dahlgren y Clifford, 1982)

$2n=60$ , ambos con cariotipos asimétricos, presentan similitud con el complemento Yucca-Agave, aunque la presencia de bulbo, característica más avanzada que el rizoma, los coloca lejos de la línea de origen del grupo antes mencionado. -- (Granick, 1944).

Whitaker (1934) sugiere que cuatro géneros de Helobiae\* que pudieran tener relación con el origen del cariotipo que se estudia son: Najas, Sciaphlia, Vallisneria y Butomus; los dos últimos colocados en las Butomales por Hutchinson (1934). El carácter primitivo de estas monocotiledóneas, así como la presencia de 4 ó 5 cromosomas (L) y un número variable de -- (s) podría ser de valor para explicar la evolución del cario tipo bimodal del grupo Yucca-Agave.

Según se vió en la bibliografía del tema, no existe un estudio concluyente sobre la filogenia del cariotipo del grupo. Un inicio de estos trabajos proviene de Granick (1944) que considera la información citológica disponible así como los caracteres morfológicos utilizados por Hutchinson para proponer el siguiente esquema evolutivo; ver cuadro 9.

CUADRO 9.- Relaciones filogenéticas en el grupo Yucca-Agave según (Granick, 1944).



\* Helobiae, orden Alismatales (Dahlgren y Clifford 1982).

Un hecho interesante que se debe destacar, es el posible origen del género Hosta ex(Funkia) a partir del ancestro rizomatoso de Liliaceas; quien debido a su origen antiguo así como a su cariotipo bimodal  $2n=60$  (8L, 2M, 50s), se pensó en un tiempo pudo ser el ancestro del grupo Yucca-Agave, pero al aumentar el conocimiento de los géneros que presentan este cariotipo y al conocer con detalle su distribución, hábitos y morfología, se ha reducido la posibilidad de que se encuentre relacionado con el origen del grupo y más bien se le considera como una rama lateral especializada en habitats mesófilos, donde ha desarrollado entre otras estructuras especializadas, hojas delgadas, ovadas-lanceoladas y con peciolo.

La evolución de un cariotipo bimodal podría estar relacionada con dos procesos cromosómicos, Darlington (1963) sugiere que el citado cariotipo parte de un complemento poliploide, simétrico con cromosomas medianos a grandes que puede tolerar pérdidas de segmentos considerables en varios cromosomas ya que contienen muchos genes duplicados; los cromosomas pequeños resultarían de la pérdida de segmentos cromosómicos, los grandes se mantendrían sin modificación.

El otro mecanismo se piensa esta dado por el principio de Lewitzky que determina la asimetría del cariotipo. Este supone que através de translocaciones desiguales en un cariotipo simétrico, se presentará un aumento en tamaño de

los cromosomas que reciben el material cromosómico y una disminución en los que lo pierden. Este proceso determinaría que la relación de cromosomas (L) a (s) fuera la misma. Una variante de lo anterior podría deberse a la formación de fragmentos acéntricos y translocación de material cromosómico esencial, con lo que resultaría un gran número de cromosomas pequeños y un reducido número de grandes.

## II MATERIALES Y METODOS

## A) Colecta de material.

Se estudiaron de 1 a 7 individuos por localidad por especie, los que estuvieron representados por ejemplares en floración, en los que se analizaron: la primera división meiótica, la capacidad de germinación de los granos de polen, la proporción de semillas desarrolladas y el porcentaje de germinación de éstas; así como vástagos unidos con la planta madre por el rizoma para el análisis de células mitóticas. Dada la certeza de que se trataba de un mismo individuo se pudieron establecer comparaciones entre mitosis y meiosis en un mismo ejemplar. En el cuadro No. (10) se resumen los principales datos del material empleado.

CUADRO 10.- Colecta de plantas utilizadas en el estudio.

ESPECIE	MATERIAL*	ACCESO	PROCEDENCIA	No. INDIVIDUOS
<u>A. fourcroydes</u>	V.I.	(9)	CIAPY	1
" "	V.I.	(33')	CORDEMEX	1
" "	V.I.F.	(1,2,3,4)	KOMCHEN	4
" "	V.I.F.	(5)	TELCHAC PUEBLO	1
" "	V.I.F.	(6,7,8)	UMAN	3
A. sisalana	V.I.	(38 al 43)	CIAPY	6
" "			CORDEMEX	4
<u>A. ixtli</u>	V.I.F.	(10 al 16)	CHELEM	7
" "	V.I.F.	(17 al 21)	CIAPY	5
<u>A. angustifolia</u> <u>var. marginata</u>	V.I.	(22 al 26)	CIAPY	5
" "	V.I.F.	(44,45,46)	MERIDA	3
<u>A. híbrido</u>	V.	(47 al 50)	CIAPY	4
" "	V.I.F.	(27 al 33)	CORDEMEX	7

\*V= vástagos, I=inflorescencia, F=frutos.

de estos ejemplares se conservan duplicados vivos en el CICY\*

Tanto el CIAPY (Centro de Investigaciones Agrícolas de la Península de Yucatán) como CORDEMEX, donaron material vivo previamente clasificado y de fácil acceso. Las otras localidades corresponden a otros tantos sitios (ejidos) en las cercanías de la ciudad de Mérida.

B) Observación y registro de algunas etapas de la meiosis I.

En las inflorescencias colectadas de las especies aquí estudiadas, se reconoció un grado de sincronización notable en las células de una misma antera. Cuando el botón floral alcanzó un tamaño promedio de 1.2 cm se presentó la primera metafase meiótica, lo cual se pudo observar en las preparaciones hechas en fresco por "squash" en una gota de carbol fuccina modificada (Kao 1975). Algunas preparaciones se hicieron permanentes por el método del hielo seco (Conger y Fairchild, 1953), se deshidrataron en etanol absoluto y montaron en bálsamo. Una vez secadas por el calor, se observaron en un fotomicroscopio ICM 405 Zeiss, fotografiando los mejores campos para ilustrarlos; se utilizó la película Technical pan film, revelador D 11 y papel Kodabromide F<sub>4</sub> de kodak.

C) Observación y cultivo temporal de los granos de polen maduros.

Para observar la morfología y la actividad del grano de polen en base a la emisión del tubo polínico in vitro, se empleó el medio citado por Dyer (1979). En este mismo material

\* Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Mérida, Yucatán.

se reconoció la segunda mitosis somática.

D) Proporción de semillas desarrolladas y porcentaje de germinación de las mismas.

Debido a la presencia de dos tipos de semillas en los frutos de las especies estudiadas, exceptuando A. sisalana, que no fructifica en Yucatán, se seleccionaron al azar cinco frutos por individuo, para conocer la proporción de cada tipo de semilla. Con éstas mismas se hicieron pruebas de germinación en charolas sobre agrolita manteniéndose húmeda y bajo luz natural durante 30 días.

E) Obtención de células mitóticas en meristemas radiculares.

Se utilizaron vástagos, los que fueron colocados en macetas de plástico conteniendo una mezcla en igual proporción de vermiculita y tierra, se regaron cada dos días y cuando las raíces alcanzaban un tamaño aproximado de 1 cm., se colectaron para ser pretratadas. El mejor resultado se obtuvo con 8 hidroxiquinoleína solución saturada por 5 horas y a 18° C de temperatura. Después de lo cual se fijaron las raíces en etanol absoluto y ácido acético 3:1, respectivamente durante un tiempo no menor a una hora en refrigeración.

F) Técnicas de tinción y elaboración de las preparaciones para la observación de complementos cromosómicos analizables.

Se siguió la técnica de Feulgen modificada. Para la hidrólisis se utilizó HCl, 1N a 60° C durante 8 minutos. Una

vez teñidos los meristemas se hicieron preparaciones en portaobjetos con una gota de orceína acética al 2%. Las mejores preparaciones se hicieron permanentes por el método del hielo seco (Conger y Fairchild, 1953), deshidratadas con etanol absoluto y montadas en bálsamo.

G) Elaboración de los cariotipos de los taxa estudiados.

Por tratarse de complementos altamente asimétricos, se dividió el complemento de manera natural en cromosomas grandes "L" y pequeños "s". Los primeros incluyen sólo acrocéntricos, los segundos agrupan a submetacéntricos y metacéntricos, los dos últimos se resumen en un sólo tipo: mesocéntricos según Dyer (1979).

Debido al pequeño tamaño de los cromosomas "s", no fue posible recortarlos de las fotografías, ni dibujarlos del microscopio pues se careció de una cámara clara, por lo que se proyectaron los negativos de las fotografías respectivas para dibujarlos en una hoja de papel, los detalles finos de morfología se lograron revisando nuevamente los campos al microscopio, de esta forma los cromosomas se recortaron y ordenaron en tamaño decreciente para formar los cariotipos que se ilustran en este trabajo.

## III OBSERVACIONES Y RESULTADOS

## A) Números cromosómicos.

El análisis de las metafases somáticas permitió reconocer en las especies investigadas la presencia de un complemento bimodal múltiplo de  $x=30$ , lo cual coincide con lo reportado por otras especies del género Agave. En los niveles pares de ploidía se mantuvo sin cambio el número de cromosomas; en los pentaploides se observaron dos tipos de desviaciones, como se puede ver en el cuadro 11.

CUADRO 11.- Números cromosómicos  $2n$ , encontrados en las especies estudiadas, basado en 10 células por especies provenientes de, por lo menos 3 individuos diferentes.

CARIOTIPO ESPECIE	Aang	Ahib	Afou	Asis	Aix
Nivel de ploidía	2x	2x	5x	5x	6x
Nums. cromosómicos mas frecuentes	60	60	140	(140-149)*	180
Otros nums/frecuencia	59/1,62/1	58/1,62/2	137/1,147/1	-- -- --	178/1

\* 20 células analizadas

ng=A. angustifolia. Haw. var. marginata; Ahib=A. híbrido 11648; Afou=A. fourcroydes Lem; isis=A. sisalana perrine; Aix=A. ixtli Karw.

En base a los resultados anteriores, se decidió aceptar como número modal  $2n$  del cariotipo, aquel que se presentó con mayor frecuencia y rechazar otros números que se observaron ocasionalmente, pues podrían deberse a errores de técnica (Brandham, 1971). En el caso de Agave sisalana, no se

observó que predominara un número de cromosomas con mayor frecuencia, por lo que se aumentó el número de células analizadas a 20, encontrando el rango respectivo del cuadro anterior.

#### B) Morfología cromosómica.

Los cromosomas de los taxa estudiados mostraron una gran regularidad en cuanto al tamaño y la morfología cromosómica se refiere. Los del grupo "L", son acrocéntricos y presentan regiones heterocromáticas en los brazos largos. Brandham (1971) considera que pueden deberse a diferencias en el grado de enrollamiento cromatínico y que pueden ser causas de error si se les confunde con constricciones secundarias (Sharma y Bhattacharyya, 1962). Destaca en este grupo la presencia de elementos acrocéntricos provistos de una constricción secundaria exagerada, situada casi a la mitad del brazo largo; en los diploides se observaron siempre 2 de ellos por célula; en los pentaploides 5 y raramente 4, mientras que en los hexaploides se reconocieron 6 en todas las células analizadas.

Los cromosomas del grupo "s" incluyen elementos submetacéntricos y metacéntricos, algunos de los primeros muestran regiones heterocromáticas en brazos cortos, que podrían confundirse con constricciones secundarias. En el cuadro 12 se presentan resumidas las fórmulas cariotípicas de las especies estudiadas, encontradas con mayor frecuencia.

CUADRO 12.- Constitución cromosómica  $2n$  por especie de Agave investigada.

CARIOTIPO ESPECIE	Aang	Ahib	Afou	Asis	Aix
Grupo "L" acrocéntricos/cs*	10/2*	10/2*	25/5*	25/5*	30/6*
Grupo "s" submetacéntricos	24	22	45	45-54	70
Metacéntricos	26	28	70	70	80
T O T A L	60	60	140	140-149	180

\* Cromosomas con gran constricción secundaria

No obstante el pequeño tamaño de la mayoría de los cromosomas del complemento de las especies estudiadas, se hicieron mediciones al microscopio con el fin de conocer la longitud de los cromosomas de mayor y menor tamaño dentro de cada uno de los tres grupos cromosómicos mencionados.

Para el cálculo de la longitud promedio de los cromosomas acrocéntricos del grupo "L", se decidió excluir a los elementos que presentaron constricción secundaria pues éstos se deforman fácilmente durante el squash modificando su longitud, estos valores se resumen en el cuadro 13.

CUADRO 13.- Longitud promedio de los elementos extremos de cada grupo cromosómico basado en 10 complementos por especie, diferentes individuos.

ESPECIE long $\mu$ m	GRUPO "L" SIN CS*	GRUPO "S" SMET.	METACENTRICOS
<u>A. angustifolia</u> var. <u>marginata.</u> Hort	4.7 - 3.5	1.5 - .75	1 - .50
A. híbrido 11648	4.7 - 3.6	1.5 -1.0	1 - .50
<u>A. fourcroydes</u>	4.7 - 3.5	1.5 -1.2	1 - .50
<u>A. sisalana</u>	4.7 - 3.5	1.5 -1.2	1 - .50
<u>A. ixtli</u>	4.7 - 3.5	1.5 -1.2	1 - .50

\* Se excluyen los elementos acrocéntricos provistos de constricción secundaria.

## C) Descripción del cariotipo.

A. angustifolia. Haw. var. marginata. Hort  $2n=2x=60$ .

El cariotipo está formado por 10 cromosomas "L" acrocéntricos, dos de los cuales mostraron claramente una constricción secundaria exagerada, otros cromosomas del mismo grupo exhibieron regiones heterocromáticas en los brazos largos. Se observaron 24 cromosomas submetacéntricos, en algunos de ellos se vieron regiones heterocromáticas en los brazos cortos. El mayor número de cromosomas corresponde a metacéntricos, 26. No se observaron otros detalles debido a que son los más pequeños del complemento; ver figura (1A) basada en la foto 1 del anexo.

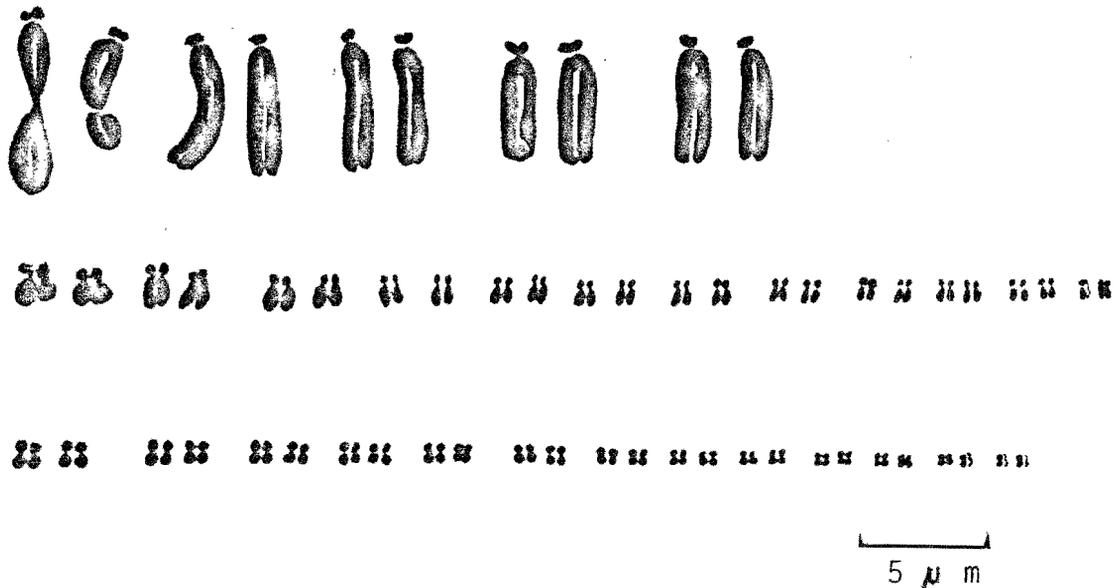


Figura 1A

A. híbrido 11648, producto de la cruce de (A. amaniensis Trel. x A. angustifolia Haw.)  $F_1$  x A. amaniensis Trel;  
 $2n=2x=60$ .

El cariotipo esta constituido por 10 cromosomas "L" acrocéntricos, 2 de ellos mostraron una gran constricción secundaria en la región media del brazo largo. Otros presentaron regiones heterocromáticas en diferentes posiciones en los brazos largos. Se observaron sólo 22 elementos submetacéntricos, así como 28 metacéntricos, ver figura (34) basada en la foto 3 del anexo.

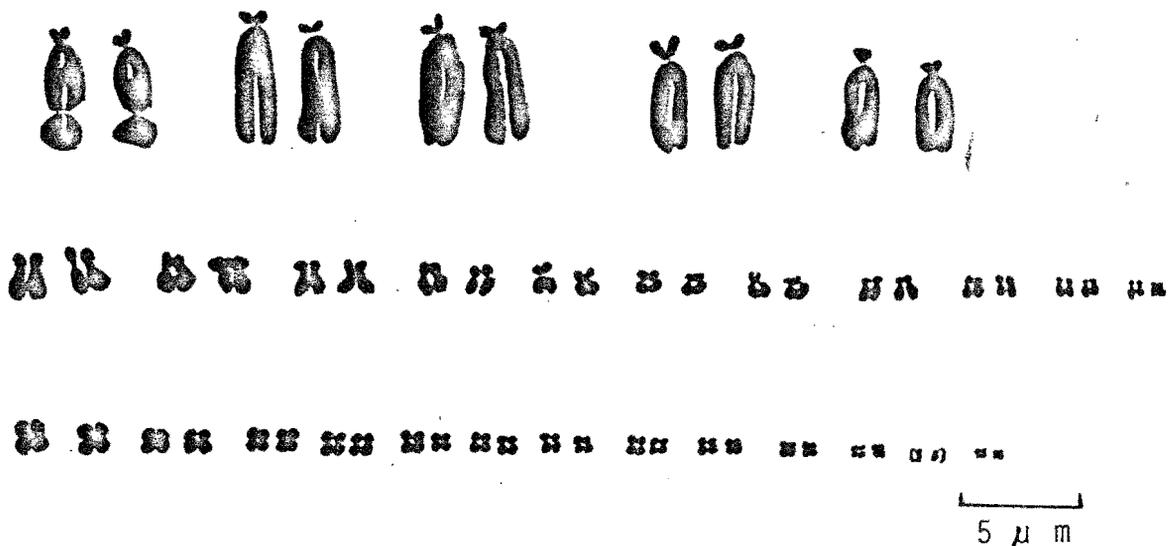


Figura 3A

Su cariotipo agrupa 25 cromosomas "L", acrocéntricos, 5 de ellos tienen constricción secundaria muy visible, en algunos complementos sólo se lograron reconocer 4, se observaron como en las especies anteriores regiones heterocromáticas en otros acrocéntricos siempre en los brazos largos. El número de submetacéntricos varió en dos de los complementos analizados, pero podrían tratarse de una célula incompleta en un caso y mezcla de complementos en otro, por lo que no se considera importante esta desviación al patrón de  $2n=140$  observado en la generalidad de complementos, en los que el número de submetacéntricos fue de 45, en algunos se observaron también regiones heterocromáticas en los brazos cortos. El número de metacéntricos fué de 70, dado su pequeño tamaño no fué posible reconocer otros aspectos morfológicos, ver figura (5A) basada en la foto 5 del anexo.

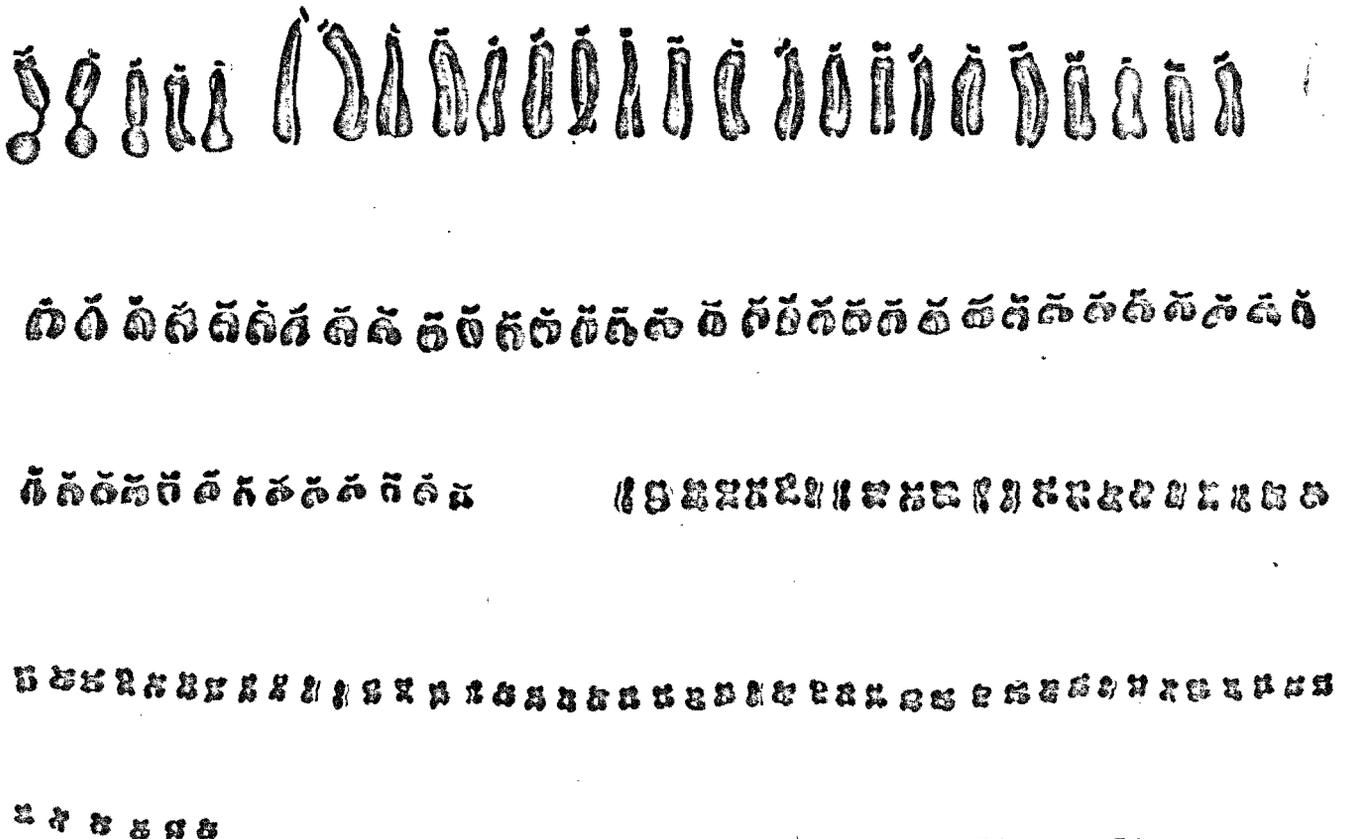
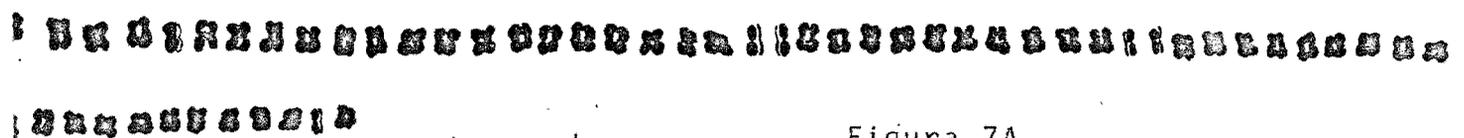


Figura 5A

A. sisalana perrine.  $2n=5x=140-149$ .

En su cariotipo se encontraron 25 cromosomas "L", acrocéntricos, 4 ó 5 de ellos mostraron constricción secundaria y entre los restantes algunos exhibían regiones heterocromáticas en diferentes regiones del brazo largo; la desviación al patrón  $2n=150$  está dada por el número de los submetacéntricos, que en los complementos analizados se vió que pueden ser de 45 a 54 elementos del cariotipo, como en las otras especies estudiadas también incluyen algunos de ellos regiones heterocromáticas en los brazos largos. El número de metacéntricos del complemento fué de 70 siempre; ver la figura (7A) basada en la foto 7 del anexo.



5  $\mu$  m

Figura 7A

A. ixtli Karw.  $2n=6x=180$ .

Mostró una gran uniformidad en su cariotipo el cual está formado por 30 acrocéntricos grandes o cromosomas "L"; donde 6 de ellos tenían constricción secundaria muy conspicua; el grupo de cromosomas pequeños incluía 70 submetacéntricos y 80 metacéntricos los más pequeños del complemento; ver figura (9A) basada en la foto 9 del anexo.

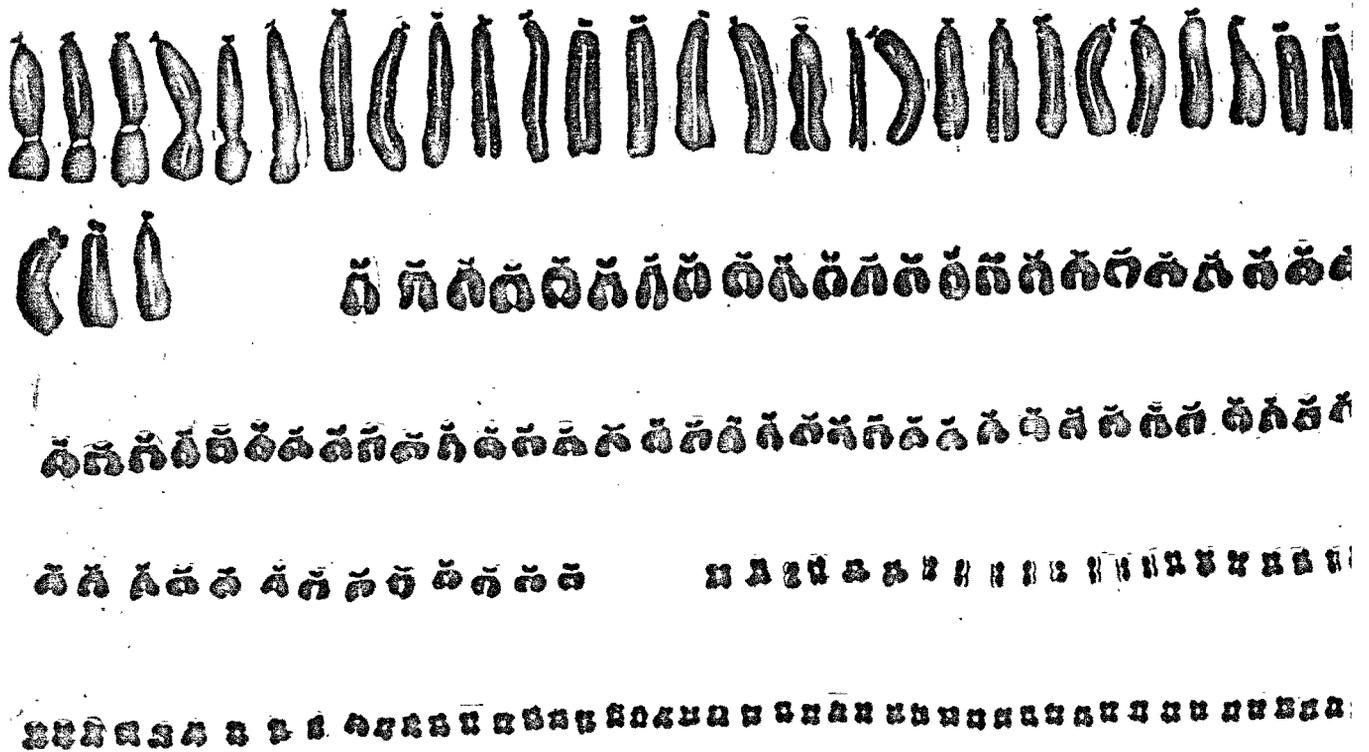


Figura 9A

5  $\mu$  m

## D) Meiosis I.

Las preparaciones obtenidas por squash de anteras, teñidas con carbol fuccina demostraron con todo detalle la asociación de cromosomas homólogos durante el fin de la profase I y la metafase I, como se indica en el cuadro 15.

CUADRO 15.- Principales eventos observados en la meiosis I.

ESPECIE	ETAPA ANALIZADA	TIPO DE ASOCIACION CROMOSOMICA POR CELULA
<u>A. angustifolia</u> <u>var. marginata</u>	Metafase I	Bivalentes normales
A. híbrido 11648	Diacinesis	Univalentes y tetravalentes
<u>A. fourcroydes</u>	Metafase I	Univalentes y multivalentes
<u>A. sisalana</u>	Diplotenodiacinesis y metafase I	Univalentes, bivalentes y multivalentes
<u>A. ixtli</u>	Diplotenodiacinesis	Bivalentes normales

Que se pueden apreciar en las fotografías 2, 4, 6, 8 y 10 respectivamente, localizadas en el anexo de este trabajo.

E) En base a resultados aportados por las pruebas de germinación de los granos de polen maduros, la observación de diferencias en el tamaño de los mismos y el porcentaje de germinación de las semillas, en el cuadro 15 se muestran las variaciones encontradas entre las especies investigadas.

CUADRO 15.- Relación entre la capacidad de germinación del grano de polen, variación en el tamaño del mismo y porcentaje de germinación en las semillas de las especies estudiadas, en un mismo ejemplar, 5 individuos por especie.

ESPECIE/PROCESO ESTUDIADO	% GERMINACION DE LOS GRANOS DE POLEN (NUMERO DE CELULAS)	% DE CADA CLASE DE GRANOS DE POLEN SEGUN TAMAÑO RELATIVO*	GERMINACION SEMILLAS (NUMERO DE SEMILLAS USADAS)
Agan	20.0 (600)	Intermedio 90 Menor 4 Mayor 6	ca 100% (990)
Ahib	7.5 (700)	Intermedio 15 Menor 35 Mayor 50	0% (2000)
Afou	18.0 (911)	Intermedio 30 Menor 40 Mayor 30	1% (1500)
Asis	8.0 (774)	Intermedio 10 Menor 20 Mayor 70	No hubo frutos
Aix	14.0 (805)	Intermedio 95 Menor 2 Mayor 3	60% (1000)

\* Por carecer de accesorios para la medición microscópica al principio de esta investigación se tomaron fotos al microscopio de cultivos temporales de granos de polen a 50x se hicieron 2 muestras por individuo, 5 individuos por especie, se proyectaron los negativos fotográficos a la misma escala para medir las células y sacar promedios según tamaño.

## IV DISCUSION

## A) Complemento cromosómico.

El análisis de las metafases somáticas de las especies aquí estudiadas permitió reconocer la presencia de un cariotipo altamente bimodal, formado por un grupo de cromosomas "L" acrocéntricos, que en varios elementos muestran regiones heterocromáticas en los brazos largos que pueden ser considerados con constricciones secundarias como pudo haber sido el caso registrado por Sharma y Bhattacharyya (1962), quienes reportaron 4 tipos diferentes de cromosomas "L", en las especies de agaves que estudiaron. De ellos sólo ha sido posible reconocer la presencia de 2 en este estudio: uno lo forman cromosomas acrocéntricos con una exagerada constricción secundaria en la región media del brazo largo y el otro que incluye cromosomas sin constricción secundaria claramente visible: la relación numérica de ambos tipos de cromosomas "L" en los complementos  $x=5L + 25s$  parece estar dada por 1 (cs): 4, lo cual parece concordar en los dos taxa diploides, en los dos pentaploides y en el hexaploide estudiados. Esta observación está acorde parcialmente con lo reportado por Doughty (1936), ver siguiente cuadro.

ESPECIE	NIVEL DE PLOIDIA	CROMOSOMAS "L"(cs)*	"s"	2n
<u>A. amaniensis</u>	2x	10, (2cs)	+ 50	= 60
<u>A. angustifolia</u>	2x	10, (2cs)	+ 50	= 60
<u>A. fourcroydes</u>	5x	24, (4cs)	+ 116	=140
<u>A. sisalana</u>	5x	24, (4cs)	+ 114	=138

Las principales diferencias con Doughty, parecen presentarse en los taxa pentaploides ya que reconoce sólo 4 cs en A. fourcroydes y A. sisalana así como un número  $2n=138$  para éste último.

Las diferencias con Doughty se podrían explicar por errores de técnica; ya que basó sus observaciones sobre cortes -- histológicos en los que se dificulta grandemente el reconocimiento del número y/o la morfología cromosómica o bien a un insuficiente número de células analizadas, particularmente en el caso de A. sisalana. Otros autores como Granick (1944) y Ewusie y Ghatak (1972) reportan para esta última especie valores de  $2n=149$  y  $150$  respectivamente, coincidiendo con las observaciones de Inariyama (1937), Vignoli (1937) y Sato (1938; 1942) lo cual extendería el número de cromosomas del complemento a  $2n=138-150$  que está de acuerdo con lo observado en este trabajo.

#### B) Asociación cromosómica en meiosis I.

Doughty (1936) reporta asociación normal en bivalentes de las especies A. amaniensis y A. angustifolia, reconociendo

en éstos una esterilidad parcial; en los poliploides A. fourcroydes y A. sisalana encuentra la presencia de asociaciones cromosómicas que van desde (0), univalentes, bivalentes, trivalentes, tetravalentes a pentavalentes en una misma célula, - observó también una esterilidad parcial en el primero y una - fertilidad parcial en el segundo bajo ciertas condiciones fisiológicas no bien conocidas. En este trabajo no se observó esterilidad en la especie A. angustifolia var. marginata, -- Hort; pero se está de acuerdo en las configuraciones de la -- meiosis I de los taxa estudiados por Doughty, así como en la esterilidad parcial de A. fourcroydes y en la fertilidad parcial de A. sisalana, habiéndose observado un fruto maduro en el tiempo en que se desarrolló esta investigación. En el hexaploide estudiado se observó asociación normal en bivalentes en la mayoría de las células.

C) Diferencias en el tamaño del grano de polen y su capacidad de germinación.

Se observó que el tamaño de los granos de polen en las - especies estudiadas sigue una distribución trimodal, se reconoce un tamaño intermedio, uno mayor y otro menor en diferentes proporciones según la especie, es importante enfatizar -- que sólo los granos de polen de tamaño intermedio demostraron ser capaces de activarse en el medio de cultivo (Dyers, 1979) y presentar la segunda división meiótica para formar los núcleos gaméticos, simultáneamente con la formación y crecimien

to del tubo polínico, de tal forma que a mayor proporción de granos de polen de tamaño intermedio se presentaba un valor de germinación más alto. Para explicar las diferencias en tamaño se analizaron células en Anafase I, encontrando que las especies con nivel de ploidía par (2x y 6x) excepto el híbrido 11648 se presentaba asociación normal en bivalentes, el número de puentes anafásicos por célula era muy bajo, menor al 5%, así como la distribución normal de cromosomas era regular. Mientras que en los niveles de pentaploidía se encontraba la situación inversa, resultando núcleos con mayor y menor número de cromosomas e incluso macro y micronúcleos en la teleofase II (tetradas) lo que sugiere que hay una causa genética -- que determina esta diferencia en el tamaño de los granos de polen. Lo anterior concuerda con lo reportado con Doughty -- (1936), así como Ewusie y Ghatak (1972) los cuales lo explican por el supuesto origen autopoliploide de A. fourcroydes y A. sisalana. Debido a diferencias encontradas en estas especies tanto en el tamaño de los granos de polen, como a la capacidad de germinación del mismo y en la producción de frutos se considera que no es posible con los datos reportados hasta ahora considerar a ambas especies como autopoliploides. Con las evidencias encontradas en este estudio se considera al hexaploide A. ixtli como diploide secundario normal, mientras que el A. híbrido 11648 muestra apareamiento cromosómico anormal en la primera meiosis, así como un elevado número de células con puentes anafásicos en la misma que pudieran deberse a

translocaciones heterocigóticas en la  $F_1$  del cruce de los progenitores A. angustifolia x A. amaniensis y que en la retrocruza con éste último pueda dar lugar a una condición de inestabilidad cromosómica estructural, que determine la formación de univalentes, bivalentes y tetravalentes observados, así como la formación de granos de polen con diferencias extremas en el tamaño, su baja capacidad de germinación y en consecuencia su infertilidad. De Wet (1979), Jackson y Casey (1979).

## V CONCLUSIONES

- 1.- Se reporta por primera vez el análisis cariotípico de -- cinco especies del género Agave, productoras de fibra. En -- éstas se reconoció la presencia de un cariotipo bimodal formado por un grupo de cromosomas "L", acrocéntricos y un grupo "s" de cromosomas mesocéntricos, (Dyer, 1979), coincidiendo con otros estudios realizados en el género Agave.
- 2.- En las especies diploides analizadas, A. angustifolia -- var. marginata y A. híbrido 11648, se observa la presencia -- de dos elementos "L" acrocéntricos con una gran constricción secundaria y 8 restantes sin constricción secundaria, así como un número de cromosomas "s" constante que resultó ser de 50, aunque la proporción de sus componentes submetacéntricos y metacéntricos varía por especie pero se mantiene dentro de la misma.
- 3.- En las especies pentaploides A. fourcroydes y A. sisalana se encontró una desviación al patrón pentaploide ideal  $5x=150$  de tal modo que la primera mostró con mayor frecuencia un número  $(2n)=140$  y se considera por esto pentaploides aneuploide estable; mientras que la segunda mostró un  $(2n)=140-149$  cromosomas por lo que se considera pentaploides aneuploide inestable. En -- ambas se presentaron siempre 25 cromosomas "L" que incluían 5 de ellos constricciones secundarias grandes; por lo que las diferencias cariotípicas parecen radicar en el número de los submetacéntricos del grupo "s" ya que los metacéntricos del mismo se mantuvieron constantes en número.

4.- En el hexaploide A. ixtli ( $2n = 180$ ) se encontraron 30 cromosomas del grupo "L". 6 de ellos con constricción secundaria, 70 submetacéntricos y 80 metacéntricos en las células analizadas.

5.- Se reconoce una conducta meiótica anormal en el A. híbrido 11648, A. fourcroydes y A. sisalana, que puede, en consecuencia, determinar la variabilidad en el tamaño de los granos de polen, disminuir la capacidad de germinación de los mismos y la infertilidad observada, lo cual limita su utilización como progenitores en cruza sexuales con fines de mejoramiento genético. Por lo anterior se considera que una alternativa podría ser la fusión de células somáticas que permite recombinar genomas completos.

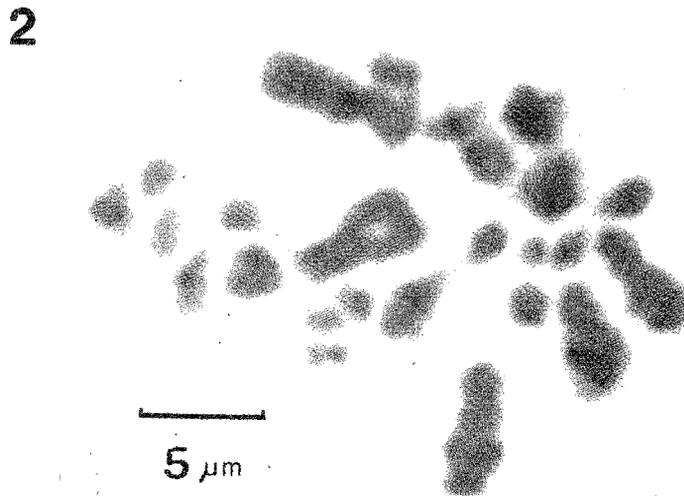
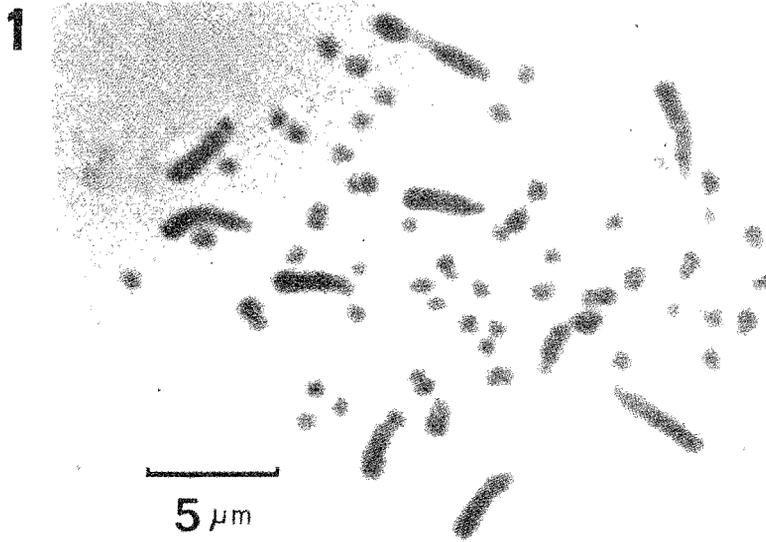
6.- Se observó un comportamiento cromosómico normal en la primera meiosis de A. angustifolia var. marginata y A. ixtli los cuales presentan una mayor homogeneidad en el tamaño de sus granos de polen, mayor capacidad de germinación de los mismos y una fertilidad superior a las otras especies por lo que se consideran diploide normal el primero y diploide secundario normal el segundo, no obstante su constitución  $6x$ .

7.- Debido a la aparente ausencia de agaves diploides silvestres en Yucatán, se considera válida la proposición de Berger (1915) y Ramírez (1936) de asignar el centro de origen de estas plantas en el altiplano de México desde donde han invadido habitats xerófilos de norte América y por las cos-

tas de ambos litorales han alcanzado la Península de Yucatán, el área del Caribe y Centroamérica, Lock (1969); pero a través de un cambio cuantitativo en su genoma. La poliploidía, (Ehrendorfer, 1979). En apoyo a esto se puede postular que la mayoría de las especies diploides del género se localizan en el Centro de México en base a la información contenida en el cuadro 7 de este trabajo. Por su parte los poliploides de este género se encuentran en la periferia. Aunque también comparten el área del altiplano con los primeros como es el caso del (5x) A. mapisaga, reportado por Gómez-Pompa et al (1971), así como el (6x) A. atrovirens estudiado por Vázquez (1977).

No obstante que Gentry, (1982) reconoce la escasa importancia de las evidencias citogenéticas para la delimitación de especies en el género Agave, se considera que la citogenética de este género merece el apoyo de los especialistas con el fin de contribuir al conocimiento de sus potencialidades genéticas y ecológicas, con el fin de preservar la fuente de germoplasma que se encuentra en nuestro país, así como investigar sus tendencias y líneas evolutivas.

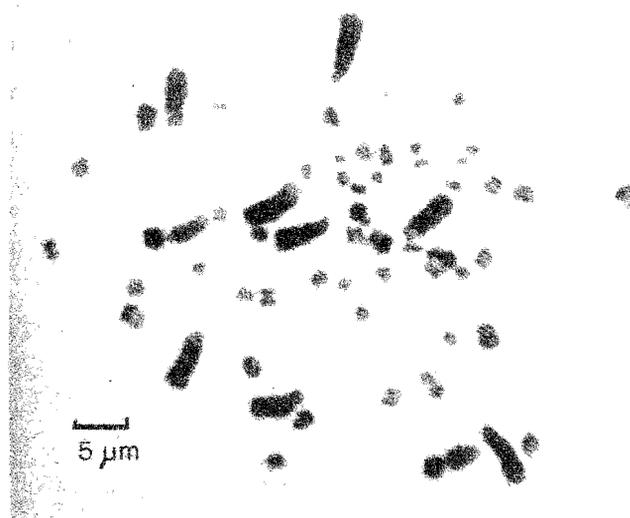
Agave angustifolia var. marginata Hort



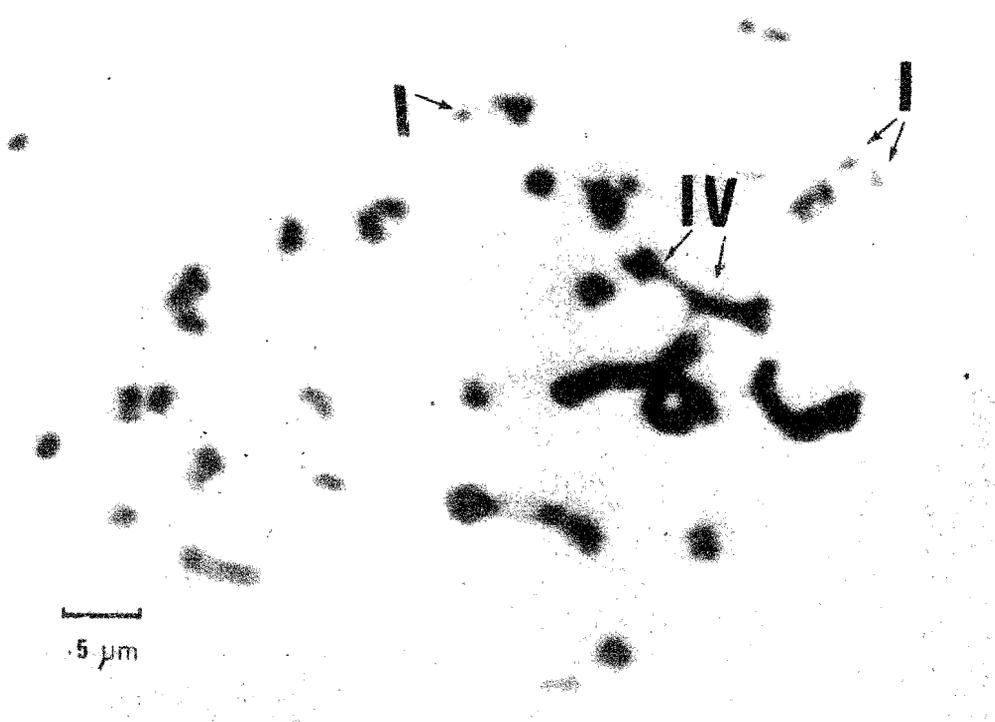
Célula en metafase somática con la que se elaboró el cariotipo de esta especie, se reconocen los elementos L y s del complemento, destacan un par de cromosomas L con cs exagerada.  $2n=60$ .

Metafase I, muestra claramente la asociación de cromosomas homólogos que forman 30 pares de bivalentes.

3

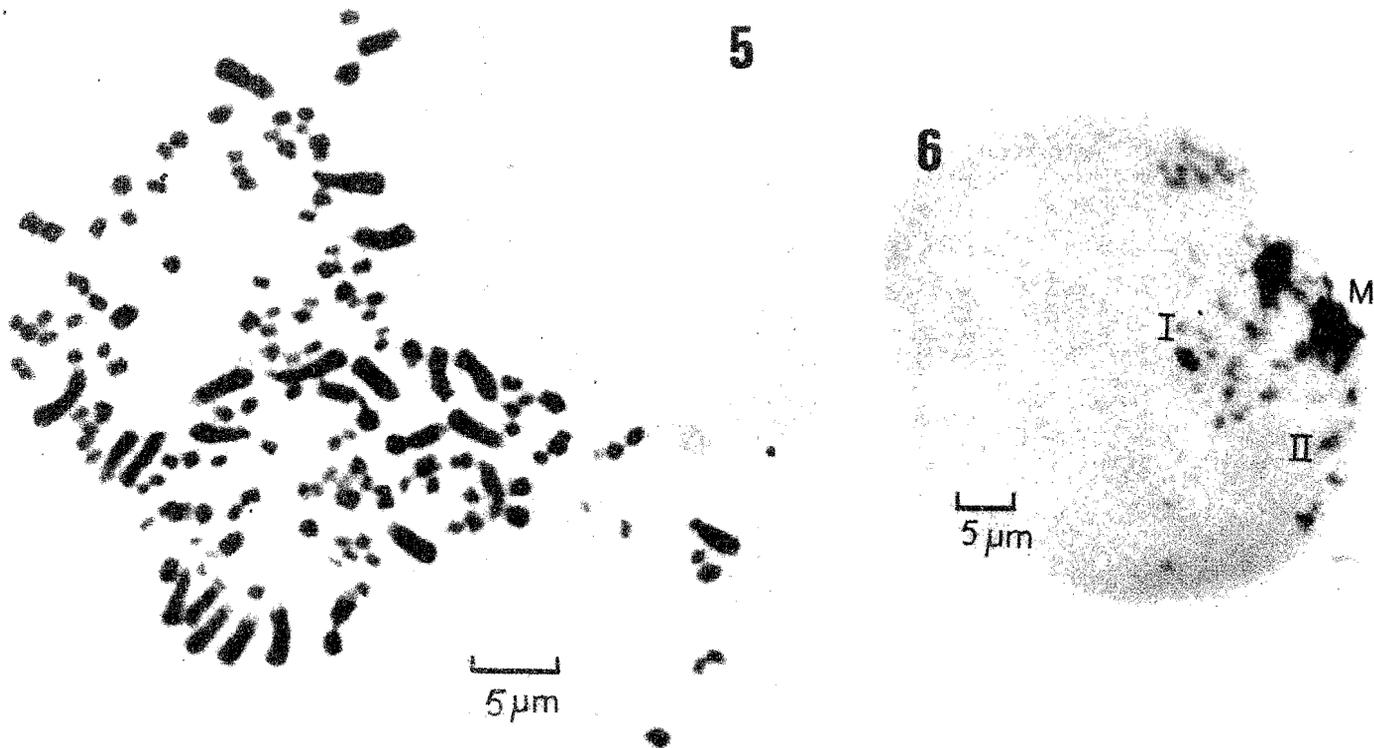


4

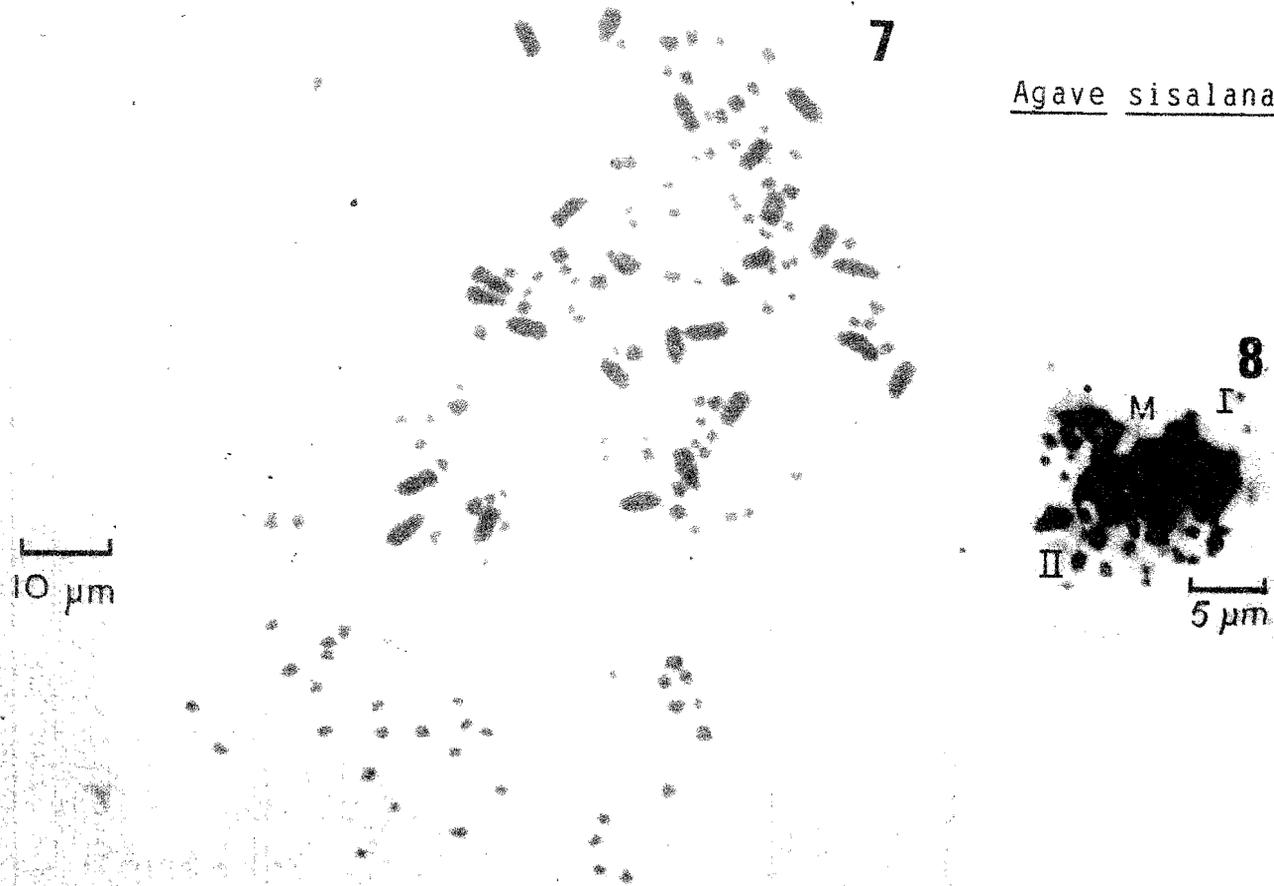


Célula en metafase somática utilizada para la elaboración del cariotipo respectivo, muestra un número normal de cromosomas s y L entre ellos un par presenta c.s.,  $2n=60$ . Metafase I, donde se reconocen pares cromosómicos en bivalentes alternando con univalentes y tetravalentes. (I y IV respectivamente).

Agave fourcroydes



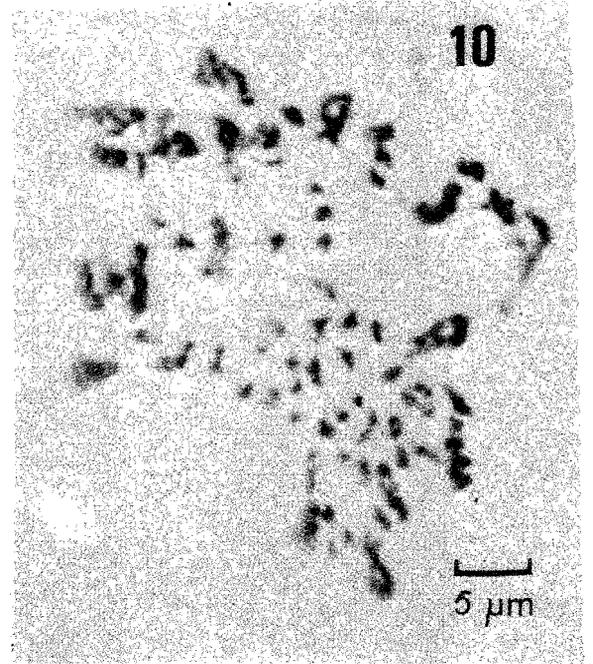
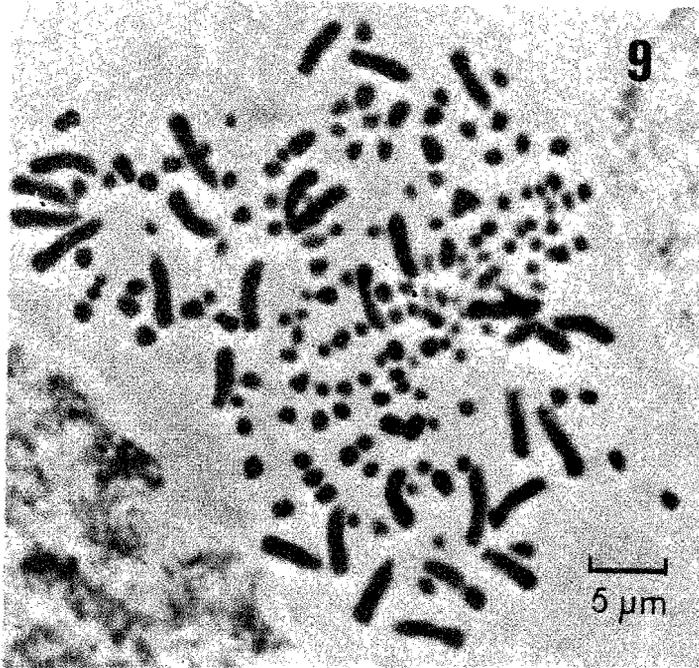
- . Célula en metafase somática, con la que se elaboró el cariotipo, en la mayoría de éstas se reconocieron 5 elementos L con cs conspicua;  $2n=140$ .
- . Metafase I. Se observan univalentes, bivalentes y multivalentes (I, II, M respectivamente).



Agave sisalana

- . Célula en metafase somática empleada para elaborar el cariotipo, se observaron desviaciones al patrón  $2x=150$  debido a variación en el número de submetacéntricos del grupo s.
- . Metafase I. Muestra univalentes, bivalentes y multivalentes (I, II, M) respectivamente.

Agave ixtli



Célula en metafase somática a partir de la cual se elaboró el cariotipo, se reconoce un número  $2n=180$ .  
Diploteno-diacinesis mostrando asociación cromosómica normal en bivalentes.

## BIBLIOGRAFIA.

Berger, A. (1915)

*Die Agaven*

Gustav Fischer. Jena, R.D.A.

Bolio, A.J. (1914)

*Manual práctico del henequén*

Imprenta de la Empresa Editorial Católica

Mérida, Yucatán. México

Bottorff, V. (1974)

*A guide to tequila, mezcal and pulque*

Minutiae Mexicana, México

Brandham, P.E. (1969)

Inversion, heterozygosity and sub-chromatid exchange in *Agave*.

*Chromosoma* (Berl) 26:270-286.

Brandham, P.E. (1971)

The chromosome of the Lilaceae. II Polyploidy and karyotype variation in the aloineae.

*Kew Bull.* 25(3):381-399

Cave, M.S.

Cytological observations on some genera of the Agacaceae.

*Madroño* 17:163-170

Conger, A.D. y L.M. Farichild (1953)

A quick freeze method for marking smear slides permanent.

*Stain Tech.* 28:281-283

Dahlgren R. y T. Clifford (1982)

*The monocotyledons: a comparative study.*

Academy Press. London, Inglaterra

Darlington, C.D. (1963)

*Chromosome Botany*

George Allen. London, Inglaterra

Datta, P.C. (1971)

Karyological Anatomy of fibre development in the leaves of  
*Agave americana* L. var. *marginata alba* Trell.

*Ann. Bot.* 35:421-427

de Wet, J. M. (1979)

*Polyploidy*

Plenum, New York, E.U.A.

Doughty, L.R. (1936)

Chromosome behavior in relation to genetics of *Agave*. I seven  
species of fibre *Agaves*.

*J. Genet.* 33:197-205

Dyer, A.F. (1979)

*Investigating chromosomes.*

Edward Arnold. London, Inglaterra

Ehrendorfer, F. (1979)

*Polyploidy*

Plenum. New York, E.U.A.

Ewusie, J.Y. y J. Ghatak (1972)

Studies on reproduction and cytology of sisal *Agave sisalana*  
perrine ex Engelm.

*Ghana J. Sc.* 12 (1):42-50.

Food and Agriculture Organization of the United Nations (1978).

*A technical improvement programme for hard fibres.*

Roma, Italia

Food and Agriculture Organization of the United Nations (1981)

*Estadísticas: sásal, henequén, ábaca u coco.*

1976 a 1980. Roma, Italia

Federov, A.N.A. (1974)

*Chromosome numbers of flowering plants.*

Sci. Publ. Koenigstein, R.F.A.

García, A. y A. De Sicilia (1984)

*El mercado mundial de las fibras duras*

Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C.

Mérida, Yucatán, México

Gentry, H.S. y J.R. Sauck (1978)

*The stomatal complex in Agave*

*Proc. California Sci. XLI,16:371-387*

Gentry, H.S. (1981)

*On the Taxonomy of the Agave.*

Simposio Internacional sobre la Biología y Aprovechamiento Integral del henequén y otros agaves.

Mérida, Yucatán. México, 18-20 de noviembre.

Gentry, H.S. (1982)

*Agaves of continental North America*

University of Arizona Press, Tucson, Arizona. E.U.A.

Gobierno del Estado de Yucatán (1983)

*Monografía 1983*

Sria. de Planeación

Mérida, Yucatán. México

Goldblatt, P. (1981)

*Index to plants chromosome numbers 1975-1978*

Missouri Botanical Garden, E.U.A.

Gómez Pompa, A. (1963)

*El género Agave*

*Cact. Suc. Méx.* 8:3-28

Gómez Pompa, A., R. Villalobos-Pietrini y A. Chimal (1971)

*Studies in the Agavaceae I. Chromosome morphology and number of seven species.*

*Madroño*, 21:208-221

Granick, E.B. (1944)

*A karyosystematic study of the genus Agave.*

*Am. Jour. Bot.* 31:283-298

Hartsock, T.I. y P.S. Nobel (1976)

*Watering converts a CAM to daytime CO<sub>2</sub> uptake.*

*Nature*, 262:574-576

Hutchinson, J. (1934)

*Families of flowering plants. Vol. II Monocotyledons*

Macmillan. London, Inglaterra.

Inariyama, S. (1937)

Karyotype studies in Amaryllidaceae I.

*Sci. Rept. Tokyo University. Sect. B, 3, 52:95-113*

Irigoyen, R. (1950)

*Los mayas y el henequén.*

Edit. Lamná, Mérida, Yucatán, México

Jackson, R.C. y J. Casey (1979)

*Polyploidy*

Plenum, New York. E,U.A.

Kao, K.N. (1975)

*Plant tissue culture methods.*

Gamborg y Wetter (Ed.)

National Res. Council of Canada, Canadá

Lenz, L. W. (1950)

Chromosome numbers of some western plants, I.

*Aliso 2:317-318*

Lewitzky, G.A. (1931)

The morphology of chromosomes

*Bull. Appl. Bot. Genet. Pl. Breed. 27:220*

López, H.R. y A. García (1984)

*Manual de información básica*

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Mérida, Yucatán. México

Lock, G.W. (1969)

*Sisal*

Longmans, London, Inglaterra

Mahabale, T.S. y F.D. Bhate (1941)

Cytology of the common Bombay fibre alöe *Agave vivipara*

*L. Jour. Univ. Bombay* 10 B. Pt. 3:51-55

McKelvy, S.D. y K. Sax (1933)

Taxonomic and cytological relationships of *Yucca* and *Agave*.

*Jour. Arnold Arboret.* 14:76-81

Matsuura, H. y T. Suto (1935)

Contributions to the ideogram study in phanerogamous plants.

*Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ.* 5:33-75

Müller, C. (1912)

Kernstudien an pflanzen I, II

*Arch. Zellf.* 8:1-51

Nobel, P.S. (1977)

Water relation of flowering of *Agave deserti*.

*Bot. Gaz.* 138(1):1-16

Nobel, P.S. y T.L. Hartsock (1981)

Shifts in the optimal temperature for nocturnal CO<sub>2</sub> uptake caused by changes in growth temperature for cacti and agaves.

*Physiol. Plant.* 53:523-527. Copenhagen, Dinamarca.

Nobel, P.S. y S.D. Smith (1983)

High and low temperature tolerances and their relationships to distributions of agaves.

*Plant, Cell and Env.* 6:711-719

Pax F. y K. Hoffman (1930)

Amaryllidaceae

*Die naturl pflanzen fam.*

A. Engler (Ed.) 15 a:391-430, R.F.A.

Ramírez, L. A. (1936)

Distribución de los agaves en México

*Ann. Inst. Biol.* VII:17-45

Sato, D. (1935)

Analysis of karyotypes in *Yucca*, *Agave* and related genera with special reference to the phylogenetic significance.

*Jap. Jour. Genet.* 11:272-278

Sato, D. (1938)

Karyotype alternation and phylogeny. IV Karyotypes in Ammarillidaceae with special reference to the SAT-Chromosome.

*Cytologia*, 9:203-242, Tokio, Japón.

Sato, D. (1942)

Karyotype alternation and phylogeny in Liliace and allied families.

*Jap. Jour. Bot.* 12:57-161

Sharma, A.K. y U.C. Bhattacharyya (1962)

A cytological study of the factors influencing evolution in *Agave*.

*La Cellule*, 62:259-279

Sttebins, L. (1971)

*Chromosomal evolution in higher plants.*

Edward Arnold (publishers). Ltd. London, Inglaterra.

Vignoli, L. (1937)

Cariologia del gence *Agave*.

*Lavori. Int. Bot. Palermo*, 7:175-217

Vignioli, L. (1937)

Grandezza cellulare e poliploidia in *Agave*.

*Lavori. Int. Bot, Palermo*, 8:88-106

Vázquez, R.A. (1977)

*Estudio citogenético y de variación en una población de  
Agave atrovirens Karw.*

Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Watkins, 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 Arboret.* 15:135-143

Wienk, J.F.

Sisal and relatives.

*Evolution of crop plants.*

Chapter I:1-4

N.W. Simmonds (Ed.). Longmans, London, Inglaterra.

NOTA: La labor mecanográfica estuvo a cargo de Genny Gil a quien se le agradece el empeño puesto en ella.