



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A MIS PADRES :

JOSEFINA CAZARES MARTINEZ

JUAN RIVERA EZQUIVEL

Con mi eterna admiración.
respeto y cariño.

A MIS HERMANOS

A MIS AMIGOS.

AGRADECIMIENTOS

Al M. en C. Diodoro Granados Sánchez, por su acertada dirección del presente trabajo, por sus siempre amables y valiosas sugerencias así como por su constante apoyo.

Al M. en C. Héctor Barrera Escorcía, Jefe del Departamento de Biología Experimental y a la Biol. Martha O. Salcedo Alvarez, Jefe de la Asignatura de Biología Celular, de la E.N.E.P. I por permitirme el acceso al laboratorio de dicha asignatura en donde se desarrolló una parte importante de la presente tesis.

A los Biólogos:

Ma. de las Mercedes Calva Martínez.

Manuel Bonilla Flores.

Ernesto Aguirre León.

José Antonio Meyrán Camacho.

José Luis Camarillo Rangel.

Por su crítica constructiva y acertadas sugerencias.

A todas aquellas personas que de alguna manera contribuyeron al desarrollo y culminación de mi carrera.

A la Srita. Marlene Delivet B, por su excelente trabajo.

INDICE

Pág.

I. INTRODUCCION.....	7
1. Delimitación Geográfica de las zonas de estudio.....	11
1.1 Valle de Tehuacán.....	11
1.2 Valles Centrales de Oaxaca.....	12
2. Marcha de la Temperatura y distribución de la lluvia a lo largo del año.....	12
3. Caracterización Florística de las zonas de estudio.....	13
3.1 Valle de Tehuacán.....	13
3.2 Valles Centrales de Oaxaca.....	13
4. Taxonomía.....	20
5. Marco conceptual.....	24
II. ANTECEDENTES.....	38
III. MATERIAL Y METODOS.....	46
1. En el campo.....	46
2. En el laboratorio.....	47
3. Gabinete.....	51
IV. RESULTADOS.....	53
1. Estudio Fitogeográfico.....	53
1.1 Areas de distribución.....	53

1.2	Determinación de características ecológicas generales del hábitat de <i>Agave aff Tequilana</i> y <i>A. karwinskii</i>	53
1.3	Caracterización Fenotípica y Ecológica de <i>Agave aff Tequilana</i> y <i>A. Karwinskii</i> dentro de su área de distribución.....	62
1.4	Espectros de Variación Morfológica.....	80
1.5	Caracterización métrica de los órganos florales, Ideogramas Florales.....	80
2.	Estudio Citogenético.....	86
2.1	<i>Agave aff Tequilana</i>	86
2.1.1	Mapa de zonas de muestreo.....	88
2.1.2	Tablas de conteos de cromosomas.....	91
2.1.3	Determinación del número cromosómico diploide (2n).....	86
2.1.4	Cariotipo.....	94
2.1.5	Ideograma.....	96
2.2	<i>Agave Karwinskii</i>	97
2.2.1	Mapas de zonas de muestreo.....	99
2.2.2	Tablas de conteos de cromosomas.....	101
2.2.3	Determinación del número cromosómico diploide (2n).....	97
2.2.3.1	Valle de Tehuacán.....	97
2.2.3.2	Valles Centrales de Oaxaca.....	120
2.2.4	Cariotipos e Ideogramas.....	124

2.2.4.1 Valle de Tehuacán.....	124
2.2.4.2 Valles Centrales de Oaxaca.....	125
3. Etnobotánica.....	139
3.1 <i>Agave aff Tequilana</i>	139
3.2 <i>Agave Karwinskii</i>	140
V. DISCUSION Y CONCLUSIONES.....	142
VI. APENDICES.....	198
1. Apéndice I.....	198
2. Apéndice II.....	199
3. Apéndice III	202
VII. BIBLIOGRAFIA.....	208

RESUMEN

El estudio del género *Agave* reviste importancia desde el punto de vista económico y científico ya que diversos grupos humanos han desarrollado técnicas empíricas para la obtención de diversos productos a partir de estas plantas (Granados, 1981), por otra parte, se ha propuesto que México es el Centro de Origen de este género (Berger, 1915; Ramírez, 1936).

El objetivo del presente estudio es determinar los cariotipos de las especies: *Agave aff tequilana* y *A. karwinskii*, así como delimitar su distribución geográfica en los Valles de Tehuacán y Centrales de Oaxaca, México y cubrir la información fitogeográfica necesaria para comprender dicha distribución y para realizar inferencias acerca de la dinámica evolutiva de estos organismos.

Se realizaron excursiones botánicas tanto para determinar el área de los agaves en estudio como para coleccionar muestras de hijuelos (mecuates) apomicticos cuyos ápices de raíz fueron utilizados en el estudio citogenético.

Se reportan como resultados del estudio citogenético el cariotipo de *A. aff tequilana* y se propone un número cromosómico diploide $2n = 60$ para esta especie. Para *A. karwinskii* se presentan los cariotipos de organismos que crecen en Chilac y Zapotitlán de las Salinas (Valle de Tehuacán) así como de otros denominados: formas Tehuacán, Miahuatlán y Amatengo que se desarrollan en los Valles Centrales de Oaxaca. Se proponen dos números cromosómicos diploides para *A. karwinskii*: $2n = 30$ (forma Tehuacán) y

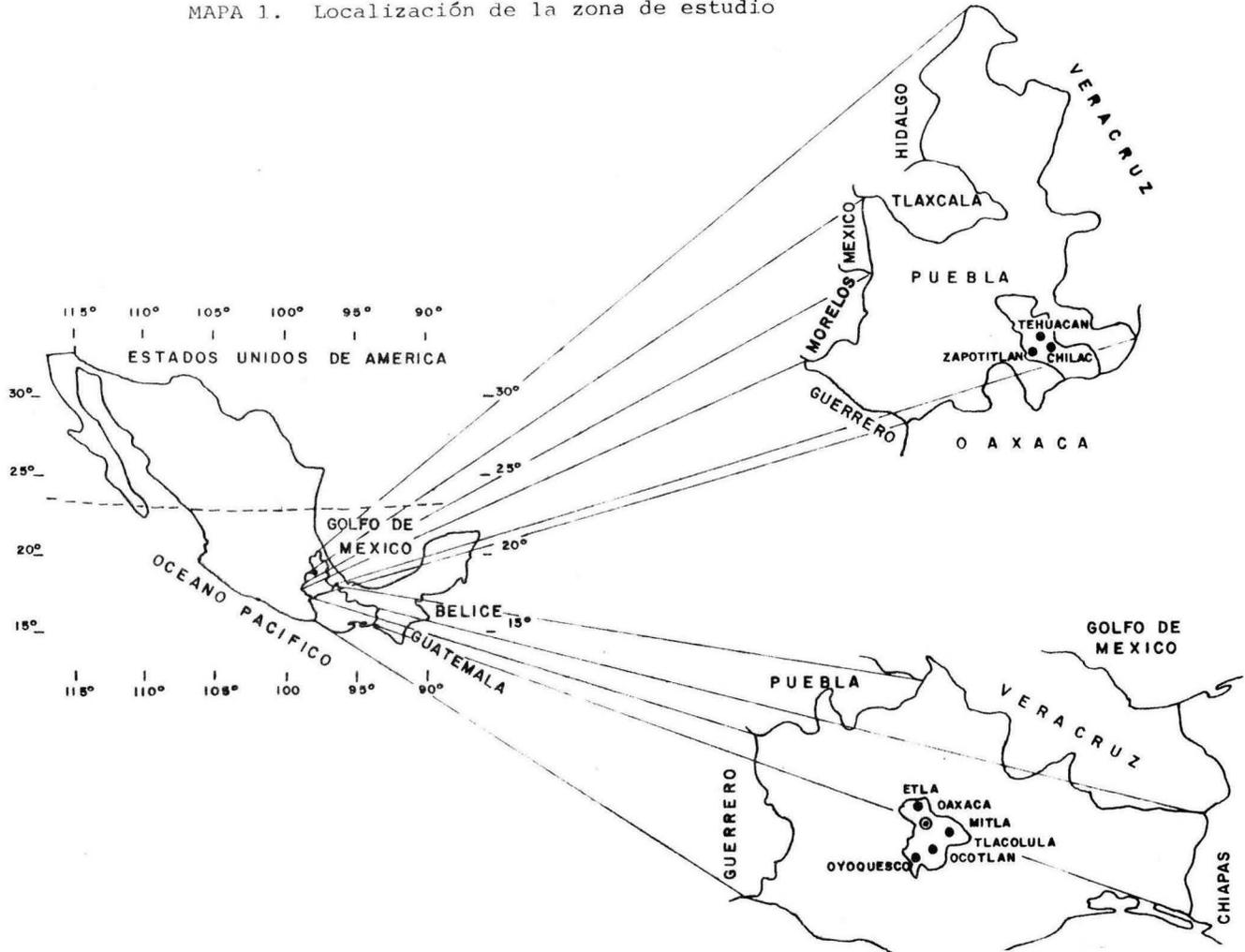
2n = 40 (forma Miahuatlán y Amatengo).

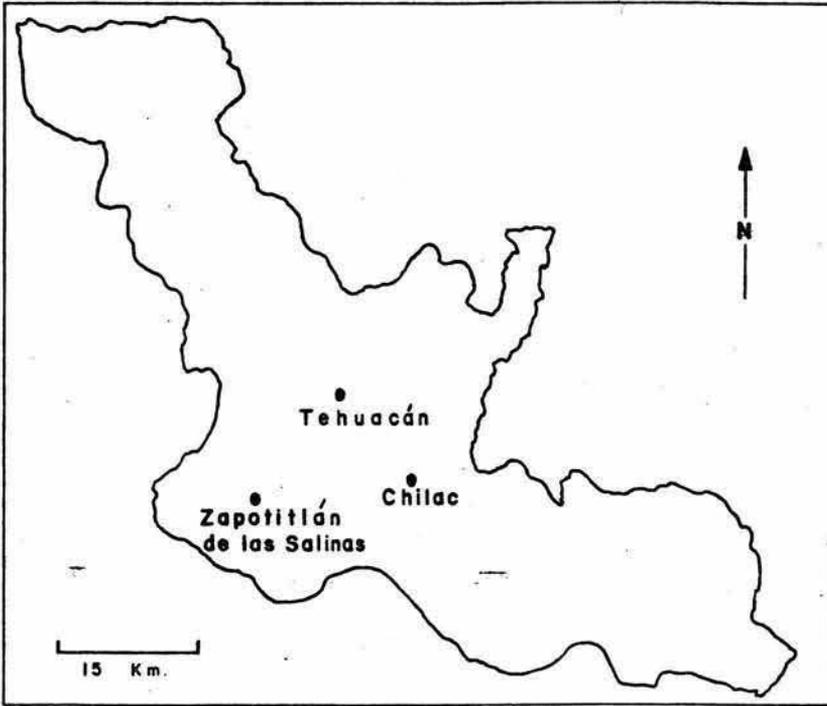
Del estudio fitogeográfico se reportan: las áreas de ambas especies tanto en el Valle de Tehuacán como en los Valles Centrales de Oaxaca. Con base en la distribución de los organismos en estudio se propone que los mencionados Valles Centrales comprendan un área mayor que la que autores como Flannery (1977) les han atribuido.

Se determinaron características ecológicas generales del hábitat de las especies estudiadas tales como propiedades físicas y químicas de suelos, pendiente, % de pedregosidad y vegetación acompañante. Asimismo, se realizó una caracterización fenotípica de ambos agaves en su área de distribución, proponiéndose la existencia de una sola forma para *Agave aff. tequilana* y de tres para *A. karwinskii* ..

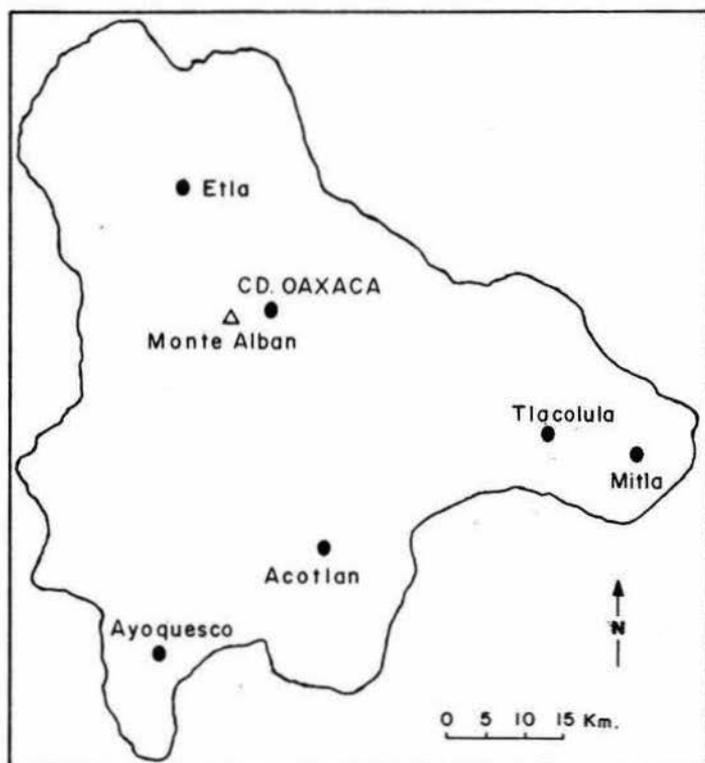
MAPA 1. Localización de la zona de estudio

. 3



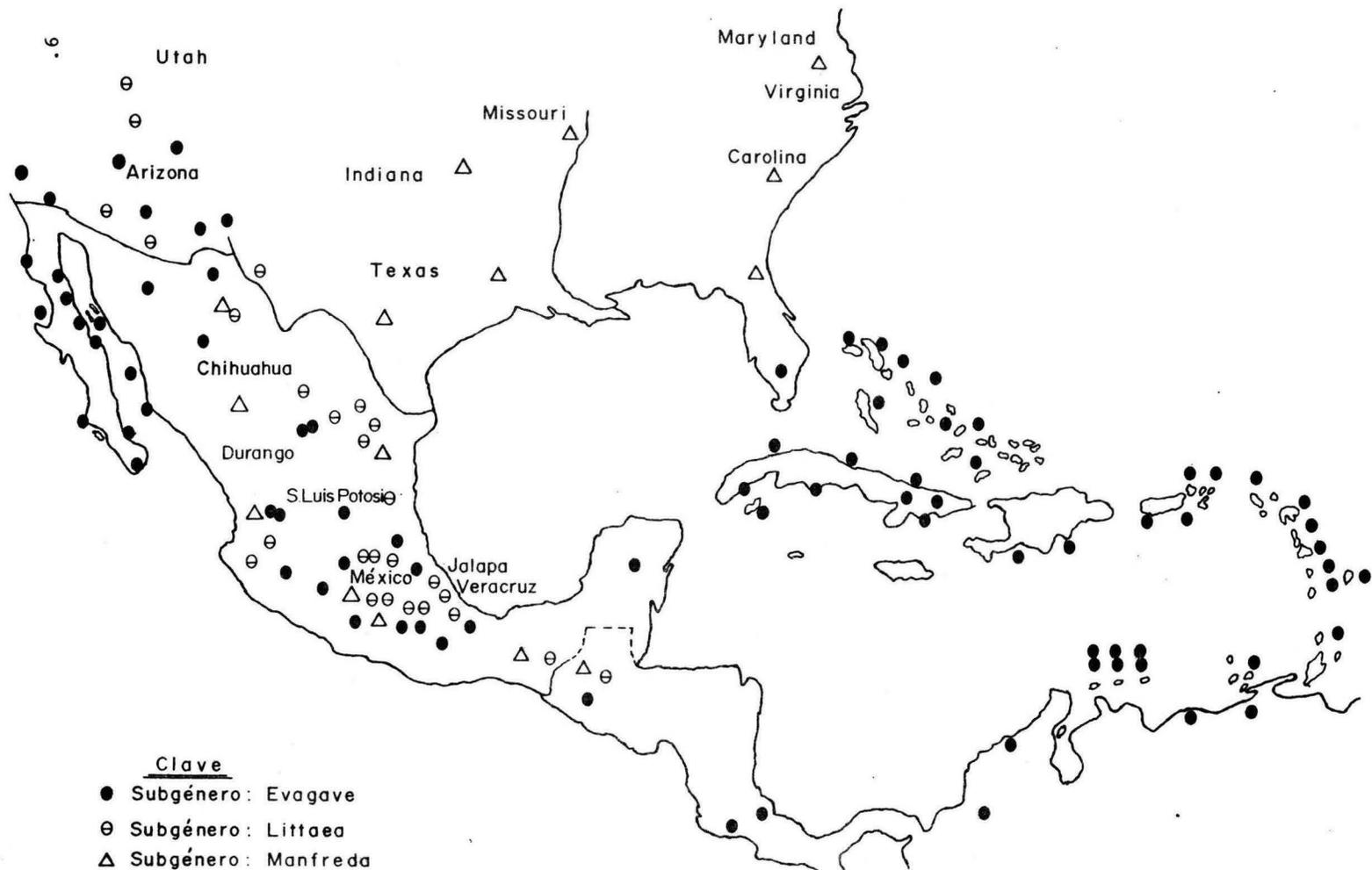


MAPA 2. Valle de Tehuacán.



Mapa 3. Valles Centrales de Oaxaca
(Según Flannery, 1977).

MAPA 4. Distribución del género Agave en América (Según Berger, 1915).



ESTUDIO CITOGENETICO Y FITOGEOGRAFICO DE *Agave aff tequila*
na Y *A. karwinskii* Zucc. EN LOS VALLES DE TEHUACAN, PUEBLA
Y CENTRALES DE OAXACA, MEXICO.

INTRODUCCION.

Las especies que pertenecen al género *Agave*, forman parte de la variada flora mexicana y han sido conocidas desde tiempos prehispánicos hasta la actualidad, por diversos grupos humanos, los cuales han desarrollado técnicas empíricas para la obtención de diversos productos a partir de estas plantas que van desde fibras hasta bebidas y forrajes para el ganado (Granados, 1981).

Su estudio reviste interés tanto en el aspecto económico, como en el científico, ya que en el primer caso, el conocimiento integral de estos organismos nos capacita para su explotación más conveniente y racional, en cuanto se refiere al segundo, el estudio de los agaves, según Gómez (1963) implica abordar una serie de problemas sobre evolución, variación, herencia, etc.

Desde el punto de vista biológico, los organismos del género son vegetales cuyas características principales podemos resumir en la forma siguiente: plantas robustas, con el tronco reducido o nulo, las hojas dispuestas en roseta, carnosas-fibrosas, con púa terminal y bordeadas frecuentemente de espinas rectas o ganchudas, flores agrupadas en una espiga o panoja, en un escapo cilíndrico, largo y macizo, protándricas, periantadas infundibularmente, con 6 tépalos, 6 estambres fijos a la base de los tépalos y más

largos que éstos, fruto capsular dehiscente, ovario infero tricarpelar, trilocular, placentación axilar, numerosas se millas planas, en virtud de que en la mayoría de los casos estas plantas se desarrollan bajo stress de agua, han desarrollado estrategias para asegurar la supervivencia del género. Entre dichas estrategias podemos numerar: metabolismo CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas), desarrollo de cutícula protectora y diversidad en formas de repro ducción y propagación: apomixis, producción de semillas, viviparidad, etc.

Sin embargo, el estudio de estos organismos no se ha llevado a cabo en forma definitiva, lo cual ha tenido repercusiones en la taxonomía del grupo, de aquí que diversos autores los han colocado en diferentes posiciones con base en distintos criterios, aunque se nota una tendencia marcada a la utilización de criterios morfológicos que generalmente difieren en detalles de las estructuras que son consideradas en la clasificación del grupo. Aún más, el problema de taxonomía de dicho grupo se agrava en virtud de la gran variación genotípica y por ende fenotípica que se presenta en estos organismos, dichas variaciones se pueden presentar en una misma población (Vázquez, 1977) y se pueden ver favorecidas por una serie de características ci togenéticas inherentes a los organismos del género Agave (Gómez, op.cit.)

Algunos autores, entre ellos Berger (1915) y específicamente Ramírez (1936) han propuesto que México es el centro de origen del género Agave, país en el cual se encuentra la mayor parte de las aproximadamente 300 especies conocidas, ocupando diversas áreas de acuerdo a su capacidad de dispersión. Algunos estudios a nivel citogenético han

apoyado el punto de vista de Berger (Darlington, 1956), en virtud de que la mayoría de las especies diploides conocidas, se encuentran en nuestro país.

El cariotipo de un individuo o una especie se encuentra definido por caracteres tales como: aspecto, morfología, tamaño comparativo, número de cromosomas, etc. (Gardner, 1979).

A finales del siglo pasado surgió el concepto de que el número de cromosomas puede ser considerado como constante para cada especie. hecho que ha demostrado ser de gran utilidad ya que el análisis cariotípico aporta información de utilidad en diversas disciplinas biológicas, entre ellas evolución y taxonomía. En cuanto a esta última, la morfología de los cromosomas es valiosa para establecer relaciones y diferencias de parentesco al compararse los cariotipos; esta clase de análisis se puede realizar en plantas que posean grandes cromosomas, las cuales se pueden distinguir por diferencias de tamaño, posición del centrómero, por las constricciones secundarias, por la presencia de satélites o por la variación en la intensidad de coloración debido a la heterocromatina (Krapovickas, 1960).

Es así como a través del análisis del cariotipo es posible delimitar especies, géneros, etc., y aún variaciones intraespecíficas, de aquí que algunos autores (Krapovickas, op.cit), consideren que el valor principal de los cromosomas en relación con la sistemática reside en su utilidad para interpretar relaciones intra e interespecíficas y aún para taxa de mayor nivel.

Por otra parte, la sistemática al basarse en los da-

tos obtenidos por otras disciplinas como la citogenética, bioquímica, inmunología, etc., se aproxima más fielmente a la diversidad de los seres vivos (Phillips, 1969), y es en este punto en el cual cobran importancia los conceptos de la teoría sintética de la evolución que necesariamente deben ser tomados en cuenta para la elaboración de la estructura taxonómica.

Las especies tienden a distribuirse geográficamente según patrones dinámicos que cambian en el espacio y el tiempo, este proceso de dispersión conduce a la diversificación de genotipos a partir de uno o más troncos comunes, mediante la actuación de las fuerzas de selección natural, las cuales propician el desarrollo de genomas apropiados cuya expresión fenotípica se ajuste a las condiciones medioambientales que se van presentando a lo largo de tal proceso de distribución.

Esta tendencia general de distribución de los organismos se presenta también en las especies del género Agave y naturalmente dicho proceso tiene repercusiones a nivel citogenético y por tanto evolutivo.

El presente trabajo está enfocado a cubrir la información citogenética y fitogeográfica involucrada en la distribución espacial de dos especies del género Agave: *Agave aff tequilana* y *Agave karwinskii* Zucc., en el Valle de Tehuacán, Puebla y Valles Centrales de Oaxaca; así como realizar inferencias sobre la dinámica evolutiva de estos organismos en relación a la distribución mundial de los agaves, tomando en cuenta que a México se le ha considerado, desde el punto de vista fitogeográfico y citogenético, como el centro de origen de este género.

Sin embargo, el presente trabajo es una primera aproximación del análisis de dichos temas, por lo que no pretende cubrir totalmente la información al respecto, pero sí sentar las bases para posteriores estudios que involucren incluso otros aspectos de estos organismos.

De acuerdo con lo anterior podemos anotar que el objetivo del presente trabajo es determinar los cariotipos de los agaves: *A. aff. tequilana* y *A. karwinskii* Zucc, así como delimitar su distribución geográfica en los Valles de: Tehuacán y Centrales de Oaxaca, y cubrir la información fitogeográfica necesaria para comprender dicha distribución y para realizar inferencias sobre la dinámica evolutiva de estos organismos.

Delimitación geográfica de las Zonas de estudio:

a) Valle de Tehuacán:

Se encuentra situado al S.E. del Estado de Puebla, hacia el Norte del Estado de Oaxaca hasta Cuicatlán, presenta una forma alargada en la dirección NW a SE y se encuentra recorrido por el Río Salado. Al Norte de él se encuentran dos valles pequeños, el de Tlacotepec que viene del NW y el de Santiago Miahuatlán que baja del Norte. El valle está limitado hacia el NE por la Sierra Madre Oriental (Sierra Zongolica y de Tecamachalco), hacia el NW por el Cerro de Tlacotepec y hacia el SW por la Sierra de Zapotitlán y la Sierra Mixteca. Los ríos que recorren estos valles solo presentan caudal considerable en época de lluvias y sólo cerca de Coxcatlán en donde el Río Comulco lleva agua constantemente la cual por ser ligeramente salada

da lugar a que dicho río se le conozca como Río Salado. En esta zona también se une al río que baja de la vertiente W del Valle por la Barranca de Zapotitlán, que pasa cerca de Chilac. El clima de esta región varía del árido al subárido, la Sierra de la Zongolica ejerce una gran influencia ya que detiene la humedad proveniente de los vientos del Golfo de México. En Tehuacán la precipitación media anual es de 480 mm con promedios mensuales que van desde 2 mm en enero a 119 mm en septiembre, la temperatura media anual es de 18.6°C, la mínima de 15°C en enero y la máxima de 21°C en mayo, a una altitud de 1676 m.s.n.m. (Meyrán,1980).

b) El Valle de Oaxaca:

Se encuentra en la zona montañosa del Sur de México, entre 16°40', 17°20' Norte y 96°55' Oeste. Está drenado por dos ríos: la parte superior del Río Atoyac, que fluye de Norte a Sur y su tributario el Río Salado o Tlacolula que fluye hacia el Oeste para reunirse al Atoyac cerca de la Ciudad actual de Oaxaca.

El Valle tiene forma de Y ó una estrella de tres puntas, cuyo centro es la Ciudad de Oaxaca, y cuyo límite meridional está definido por la Cañada de Ayoquesco, en el lugar en el cual el Río Atoyac deja el Valle en su ruta al Océano Pacífico. El clima es semiárido con una precipitación anual de 500 a 700 mm, restringida principalmente a los meses de verano. La altitud del piso del Valle se encuentra a una media de 1550 m.s.n.m. (según Flannery,1967).

Marcha de la temperatura y distribución de la lluvia a lo largo del año.

Para visualizar la relación temperatura-precipitación a lo largo del año, se construyeron las gráficas ombrotérmicas, con base en los datos reportados por García (1964), para algunos lugares localizados dentro de (o muy cerca de) las áreas de distribución de los agaves en estudio, tanto en el Valle de Tehuacán como en los Valles Centrales de Oaxaca (ver Figs. 1,2,3,4,5 y 6), los datos se encuentran en el Apéndice I.

Los lugares escogidos son: a) Valles Centrales de Oaxaca: Ocotlán, San Lucas (cerca de San Dionisio) y Tlacolula; b) Valle de Tehuacán: Coxcatlán, Chilac, Tehuacán y Zapotitlán de las Salinas.

Caracterización florística de las zonas de estudio.

a) Valle de Tehuacán:

En esta zona encontramos géneros de cuatro familias principalmente (Meyrán, 1980); a) Cactaceae con los siguientes géneros: *Opuntia*, *Escontria*, *Stenocereus*, *Neobuxbonia*, *Cephalocereus*, *Myrtilocactus*, etc: b) Crassulaceae, con los siguientes géneros : *Sedum*, *Villadia*, *Echeveria*, c) Bromellaceae, con *Hechtia* y *Tillandsia*, d) Agavaceae, con los géneros : *Agave*, (dentro del cual encontramos la especie *A. karwinskii* Zucc) y *Yucca*.

b) Valles Centrales de Oaxaca:

Originalmente esta zona debe haber tenido una cubierta vegetal propia, en la actualidad después de miles de

Fig. 1. Diagramas ombrotérmicos de Etlá y Miahuatlán (basados en los datos reportados por García, 1964).

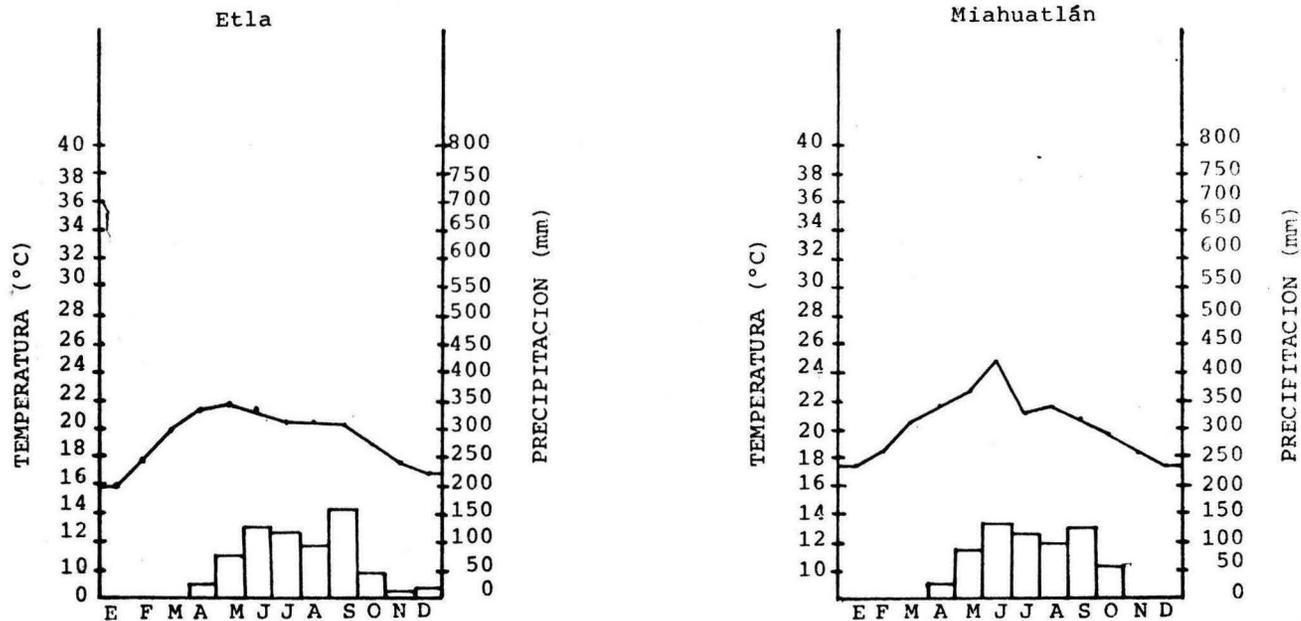


Fig. 2. Diagramas ombrotérmicos de San Lucas y Tlacolula (basados en los datos reportados por García,1964).

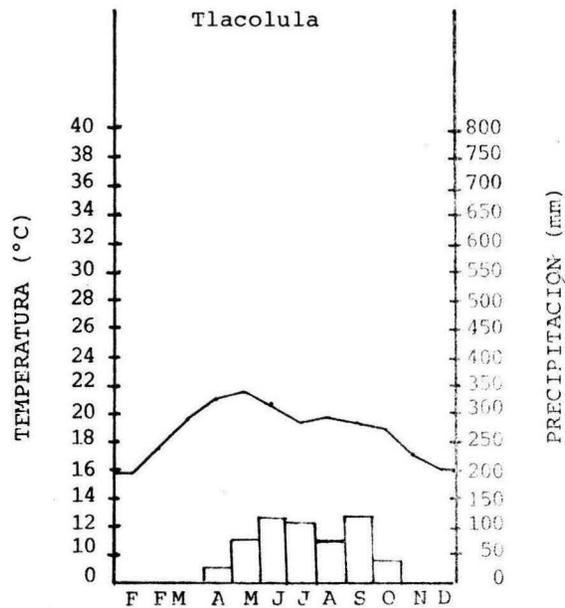
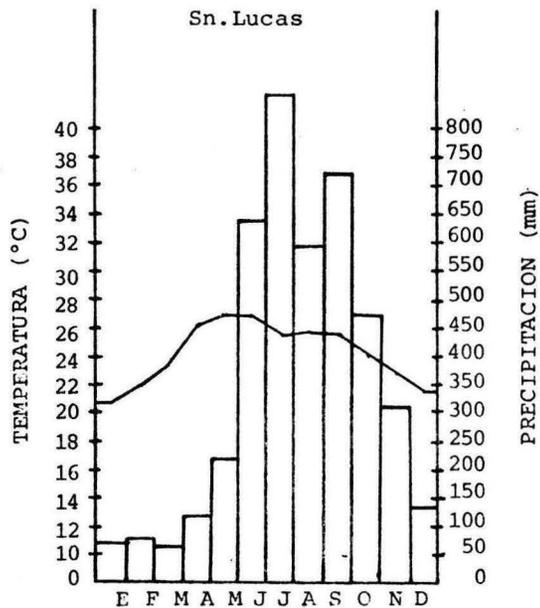


Fig. 3 Diagramas ombrotérmicos de la Ciudad de Oaxaca y Ocotlán (basados en los datos reportados por García, 1964).

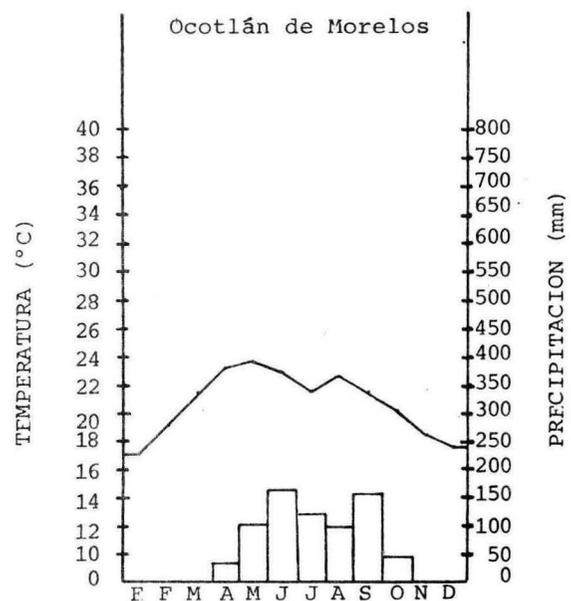
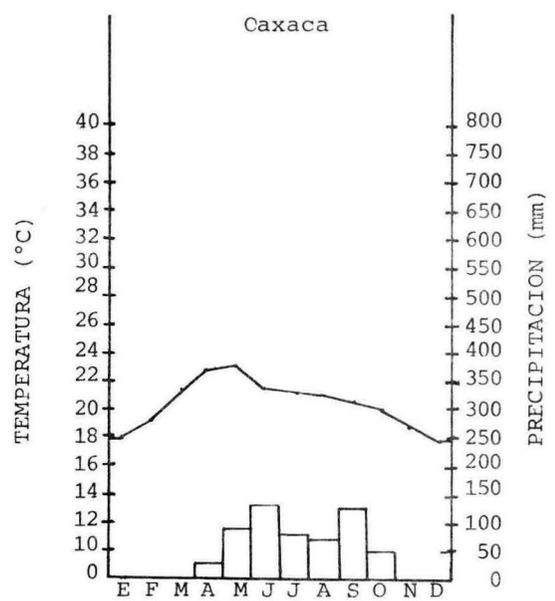


Fig. 4 Diagrama ombrotérmico de Ejutla (basado en los datos reportados por García, 1964).

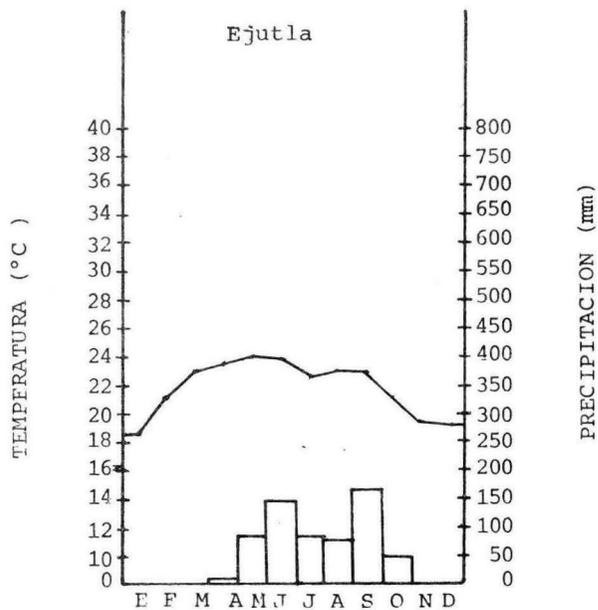


Fig. 5 Diagramas ombrotérmicos de Coxcatlán y Chilac (basados en los datos reportados por García, 1964).

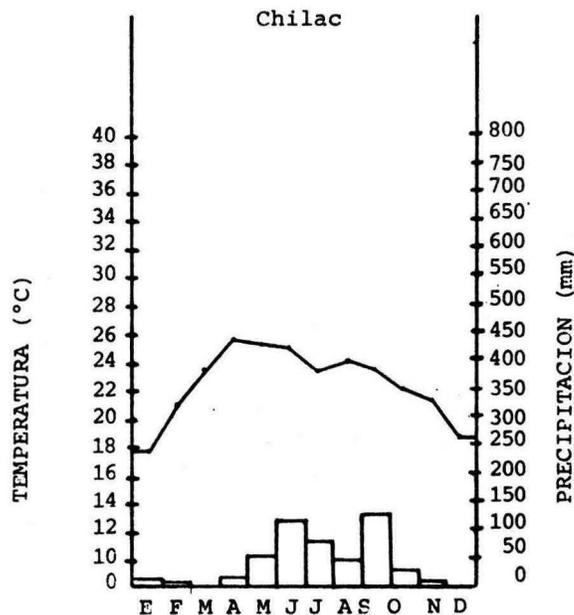
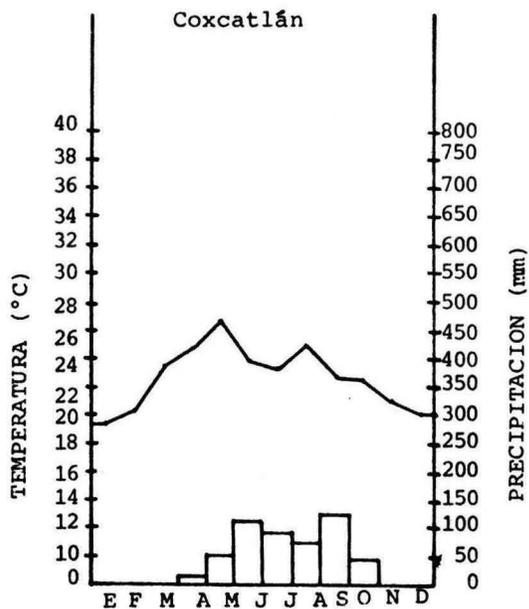
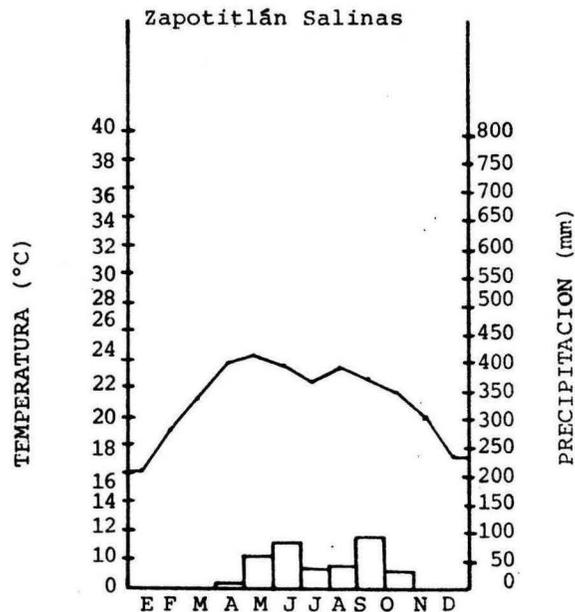
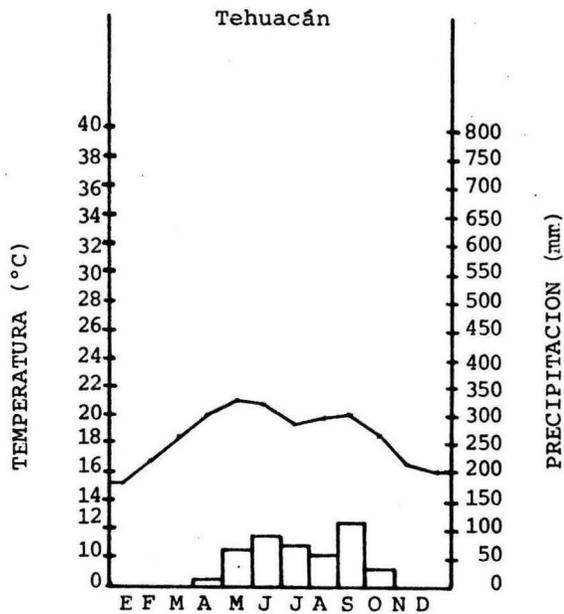


Fig. 6 Diagramas ombrotérmicos de Tehuacán y Zapotitlán de las Salinas (basados en los datos reportados por García, 1964)



años de cultivo intensivo, existe tan poca de la vegetación original del piso de los Valles que ésta puede ser reconstruída únicamente en forma hipotética a partir de granos de polen y semillas carbonizadas en los sitios arqueológicos de la zona (Hemsley, 1879-1888). La llanura de inundación actual del Atoyac puede haber tenido especies tales como el ahuehuete (*Taxodium*), el sauce (*Salix*), y el amate (*Ficus*); mientras que zonas de aluvión alto probablemente se caracterizaban por una cubierta de gramíneas y especies leñosas de leguminosas tales como mesquite (*Prosopis*). El pie de monte es aún en la actualidad una de las zonas florísticas más complejas, con comunidades variables de leguminosas, arbustivas, nopal (*Opuntia*), pita yas (*Lemaireocereus*), maguey (*Agave*) *Dodonea*, y a altitudes de 1800 metros más arriba, *Quercus spp.* las montañas elevadas tienen bosque de pino-encino (según Flannery, 1967).

Taxonomía:

Gómez (1963) realizó un análisis del género *Agave*, en el cual manifiesta que la taxonomía de dicho género revisite un gran problema que requiere una minuciosa revisión desde varios puntos de vista (genético, evolutivo, etc). Este mismo autor resume la historia de la taxonomía del género de la siguiente manera: Linneo lo describe por primera vez otorgándole el nombre de *Agave* que en griego significa admirable, con un total de cuatro especies, autores posteriores a Linneo, incrementan el número de especies entre ellos Miller, Kunth, Zuccarinni, etc. En 1867 aparece la primera obra completa y fue escrita por Jacobi que describe 157 especies; Baker, a su vez, describe 110 espe-

cies usando como material de descripción las hojas. Bentham y Hooker (1883) redujeron el número de especies a 50 y colocaron al género Agave en la familia de las *Amaryllidaceae*, algunos autores como Terraciano sostuvieron dicho número de especies; en 1888 Engler y Prantl basándose en un análisis filogenético, colocan al género Agave en la familia *Liliaceae*. Así llegamos al importantísimo trabajo realizado por Berger en 1915, quien hace descripciones detalladas hasta especie, incluyendo en su monografía 274 especies. Sin embargo, a juicio de autores como Gómez (op.cit.) sus claves son confusas por las características tan variables que maneja.

Hutchinson (1934), basándose en el hecho de que el ovario ínfero o supero ha sido un carácter que se ha sobreestimado en taxonomía de Monocotiledóneas y que como consecuencia se han creado clasificaciones artificiales, propone otros caracteres como el tipo de inflorescencia y hábito, etc. y crea un nuevo orden: *Agavales* dentro del cual incluye a una nueva familia *Agavaceae* en la cual se encuentra el género Agave, así como otros anteriormente colocados en *Amarilidáceas* y *Liliáceas*. Entre los géneros más importantes tenemos además de Agave: *Yucca*, *Furcraea*, *Nolina*, *Dasyllirion*, etc.

Como podemos observar el género Agave no sólo presenta problemas taxonómicos internos, esto es en cuanto a definir el número de especies que lo constituyen sino que también los presenta en cuanto a su inclusión en una familia y aún en un orden. Autores como Gómez (op.cit.) proponen que el problema fundamental es la gran variación que presenta el género, la cual se puede deber: a) variación

favorecida por el elevado número cromosómico. El número haploide es 30 y existen organismos poliploides inclusive hexaploides; b) variación por poliploidismo; c) variación debida a la posible hibridación entre formas distintas que genera combinaciones nuevas y d) variación fijada por apomixis, presentándose dos tipos: a) formación de hijuelos en la base del tallo y 2) formación de propágulos en la inflorescencia (viviparidad).

Sin embargo, la hipótesis de Hutchinson ha sido aprobada parcialmente por estudios citogenéticos realizados por autores como : McKelvey y Sax (1933), Darlington (1955), Granick (1944) etc., según los cuales solo algunos géneros incluidos en la familia *Agavaceae* presentan una constitución cariotípica semejante a *Yucca-Agave* , (5 pares de cromosomas largos y 25 cortos), entre ellos se encuentran: *Hesperoyucca* , *Samuela* , *Furcrea* , etc.; en tanto que otros como *Nolina* y *Dasyllirion*, presentan un cariotipo con 19 pares de cromosomas sin marcada diferencia de tamaño (Gómez et al, 1971), por lo cual es necesario considerar la exclusión de tales géneros en la familia *Agavaceae* (Cave, 1964; Gómez, op.cit).

La familia *Agavaceae* reúne plantas con rizomas subterráneos, con tallos cortos o grandes, usualmente arborecentes con hojas aglomeradas en el extremo del tallo, generalmente angostas, gruesas y carnosas, enteras o con borde espinoso. Forman inflorescencias racimosas o paniculadas, las ramas de las inflorescencias con grandes brácteas en sus bases. Todas las demás características son semejantes a las *Liliáceas* y *Amarilidáceas*.

Clasificación de las especies en estudio.

División:	Fanerogama	Fanerogama
Clase:	Monocotiledonae	Monocotiledonae
Orden:	Agavales	Agavales
Familia:	Agavaceae	Agavaceae
Género:	Agave	Agave
Subgénero:	Euagave	Euagave
Especie:	Agave karwinskii, Zucc	Agave aff tequilana*

Sinonimia:

- 1). *A. karwinskii*, Zucc.
A. laxa Salm-Dyck, Hort, Dyck 8. 1834.
A. viridissima Baker, Gar.Chron.n.ser.8: 398:1877
A. corderoyi Baker, Gar.Chron,n.ser. 8: 398: 1877
A. bakeri Rood.Boll.Soc.Sci.Nat.ed.Econom.Palermo,
1894.
- 2). *A. aff tequilana*

La literatura no registra ningún sinónimo para esta especie. En virtud de las anotaciones que aquí se han hecho.

* Esta entidad se determinó con base en las anotaciones realizadas por H.S. Gentry, (1975) en los ejemplares depositados en el Herbario Nacional (U.N.A.M.).

Marco Conceptual.

La citogenética surge como consecuencia de la convergencia de dos disciplinas biológicas, la citología y la genética; después de múltiples trabajos en los cuales se trataba de evidenciar la relación entre los cromosomas (por los citólogos) y los genes (por los genetistas), fue finalmente Sutton en 1903 quién asoció los datos genéticos y citológicos para poder mostrar claramente el papel de los cromosomas en la herencia y establecer firmemente, de esta manera, el campo de la citogenética; la cual en su sentido más amplio estudia el comportamiento de los cromosomas durante la mitosis y especialmente en la meiosis. Asimismo, la citogenética también se ha perfilado como una de las herramientas más valiosas para los estudios de taxonomía y evolución. Dado que el cariotipo es constante para una especie, es posible mediante estudios citogenéticos establecer líneas de parentesco entre los organismos, o bien, dilucidar dinámicas evolutivas de los mismos.

La aplicación de los conceptos de la citogenética a las plantas, constituye un caso particular de aquella disciplina y conforma la citogenética vegetal, la cual a su vez ha desarrollado ciertos conceptos propios como consecuencia de las características biológicas inherentes a los vegetales.

En relación con los estudios de taxonomía y evolución, la citogenética vegetal ha sido utilizada para discernir dinámicas de invasión a nuevas áreas o incapacidad de dispersión en organismos endémicos. Cain (1951) apunta que los conceptos de cariotipo y análisis genómico han aporta-

do considerables datos en apoyo de los ordenamientos y revisiones taxonómicas. Asimismo, el conocimiento del número cromosómico de las diferentes especies, nos conduce a la deducción de series múltiples que se pueden presentar en otros fenotipos, aún más, a partir del análisis del genoma en meiosis es posible saber si tales series se han producido por auto o aloploidía.

La citogenética puede ir aún más lejos pues al estudiar el tamaño de los cromosomas, constricciones, satélites, posición de los centrómeros, etc., permite opinar sobre la constitución y parentesco de diferentes especies. Las contribuciones de la citogenética tienden hacia una taxonomía natural que revele el parentesco por medio del origen.

La biogeografía ha sido definida como el estudio de los patrones de distribución de los organismos en espacio y tiempo (Barry, 1980), asimismo esta disciplina se ha planteado entre sus objetivos el descubrir los factores medio ambientales que determinan la distribución de las especies, para lo cual interactúa con otras ciencias o disciplinas como: la geología, geofísica, paleontología, climatología, taxonomía, evolución, fisiología, etc.

Rapaport (1975) opina que la biogeografía tiene como objetivo la delimitación de los conjuntos faunísticos, florísticos y el origen de cada uno de sus elementos; a la areografía (corología) le interesa la forma y tamaño de las áreas de dispersión de las especies. Es el estudio de la distribución espacial de los taxa, pero al nivel geográfico; el por qué de la forma y tamaño de las áreas es mate

ria de estudio de la ecología. La relación que existe entre estas tres disciplinas es tan estrecha que hace muy difícil cualquier delimitación estricta.

[Fitogeografía es una subdisciplina de la biogeografía que se encarga de estudiar la distribución de las diferentes especies de plantas en la superficie terrestre, interpreta sus caracteres tomando en cuenta los medios de dispersión de aquellas, así como las acciones geológicas, geográficas, fisiográficas y bióticas que intervinieron en épocas precedentes a la nuestra en cuanto afecta a la evolución vegetal (Gola, 1963).] Sin embargo, en un sentido más riguroso podemos dividir a la fitogeografía en dos aspectos, la fitogeografía estática o descriptiva, la cual reúne los datos referentes a la flora, conformando el material y delimitando los problemas que la fitogeografía interpretativa intenta analizar y aclarar (Cañ, 1951). La fitogeografía interpretativa es una ciencia fronteriza que depende de otras ciencias más especializadas en cuanto a la obtención de materiales y de algunos conceptos, pero se distingue de las mismas porque sintetiza conocimientos, la fitogeografía interpretativa es una segunda fase que continúa naturalmente a la fitogeografía descriptiva.

En la actualidad no existe un cuerpo teórico que comprenda los principios básicos de la fitogeografía, y posiblemente nunca exista en virtud de la dificultad de definir exactamente el contenido de esta ciencia (Cañ, op.cit) aunado al poco interés que el mundo científico ha manifestado por ésta y que se manifiesta en la escasa literatura existente (Rapaport, op.cit).

Sin embargo, Cain (op.cit) propone un plan general de principios, basándose en las obras de Good (1931) y de Mason (1936): a) principios referentes al medio; b) principios concernientes a las reacciones de las plantas; c) principios concernientes a la migración de flores y de clímax y finalmente d) principios concernientes a la perpetuación y evolución de las flores y clímax.

Como ya se ha mencionado en este escrito, el reconocimiento de los cromosomas como portadores de la información hereditaria constituye la base de la citogenética, de la misma manera, el reconocimiento de que las características que conforman el cariotipo de una especie en particular pueden variar en el espacio tanto como en el tiempo, es una de las bases fundamentales para comprender la diversidad del mundo vivo. Este hecho se ha ilustrado perfectamente con las observaciones que se han realizado con organismos que viven a diferentes latitudes, en los cuales se observa la tendencia al aumento de especies poliploides con el incremento de la latitud (Pielou,1979), el incremento de la poliploidía en altas latitudes se explica en el siguiente aspecto, el autor considera que las áreas con mayores perturbaciones son las boreales, en el pleistoceno las plantas se refugiaron en el trópico, posteriormente volvieron a reconquistar las áreas de distribución perdidas, por vías más rápidas las cuales se ven satisfechas por la poliploidía que ofrece mayor estabilidad frente a las nuevas condiciones ambientales.

Se ha postulado que la evolución, en su esencia misma, consta de cambios en la constitución genética de las poblaciones, de aquí que a través del análisis citogenéti-

co es posible detectar algunos de los cambios a nivel genético que se dan en éstas, sin embargo, este trabajo no aporta grandes evidencias si no se pone en relación con los datos que nos proporciona la biogeografía, ya que de esta manera, no solo sabremos que se presenta variación en las poblaciones sino que se estará capacitado para comprender a qué se debe tal variación, lo cual en última instancia, nos llevaría a un análisis de la dinámica evolutiva de los organismos en estudio.

Se ha dicho (Cañ, op.cit), que uno de los problemas que constituyen la médula de la fitogeografía y de la historia evolutiva es el estudio de los llamados centros de origen. " Para un grupo taxonómico el centro taxonómico de su área (no tomado en un simple sentido geométrico), es su centro de origen, es decir, el territorio donde comenzó la migración y la dispersión." En un sentido más estricto, podemos decir que los centros de origen de las especies son lugares en los cuales se reúnen una serie de condiciones propicias para la aparición y proliferación de una especie dada; posteriormente al incrementarse el número de individuos, las poblaciones que se encuentran hacia la zona periférica, desarrollan una serie de adaptaciones que les permiten sobrevivir a las nuevas condiciones medio ambientales, estas adaptaciones son reflejo de un proceso de variación genética que se lleva a cabo en dichas poblaciones y que propicia la migración y dispersión. Por lo tanto, el grado de dispersión que se presente en una población determinará, en parte, las características del proceso evolutivo al cual ésta se vea sometida, dicho resultado se denomina: parapátrico, simpátrico o alopátrico, en función de la posición espacio-temporal que guarden las po-

blaciones y su dinámica bajo las presiones de selección natural a las que se han visto sometidas.

Bajo ciertas circunstancias algunas especies no tienen necesariamente un centro de origen, en el sentido de un lugar geográfico restringido donde se hayan originado, este punto de vista ha sido discutido por autores como Gleason (1923).

Adams (1902) publicó una lista de diez criterios que según este autor pueden utilizarse para determinar los centros de origen, dichos criterios han sido revisados por Cañ (op.cit) a la luz de los nuevos conocimientos en genética y biología de poblaciones; estos criterios deben ser utilizados como pruebas convenientes para juzgar acerca del origen y dispersión de los organismos ya que la conclusión final acerca del origen (es) debe surgir del análisis de pruebas provenientes de muchos criterios.

Criterio 1: Localidad de máxima diferenciación de un tipo

Según Adams (op.cit) " el hecho de que la mayoría de las formas de vida están confinadas a áreas restringidas y solamente un pequeño número tiene una distribución extensa constituye una ley fundamental. Por lo tanto, a partir del centro de origen existe una constante disminución o atenuación en el número de formas que han sido capaces de alejarse del hogar original."

Cañ (op.cit) opina que ésto es válido siempre y cuando se tenga en cuenta la existencia de un centro de origen

para el tronco filético y el hecho de que la evolución tiene una relación con el tiempo que se puede expresar en términos de que el polimorfismo aumenta con el tiempo.

Criterio 2: Localización de la dominancia o mayor abundancia de individuos.

En este caso la dominancia se refiere al centro de una comunidad por medio de la reacción y coacción. La abundancia se refiere solo al número de individuos. Aunque debe mencionarse que algunas formas pueden ser dominantes en función de su número pero existen otras que pueden dominar siendo menos abundantes debido a su forma biológica o a acciones energéticas.

Criterio 3: Localización de formas sintéticas o estrechamente emparentadas.

Este criterio se refiere a la localización de formas primitivas (o ancestrales) las cuales lógicamente deben localizarse en el área correspondiente al centro de origen. Aunque este aspecto ha sido discutido por autores como Matthew (1939) quien propone que las formas más primitivas son periféricas. Con respecto a las formas estrechamente relacionadas, éstas pueden ser localizadas en casi cualquier punto dentro del área genérica.

Criterio 4: Localización del tamaño máximo de los individuos.

" Las especies de un determinado grupo alcanzan su ma

por tamaño donde las condiciones de existencia para el grupo en cuestión son más favorables, de igual modo que los representantes más grandes de una especie se encuentran donde las condiciones son más favorables para la existencia de la especie." (Cañ, op.cit).

Criterio 5: Localidad en que se obtiene la mayor productividad y la estabilidad relativa de esta en los cultivos.

Adams (op.cit) considera la productividad como estrechamente relacionado con el tamaño y el número y substancialmente un asunto de crecimiento y reproducción. Con base en esto se ha propuesto que la producción de un cultivo tenderá a ser más uniforme a través de los años en la región en donde el cultivo es indígena.

Criterio 6: Continuidad y convergencia de las líneas de dispersión.

" Cuando las especies de un género o una categoría superior están distribuidas a lo largo de las rutas naturales de migración y cuando estas rutas convergen sobre una área determinada, las formas de distribución sugieren que la región de convergencia es el centro de origen y dispersión." (Cañ, op.cit).

Criterio 7: Localidad en que la dependencia con respecto a un hábitat restringido es mínima.

La base de este criterio estriba en que las formas

primitivas tienen tolerancias más amplias o que una especie es más polimorfa en su centro de origen.

Criterio 8: Continuidad y convergencia de las variaciones individuales o modificaciones que radian desde el centro de origen a lo largo de las rutas de dispersión.

Este criterio se relaciona con el seis y se cumple muy a menudo.

Criterio 9: Dirección indicada por las afinidades geográficas.

Este criterio es válido frecuentemente para los organismos situados en estaciones alejadas del área principal ocupada por los mismos.

Criterio 10: Dirección indicada por las rutas migratorias anuales de aves.

Aplicado a las plantas este criterio estaría restringido a las especies cuyas diásporas son diseminadas por las aves, ya sea epizoica o endozoicamente.

Criterio 11: Dirección indicado por el aspecto estacional

Este criterio no fue considerado inicialmente por Adams, aunque ya tenía conocimiento de él, este autor pensó que de igual modo que hay una relación altitudinal existe otra latitudinal, es decir, que las formas de montaña

que se extienden hacia abajo deberían pertenecer al aspecto vernal y las formas de tierras bajas que se extienden hacia arriba al aspecto estival.

A juicio de Cañ (op.cit) este criterio no proporciona ninguna indicación sobre el origen.

Criterio 12: Aumento en el número de genes dominantes hacia el centro de origen.

Este criterio se ha desarrollado con base en los avances de la genética y se agregó a los diez principios propuestos por Adams, y se atribuye principalmente a Vavilov.

Criterio 13: Centro indicado por la concentricidad de las áreas equiformales progresivas.

Fue propuesto por Hultén (1937) y esencialmente dice que desde un refugio, cada especie tiende a extenderse en todas las direcciones posibles, pero debido a las diferentes tolerancias y capacidades de diseminación no se puede esperar que todas las plantas se extiendan a la misma distancia o con la misma rapidez.

Además del concepto de centro de origen, se han desarrollado otros de gran importancia en fitogeografía, entre éstos encontramos:

- Centro de frecuencia: Se refiere al área o áreas internas donde los individuos del tipo (organismos, colonias, grupos, etc) son más abundantes.

- Centro de variación o desarrollo: Se le define como la región donde la población es taxonómicamente más variable.
- Centro de dispersión: Para las especies jóvenes el centro de dispersión es el centro de origen, para las de mayor edad que han sido influidas por factores ecológicos pueden existir uno o más centros de dispersión ya sea cerca del centro de origen o lejos de éste.

Rapaport (op.cit) ha discutido el término endemismo argumentando que una especie (o cualquier otro grupo taxonómico) endémica es aquella que solo habita en un lugar sin importar que tan grande o chico sea éste. En tanto que una especie cosmopolita (pandemista) habita en todos los lugares.

Sin embargo, es necesario puntualizar que endemismo no significa siempre microarealidad (ocupación de áreas reducidas) puesto que podemos encontrar especies que se distribuyen en un continente y por tanto sean endémicas del mismo. Asimismo, una especie cosmopolita es un habitante del mundo aunque no necesariamente debe tener un área geográfica extensa, por ejemplo, puede vivir en áreas reducidas numerosas que se localicen en todos los continentes.

Anteriormente se ha propuesto que para comprender la distribución de los organismos, es necesario conocer las características físicas y bióticas de los lugares de distribución no solo como se nos presentan hoy en día, sino

como fueron en épocas anteriores, para ello es necesario auxiliarse de algunas disciplinas como la geología, geofísica, paleontología, etc., es por esto que a continuación se trata de dar una idea general de los sucesos geológicos y geográficos que sucedieron en la zona de los actuales estados de Puebla y Oaxaca, sitios en los cuales se localiza el área de trabajo elegida, asimismo, se mencionan algunas proposiciones hechas en relación al origen y evolución de las angiospermas.

La era arcaica o azoica, comprende un período de aproximadamente 4000 millones de años, durante ella el territorio mexicano se encontraba sumergido. Según algunas investigaciones recientes, durante esta era aparecen en el registro fósil seres semejantes a las bacterias (según Dickerson, 1978).

Durante la era paleozoica o primaria cuya duración se estima en 360 millones de años, florece la vida en el planeta, posiblemente porque entre otras cosas, durante ella disminuye la temperatura, el clima alcanzó mayor uniformidad y la atmósfera se hizo más propicia para el desarrollo de la vida. A principios de esta era, el territorio mexicano se hallaba aún bajo las aguas (Sánchez, 1975), a fines de ésta un impulso de levantamiento general lo hizo aparecer con una extensión mayor de la que actualmente presenta, aunque todavía permanecían sumergidas las Penínsulas de Baja California y Yucatán.

Era mesozoica, se caracterizó por el establecimiento de las estaciones del año y la invasión de las tierras por los mares. Durante esta era sucedieron importantes cam-

bios en el territorio mexicano, entre los cuales podemos mencionar la formación de grandes sedimentos durante el período Triásico en los actuales estados de Zacatecas, Guerrero, Puebla y Oaxaca.

Durante el período jurásico se unen las aguas del Golfo de México y del Pacífico mediante el Canal del Balsas que se extendió hacia el centro del país en el territorio de los Estados de Veracruz, Puebla, Oaxaca, etc.

En la era cenozoica se realizan grandes movimientos orogénicos que dan origen a las Sierras Madre y a la Cordillera Neovolcánica, durante esta era aparece el hombre y a fines de ella se forma la Península de Yucatán (Sánchez, op.cit).

Mucho se ha especulado acerca del origen de las angiospermas y esto se ha debido fundamentalmente a que no existe un consenso general de las características que debe reunir una planta para ser considerada como angiosperma, ya que caracteres como la presencia de vasos leñosos o de sacos embrionarios de siete células no han demostrado ser conspicuos en este grupo de plantas. Por lo tanto, si no se puede delimitar las características de una angiosperma, su localización en el registro fósil será muy subjetiva, pues dependerá del criterio de cada autor.

Por otra parte, el registro fósil de estos organismos no permite afirmar concluyentemente cuándo y en dónde aparecieron las angiospermas, puesto que no se registran antes del Período Cretácio. Sin embargo, durante éste hubo un notable aumento en la abundancia y distribución, es

precisamente en este aparente proceso repentino de aparición y dispersión en que algunos autores fundamentan algunas ideas que conducen a pensar en que el origen de las angiospermas se remonta hasta a principios de la era mesozoica, durante la cual la cantidad de estos organismos era tan pequeña que no ha podido ser detectada en el registro fósil (Delevoryas, 1979).

Con base en las observaciones realizadas en el registro fósil que comprende a partir del cretácico, algunos autores basándose en distintos criterios proponen como antecesores de las angiospermas a diferentes grupos de plantas, Andrews (1963) basándose en evidencias paleobotánicas propone a los Pteridospermopsida, Meeuse (1964, 1965) señala como ancestros de las angiospermas a los Cycadeoidopsida. Anteriormente este mismo autor y algunos otros propusieron un origen poliflétrico (Meeuse, 1962).

ANTECEDENTES.

El estudio del género Agave ha sido abordado por diversos autores bajo distintos puntos de vista: Lastiri (1903); Macedo (1950), Fernández (1931), han dirigido sus trabajos a determinar el contenido en carbohidratos, proteínas, vitaminas y otros compuestos químicos de algunos productos del maguey como el agua miel y el pulque. Estudios de carácter citológico e histológico han sido llevados a cabo entre otros por Del Río (1949), Larios (1950), Monroy (1951), Ruíz (1936) y Villagrán (1939), en los cuales se ha estudiado tanto la microflora presente en el pulque como las características citológicas e histológicas tanto de partes vegetativas como reproductivas de los agaves.

Otros autores han considerado en sus trabajos la utilización de los agaves por el hombre, Payno (1863-1864), Segura (1901), Lastiri (op.cit), Patoni (1917), Morton (1925) Kirby (1963) y Granados (1981), en ellos se analiza desde el uso actual que se da a los agaves como proveedores de fibras, forraje, bebidas alcohólicas, productos farmacéuticos, etc., hasta la potencialidad y perspectivas de mayor aprovechamiento así como la problemática tecnológica y socioeconómica que afecta al sector humano dedicado al aprovechamiento de este recurso en nuestro país. En la misma línea de investigación se han realizado trabajos para mejorar las técnicas de cultivo de agaves de importancia económica, Segura (1901), Ludewing (1909), Campos (1961) Brunner (1963), etc.

En relación a la fitogeografía de este género, cabe

mencionar los trabajos de Berger (1915) a nivel mundial, autor que ha escrito uno de los trabajos más importantes sobre agaves y que incluye mapas (ver mapa 4) y claves hasta especie; con base en este estudio Berger propone que México es el Centro de Origen del género en cuestión y que su distribución se localiza principalmente en las zonas áridas y semiáridas de México y Norteamérica, llegando por el NW hasta el Estado de Utah y al NE a Maryland (subgénero Manfreda), al S, el límite conocido es Colombia. Sin embargo, García (1961) opina que la distribución del género Agave, subgénero Euagave se extiende hasta zonas con clima cálido y seco como el correspondiente a la cadena isleña del Caribe y Norte de Sudamérica.

Standley (1920) realizó expediciones botánicas durante las cuales colectó buena cantidad de agaves, en su obra: "Arboles y arbustos de México", describe 170 especies mencionando su localización, nombres regionales y breves notas acerca de su uso. Sus claves pueden ser usadas para identificar especies mexicanas.

Ramírez (1936) en "Distribución de los agaves en México" realiza una revisión bibliográfica existente hasta esa fecha y con base en ella describe la distribución del género en México y levemente en países cercanos.

Según este autor, las especies del género Agave se encuentran en el Continente Americano e islas que le rodean abarcando una zona que va desde los 34° latitud norte hasta los 60° latitud sur. Propone como centro de distribución de este género a la Altiplanicie Mexicana con base en el hecho de que en las llanuras centrales y la subregión caliente del sur de la Mesa central se encuentra una gran riqueza de especies, la cual disminuye hacia el sur del Istmo de

Tehuantepec, en tanto que en el norte de México se incrementa notablemente.

Ramírez acepta la división del género Agave en tres subgéneros: *Manfreda*, *Littaea* y *Euagave*. El primero se encuentra a lo largo de la costa del Pacífico a través de Chihuahua hasta Utah; el segundo se localiza preferentemente en la región del Golfo de México a través de Nuevo León hasta Nuevo México. Los organismos pertenecientes a ambos subgéneros son propios de montañas elevadas.

El subgénero *Euagave* es el que mayor distribución presenta, extendiéndose desde las llanuras centrales de México y los estados costeros del Golfo de México de Tamaulipas a Yucatán, hasta Honduras y Guatemala, pudiéndose encontrar incluso en casi toda América Central. Asimismo en las islas del Caribe se han encontrado bastantes especies de *Euagave* las cuales también se encuentran en México.

Con base en los trabajos de Trelease, Ramírez (op.cit) propone que los agaves localizados en las islas caribeñas, emigraron de América Central y posiblemente de América del Sur.

Es importante mencionar que en estas islas existe una gran cantidad de especies cuya distribución se encuentra limitada por las barreras que constituyen los cuerpos de agua (entrantes de mar o éste como tal) de esta manera se puede localizar prácticamente una especie distinta en cada isla.

El trabajo de Ramírez finaliza con una lista de los agaves que hasta entonces se sabía existen en las regiones

costeras del Golfo de México, el Pacífico, así como en el centro y norte de México, además de otras dos listas, una de las cuales corresponde a especies de agaves cuya localización precisa no se conoce en México. La segunda lista se refiere a las especies localizadas en América Central, Guatemala, Honduras, Panamá, etc., así como en las islas del Caribe. Antillas, Bahamas y sur de Estados Unidos.

En las listas que se refieren a México, Ramírez (op. cit) menciona a *Agave karwinskii* en los estados de Oaxaca (en el camino de Mitla a Tlacolula) y en Puebla (Tehuacán) exclusivamente, en tanto que *Agave aff tequilana* no lo registra.

Finalmente mencionaremos el trabajo realizado por Gentry (1972) quien ha estudiado las especies de agave localizadas en Sonora, así como los de Baja California (1978).

Por lo que respecta a los trabajos realizados en el aspecto citogenético del género Agave, pueden mencionarse entre los más importantes, el de McKelvey y Sax (1933) estudio de gran importancia que juntamente con otros que mencionaremos posteriormente, entre ellos el de Darlington (1955), apoyaron la idea de Hutchinson (1934) acerca de la creación de la familia Agavaceae. Ya que McKelvey y Sax demostraron que los géneros Yucca y Agave comparten caracteres citogenéticos tales como el poseer cinco pares de cromosomas grandes y veinticinco pequeños en su cariotipo, asimismo comparten caracteres taxonómicos morfológicos, lo que demuestra su parentesco estrecho.

Sato (1935) quien analiza los cariotipos de Yucca ,

Agave y géneros relacionados los cuales pueden ser considerados como un solo grupo en virtud de que poseen un patrón similar en su cariotipo, el cual consiste en 5 pares de cromosomas largos y 25 cortos, con lo cual nuevamente la proposición de Hutchinson se vió reforzada.

Granick (1944) presenta un excelente trabajo en el cual analizó el cariotipo de 35 agaves llegando a una serie de importantes conclusiones basándose además en el trabajo de autores que habían realizado estudios previos, entre dichas conclusiones podemos mencionar: a) el número básico para el género Agave es 30, y que los números poliploides forman series a partir de este número; b) al parecer la poliploidía en Agave se encuentra correlacionada con la distribución geográfica; c) México es el centro de origen del género Agave, dado que muchas especies diploides fueron encontradas en el centro de este país; d) el subgénero Litsea puede considerarse más primitivo que el subgénero Euagave dado que el primero posee especies predominantemente diploides en tanto que el segundo las posee poliploides en su mayor parte; e) es evidente que los géneros Yucca, Hesperoyucca, Hesperaloe, Clistoyucca, Samuela, Agave, Furcraea, Beschorneria y Polyantes, poseen un cariotipo similar (5 pares de cromosomas largos y 25 cortos) y crecen en una región cuyo centro es México.

Sharma y Bhattacharyya (1962), hacen hincapié acerca de los mecanismos de reproducción en el género Agave, según ellos aquella puede ser tanto en forma vegetativa (producción de bulbillos e hijuelos) como sexual (producción de semillas). La importancia de la primera forma de reproducción queda manifiesta en el hecho de que se ha demostrado que las plantas que se reproducen por medios vegetativos

presentan una gran inconsistencia en el número cromosómico de sus tejidos somáticos, lo que, podría asumirse, coadyuva al proceso de especiación.

La observación de una gran variación en el número cromosómico de tejidos somáticos puede sugerir un proceso de especiación en este género por medio de la reproducción vegetativa.

Realizan un análisis detallado del genotipo del género y hacen énfasis en las diferencias de tamaños de los cromosomas largos y cortos.

Dividen a los cromosomas que forman parte del cariotipo de las diferentes especies de agaves en ocho tipos de acuerdo a caracteres morfológicos como número y posición de constricciones y proponen que las diferencias morfológicas finas en los cromosomas pueden tomarse como criterio para la identificación de especies particulares.

Cave (1964), realiza una serie de observaciones de números cromosómicos en anteras de organismos pertenecientes a los subgéneros *Manfreda*, *Littaea* y *Euagave*. Corroborando algunas observaciones hechas por otros autores como Granick (1944), Sharma (op. cit) y remarca el hecho de que a excepción del género *Agave* no se ha detectado poliploidía en la familia *Agavaceae*

Para *Nolina* reporta un número $2n = 38$ cromosomas sin que estos organismos presenten el esquema de 5 pares de cromosomas largos y 25 cortos.

Gómez et al (1971) realizó un estudio en siete de es-

pecies de agaves, según estos autores hasta la fecha de su estudio se conocían datos de números cromosómicos de menos del 20 % de las especies del género, de aquí que sea importante continuar con el estudio citogenético de esas especies para conformar una estructura taxonómica sólida.

Con base en el cariotipo es posible dividir los géneros de la familia *Agavaceae* en dos grupos, en el primero se encontraría *Yucca*, y *Agave* con 30 pares de cromosomas 25 cortos y 5 largos; en el segundo grupo estarían *Nolina* y *Dasylinion* y géneros aliados con 19 pares de cromosomas y sin diferenciación en tamaño de los mismos, por lo que deben excluirse de *Agavaceae*.

Una de las conclusiones más importantes a las que llegaron estos autores es que los estudios citogenéticos no apoyan la proposición de Hutchinson acerca de la formación de la familia *Agavaceae* y opinan que la proposición de Thorne (1968) acerca de la unificación de las familias: *Amaryllidaceae*, *Liliaceae* y *Agavaceae*, debe ser apoyada, y los problemas que surjan de este hecho pueden ser atacados desde otros puntos de vista como el bioquímico, morfológico, etc. El arreglo debe incluir la creación de subfamilias que reflejen las relaciones filogenéticas de los grupos incluidos.

Finalmente debe mencionarse que los estudios realizados específicamente con los agaves en estudio, se reducen a: en el caso de *Agave karwinskii* un trabajo realizado por Ramírez (1936) en el cual hace una descripción morfológica de los fenotipos que crecen cerca de Mitla, Tlacolula y Teotitlán (Valles Centrales de Oaxaca). Por lo que se

refiere a *Agave aff tequilana* el único antecedente encontrado es un trabajo realizado por Bottorf (1971) en el cual se da una visión general de los procesos a los que se someten los "agaves mezcaleros" para la obtención de bebidas alcohólicas; aunque el autor no menciona las especies analizadas en su trabajo, admite que no es solo una, por lo que es de suponerse que *A. aff tequilana* es una de ellas puesto que el mapa que se reporta y que se refiere a los lugares en donde crecen los agaves mezcaleros, comprende buena parte del Estado de Oaxaca.

Hasta la fecha del presente estudio, la literatura no reporta ningún trabajo acerca de *A. karwinski*, Zucc. y *A. aff tequilana*, que comprenda aspectos citogenéticos así como fitogeográficos.

MATERIAL Y METODOS.

A) En el campo.

Tanto el Valle de Tehuacán, como los Valles Centrales de Oaxaca, sitios elegidos para el presente estudio, se delimitaron mediante el uso de mapas tales como los editados por la SAHOP, (que contienen información sobre carreteras y vías férreas, etc), mapas de división política de los estados de Puebla y Oaxaca (véase mapas 2 y 3), mapas contenidos en revistas turísticas, etc., de la misma manera se utilizaron mapas reportados en artículos como el de Flannery (1967), Meyrán (1980) (mapas 1,2 y 3). Por otra parte, con base en la literatura mencionada, así como en otros trabajos como el de Hemsley (1879), García (1964), Aguilera (1970), etc., se caracterizaron ambas áreas de estudio en aspectos como el hidrológico, climático, florístico, edáfico, etc.

Además de la información obtenida a partir de la literatura ya citada, la delimitación y caracterización de las áreas de estudio se complementó con datos obtenidos mediante recorridos de campo.

Una vez que se tuvieron los mapas de las zonas de estudio se realizaron expediciones botánicas con el fin de delimitar el área de distribución de ambos agaves. De esta manera se trazaron los mapas de distribución 5, 6 y 7. A partir de los que se derivaron los mapas de muestreo, 8, 9 y 10 de manera que dicho muestreo fuera representativo para el área de ambos agaves.

Durante los muestreos realizados en los puntos señalados en los ya mencionados mapas 8, 9 y 10, se tomaron datos sobre algunas características del hábitat de las especies en estudio, tales como pendiente, % de pedregosidad, vegetación acompañante, etc., así como muestras de suelo. En esos mismos lugares se realizaron descripciones botánicas de los fenotipos observados y se tomaron medidas de algunos caracteres métricos como perímetro del tallo (en *Agave karwinskii*), número, longitud y ancho de la penca, longitud del escape floral, etc.

Muestras de mecuates (hijuelos) fueron tomados, en los sitios antes mencionados, totalmente al azar ya que ellos constituyen el material básico para el estudio citogenético. De la misma forma, se colectaron muestras de pencas de organismos adultos así como en algunos casos de inflorescencia. Tanto los mecuates como las pencas fueron etiquetados, sujetos con cinta adhesiva y transportados en cajas de cartón con el fin de evitar que se dañaran.

B) Laboratorio.

Las muestras de suelo, fueron tratadas con las técnicas edafológicas que se describen con detalle en el manual de Edafología de la ENEP I-UNAM. las cuales permiten analizar las características físicas y químicas de dichos suelos.

Los mecuates (hijuelos) fueron limpiados cuidadosamente quitando las partes duras que protegen a la región radical, posteriormente fueron sumergidos en agua aireada durante una noche, esto se hizo con el fin de que la planta

se recuperara de una posible deshidratación en la región meristemática radical provocada por estar varios días totalmente expuesto al medio. Posteriormente se sacaron del agua, envolviéndoseles con toallas de papel con el fin de mantener aislado el sistema radicular de cada mecuete una vez que éste se desarrollara, finalmente fueron colocados en recipientes de plástico que contenían algodón recubierto con toallas de papel el cual funcionó como almacén de agua. El mejor desarrollo de los sistemas radiculares se observó durante los meses de marzo, abril y mayo, sin embargo, debe mencionarse un hecho muy singular, durante los citados meses se observó que la velocidad de enraizamiento de las muestras provenientes del Valle de Tehuacán, eran notablemente superior a la de las muestras de los Valles Centrales, aún para *A. karwinskii*, que se encuentra en ambas áreas. La temperatura media diaria en la cual se mantuvieron los mecuates osciló entre 20 y 24°C.

Una vez que se tuvieron raíces en evidente proceso de crecimiento, fueron cortados los ápices de las mismas y tratados con una técnica diferente para cada especie, en función de la calidad de las preparaciones que se obtenían al aplicar dichas técnicas, en otras palabras, cada una de las especies aquí estudiadas demostró mayor afinidad por una técnica citogenética en particular.

1) *Agave aff tequilana*. Se utilizó la técnica descrita por Vázquez (1977) y modificada por el autor, la cual consiste en las siguientes fases: los ápices de raíz fueron pretrados con una solución saturada de p,diclorobenceno por un tiempo de 4 horas a la temperatura ambiente*, inmediatamen

* Modificaciones hechas por el autor a la Técnica original (Vázquez, 1977).

te después fueron lavados tres veces con agua destilada y pasados al fijador Carnoy compuesto de alcohol, cloroformo y ácido acético glacial en la proporción 6:3:1, el cual fue cambiado a las 24 horas por otro fresco y se dejó reposar otras 24 horas; después los ápices fueron lavados tres veces con agua destilada y colocados en tubos de ensaye con ácido clorhídrico 1 Normal en la proporción 1:10* en relación con el volumen de ápices que se tuviera, dichos tubos fueron colocados en baño maría a 60°C por 10 minutos, esto se hizo con el fin de hidrolizar las raíces, después éstas fueron lavadas dos veces con agua destilada y colocadas durante 24 horas en una solución de bicromato de potasio y ácido nítrico en las siguientes proporciones*:

Solución de bicromato de potasio al 5 %
 en ac. nítrico al 2 % (Barthelemy, et.al,
 1975).

HNO₃ al 2 % 100 ml
 K₂Cr₂O₄..... 5 gr.

Dicha solución fue diluída al 10 % y se utilizó como sustituto de la cytasa (complejo de enzimas que se encuentra en estómagos de caracol del género *Helix*) ante el problema para obtener ésta y cuyo efecto es muy importante pues al digerir la lámina media disocia las células permitiendo una mejor observación. Posteriormente los ápices fueron colocados en colorantes Feulgen (Paul, 1975) por 40 minutos para finalmente sacarse y colocarse en un portaobjetos con una gota de ácido acético al 10% *, procediendo a macerar con una aguja de disección después de lo cual se

colocó un cubreobjetos y se hizo un squash o aplastado colocando porta y cubreobjetos entre dos toallas de papel y presionando fuertemente sobre la mesa de trabajo. Si al observar al microscopio la muestra se consideraba que era buena se sellaba con barniz para uñas.

2) *Agave karwinskii*. En esta especie se encontraron mejores resultados al aplicar la técnica descrita por Charanasri et al (1973), que consiste en pretratar los ápices de raíz con hidroxiquinoleína 0.002 M por 4 horas a 15°C y fijarlos en Carnoy (1:1:2) mezcla de 95 % alcohol etílico, cloroformo y ácido acético glacial por 20 minutos a 10°C. Posteriormente se hidrolizan con HCl 1N por 5 minutos a 50°C, después se cambian a ac. acético al 45 % (las observaciones realizadas en este trabajo permiten sugerir al 10 % por 10 minutos, se hace un squash (aplastado) y finalmente se tiñen con acetorceína al 1% para examinar al microscopio. Si la preparación era buena se sellaba como en el caso anterior.

Con el fin de determinar la hora en que mayor número de mitosis se observaban se realizaron una serie de muestreos en un día entre las 8 de la mañana y las 8 de la noche, encontrándose que la óptima es de 9 a 10 AM.

A partir de las preparaciones anteriores se realizaron una serie de conteos del número de cromosomas así como observaciones de las características morfológicas de los mismos. Tomándose también fotografía de las mejores preparaciones en un microscopio de contraste de fases, con película de alto contraste. Dichas fotografías fueron amplificadas, recortándose a partir de ellas los cromosomas pa-

ra la elaboración de los cariotipos.

Con las muestras de pencas traídas se analizaron aspectos como patrones de distribución de las espinas laterales, características de la espina terminal, etc. De igual manera se tomaron mediciones para algunos órganos florales como ovario, estambres, tépalos, etc., para cada una de las especies estudiadas.

Se identificaron los agaves en estudio, comparando las muestras con los ejemplares del Herbario Nacional de la Universidad Nacional Autónoma de México.

C) Gabinete.

A partir de los datos corológicos para *A. karwinskii* y *A. aff tequilana* se construyeron los mapas de distribución 5, 6, 7, 11 y 12, y de ellos se derivaron los mapas de muestreo 8, 9 y 10.

Con los resultados del análisis edafológico se construyeron las tablas 1 y 2.

Se elaboraron esquemas de las pencas de ambas especies, los cuales ponen de manifiesto aspectos como patrones de distribución de espinas laterales, tamaño y ancho de la espina terminal, etc.

Se caracterizó de modo general la vegetación acompañante de ambos agaves, tanto silvestre como ruderal.

Se construyeron los espectros de variación morfológi-

ca a partir de todos los caracteres métricos obtenidos tanto en el campo como en el laboratorio.

Se construyó el ideografo floral a partir de las medidas tomadas de los órganos florales, de cada especie.

Los datos de los conteos de cromosomas fueron ordenados en tablas y tratados estadísticamente aplicando estadísticos de prueba como t , z , x^2 , así como propiedades de distribuciones tales como la normal y muestrales.

Se elaboraron los cariotipos para las especies correspondientes, tomándose medidas de brazos largos y cortos, nombrando los pares cromosómicos de acuerdo con la nomenclatura propuesta por Levan et al (1964). (Véase Apéndice II).

Se construyeron los ideogramas correspondientes a los cariotipos anteriores.

RESULTADOS.

I. ESTUDIO FITOGEOGRAFICO.

I. Areas de Distribución.

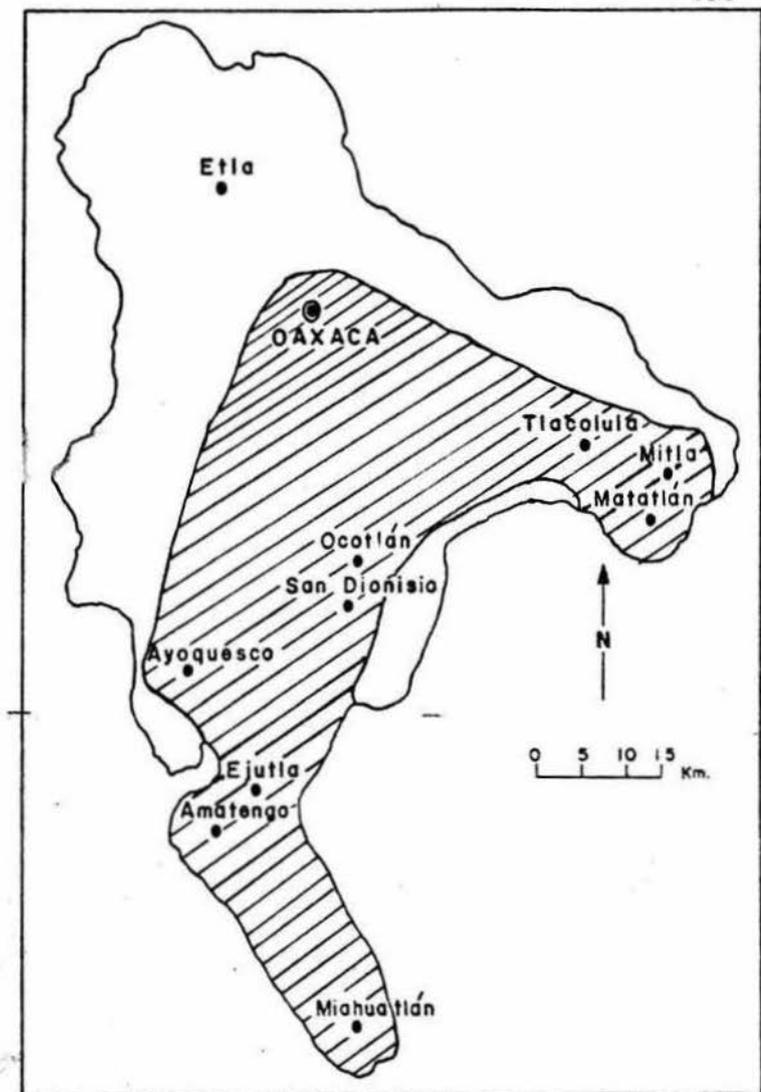
a) *Agave aff tequilana*: Este agave se encuentra distribuido en toda la zona que según Flannery (1967) corresponde a los Valles Centrales de Oaxaca, extendiéndose más allá de dicha área con dirección SE por lo que se le puede localizar hasta Miahuatlán (mapa 5).

b) *Agave karwinskii*, Zucc: Se le encuentra distribuido en el Valle de Tehuacán, en un área elipsoidal que se extiende en dirección E-W (o viceversa) y cuyos focos son Zapotlán de las Salinas (al W), y Chilac (al E). (mapa 6). En los Valles Centrales de Oaxaca, este agave se extiende desde la Ciudad de Oaxaca al N. hasta sobrepasar el área propuesta por Flannery (op.cit), llegando hasta Miahuatlán en el extremo SE de su área de distribución, hacia el E se localiza hasta Mitla y Matatlán, en tanto que al W su límite de distribución se encuentra en Ayoquesco (mapa 7).

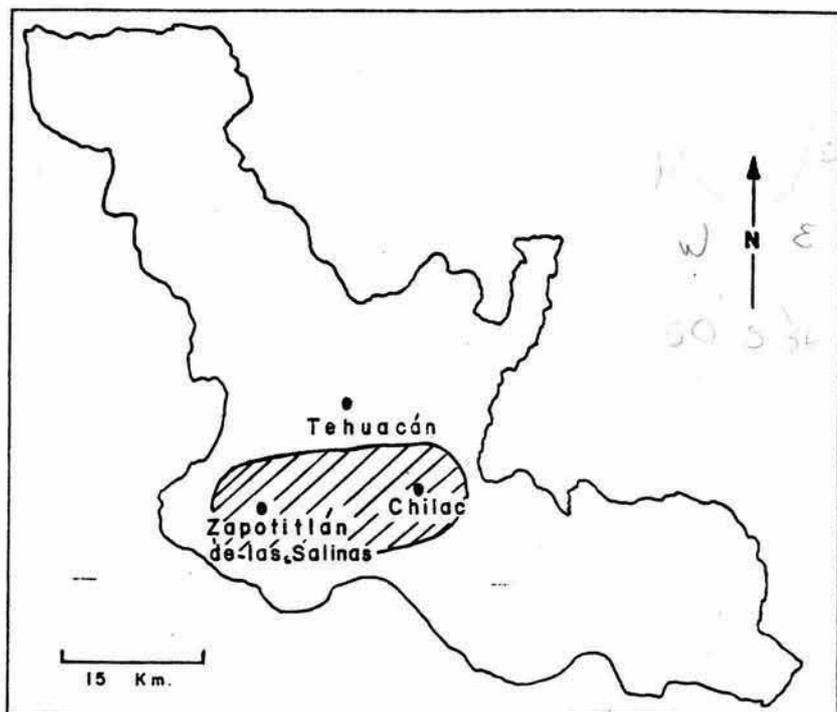
2. Determinación de características ecológicas generales del hábitat de *Agave aff tequilana* y *A. karwinskii*, Zucc.

a) Pendiente y % Pedregosidad.

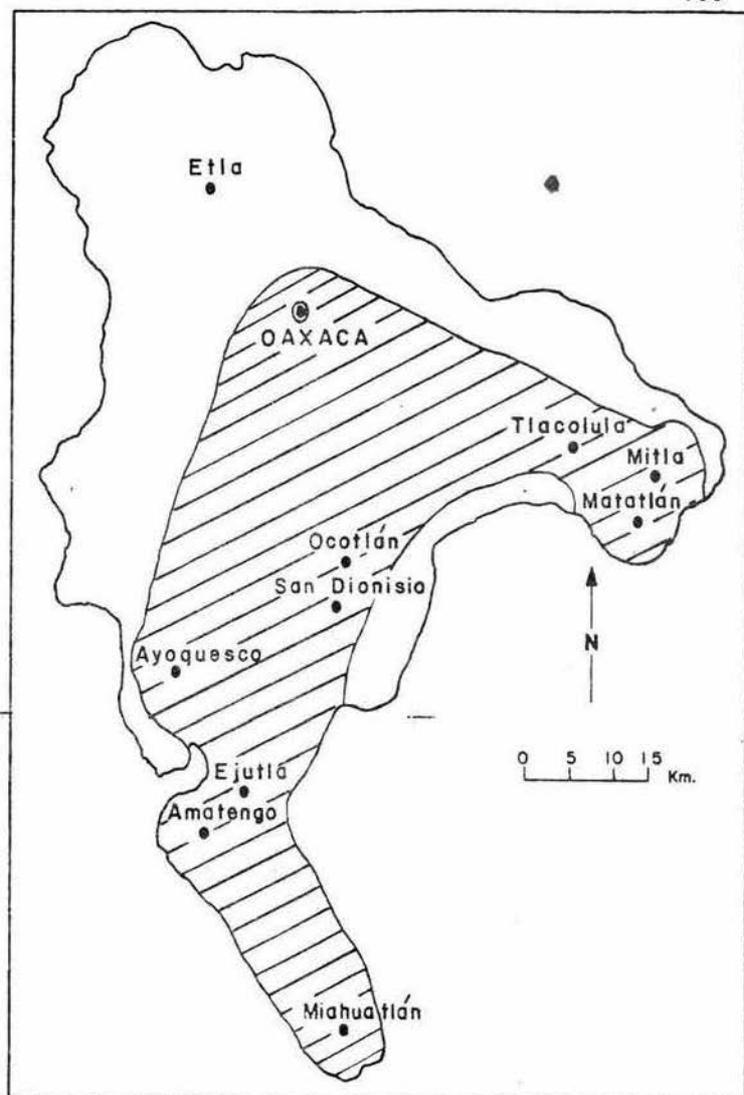
- *Agave aff tequilana*: Durante los recorridos de campo en el área de distribución de este agave se observó que el mismo, puede crecer en terrenos cuya pendiente y % de pe



MAPA 5. Distribución geográfica de *Agave aff. tequilana* en los Valles Centrales de Oaxaca, México.



MAPA 6. Distribución geográfica de *Agave karwinskii*, Zucc. en el Valle de Tehuacán, México.



MAPA 7. Distribución geográfica de *Agave karwinskii*, Zucc en los Valles Centrales de Oaxaca, México.

pedregosidad son muy variables, pudiendo presentar la primera valores desde 5%, 10%, 30% hasta 70 %, y la segunda desde casi nula hasta 10%, 30% y 80%.

- *Agave karwinskii*: En el área de distribución de este agave localizado en el Valle de Tehuacán, se observaron pendientes cuyos valores son muy variables pudiendo ser desde 5 % hasta 60-70%, en tanto que el % de pedregosidad también presentó valores variables comprendidos entre pedregosidad casi nula hasta 80-90%.

Por lo que respecta al área de distribución de *A. karwinskii* en los Valles Centrales de Oaxaca, los valores de pendiente y % de pedregosidad observados fueron bastante similares a los ya mencionados para *A. agave tequilana*.

- b) Características físicas y químicas de los suelos en donde crecen los agaves en estudio.

En las tablas 1 y 2 se encuentran los valores determinados para las principales características físicas y químicas de suelos de algunos lugares en donde crecen *Agave agave tequilana* y *A. karwinskii*. Tales lugares son: A) en los Valles Centrales de Oaxaca: Santa Ma. del Tule (muy cerca de la Ciudad de Oaxaca); Mitla, San Dionisio y Miahuatlán (ver mapas 5 y 7); b) en el Valle de Tehuacán: Zapotitlán de las Salinas (zona fronteriza de distribución) y Chilac (ver mapa 6).

TABLA I. Valores encontrados para algunas características físicas de muestras de suelo del área de *Agave aff Tequilana* y *A. Karwinskii*.

Muestra	pH	Color	d_a	d_r	% Espacio poroso	% Arenas	% Arcilla	% Limos	Textura (según Millar, 1979)
Mitla Oaxaca	8.10	Seco: 2.5 Y 5/2 café grisáceo Húmedo: 2.5 Y 3/2 café grisáceo muy oscuro	1.1	2.77	60.29	37.4	34.6	28.0	Migajón arcilloso
San Dionisio Oaxaca	8.40	Seco: 2.5 Y 8/2 Blanco. Húmedo: 2.5 Y 7/2 Gris claro.	1.02	2.50	59.20	33.4	27.8	38.8	Migajón arcilloso
Sta. Ma. del Tule Oaxaca	7.55	Seco: 2.5 Y 7/4 Amarillo pálido Húmedo: 2.5 Y 5/6 Café olivo claro	1.02	2.63	61.22	63.4	13.8	22.8	Migajón limoso
Miahuatlán Oaxaca	8.10	Seco: 10YR 7/3 Café pálido. Húmedo: 10YR 4/2 café grisáceo oscuro.	1.10	2.58	57.36	32.8	29.6	37.6	Migajón arcilloso
Zapotitlán Puebla	8.10	Seco: 10 YR 6/2 Gris café claro. Húmedo: 10 YR 3/3 café oscuro.	0.97	2.50	61.20	23.4	44.6	32.0	Arcilla.
Chilac Puebla	8.25	Seco: 10 YR 7/2 Gris claro. Húmedo: 10YR 5/2 café grisáceo.	0.91	2.0	54.5	24.76	33.41	41.83	Migajón arcilloso

TABLA 2. Valores encontrados para las características químicas de muestras de suelo del afea de *Agave aff Tequilana* y *A. Karwinskii*.

Muestra	% Materia Orgánica	C.I.C.T. meq/100 g suelo	Ca ⁺⁺ meq/100 g suelo	Mg ⁺⁺ meq/100g suelo	%Satura ción de Bases Ca ⁺⁺ yMg ⁺⁺	Co ₃ ⁼ meq/100g suelo	HCO ₃ ⁻ meq/100g suelo	% Cloruro	Sales Solubles (gramos)	K ⁺ meq/100 g suelo
Mitla Oaxaca	0.69	45.79	21.85	15.20	80.91	-	4.0	3.2	0.05	1.41
San Dionisio Oaxaca	1.86	45.60	33.0	10.35	95.07	6.0	-	2.4	0.02	1.05
Sta. Ma del Tule Oaxaca	2.07	22.23	19.0	1.90	94.02	-	6.0	3.8	0.02	1.89
Miahua- tlán Oaxaca	1.96	37.87	24.62	11.52	95.43	-	6.0	3.1	0.03	1.30
Zapotil- tlán Puebla	2.35	46.55	31.35	11.40	91.84	-	8.0	3.8	0.07	1.94
Chilac Puebla	3.04	34.58	26.60	6.65	96.15	-	6.0	4.0	0.05	1.45

c) Vegetación acompañante.

La vegetación acompañante para ambos agaves es de dos tipos generales silvestre y ruderales (aquellas que se han adaptado a las perturbaciones ecológicas provocadas por el hombre).

En el Valle de Tehuacán encontramos como plantas silvestres acompañantes de *Agave karwinskii* a especies de los siguientes géneros: *Prosopis*, *Bursera*, *Opuntia*, *Escontria*, *Stenocerus*, *Neobuxbaumia*, *Cephalocerus*, *Myrtillocactus*, *Mammillaria*, *Acacia*, *Fouquieria*, *Agave*, *Yucca*, *Dasyli- rion*, además de otras pertenecientes a las gramíneas y compuestas.

En este valle raramente se encuentra a *Agave karwinskii* cerca de especies cultivadas y cuando esto sucede, generalmente es con especies de los géneros: *Zea*, *Phaseolus*, *Capsicum*, etc.

En los Valles Centrales de Oaxaca: en virtud de que en esta zona se cultiva el *Agave aff tequilana*, muy rara vez se encuentra en estado silvestre, así que en cultivo se ve acompañado por pastos, plantas anuales (compuestos, leguminosas, etc) y ocasionalmente por maíz.

Por lo que respecta a *A. karwinskii*, vemos que se usa para cercas así que las plantas cultivadas acompañantes son similares a las que tienen en los Valles Centrales de Oaxaca. En estado silvestre presenta especies acompañantes correspondientes a los géneros: *Opuntia*, *Mammillaria*, *Yucca*, *Agave*, *Prosopis*, etc.

Fig. 7 Características Morfológicas de la penca de
Agave aff Tequilana.



- 3) Caracterización fenotípica y ecotípica de *Agave aff tequilana* y *A.karwinskii* dentro de su área de distribución.

A continuación se da una descripción botánica de los agaves estudiados, haciendo hincapié en el hecho de que en el caso de *A.aff tequilana* se da una sola descripción que concuerda satisfactoriamente con los fenotipos observados en toda el área de distribución de este agave (Valles Centrales de Oaxaca) (ver mapa 4), no siendo el mismo caso para *Agave karwinskii* del cual se registraron por lo menos tres fenotipos distintos dentro de su área de distribución (ver mapas 6 y 7). Estas descripciones están dadas con referencia a organismos adultos (a punto o durante la floración).

- a) *Agave aff tequilana* (fig.8).

Plantas muy cortamente caulescentes; pencas glaucas (carácter que se acentúa en las más externas), que se insertan en roseta al eje central del agave, en ángulos agudos las más internas, en tanto que las más externas lo hacen en ángulos que pueden llegar a ser obtusos. Dichas pencas presentan una logitud variable que puede ir desde 90-120 cm (o más en algunos casos) desde la inserción al eje central hasta el extremo distal de la espina terminal (púa), su anchura también varía según el desarrollo de la penca pero se encuentra generalmente en el intervalo de 8-12 cm.

La espina terminal o púa es de color café rojizo, pre

senta una anchura que varía igualmente con el desarrollo de la penca encontrándose en la mayoría de los casos entre 0.5-0.8 cm y su longitud total varía entre 2.5-3 cm desde la base hasta su extremo distal. En su parte basal, la es pina terminal presenta una prolongación (mancha) hacia el cuerpo de la penca en el envés de la misma, esta mancha tiene forma triangular y su longitud se estimó entre 1-1.5 cm. (figs. 7 y 9).

Las espinas laterales son color café-rojizo con una anchura media basal entre 0.4-0.7 cm aproximadamente; y su longitud (difícil de determinar exactamente dado que las espinas se encuentran encorvadas), se estimó entre 0.4 y 0.8 cm; presentan un patrón de distribución en ambos lados de la penca, según el cual se encuentran separadas por espacios entre 1.5 y 3 cm aproximadamente; se insertan direc tamente a un ribete coloreado más intensamente, el cual a su vez se une al cuerpo de la penca (ver fig.7).

El número de pencas por individuo es muy variable pero la mayoría de los individuos adultos presentan entre 20 y 40 pencas.

La altura de este agave en estado adulto se encuentra en la mayoría de los casos en el intervalo comprendido entre 160 y 210 cm. cuando dicho agave presenta inflorescencia, su altura se puede ver incrementada entre 250 y 350 cm, tamaño que puede alcanzar el escapo floral.

La inflorescencia es una panícula, constituida por un eje central al cual se insertan en ángulo recto un número

Fig. 9 Características Morfológicas de la penca de
Agave aff tequilana



variable de " ramas " secundarias, las cuales se ramifican, siguiendo un esquema de trifuración, en ramitas terciarias, cuaternarias, etc, hasta que finalmente presentan unos diminutos receptáculos en los cuales suelen insertarse bulbillos (pequeños agaves) los cuales después de alcanzar cierto tamaño son desprendidos (por agentes como el viento) y al caer se desarrollan dando origen a un nuevo organismo (fenómeno al cual se le denomina viviparidad). Sin embargo, estos organismos también llegan a presentar flores periantadas, constituidas por 6 tépalos de tamaño variable pudiéndose encontrar entre 2.4 y 2.8 cm; tienen estas flores una región denominada cuello cuyo tamaño estimado fue entre 0.3 y 0.4 cm; el ovario es tricarpelar y puede tener una longitud entre 1.7 y 2.4 cm; el estilo tiene una longitud muy próxima a la de los 6 estambres la cual se encuentra en el intervalo entre 3.4 y 3.6 cm, el estigma a su vez tiene tamaños entre 0.12 y 0.2 cm. Los estambres están constituidos por un filamento cuya longitud se puede encontrar en el intervalo de 3.5 y 4.0 cm, asimismo, presentan una antera de tamaño entre 2.4 y 2.8 cm.

El fruto es una cápsula dehiscente, color café oscuro, tricocular que contiene un número variable de semillas (entre 30 y 100) de color negro, aplanadas, separadas entre sí por semillas estériles de color café claro.

b) *Agave karwinskii*, Zucc.

En el caso de *A. karwinskii*, se detectaron tres fenotipos diferentes, uno de los cuales se distribuye tanto en el Valle de Tehuacán como en los Valles Centrales de Oaxa-

ca, un segundo fenotipo se encuentra únicamente en los Valles Centrales de Oaxaca en una franja que se extiende desde Miahuatlán hasta Ocotlán pasando por Amatengo y San Dionisio, y desde aquél lugar hasta la vecindad de Tlacolula y Matatlán. Finalmente, el tercer fenotipo llamado " barrilito " fue localizado únicamente en la zona circundante a Amatengo.

Con el fin de facilitar la descripción de diferentes fenotipos, denominaremos al primero como *A. karwinskii* forma Tehuacán, al segundo como forma Miahuatlán y al tercero como forma Amatengo.

Las siguientes descripciones botánicas están basadas en organismos adultos (a punto de o durante la floración).

1) *Agave karwinskii*, Zucc forma Tehuacán (fig.10).

Plantas con tallo el cual puede tener una altura entre 100 y 300 cm y un diámetro entre 30 y 50 cm (o más en algunos casos), de aspecto leñoso portando en su parte más baja, pencas secas (las cuales pueden estar ausentes en algunos casos), a partir de la región proximal del tallo, surge un sistema radicular constituido por rizomas de cuyas yemas se generan vegetativamente nuevos organismos, fenómeno al cual se denomina *apomixis* (y cuyo conocimiento es fundamental para la comprensión de estrategias de distribución de estos vegetales). En su parte distal el tallo se prolonga constituyendo un eje, en el cual se insertan las pencas en roseta. El tamaño de dicho eje va-

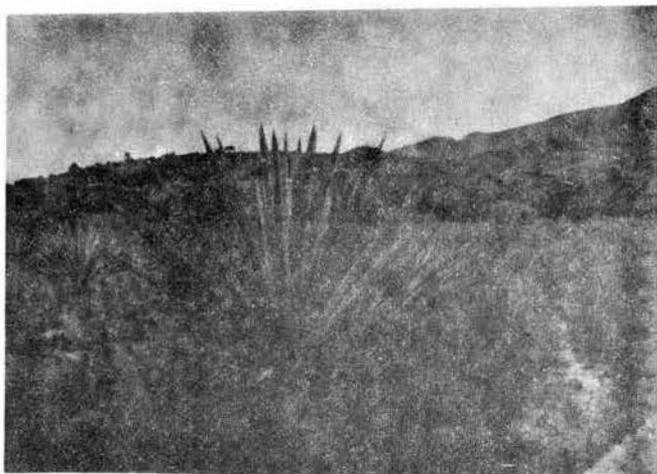


Fig. 8 *Agave aff tequilana.*

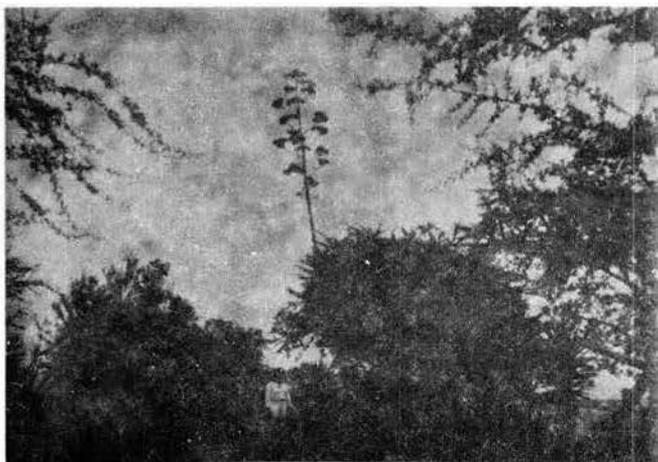


Fig .10 *Agave karwinskii*, forma Tehuacán.

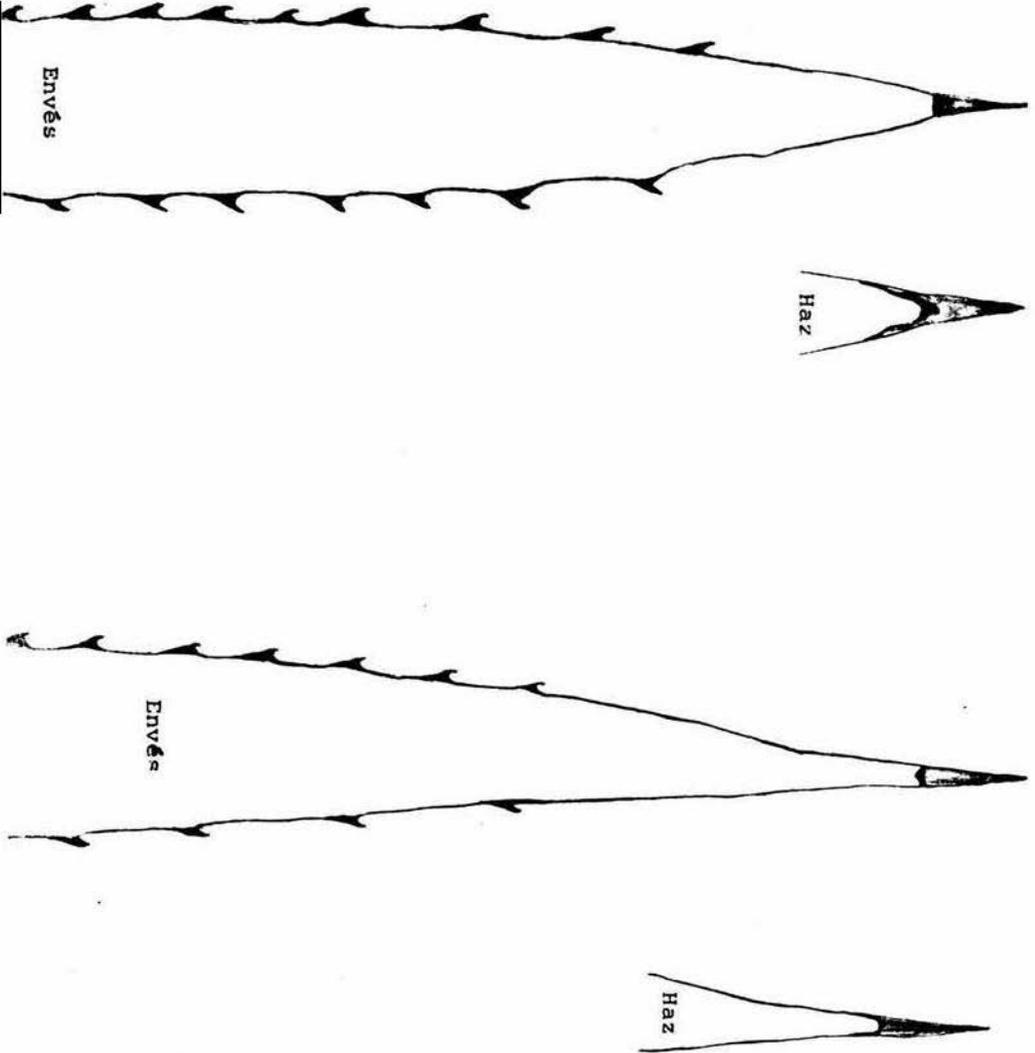


Fig. 11. Características morfológicas de la penca de *Agave karwinskii*, forma Tehuacán.

ría, en función de la cantidad de pencas presentes, desde 50 cm hasta casi 100 cm y su diámetro varía desde su parte basal (en donde tiene el mismo grosor que el tallo propiamente dicho) hasta la distal en la cual presenta una espina terminal o púa de color café-rojizo, de base entre 0.4 y 0.6 cm y longitud entre 1.5 y 3.0 cm.

Las pencas son de color verde o ligeramente glaucas, se insertan al eje del agave en ángulo agudo, las más internas aumentando dicho ángulo a medida que las pencas son más externas; la longitud varía de acuerdo al grado de desarrollo de la penca, encontrándose en el intervalo de 35 a 60 cm, desde la inserción al eje central hasta el extremo distal de la espina terminal o púa. Su anchura también varía desde 3.0 hasta 6.0 cm.

La espina terminal o púa es de color café-rojizo, presenta una anchura que varía en función del desarrollo de la penca pero en general los valores encontrados se sitúan en el intervalo 0.3 a 0.6 cm. en cuanto a su longitud se observa que es muy variable pudiendo tomar valores desde 1.6 hasta 4.5 cm. En la mayoría de los casos, la parte basal de la espina puede prolongarse hacia el cuerpo de la penca como una mancha triangular cuya longitud en general no es mayor a 0.6 cm en el envés de la penca, en la zona del haz, el color de la espina terminal se continúa por los bordes de ambos lados de la penca hasta una distancia no mayor de 5 cm en la mayoría de los casos (fig.11).

Las espinas laterales poseen un color café-rojizo con una anchura basal entre 0.4 y 0.9 cm, y una longitud entre 0.4 y 0.7 cm. Se distribuyen en ambos bordes de la

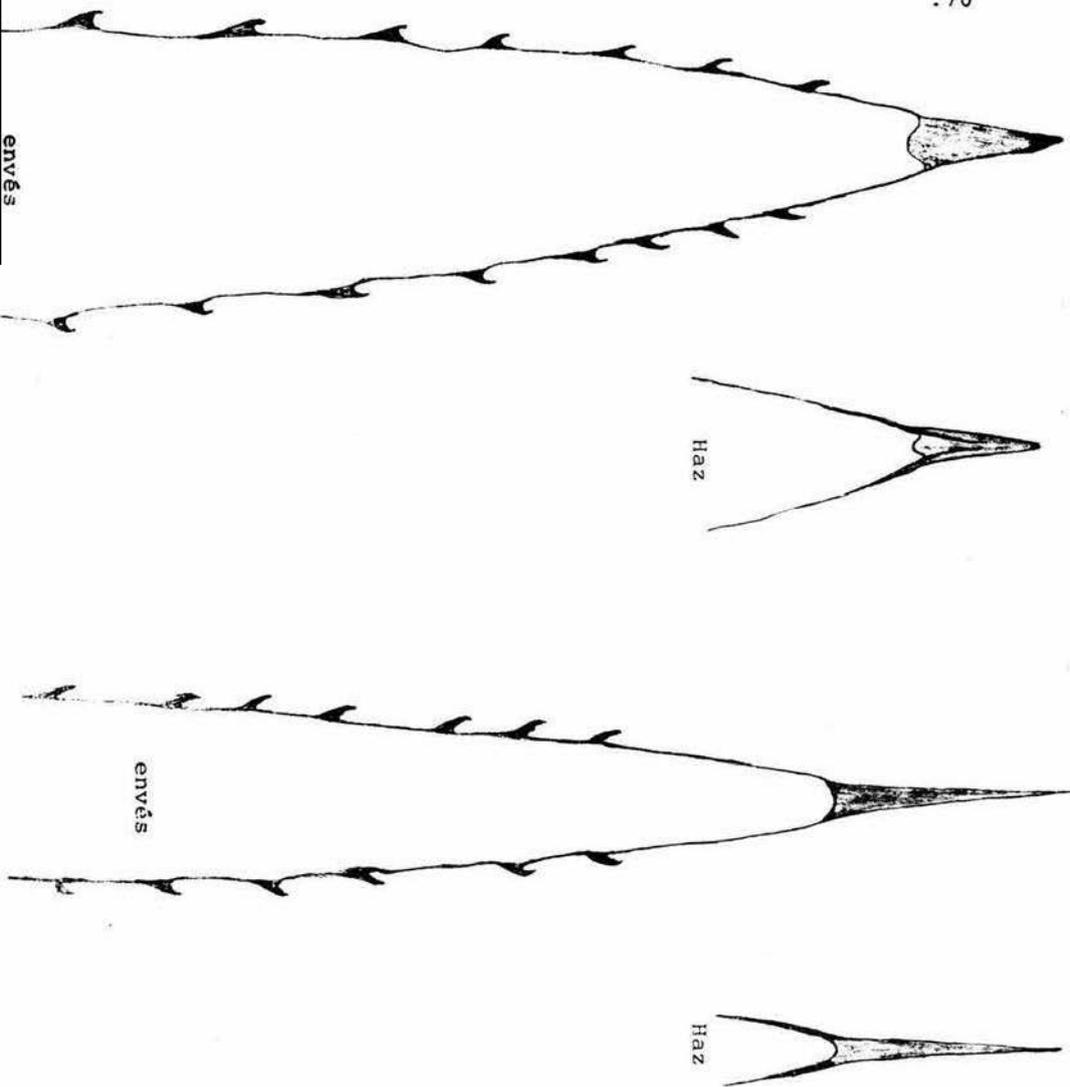


Fig. 12 Características morfológicas de *Agave karwinskii*
a) Forma Miahuatlán, b) Forma Tehuacán.

penca con un patrón tal que entre una espina y otra puede haber un espacio entre 1 y 5.5 cm; se encuentran encorvadas pero sin seguir un mismo patrón pues algunos lo están en dirección al eje del agave, en tanto que otras lo hacen hacia la espina terminal de la penca. Se encuentran insertadas a un ribete del borde de la penca cuyo color es ligeramente amarillo, dicho ribete se encuentra unido al cuerpo de la penca (figs. 11 y 12).

El número de pencas varía pero se encuentra generalmente entre 40 y 80 por individuo.

La altura de estos organismos en términos generales, cuando no presentan inflorescencia, se encuentra en el intervalo de 150 a 400 cm. En floración esta altura se puede ver incrementada entre 200 y 400 cm que es lo que llega a medir el escape floral (fig.10).

La inflorescencia es una panícula, constituida por un eje central al cual se insertan en ángulo recto (la mayoría de las veces), un número variable de " ramas " secundarias, que se bifurcan y trifurcan hasta terminar en pequeños receptáculos en los cuales se insertan primero las flores y después los frutos. Las primeras son periantadas, formadas por 6 tépalos cuyo tamaño varía entre 2.3 y 2.6 cm; el cuello puede medir entre 0.27 y 0.35 cm; el ovario es tricarpelar y mide de 1.6 a 2.2 cm; el estilo presenta valores comprendidos entre 0.15 y 0.3 cm. Los 6 estambres que poseen estas flores no presentan el mismo tamaño entre sí, ni tampoco un patrón de variación específico, p.e. 4 largos y 2 cortos y otra combinación, dichas estructuras

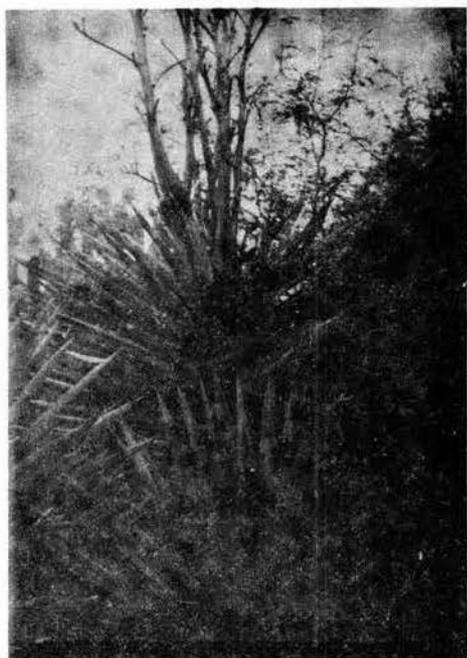


Fig. 13 *Agave karwinskii*, forma
Miahuatlán.

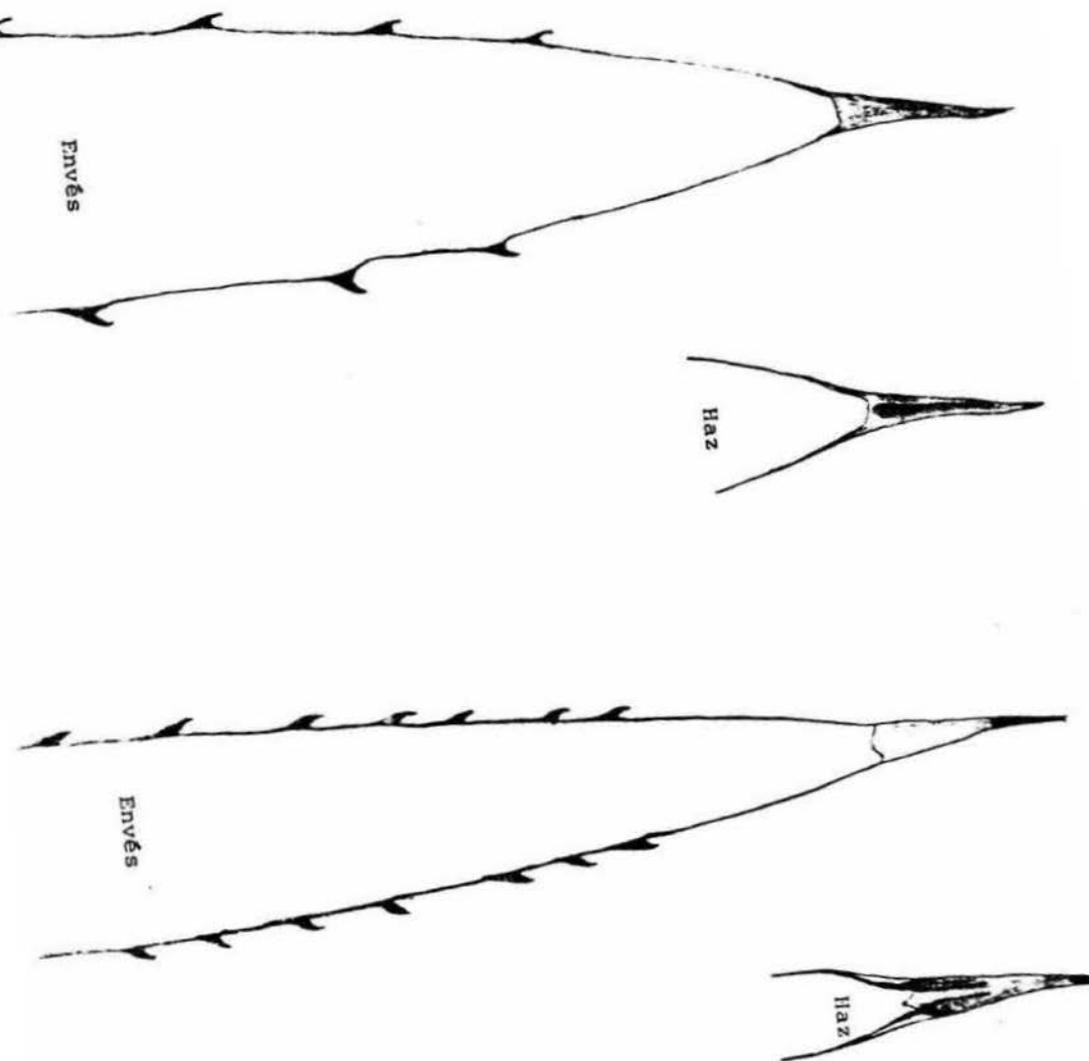


Fig. 14. Características morfológicas de la penca de *A. karwinskii*, forma Miahuatlán.

pueden tener longitudes entre 3.5 y 4.0 cm para el filamento, en tanto que la antera presenta longitudes entre 2.5 y 2.7 cm.

El fruto es una cápsula dehiscente, color café oscuro, trilobular que contiene un número variable de semillas entre 40 y 120 (o más en algunos casos).

2) *Agave karwinskii*, Zucc forma Miahuatlán (fig.13).

La descripción morfológica de *A. karwinskii* forma Miahuatlán, es esencialmente la misma que para la forma Tehuacán, es decir, ambos comparten caracteres como : dimensiones del tallo, el eje central en donde se insertan las pencas, tamaño de los organismos (en general), tipo de inflorescencia, etc. Por lo tanto tomaremos para la forma Miahuatlán la descripción hecha para la forma Tehuacán, a excepción de los siguientes caracteres presentes únicamente en la primera forma mencionada.

La longitud de las pencas varía en función del grado de desarrollo de las mismas, tomando valores entre 50 y 78 cm, desde la inserción al eje central hasta el extremo distal de la púa terminal. Su anchura también varía entre 6.5 y 7.5 cm.

La púa terminal puede tener un tamaño basal entre 0.4 y 0.8 cm, en cuanto a su longitud se encuentra en el intervalo mencionado para la forma Tehuacán (1.6-4.5 cm). La proyección de la espina terminal en el envés de la penca se encuentra ausente en muchos organismos de la forma Miahuatlán (figs. 14 y 15).

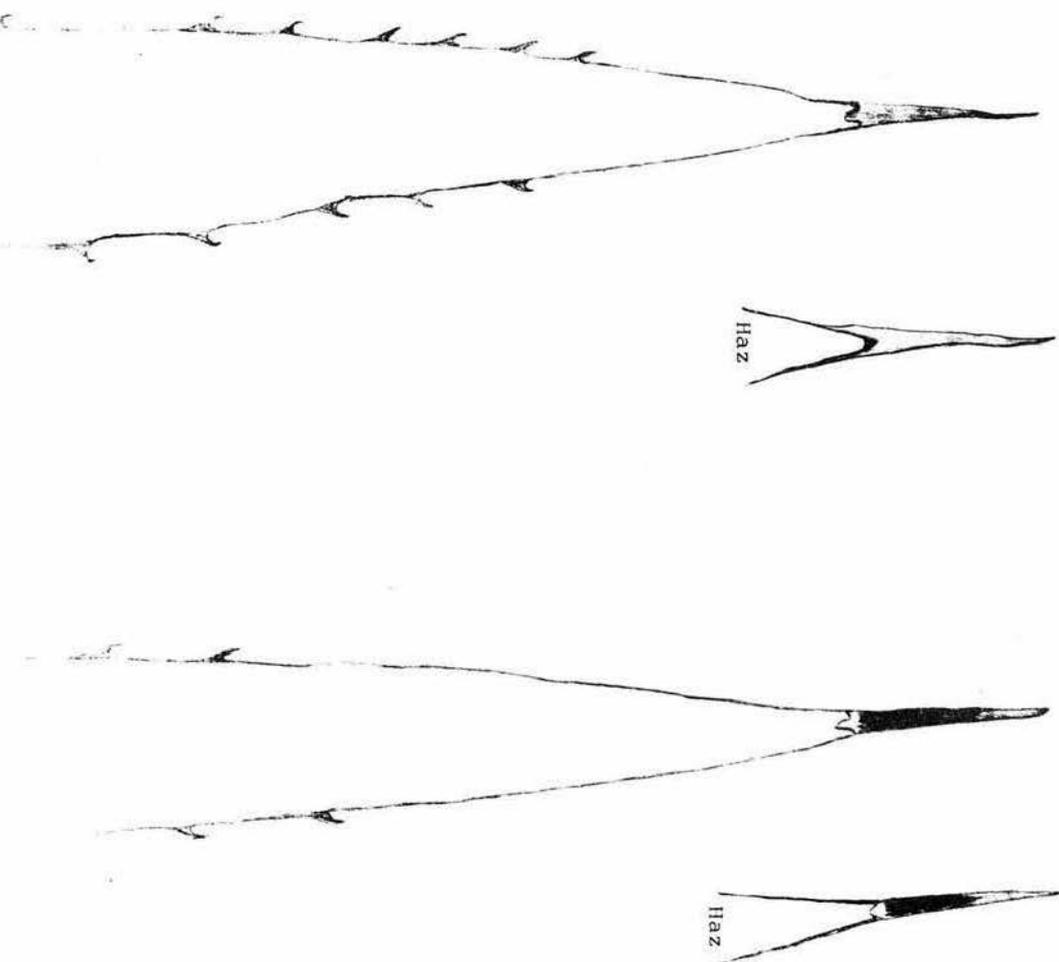


Fig. 15 Características morfológicas de la penca de *Agave karwinskii* forma Miahuatlán.

En términos generales estas son las diferencias que se presentan entre ambos agaves.

Es importante hacer notar que el patrón morfológico antes descrito se ajusta a la mayoría de los casos observados. Sin embargo, ha de mencionarse también que algunos organismos presentan ciertos caracteres muy particulares y de gran interés biológico, tal es el caso de un mecuate (hijuelo) el cual presenta a una edad bastante temprana (aproximadamente 30 cm) un escapo floral de 100 cm de longitud en cuyo extremo se encontraron flores. Este organismo se colectó en el camino Ejutla-Miahuatlán y corresponde a la forma Miahuatlán (fig.16).

Otras dos observaciones importantes se realizaron en la vecindad de Ocotlán y Sta Ma. del Tule, en donde respectivamente se observaron organismos de la forma Miahuatlán que presentaban una inflorescencia central y diez secundarias en la periferia de la primera y en el segundo caso se presentaban 8 inflorescencias pero ninguna central (fig 16).

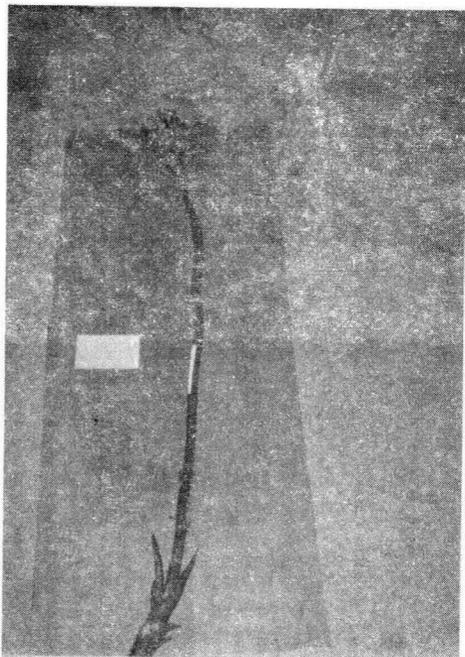
3) *Agave karwinskii*, Zucc forma Amatengo (fig.18).

Este tipo de *A. karwinskii* como en el caso del de Miahuatlán comparte un buen número de caracteres con la forma Tehuacán por lo que nuevamente tomaremos la descripción de aquél, señalando los caracteres propios de la forma Amatengo.

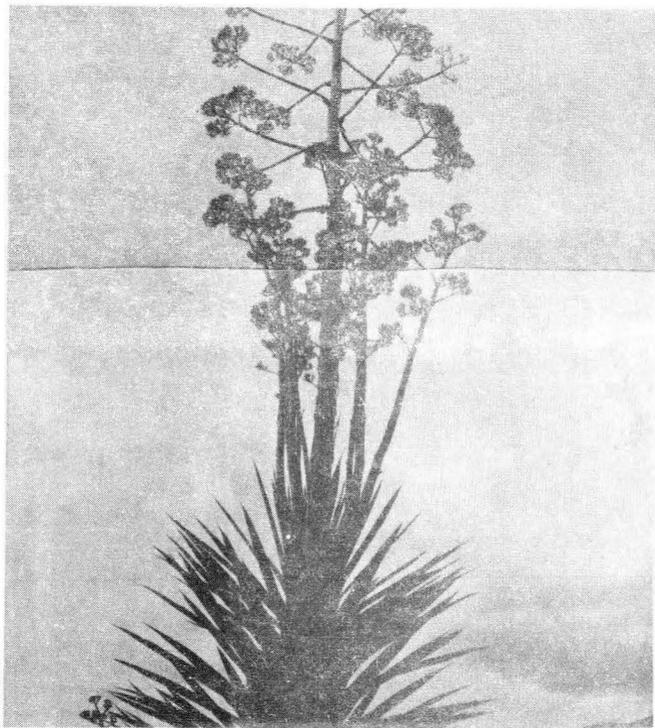
Presenta un tallo pobremente desarrollado, que en el

Fig. 16 Mecuate (hijuelo) de *Agave karwinskii* con inflorescencia (A). *Agave karwinskii* forma Miahuatlán con escapos florales secundarios (B).

A)



B)



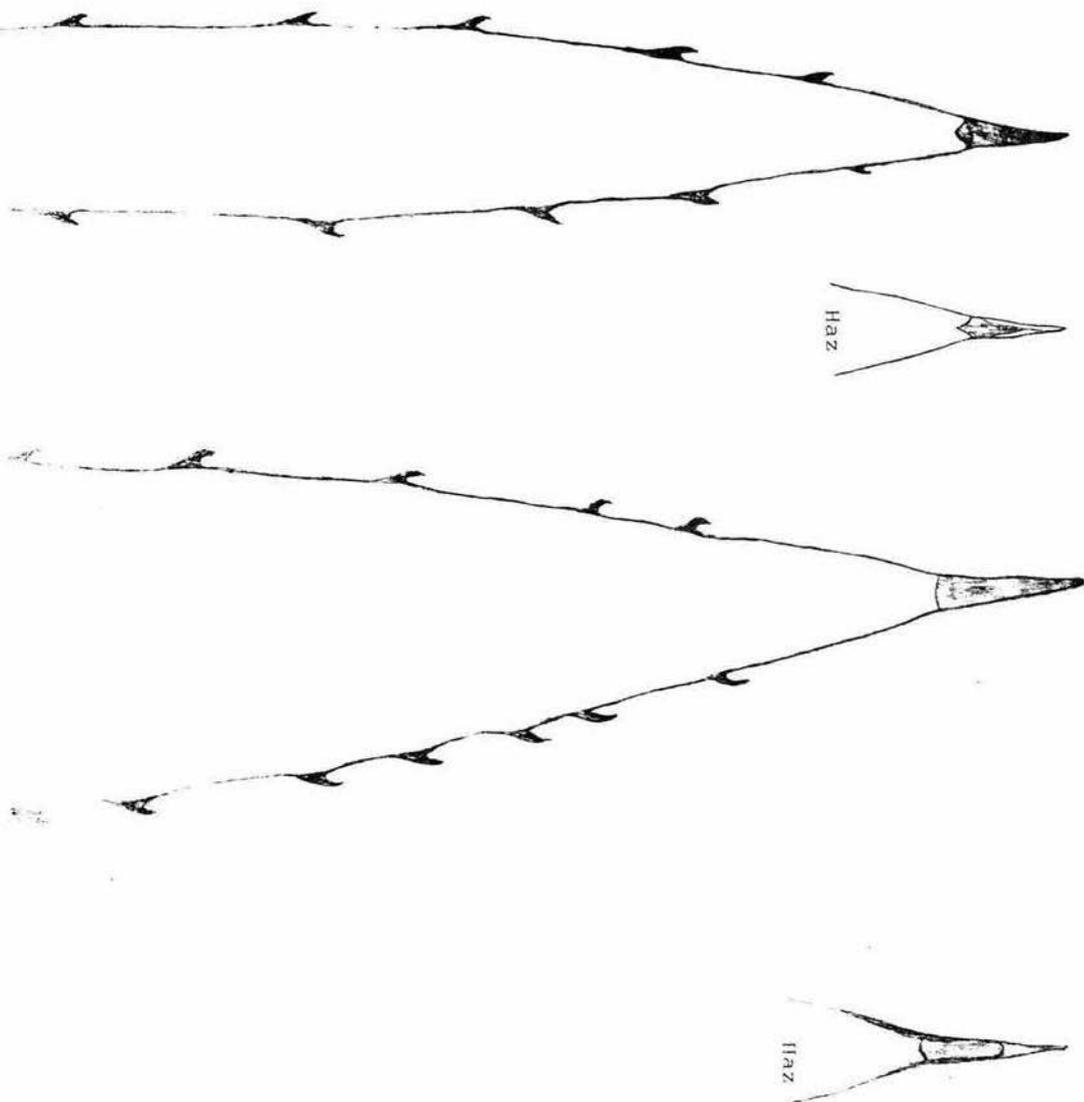


Fig. 17 Características morfológicas de la penca de *Agave harwinskii*, forma Miahuatlán.

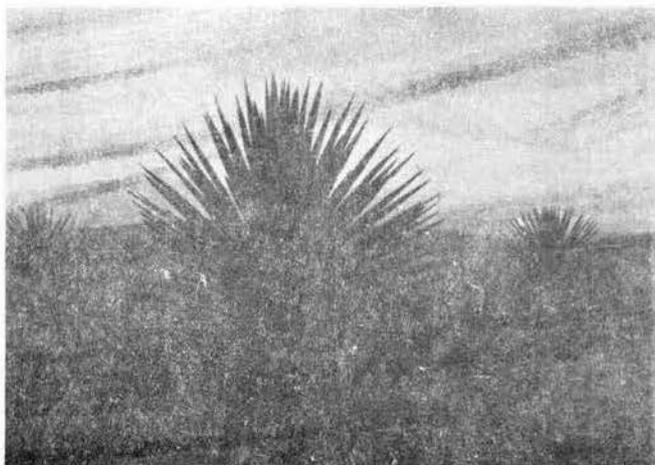


Fig. 18 *Agave karwinskii*, forma **Amatengo**.

mejor de los casos no rebasa los 50 cm, el diámetro es similar al descrito para el tipo Tehuacán. En contraste, el eje central de aquél organismo se encuentra sumamente desarrollado pudiendo tener un diámetro entre 120 y 160 cm (o más en algunos casos) y una longitud comprendida entre los 50 y 100 cm.

Las pencas tienen características parecidas a las formas Tehuacán y Miahuatlán en cuanto a color, espina terminal, etc., pero en cuanto a longitud se aproxima más al tipo Miahuatlán pues las longitudes de sus pencas se encuentran entre 65 y 75 cm y la anchura entre 7 y 8 cm (fig.19).

El resto de las características son similares a las formas Tehuacán y Miahuatlán.

c) Espectro de Variación Morfológica.

Con los datos mencionados en las anteriores descripciones, se construyeron dos gráficas que resumen las variaciones morfológicas de ambos agaves en su(s) zona(s) de distribución, dándoseles el nombre de Espectros de Variación Morfológica (EVM) en virtud de que exhiben la gama de valores que puede tomar un carácter morfológico medible. Ambos espectros registran toda la variación de caracteres de los agaves en estudio, esto implica que el EVM propuesto para *Agave katwinskii* es válido para las tres formas de tectadas (figs. 20 y 21).

d) Caracterización métrica de los órganos florales, Ideogramas florales.

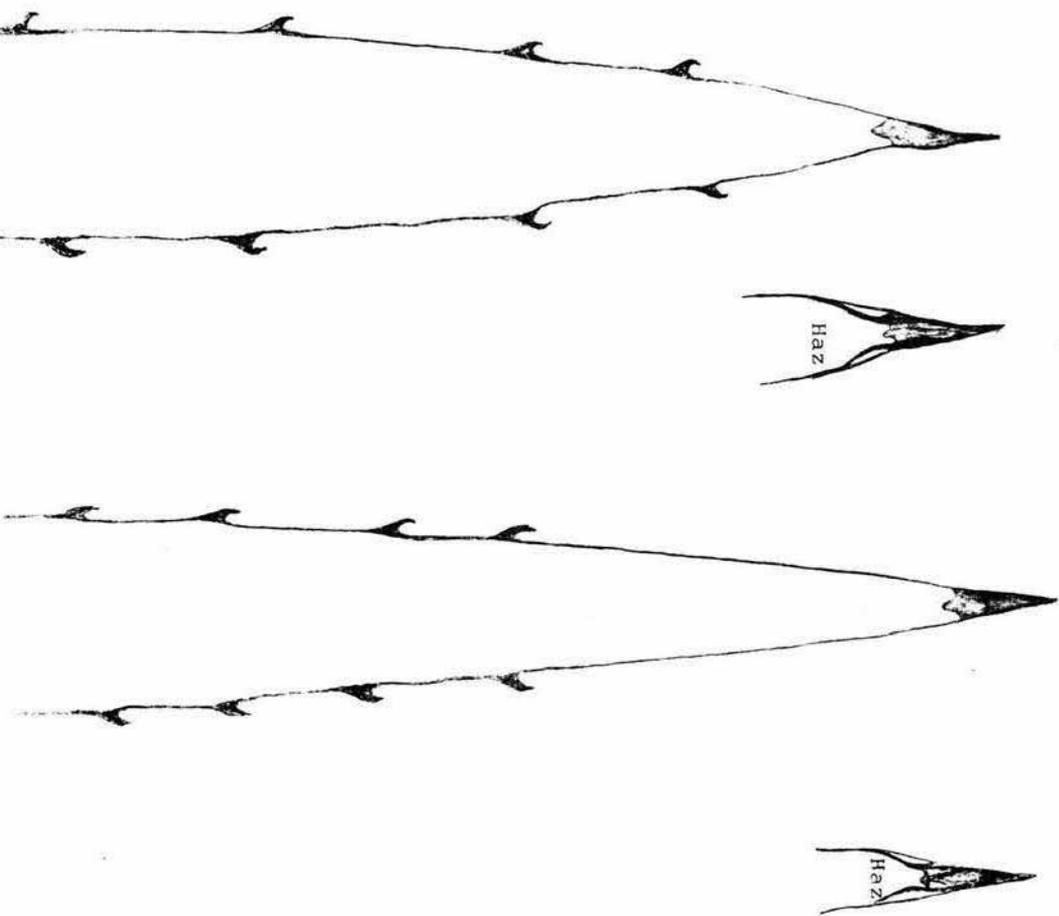


Fig. 19 Características morfológicas de la penca de *Agave karwinskii*, forma *Amatengo*.

Se realizaron mediciones de los distintos órganos florales, encontrando que éstos no presentan un valor constante, sino que varían dentro de un intervalo, a continuación se dan dichos intervalos expresados en milímetros (mm).

Agave karwinskii, (intervalos válidos para las tres formas detectadas).

- 1). Longitud del ovario: 16-22 mm. ✓
- 2). Longitud del cuello: 2.7-3.5 mm. ✓
- 3). Longitud de los tépalos: 23-26 mm.
- 4). Longitud del estilo: 32-36 mm.
- 5). Longitud del estigma: 1.5-3.0 mm.
- 6). Longitud del filamento: 35-40 mm.
- 7). Longitud de la antera: 25-27 mm.

Agave aff. tequilana

- 1). Longitud del ovario: 17-24 mm. ✓
- 2). Longitud del cuello: 3-4 mm. ✓
- 3). Longitud de los tépalos: 24-28 mm.
- 4). Longitud del estilo: 34-36 mm.
- 5). Longitud del estigma: 1.2-2.0 mm.
- 6). Longitud del filamento: 35-40 mm.
- 7). Longitud de la antera: 24-28 mm.

Con base en estos datos se construyeron los ideógra-

fos florales (Gentry, 1978), en los cuales las barras negras representan la longitud del tubo constituido por la unión de los tépalos; la barra blanca representa la longitud total de los tépalos y el punto, la altura del tubo a la cual se insertan los filamentos de los estambres.

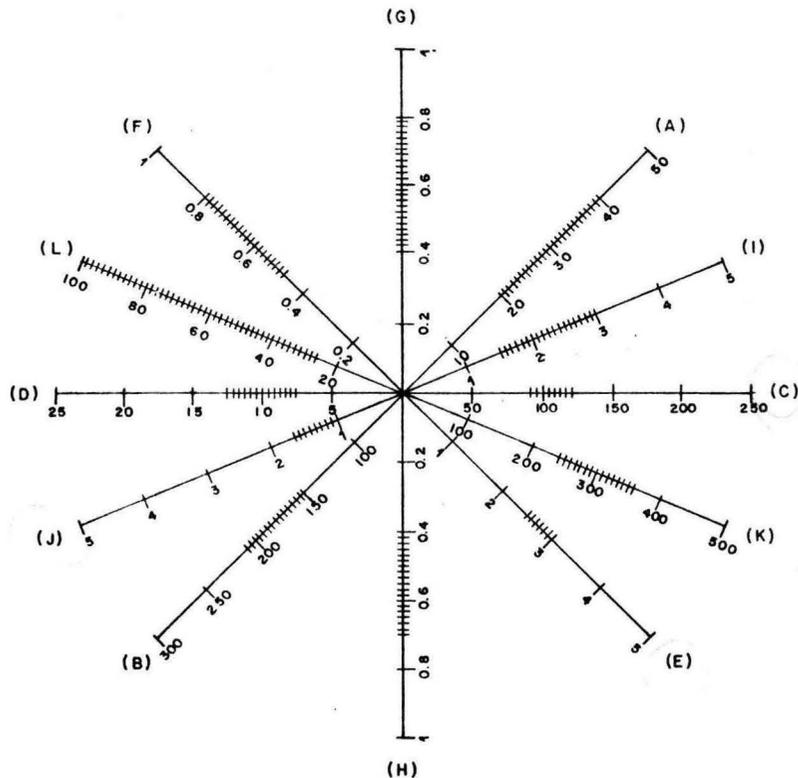


Agave aff tequilana

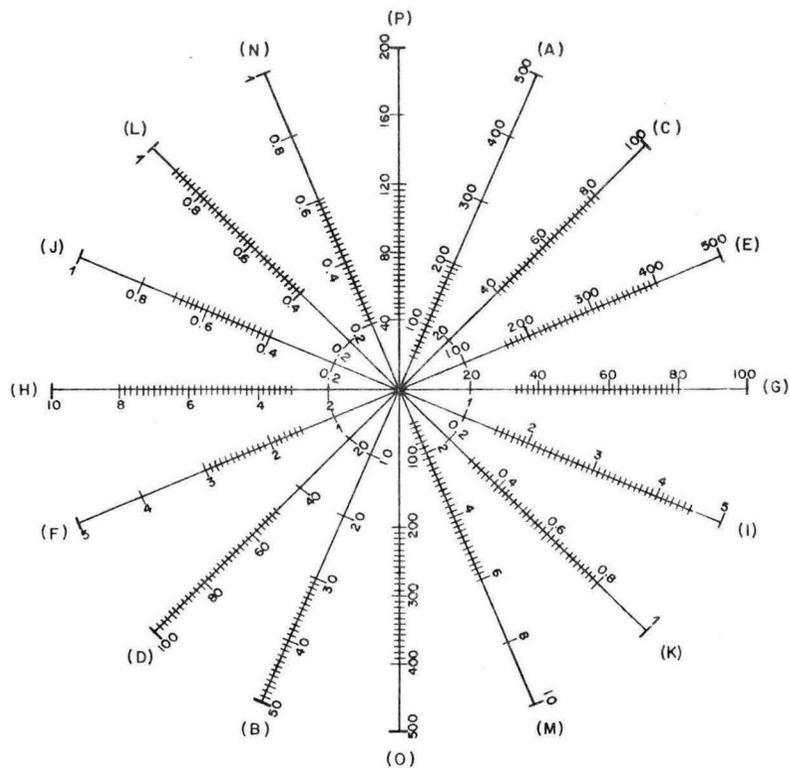


Agave karwinskii Zucc.

Fig. 20 Espectro de Variación Morfológica de *Agave aff tequilana*.



- a) Número de pencas.
- b) Altura del agave (sin inflorescencia) (cm)
- c) Longitud de la penca (cm)
- d) Ancho de la penca (cm)
- e) Longitud de la espina terminal (cm)
- f) Ancho de la espina terminal (zona basal) (cm)
- g) Longitud de las espinas laterales (cm)
- h) Ancho de las espinas laterales (zona basal) (cm)
- i) Espacio entre las espinas laterales (cm)
- j) Tamaño de la prolongación de la espina terminal (cm)
- k) Longitud del escapo floral (cm)
- l) Número de semillas.

Fig. 21 Espectro de Variación Morfológica de *Agave karwinskii*.

- a) Tamaño del tallo (cm)
- b) Diámetro del tallo (cm)
- c) Número de pencas
- d) Longitud del eje central del agave (cm)
- e) Longitud del agave (sin inflorescencia) (cm)
- f) Longitud de la púa terminal del eje central (cm)
- g) Longitud de la penca.
- h) Ancho de la penca.
- i) Longitud de la espina terminal de las pencas (cm)
- j) Longitud de las espinas laterales (cm)
- k) Ancho de la espina terminal de las pencas (cm)
- l) Ancho de las espinas laterales (cm)
- m) Distancia entre las espinas laterales (cm)
- n) Longitud de la prolongación de la espina terminal de las pencas (cm)
- o) Longitud del escapo floral (cm)
- p) Número de semillas.

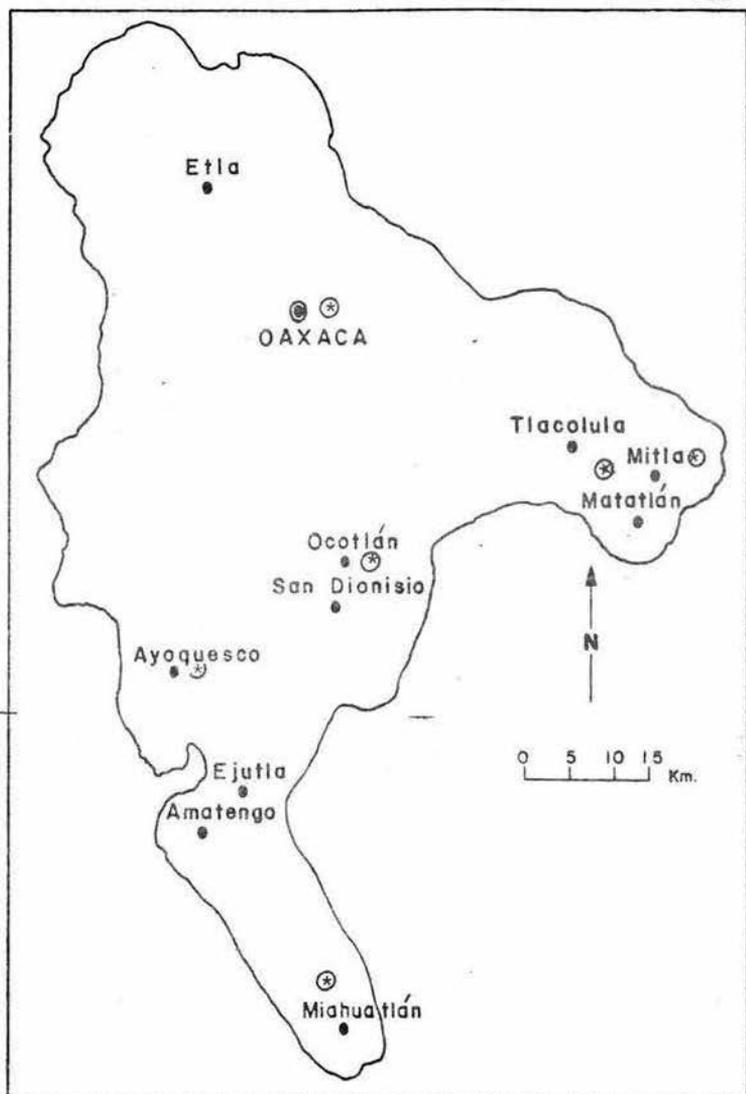
II. ESTUDIO CITOGENETICO.

A) *Agave aff tequilana*.

1. Mapa de zonas de muestreo. Con base en el mapa de distribución, (mapa 5), se establecieron zonas de muestreo las cuales comprenden tanto las regiones extremas como las centrales del área en donde crece este agave, en el mapa 8 se encuentran señaladas dichas zonas y los lugares más cercanos a ellas son: Cd. de Oaxaca, Mitla, Ocotlán, Ayoquesco y Miahuatlán.
2. Tabla de conteos de cromosomas. En la tabla 3 se muestran los datos de los conteos de cromosomas realizados en preparaciones de ápices de raíz de mecuates provenientes de las zonas de muestreo mencionadas en el inciso uno, y la Fig. 22 corresponde al histograma trazado a partir de dichos datos.
3. Determinación del número cromosómico del estado diploide ($2n$) de *Agave aff tequilana*. A partir de los datos expresados en la Tabla 3, se calcularon las medias para el número cromosómico diploide, así como las desviaciones estandar y variancias respectivas, los resultados se encuentran al final de cada columna de la ya citada Tabla 3. En virtud de que los valores presentan cifras decimales, se decidió redondearlos para facilitar el análisis matemático, de esta manera tenemos:



Fig. 22 **Fotomicrografía de una célula en meta-**
fase mitótica, tomada de una prepara-
ción de ápice de raíz de *Agave añé te-*
***quilana* (1500 x).**



MAPA 8 Zonas de muestreo (*) para Estudio Citogenético de *Agave* spp. Tequilana.

\bar{x} 2n	Muestra	
60	Oaxaca	a
61	Miahuatlán	b
60	Mitla	c
60	Ayoquesco	d
61	Ocotlán	e

Para calcular la media poblacional a partir de los valores de las medias anteriores, de acuerdo con la teoría de las distribuciones muestrales, previamente se aplicó el estadístico de prueba "t" para asegurarse que las muestras tomadas pertenecen al mismo universo, en otras palabras, para asegurarse que todas las muestras tomadas pertenecen a la misma especie en virtud de que presentan el mismo número cromosómico y que las diferencias observadas se deben al proceso azaroso del muestreo. Los resultados se expresan en la Tabla 4, en la cual se observa que de acuerdo con los valores calculados para "t" y con los establecidos en tablas (Daniel, 1980), no existen diferencias significativas entre las medias de los números cromosómicos (2n) de las muestras analizadas; por lo tanto se puede realizar una estimación de la media poblacional a partir de dichas medias muestrales, así tenemos:

$$\mu (2n) = 60.40$$

$$\sigma_{\bar{x}} (2n) = 0.55$$

y redondeado hasta números enteros:

$$\mu(2n) = 60 \text{ cromosomas}$$

$$\frac{\sigma}{x} = 1 \text{ cromosoma}$$

El número cromosómico diploide (2n) para la especie *Agave aff tequilana* es: 60.

4. Cariotipo.

En la Fig. 24 se muestra el cariotipo (2n) de *A. aff tequilana*, obtenido a partir de preparaciones de ápices de raíz, en tanto que en la Tabla 5 se encuentran los valores calculados para L, s (longitud del brazo largo y corto), C (L + s), r (proporción de brazos cromosómicos) d (diferencia de brazos cromosómicos), i (índice centromérico) términos necesarios para definir la nomenclatura de los pares de cromosomas de acuerdo con Levan et al (1964), en función de la posición del centrómero. (Véase el Apéndice II).

De la misma manera en la Fig. 25 se puede observar el ideograma del cariotipo de *A. aff tequilana* construido a partir de los datos de la ya citada Tabla 5.

TABLA 3. Conteos de Cromosomas de muestras de *Agave aff Tequilana*, provenientes de los Valles Centrales de Oaxaca.

No. de Conteo	Oaxaca (2n)	Miahuatlán (2n)	Mitlā (2n)	Ayoquesco (2n)	Ocotlán (2n)
1)	60	64	55	58	62
2)	62	54	64	60	63
3)	59	65	57	56	55
4)	66	58	64	60	65
5)	59	65	57	54	61
6)	65	61	59	63	60
7)	56	55	56	66	59
8)	55	66	65	58	60
9)	55	65	59	57	58
10)	58	57	64	64	62
\bar{x}	59.50	61.00	60.00	59.60	60.50
s	3.87	4.62	3.86	3.78	2.80
s ²	14.98	21.33	14.90	14.29	7.83
C.V.	0.07	0.08	0.06	0.06	0.05

Fig. 23 Histograma de números cromosómicos diploides ($2n$) de *Agave aff Tequilana* construido a partir de los datos de la Tabla 3.

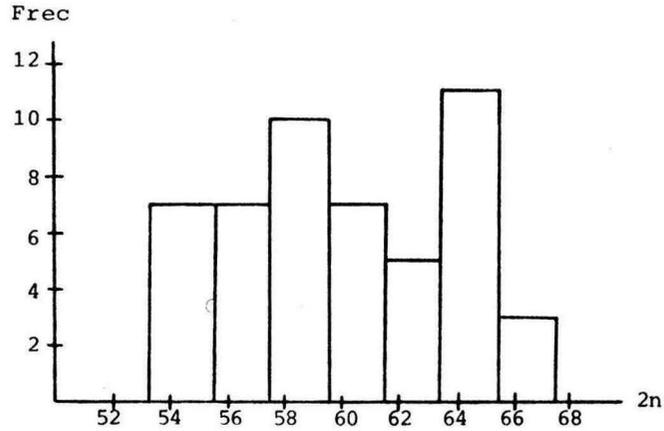


TABLA 4. Comparación entre las \bar{x} de números cromosómicos diploides (2n) de muestras de *Agave aff Tequilana*, mediante el estadístico de prueba t.

Comparación entre las \bar{x} de:	Valor de "t" calculado	Valores críticos de "t" al 0.99 conf.	D e c i s i ó n
a - b	0.79	\pm 2.821	No existen diferencias significativas a un nivel de confiabilidad de 0.99
b - c	0.53	\pm 2.821	idem
c - d	0.23	\pm 2.821	idem
d - e	0.61	\pm 2.821	idem

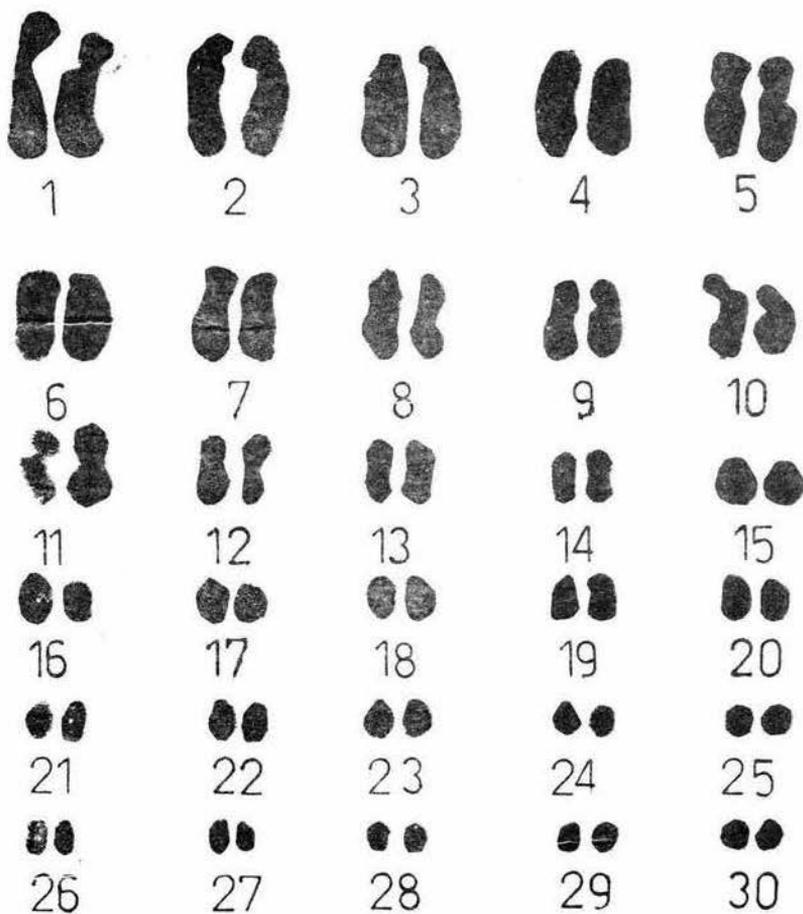
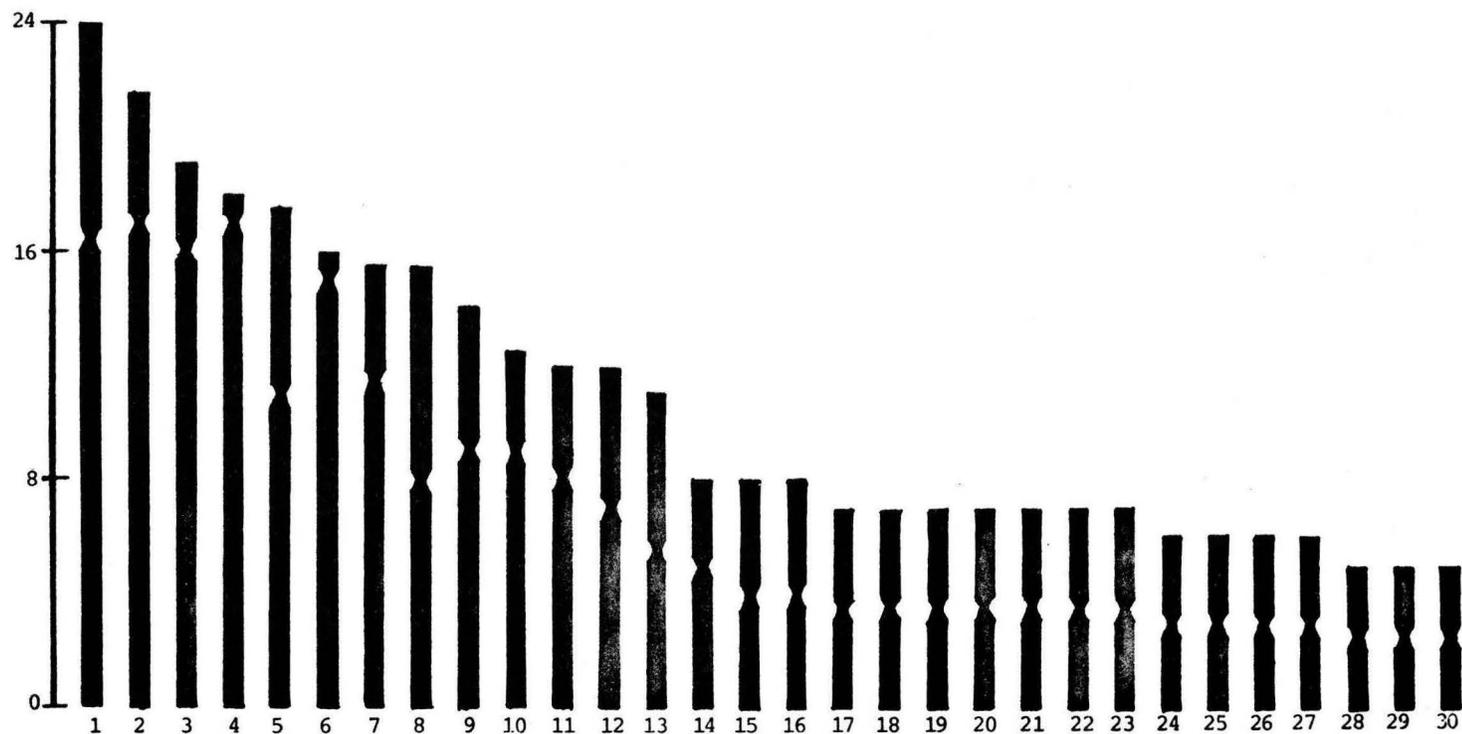
Fig. 24 Cariotipo de *Agave aff Tequilana* $2n = 60$.

Tabla 5. Determinación de los valores r , d , i , para la nomenclatura de cromosomas, propuesta por Levan et.al (1964). Cariotipo de *Agave aff Tequilana* (Véase Apéndice II).

Par cromosómico	L	s	C	r	d	i	Símbolo
1	16.5	7.5	24.0	2.20	3.75	31.25	sm
2	17.0	4.5	21.5	3.78	5.81	20.93	st
3	16.0	3.0	19.0	5.33	6.84	15.79	st
4	17.0	1.0	18.0	17.00	8.89	5.56	t
5	11.0	6.5	17.5	1.69	2.57	37.14	sm
6	15.0	1.0	16.0	15.00	8.75	6.25	t
7	11.5	4.0	15.5	2.88	4.84	25.81	sm
8	8.0	7.5	15.5	1.07	0.32	48.39	m
9	9.0	5.0	14.0	1.80	2.86	35.71	sm
10	9.0	3.5	12.5	2.57	4.40	28.00	sm
11	8.0	4.0	12.0	2.00	3.33	33.33	st
12	7.0	5.0	12.0	1.40	1.67	41.67	m
13	5.5	5.5	11.0	1.00	0.00	50.00	M
14	5.0	3.0	8.0	1.67	2.50	37.50	sm
15	4.0	4.0	8.0	1.00	0.00	50.00	M
16	4.0	4.0	8.0	1.00	0.00	50.00	M
17	3.5	3.5	7.0	1.00	0.00	50.00	M
18	3.5	3.5	7.0	1.00	0.00	50.00	M
19	3.5	3.5	7.0	1.00	0.00	50.00	M
20	3.5	3.5	7.0	1.00	0.00	50.00	M
21	3.5	3.5	7.0	1.00	0.00	50.00	M
22	3.5	3.5	7.0	1.00	0.00	50.00	M
23	3.5	3.5	7.0	1.00	0.00	50.00	M
24	3.0	3.0	6.0	1.00	0.00	50.00	M
25	3.0	3.0	6.0	1.00	0.00	50.00	M
26	3.0	3.0	6.0	1.00	0.00	50.00	M
27	3.0	3.0	6.0	1.00	0.00	50.00	M
28	2.5	2.5	5.0	1.00	0.00	50.00	M
29	2.5	2.5	5.0	1.00	0.00	50.00	M
30	2.5	2.5	5.0	1.00	0.00	50.00	M

Fig. 25 Ideograma del Cariotipo de *Agave aff Tequilana*. $2n = 60$.

* Unidades arbitrarias.

B) *Agave karwinskii*, Zucc.

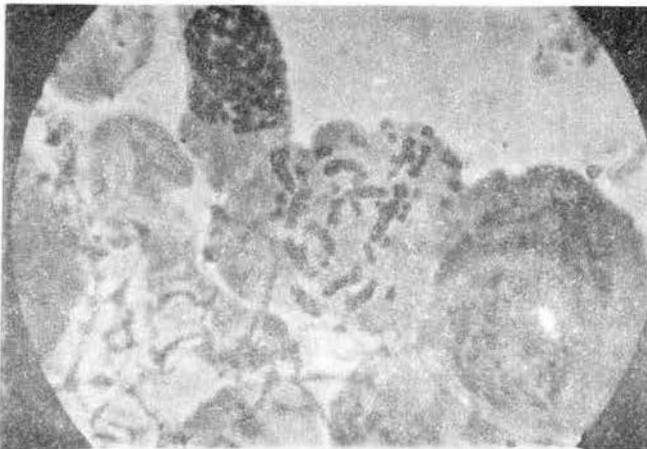
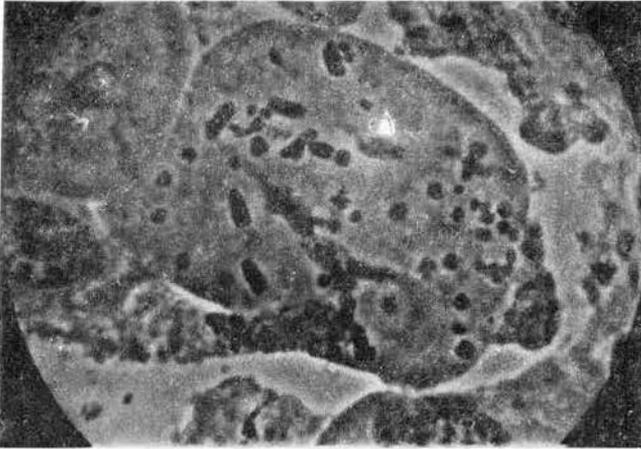
1. Mapas de zonas de muestreo. Como en el caso de *A. aff. tequilana*, se establecieron zonas de muestreo a partir del mapa de distribución, dichas zonas se encuentran señaladas en los mapas 9 y 10. Siendo los lugares más cercanos a ellos: en el Valle de Tehuacán: Tehuacán, Zapotitlán de las Salinas y Chilac; en los Valles Centrales de Oaxaca: Oaxaca, Ayoquesco, Amatengo, Miahuatlán, Ocotlán, Mitla.
2. Tablas de conteos de cromosomas. En las tablas 6 a 10 se encuentran los datos obtenidos de los conteos de cromosomas en preparaciones de ápices de raíz de mecuates provenientes de las zonas de muestreo antes mencionadas. Asimismo las Figs. 27, 28, 39 y 30 corresponden a los histogramas construidos a partir de dichos datos.
3. Determinación del número cromosómico de *Agave karwinskii*, en estado diploide (2n).

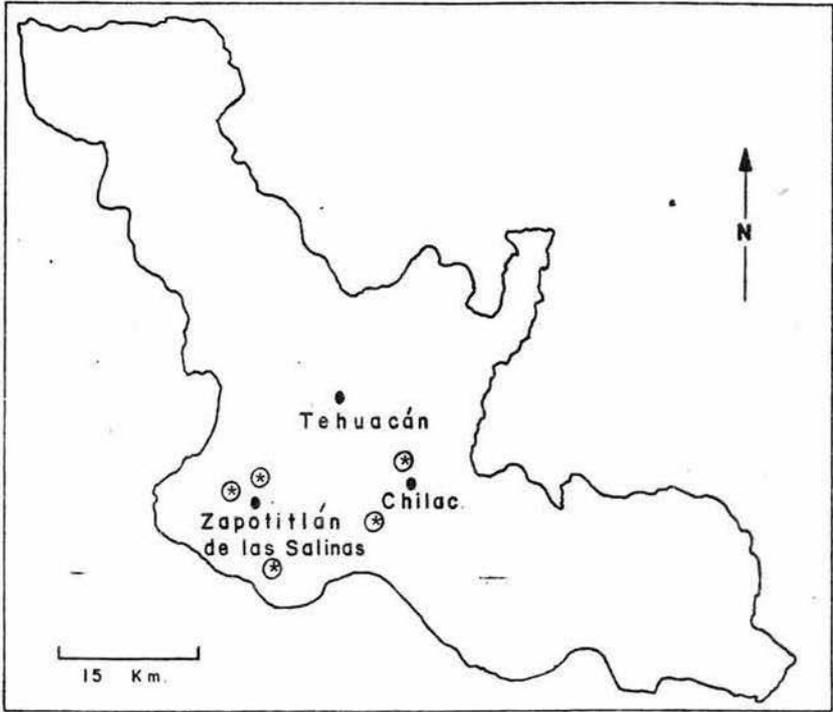
- Valle de Tehuacán.

Una vez calculadas las medias para cada muestra, se procedió a comparar las mismas utilizando el estadístico de prueba "Z". Encontrando que a un nivel de confiabilidad de 0.99, las muestras provenientes de Zapotitlán, presentan diferencias significativas en relación a las que se colectaron en Chilac (Véase Tabla 11).

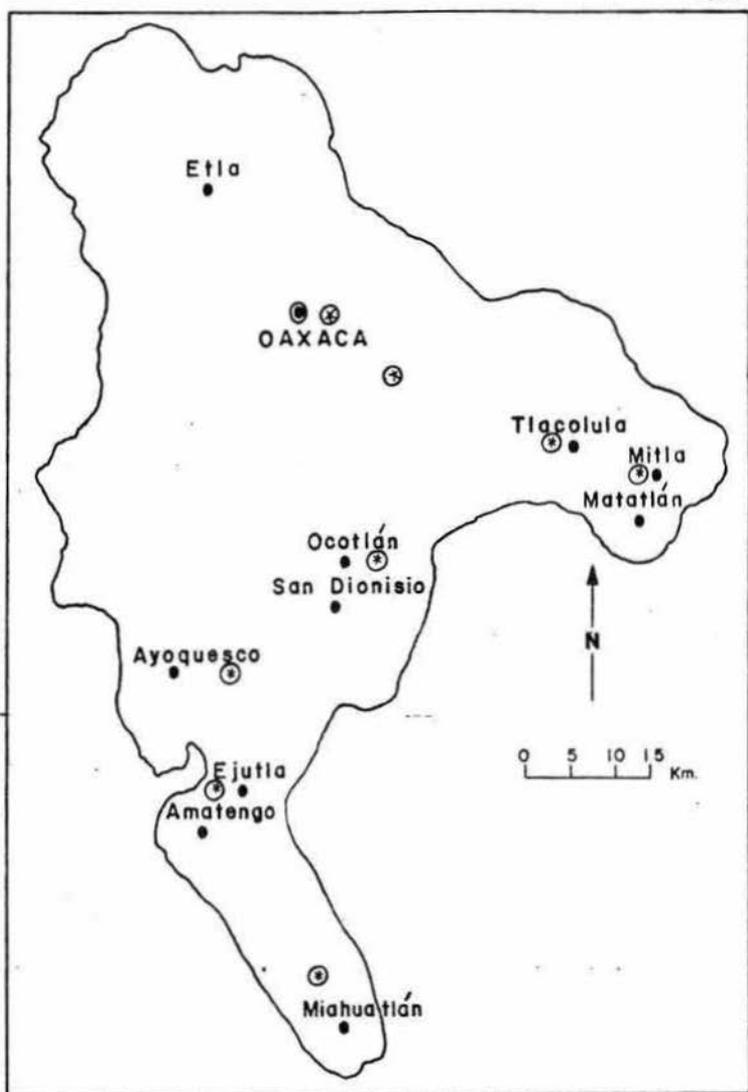
Como cada una de las muestras analizadas es considera

Fig. 26 Fotomicrografías de células en metafase mitótica, tomadas a partir de preparaciones de ápice de raíz de *Agave Karwinskii*, colectadas en el Valle de Tehuacán (1500x)





Mapa 9 Zonas de muestreo (*) para estudio citogenético de *Agave karwinskii*.



MAPA 10 Zonas de muestreo (*) para Estudio Citogenético de *Agave karwinskii*.

Tabla 6. Conteos de cromosomas de muestras de *Agave kar-sinskii*, provenientes de Zapotitlán de las Salinas (Valle de Tehuacán).

No.	Conteo	Muestra 1 (2n)		Muestra 2 (2n)		Muestra 3 (2n)	
1)	21)	45	45	40	38	35	37
2)	22)	36	37	42	39	39	39
3)	23)	46	43	40	42	41	41
4)	24)	38	40	38	38	40	38
5)	25)	37	46	36	39	37	34
6)	26)	34	40	40	40	38	37
7)	27)	43	34	42	40	41	34
8)	28)	40	34	39	42	38	44
9)	29)	38	34	36	39	43	35
10)	30)	34	38	39	39	44	41
11)	31)	39	34	39	40	42	40
12)	32)	40	36	40	42	34	43
13)	33)	34	40	38	38	37	41
14)	34)	36	43	36	42	40	38
15)	35)	39	34	42	39	40	43
16)	36)	41	39	44	36	37	41
17)	37)	34	38	36	44	44	34
18)	38)	34	39	38	38	34	41
19)	39)	36	46	38	40	43	39
20)	40)	46	36	40	40	41	42

n	40	40	40
\bar{x}	38.65 (39)**	39.45 (39)	39.25 (39)
S	4.01 (4)	2.07 (2)	3.09 (3)
C.V.*	0.10	0.05	0.08
$S_{\bar{x}}$	0.63	0.33	0.49
μ	38.65 ± 1.63 (39+2)	39.45 ± 0.84 (39+1)	39.25 ± 1.26 (39+1)

* C.V. = Coeficiente de variación.

** Datos redondeados.

Fig.27 Histograma de números cromosómicos diploides ($2n$) de *Agave karwinskii*, contruido a partir de los datos de la Tabla 6.

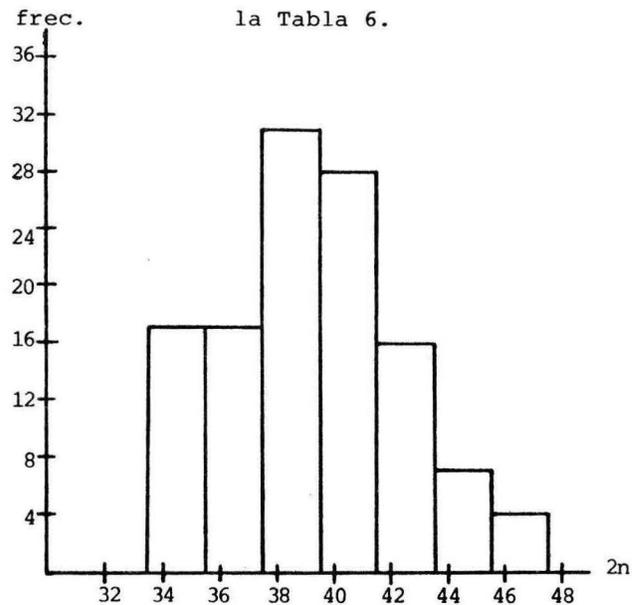


Tabla 7. Conteos de cromosomas de muestras de *Agave karwinskii*, provenientes de Chilac (Valle de Tehuacán)

No. de Conteo		Muestra A (2n)		Muestra B (2n)	
1)	21)	30	30	30	30
2)	22)	34	32	30	30
3)	23)	32	32	30	30
4)	24)	30	32	32	32
5)	25)	30	30	30	32
6)	26)	32	30	30	32
7)	27)	31	34	30	32
8)	28)	30	31	32	30
9)	29)	30	30	33	33
10)	30)	30	30	33	32
11)	31)	30	30	32	30
12)	32)	32	30	32	32
13)	33)	32	32	32	30
14)	34)	32	32	36	30
15)	35)	34	34	32	32
16)	36)	32	32	33	32
17)	37)	32	32	30	30
18)	38)	30	30	32	30
19)	39)	34	30	33	33
20)	40)	30	32	30	30

n	40	40
\bar{x}	31.30 (31)**	31.35 (31)
s	1.38 (1)	1.41 (1)
C.V.*	0.04	0.04
$S_{\bar{x}}$	0.22	0.22
μ	31.30 ± 0.56 (31 ± 1)	31.35 ± 0.58 (31 ± 1)

* Coeficiente de variación.

** Datos redondeados.

Fig. 28 Histograma de números cromosómicos diploides ($2n$) de *Agave karwinskii* construido a partir de los datos de la Tabla 7.

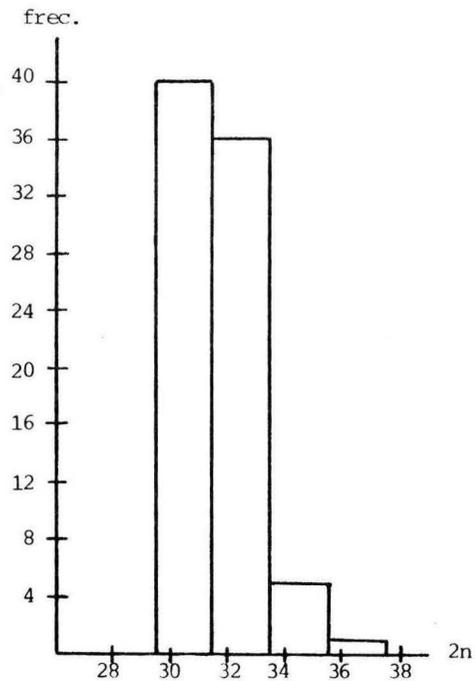


Tabla 8 Conteos de cromosomas de muestras de *Agave karwinskii* forma Tehuacán (Valles Centrales de Oaxaca)

No. de Conteo	Sta. Ma. del Tule (A) (2n)	Ejutla-Miahuatlán (B) (2n)	Mitla (C) (2n)
1)	33	28	28
2)	33	30	28
3)	25	28	33
4)	26	30	27
5)	33	31	33
6)	28	32	28
7)	31	30	30
8)	33	32	31
9)	27	28	30
10)	25	29	29

\bar{x}	29.4 (29) *	29.80 (30)	29.70 (30)
S	3.53 (4)	1.55 (2)	2.11 (2)
S ²	12.49	2.40	4.46
C.V.	0.12	0.05	0.07
$S_{\bar{x}}$	1.12	0.49	0.67

* Valores redondeados.

Fig. 29 Histograma de números cromosómicos diploides ($2n$) de *Agave karwinskii*, construidos a partir de los datos de la Tabla 8

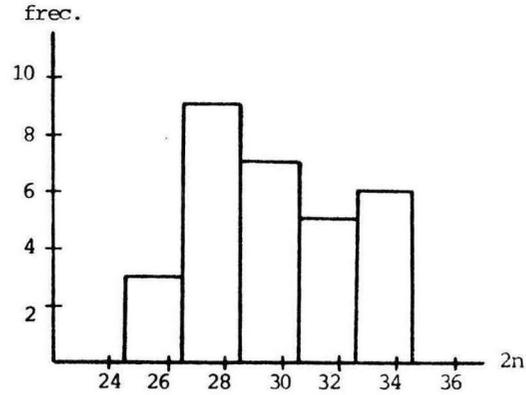


Tabla 9 Conteos de cromosomas de muestras de *Agave karwinskii* forma Miahuatlán.

No.de Conteo	Amatengo-Miahuatlán (1) (2n)	Ayoquesco (2) (2n)	Ocotlán (3) (2n)
1)	40	43	39
2)	36	38	40
3)	37	41	43
4)	36	38	40
5)	36	43	37
6)	42	43	42
7)	36	38	43
8)	39	39	42
9)	40	40	43
10)	43	37	39

\bar{x}	38.50 (39)	40	40.8 (41)
S	2.68 (3)	2.36 (2)	2.1 (2)
S ²	7.17	5.56	4.4
C.V.	0.07	0.06	0.05
$S_{\bar{x}}$	0.85	0.75	0.66

Tabla 10 Conteos de cromosomas de Muestras
de *Agave karwinskii* forma Amatengo

No. de Conteo	Muestra ϕ (2n)
1)	36
2)	43
3)	44
4)	43
5)	40
6)	41
7)	38
8)	43
9)	36
10)	40
11)	36
12)	41
13)	43

\bar{x}	40.31	(40)
S	2.95	(3)
S ²	8.73	
C.V.	0.07	
$S_{\bar{x}}$	0.82	

Fig. 30 Histogramas de números cromosómicos diploides ($2n$) de *Agave karwinskii*, construídos a partir de los datos de las Tablas 9 (λ) y 10 (B).

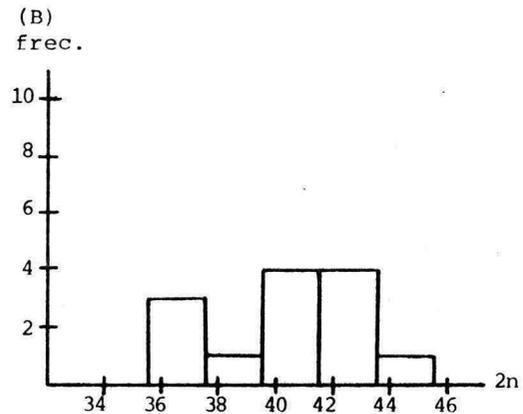
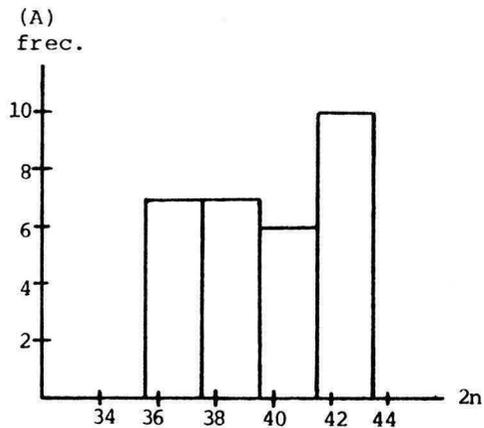


TABLA 11. Comparación entre las \bar{x} de números cromosómicos (2n) de muestras de *Agave karwinskii*, provenientes del Valle de Tehuacán

Comparación entre las \bar{x} de:	Valor de "Z" calculado	Valores críticos de Z al 0.99 de conf.	Decisión
1 - 2	1.12	\pm 2.58	No existen diferencias significativas a un nivel de confiabilidad de 0.99
2 - 3	0.34	\pm 2.58	idem
A - B	0.16	\pm 2.58	idem
1 - A	10.96	\pm 2.58	Existen diferencias significativas a un nivel de confiabilidad de 0.99

da estadísticamente grande, a partir de los valores de \bar{x} (media muestral), s y n , se puede hacer una estima de la media poblacional utilizando el estadístico:

$$\mu = \bar{x} \pm Z (1-\alpha/2) \sigma_{\bar{x}}$$

donde:

$$\sigma_{\bar{x}} = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$$

tomando a s como estima de σ (Véase Tablas 6 y 7).

Nótese que para las muestras de Zapotitlán los valores de la \bar{x} redondeados son todos iguales a 39, sin embargo, no se acepta este número como estimación de la media poblacional porque: a) a nuestro juicio son pocas muestras para utilizar la teoría de distribuciones muestrales; b) se desea estimar la media poblacional del número cromosómico diploide de una especie, de aquí que teóricamente sea más aceptable esperar un número par que uno que no lo sea, (Véase "Discusión y Conclusiones") por eso podemos proponer como $2n = 40$, este punto de vista se ve apoyado por el hecho de que las estimaciones de la media poblacional hechas a partir de las muestrales, demuestran que dicha μ se encuentra entre 39 y 40 en las muestras cuyo coeficiente de variación es menor (Tabla 6).

Algo similar sucede en las muestras de Chilac en donde las \bar{x} sugieren una μ de 31, nuevamente aquí no podemos usar la teoría de distribuciones muestrales para calcular la μ , ya que son muy pocas muestras y por otro lado no

aceptamos 31 como número diploide por las razones ya expuestas anteriormente.

Las estimaciones de la μ a partir de las \bar{x} (ver Tabla 7) nos sugieren dos valores con iguales posibilidades de corresponder a la μ : 30, 32, sugerimos 30 con base en el análisis visual de los datos contenidos en la Tabla 6, según el cual el valor modal es 30.

La dos hipótesis planteadas anteriormente, requieren de una comprobación estadística, para ser aceptadas, se eligió la estadística χ^2 para lo cual se calcularon los valores teóricos de la siguiente manera:

a). Para muestras colectadas cerca de Zapotitlán. Dado que se propone 40 como media poblacional, se tomó como una estima de la desviación estándar poblacional (σ) a la s de la muestra en cuestión. Ya que en una distribución normal el 68.2 % de los valores se encuentran a $\pm 1 \sigma$ de la μ , el 95.4 % a $\pm 2 \sigma$ y el 99.8 % a $\pm 3 \sigma$, entonces los valores teóricos esperados serán: $40 \pm 1 \sigma$; $40 \pm 2 \sigma$ y $40 \pm 3 \sigma$.

Así tenemos:

Muestra 1. Valores Teóricos:

28 - 32	(2.2%)	$\mu = 40$
32 - 36	(13.6%)	$S = 4$
36 - 44	(68.2%)	$n = 40$
44 - 48	(13.6%)	
48 - 52	(2.2%)	

2n	Frecuencias observadas	Frecuencias esperadas
28 - 31	0	1
32 - 35	10	5
36 - 44	24	27
45 - 48	6	5
49 - 52	0	1

$$x^2 = \frac{(\text{Frec. observadas} - \text{Frec. esperadas})^2}{\text{Frec. esperadas}}$$

Valores críticos de x^2 para un nivel de confiabilidad
0.99: 0.207 - 14.86

$$x^2 = 7.53$$

Para un nivel de confiabilidad de 0.99 las diferencias entre las frecuencias de números cromosómicos (2n) correspondiente a una distribución cuya media sea igual a 40, y las frecuencias observadas, no son significativas, por tanto: $\mu = 40$

Muestra 2. Valores Teóricos:

34 - 36	(2.2%)	$\mu = 40$
36 - 38	(13.6%)	$\sigma = 2$
38 - 42	(68.2%)	$n = 40$
42 - 44	(13.6%)	
44 - 46	(2.2%)	

2n	Frecuencias observadas	Frecuencias esperadas
34 - 35	0	1
36 - 37	5	5
38 - 42	33	27
43 - 44	2	5
45 - 46	0	1

$$\chi^2 = \frac{(\text{Frec. observadas} - \text{Frec. esperadas})^2}{\text{Frec. esperadas}}$$

$$\chi^2 = 5.13$$

Para un nivel de confiabilidad de 0.99 las diferencias entre las frecuencias de números cromosómicos (2n) correspondientes a una distribución cuya media se iguala a 40 y las frecuencias observadas, no son significativas y por tanto: $\mu = 40$.

Muestra 3.

Valores Teóricos:

31- 34	(2.2%)	$\mu = 40$
34 - 37	(13.6%)	$\sigma = 3$
37 - 43	(68.2%)	$n = 40$
43- 46	(13.6%)	
46 - 49	(2.2%)	

2n	Frecuencias observadas	Frecuencias esperadas
31 - 33	0	1
34 - 36	7	5
37 - 43	30	27
44 - 46	3	5
47 - 49	0	1

$$\chi^2 = \frac{(\text{Frec. observadas} - \text{Frec. esperadas})^2}{\text{Frec. esperadas}}$$

$$\chi^2 = 3.93$$

Para un nivel de confiabilidad de 0.99 las diferencias entre las frecuencias de números cromosómicos (2n) correspondientes a una distribución cuya media sea igual a 40 y las frecuencias observadas, no son significativas y por tanto: $\mu = 40$.

b) Para las muestras colectadas cerca de Chilac. Esencialmente los datos de estas muestras fueron tratados de igual manera que para los correspondientes a las muestras de Zapotitlán solo que ahora se establece la hipótesis nula de que $\mu = 30$ y se toma como $\sigma = 2$, esto se debe a que aún cuando las s nos indican un valor de 1 como una estimación de punto para la σ , a partir de dicho valor no es posible calcular los intervalos de números cromosómicos 2n, que se correlacionen con los porcentajes correspondientes a las áreas comprendidas desde la μ hasta $\pm 1, 2$ y 3σ (Véase " Discusión y Conclusiones").

Muestra A. Valores Teóricos:

24 - 26	(2.2%)	$\mu = 30$
26 - 28	(13.6%)	$\sigma = 2$
28 - 32	(68.2%)	$n = 40$
32 - 34	(13.6%)	
34 - 36	(2.2%)	

2n	Frecuencias observadas	Frecuencias esperadas
24 - 25	0	1
26 - 27	0	5
28 - 32	35	27
33 - 34	5	5
35 - 36	0	1

$$x^2 = \frac{(\text{Frec. observadas} - \text{Frec. esperadas})^2}{\text{Frec. esperadas}}$$

$$x^2 = 9.37$$

Valores críticos de x^2 para un nivel de confiabilidad de 0.99: 0.207 - 14.86

Esto implica que, para un nivel de confiabilidad de 0.99 las diferencias entre las frecuencias de números cromosómicos (2n) correspondientes a una distribución cuya media sea igual a 30, y las frecuencias observadas, no son significativas y por tanto: $\mu = 30$.

Muestra B. Valores Teóricos:

24 - 26	(2.2%)	μ	= 30
26 - 28	(13.6%)	σ	= 2
28 - 32	(68.2%)	n	= 40
32 - 34	(13.6%)		
34 - 36	(2.2%)		

2n	Frecuencias observadas	Frecuencias esperadas
24 - 25	0	1
26 - 27	0	5
28 - 32	33	27
33 - 34	6	5
35 - 36	1	1

$$x^2 = \frac{(\text{Frec. observadas} - \text{Frec. esperadas})^2}{\text{Frec. esperadas}}$$

$$x^2 = 7.53$$

Las diferencias entre las frecuencias de números cromosómicos (2n) observadas y esperadas para una distribución cuya media sea 30, a un nivel de confiabilidad de 0.99 no son significativas y por tanto: $\mu = 30$

Dado que la proposición de 30 como μ (2n) surgió de un análisis visual, a continuación se da el mismo tratamiento a los datos proponiendo ahora una μ (2n) = 32, para de esta manera, formalizar la validez de la primera proposición y

tener una base firme para aceptarla definitivamente a solamente como un valor probable de la $\mu_{(2n)}$.

Muestra A. Valores Teóricos:

26 - 28	(2.2%)	$\mu = 32.$
28 - 30	(13.6%)	$\sigma = 2$
30 - 32	(68.2%)	$n = 40$
32 - 34	(13.6%)	
36 - 38	(2.2%)	

2n	Frecuencias observadas	Frecuencias esperadas
26 - 27	0	1
28 - 29	0	5
30 - 34	40	27
35 - 36	0	5
37 - 38	0	1

$$\chi^2 = \frac{(\text{Frec. observadas} - \text{Frec. esperadas})^2}{\text{Frec. esperadas}}$$

$$\chi^2 = 18.26$$

Dado que los valores críticos de χ^2 para un nivel de confiabilidad de 0.99 son: 0.207 - 14.86, las diferencias entre las frecuencias de números cromosómicos (2n) correspondientes a una distribución cuya $\mu_{(2n)} = 32$, y las frecuencias observables son significativas por tanto $\mu_{(2n)} \neq 32$.

Muestra B. Valores Teóricos:

26 - 28	(2.2%)	$\mu = 32$
28 - 30	(13.6%)	$\sigma = 2$
30 - 32	(68.2%)	$n = 40$
32 - 34	(13.6%)	
34 - 36	(2.2%)	

2n	Frecuencias observadas	Frecuencias esperadas
26 - 27	0	1
28 - 29	0	5
30 - 34	39	27
35 - 36	1	5
37 - 38	0	1

$$x^2 = \frac{(\text{Frac. observadas} - \text{Frac. esperadas})^2}{\text{Frac. esperadas}}$$

$$x^2 = 15.53$$

Nuevamente observamos que los valores esperados para las frecuencias cuando $\mu = 32$ y las observadas, difieren significativamente, por lo tanto $\mu \neq 32$.

Ahora podemos confiar plenamente en la elección hecha en un principio mediante un análisis visual de los datos y que propone $\mu_{(2n)} = 30$, ya que se cuenta con el apoyo estadístico de x^2 .

De acuerdo con lo anterior podemos proponer la existencia de dos números cromosómicos para *Agave karwinskii*, Zucc en estado diploide ($2n$), dentro del área de distribución de esta especie en el Valle de Tehuacán, dichos números son: $2n = 30$ y $2n = 40$, los organismos que presentan el primer número cromosómico se localizan en la vecindad de Chilac, lugar que corresponde aproximadamente a uno de los focos de la antes mencionada área de distribución de *A. karwinskii*, el segundo foco lo constituye Zapotitlán de las Salinas (ver mapa 8) lugar en cuyas cercanías crecen organismos que presentan el segundo número cromosómico propuesto.

- Valles Centrales de Oaxaca.

Dado que en estos Valles se localizaron tres fenotipos, se tomaron muestras de los mismos en sus zonas de distribución, es por esto que en las Tablas 8, 9 y 10 aparecen tablas de conteos para cada uno de las formas Tehuacán, Miahuatlán y Amatengo.

Las medias obtenidas a partir de dichos conteos se comparan entre sí, por medio del estadístico "t" (ver Tabla 12), encontrándose que: a) las medias de los números cromosómicos de las muestras correspondientes a cada una de las formas de *A. karwinskii*, no difieren significativamente a un nivel de confiabilidad de 0.99; b) las \bar{x} ($2n$) de las muestras de la forma Miahuatlán no difieren de las de la forma Amatengo de manera significativa (nivel de confiabilidad 0.99) y c) las \bar{x} ($2n$) de la forma Tehuacán difieren significativamente de las de Miahuatlán y Amatengo (0.99 nivel de confiabilidad).

Fig. 31 Fotomicrografías de células en metafase mitótica, tomadas a partir de preparaciones de ápice de raíz de Agave karwinskii, colectado en los Valles Centrales de Oaxaca, (1500x)

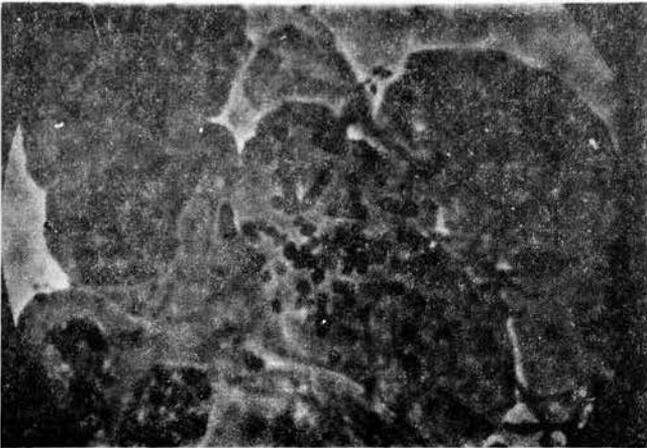
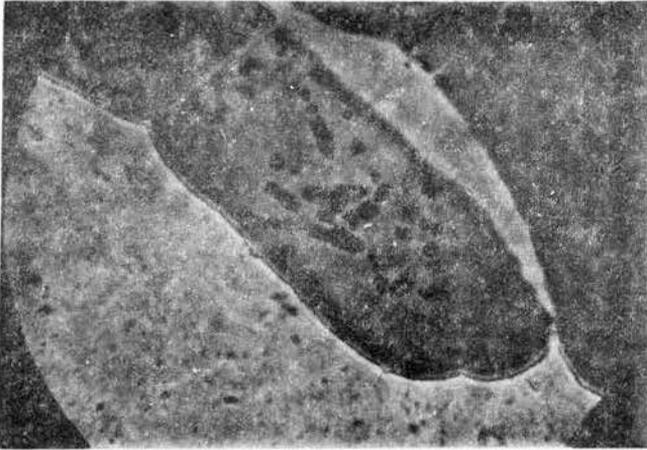


TABLA 12 Comparación entre las \bar{x} de números cromosómicos (2n) de muestras de *Agave karwinskii*, provenientes de los Valles Centrales de Oaxaca.

Comparación entre las \bar{x} de:	Valor de "t" calculada	Valores críticos de "t" al 0.99	Decisión
Forma Tehuacán A - B	0.33	+ 2.552	No existen diferencias significativas a un nivel de confiabilidad de 0.99
B - C	0.12	+ 2.552	idem
Forma Miahuatlán 1 - 2	1.33	+ 2.552	idem
2 - 3	0.80	+ 2.552	idem
Formas Tehuacán-Miahuatlán: A - 1	6.49	+ 2.552	Si existen diferencias significativas a un nivel de confiabilidad de 0.99
Formas Tehuacán-Amatengo B - \emptyset	10.10	+ 2.518	Si existen diferencias significativas a un nivel de confiabilidad de 0.99
Formas Miahuatlán-Amatengo 2 - \emptyset	0.27	+ 2.518	No existen diferencias significativas a un nivel de confiabilidad de 0.99

TABLA 13. Comparación entre las medias muestrales de números cromosómicos ($2n$) de las formas de *A. karwinskii*: Tehuacán, Miahuatlán y Amatengo con las medias poblacionales calculadas para dicho agave en el Valle de Tehuacán.

Comparación de la μ con la \bar{x} de la forma:	Valor de "t" calculada	Valores críticos de "t" al 0.99	Decisión
Tehuacán: A - 30	- 0.54	+ 2.821	No existen diferencias significativas a un nivel de confiabilidad de 0.99
Miahuatlán: 1 - 40	- 1.76	+ 2.821	idem
Amatengo: ϕ - 40	0.38	+ 2.681	idem

La estimación de la μ del número cromosómico $2n$ para cada una de las formas anteriores puede realizarse comparando las \bar{x} (que no difieren entre sí) con las μ determinadas a partir de los datos del Valle de Tehuacán; mediante el uso del estadístico:

$$t = \frac{\bar{x} - \mu}{\frac{s}{\sqrt{n}}}$$

Esto se hace con base en el hecho de que las $\bar{x}_{(2n)}$ calculadas, sugieren valores para las $\mu_{(2n)}$ del orden de 30 en el caso de las muestras de la forma Tehuacán y de 40 para Miahuatlán y Amatengo (Véase Tabla 13).

De acuerdo con los resultados obtenidos podemos sugerir la existencia de dos números cromosómicos en el estado diploide de *Agave karwinskii*, el primero $2n = 30$ se presenta en los organismos de la forma Tehuacán y el segundo, $2n = 40$ en los de las formas: Miahuatlán y Amatengo.

4. Cariotipos.

- Valle de Tehuacán.

En las figuras 32 y 33 se muestran los cariotipos ($2n$) de *A. karwinskii*, obtenidos a partir de preparaciones de ápices de raíz provenientes de Zapotitlán de las Salinas y Chilac respectivamente. La Tabla 14 nos muestra los valores de L , s , C , r , d , i , necesarios, de acuerdo con

Levan et al (op. cit) para la nomenclatura de los pares cromosómicos en función de la posición del centrómero. En tanto que la Fig. 34 corresponde a los ideogramas de los cariotipos antes mencionados, construidos a partir de los datos de la Tabla 14.

- Valles Centrales de Oaxaca.

Los cariotipos (2n) de las formas: Tehuacán, Miahuatlán y Amatengo de *A. karwinski*, se encuentran en las Figs. 35, 36 y 39, los cuales fueron obtenidos a partir de preparaciones de ápices de raíz. Las Tablas 15 y 16 contienen los valores L, s, C, r, d, i, utilizados para la nomenclatura de los pares cromosómicos, Levan (op. cit); así mismo a partir de los valores de dichas tablas se construyeron los ideogramas que se muestran en las Figs. 37, 38 y 40.

El significado de las siglas correspondientes a los pares de cromosomas de acuerdo con la nomenclatura propuesta por Levan et al (op.cit) es:

- M. Cromosomas con centrómero en el punto medio estrictamente.
- m. Cromosomas con centrómero en la región media.
- sm. Cromosomas con centrómero en la región submedia.
- st. Cromosomas con centrómero en la región subterminal.
- t. Cromosomas con centrómero en la región terminal.

T. Cromosomas con centrómero en la región terminal es
trictamente.

Dichas siglas fueron asignadas a los pares cromosómicos, interpolando los valores de r , d , i obtenidos, en las Tablas del Apéndice II.

Fig. 32 Cariotipo de *Agave karwinskii*, Zapotitlán de las Salinas $2n=40$

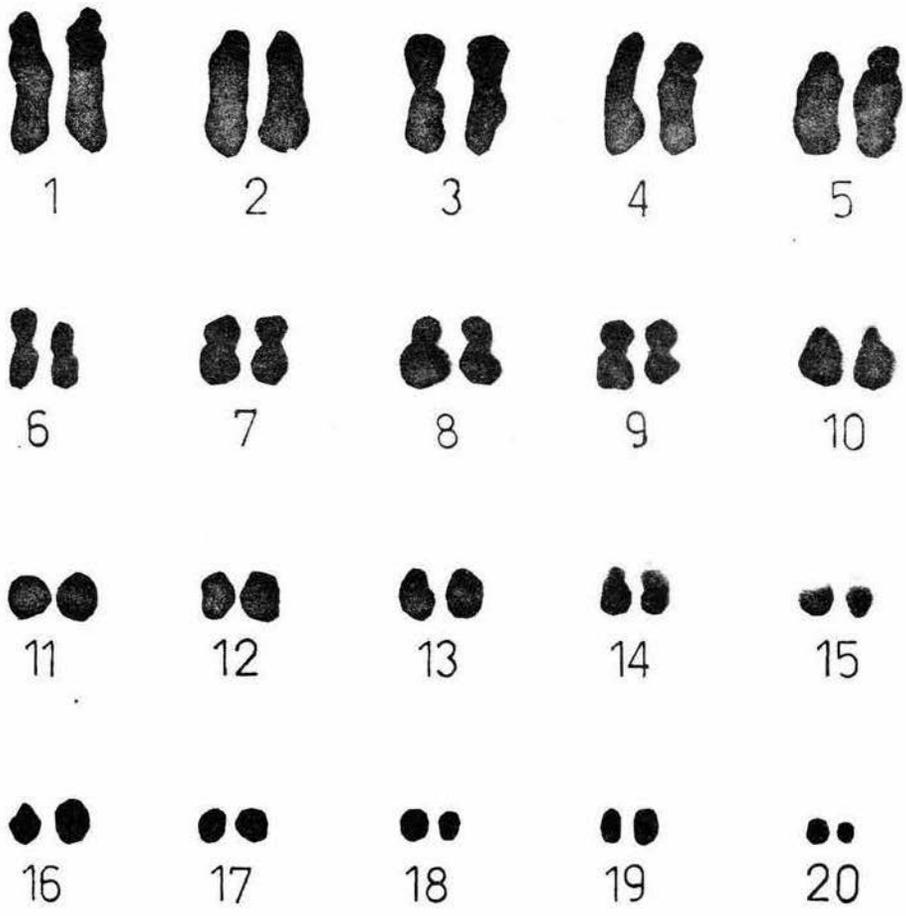


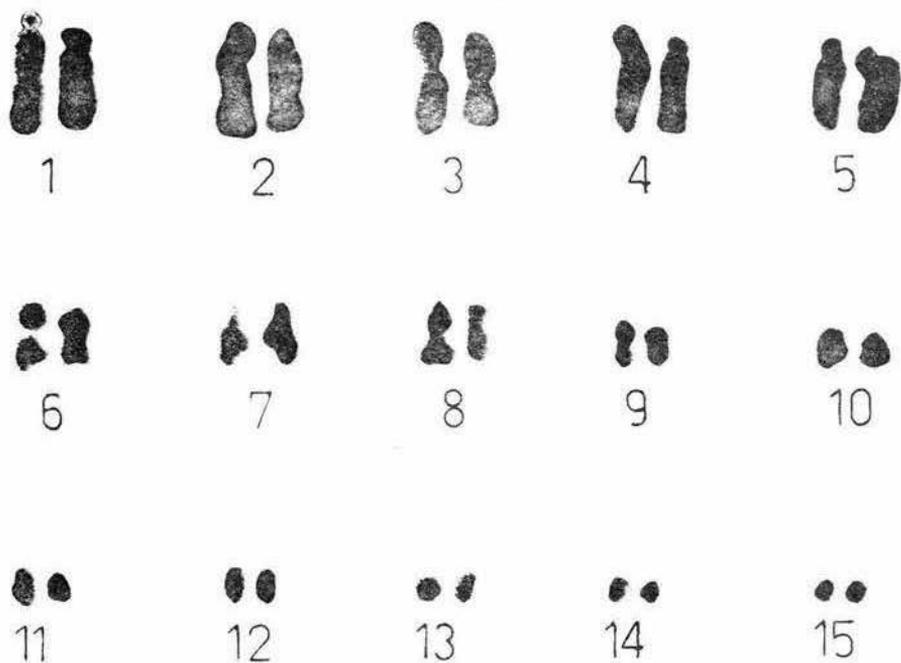
Fig. 33 Cariotipo de *Agave karwinskii*, Chilac $2n=30$ 

TABLA 14 Determinación de los valores r, d, i para la nomenclatura de cromosomas propuesta por Levan et.al (1964). Cariotipo de A: Zapotitlán, B: Chilac. *Agave karwinskii*.

A)

Par cromosómico	L	s	C	r	d	i	Nomenclatura
1	20.0	4.0	24.0	5.00	6.67	16.67	st
2	19.0	3.0	22.0	6.33	7.27	13.64	st
3	12.0	8.0	20.0	1.50	2.00	40.00	m
4	16.0	4.0	20.0	4.00	6.00	20.00	st
5	15.0	4.0	19.0	3.75	5.79	21.05	st
6	8.0	5.0	13.0	1.60	2.31	38.46	m
7	7.0	5.0	12.0	1.40	1.67	41.67	m
8	8.0	4.0	12.0	2.00	3.33	33.33	sm
9	7.0	5.0	12.0	1.40	1.67	41.67	m
10	5.0	5.0	10.0	1.00	0.00	50.00	M
11	4.0	4.0	8.0	1.00	0.00	50.00	M
12	4.0	4.0	8.0	1.00	0.00	50.00	M
13	4.0	4.0	8.0	1.00	0.00	50.00	M
14	4.0	4.0	8.0	1.00	0.00	50.00	M
15	3.5	3.5	7.0	1.00	0.00	50.00	M
16	3.5	3.5	7.0	1.00	0.00	50.00	M
17	3.0	3.0	6.0	1.00	0.00	50.00	M
18	2.5	2.5	5.0	1.00	0.00	50.00	M
19	2.5	2.5	5.0	1.00	0.00	50.00	M
20	2.5	2.5	5.0	1.00	0.00	50.00	M

B)

Par cromosómico	L	s	C	r	d	i	Nomenclatura
1	17.0	3.0	20.0	5.67	7.00	15.00	st
2	16.0	3.0	19.0	5.33	6-84	15.79	st
3	9.0	8.0	17.0	1.13	0.59	47.06	m
4	14.0	3.0	17.0	4.67	6.47	17.65	st
5	14.0	2.0	16.0	7.00	7.50	12.50	st
6	7.0	5.0	12.0	1.40	1.67	41.67	m
7	6.0	5.0	11.0	1.20	0.91	45.45	m
8	5.5	4.5	10.0	1.22	1.00	45.00	m
9	5.0	3.0	8.0	1.67	2.50	37.50	m
10	3.5	3.5	7.0	1.00	0.00	50.00	M
11	3.0	3.0	6.0	1.00	0.00	50.00	M
12	3.0	3.0	6.0	1.00	0.00	50.00	M
13	3.0	3.0	6.0	1.00	0.00	50.00	M
14	2.5	2.5	5.0	1.00	0.00	50.00	M
15	2.5	2.5	5.0	1.00	0.00	50.00	M

Fig. 34 Ideograma del cariotipo de *Agave karwinskii*
 A) Zapotitlán de las Salinas; B) Chilac.

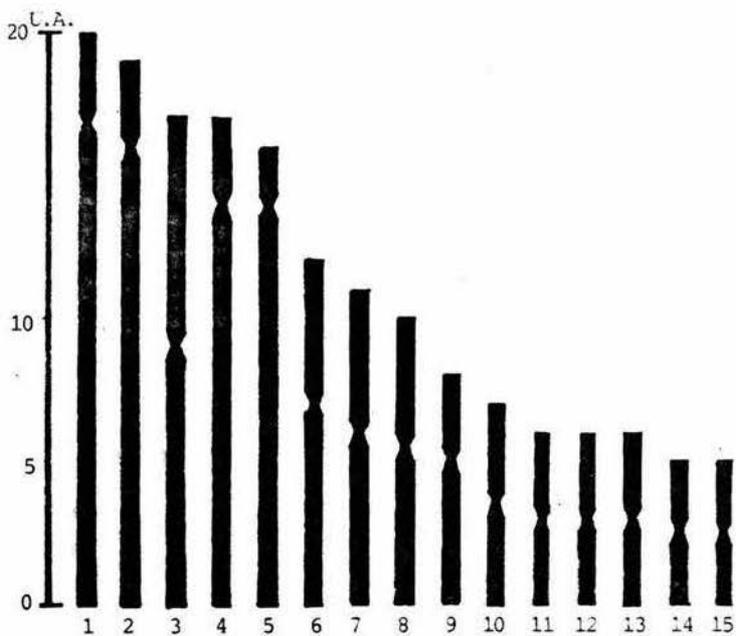
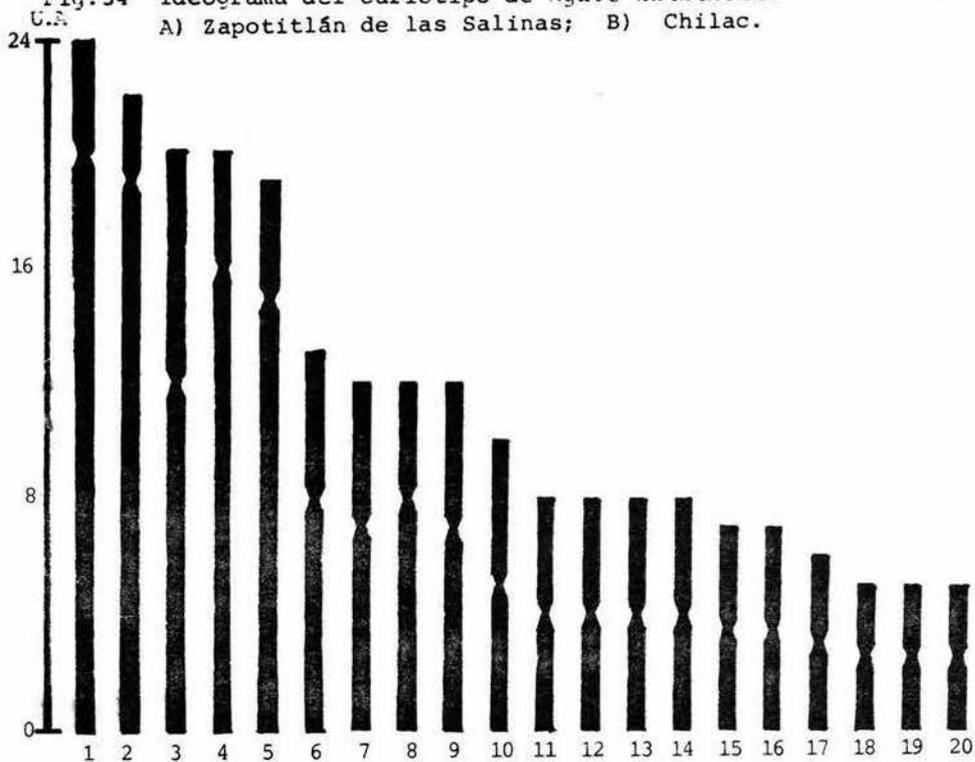


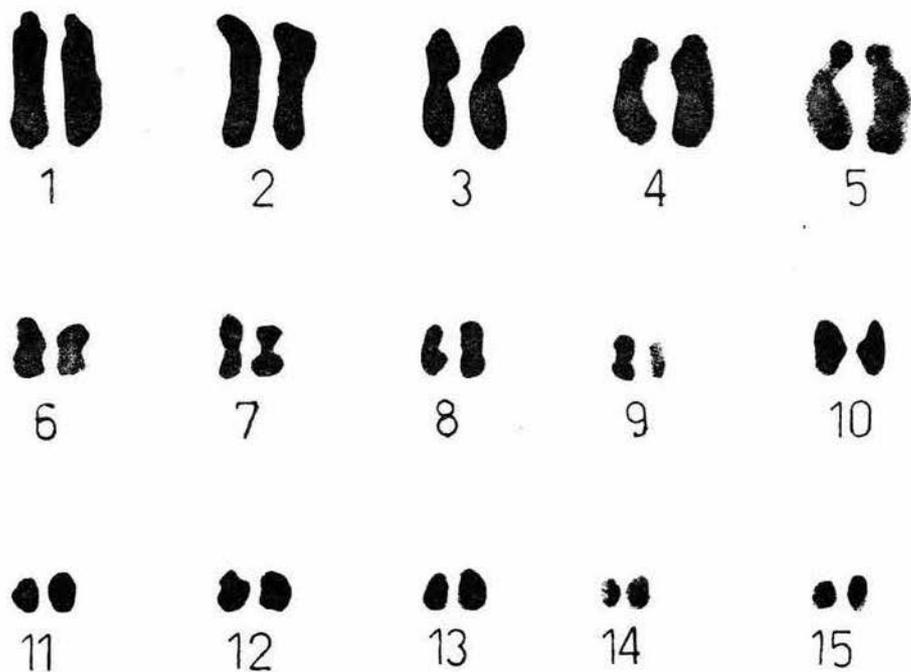
Fig. 35 Cariotipo de *Agave karwinskii*, forma Tehuacán $2n = 30$ 

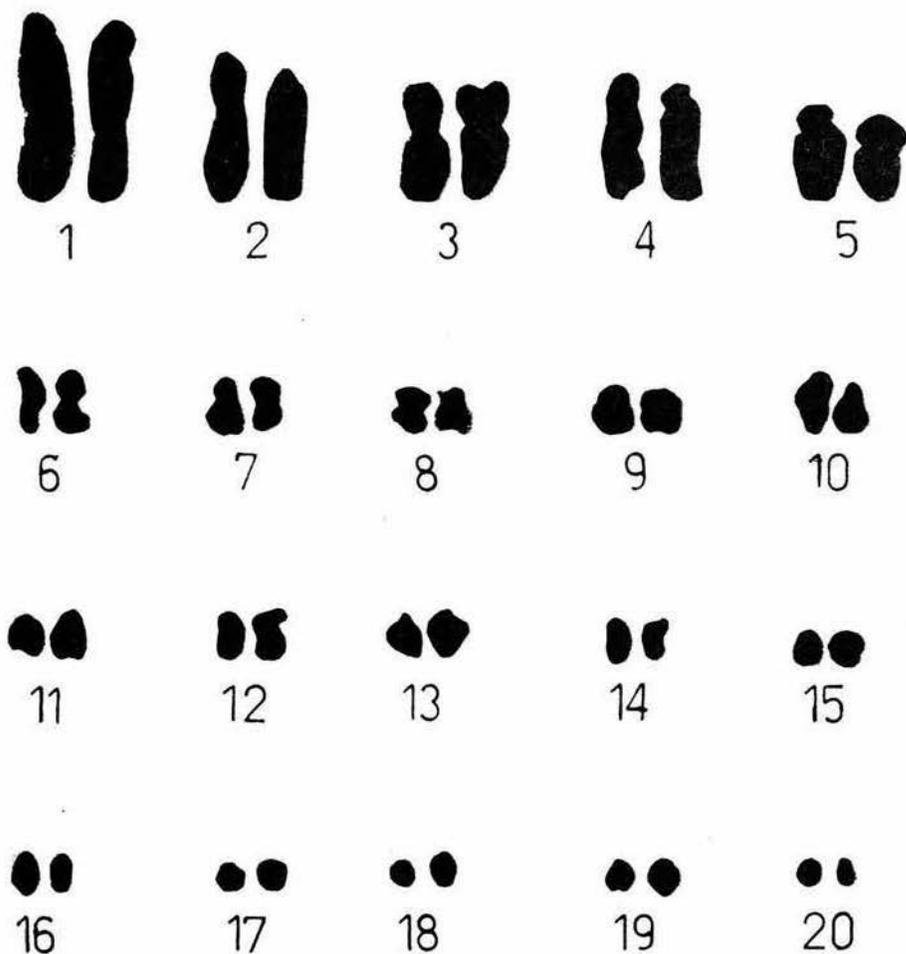
Fig. 36 Cariotipo de *Agave karwinskii* formaMiahuatlán $2n = 40$ 

TABLA 15. Determinación de los valores r, d, i, para la nomenclatura de cromosomas propuesta por Levan et. al (1964). Cariotipo de: A) forma Tehuacán; B) Forma Miahuatlán de *Agave karwinskii*

A)

Par cromosómico	L	s	C	r	d	i	Nomenclatura
1	20	3	23	6.67	7.39	13.04	st
2	19	4	23	4.75	6.52	17.39	st
3	11	9	20	1.22	1.00	45.00	m
4	16	3	19	5.33	6.84	15.79	st
5	15	4	19	3.75	5.79	21.05	st
6	5.5	4.5	10	1.22	1.00	45.00	m
7	5	5	10	1.00	0.00	50.00	M
8	5.5	4.5	10	1.00	0.00	50.00	M
9	4.5	3.5	8	1.00	0.00	50.00	M
10	4.0	4.0	8	1.00	0.00	50.00	M
11	3.0	3.0	6	1.00	0.00	50.00	M
12	3.0	3.0	6	1.00	0.00	50.00	M
13	3.0	3.0	6	1.00	0.00	50.00	M
14	2.5	2.5	5	1.00	0.00	50.00	M
15	2.5	2.5	5	1.00	0.00	50.00	M

B)

Par cromosómico	L	s	C	r	d	i	Nomenclatura
1	29	4	33	7.25	7.58	12.12	t
2	22	2	24	11.00	8.33	8.33	t
3	12	8	20	1.50	2.00	40.00	m
4	16	4	20	4.00	6.00	20.00	st
5	11	5	16	2.20	3.75	31.25	sn
6	6.0	5.0	11	1.20	0.91	45.45	m
7	6.0	5.0	11	1.20	0.91	45.45	m
8	4.5	3.5	8	1.29	1.25	43.75	m
9	4.0	4.0	8	1.00	0.00	50.00	M
10	4.0	4.0	8	1.00	0.00	50.00	M
11	4.0	4.0	8	1.00	0.00	50.00	M
12	4.0	4.0	8	1.00	0.00	50.00	M
13	4.0	4.0	8	1.00	0.00	50.00	M
14	4.0	4.0	8	1.00	0.00	50.00	M
15	3.0	3.0	6	1.00	0.00	50.00	M
16	3.0	3.0	6	1.00	0.00	50.00	M
17	2.5	2.5	5	1.00	0.00	50.00	M
18	2.5	2.5	5	1.00	0.00	50.00	M
19	2.5	2.5	5	1.00	0.00	50.00	M
20	2.5	2.5	5	1.00	0.00	50.00	M

Fig. 37 Ideograma del cariotipo de *Agave karwinskii*
forma Tehuacán. $2n = 30$

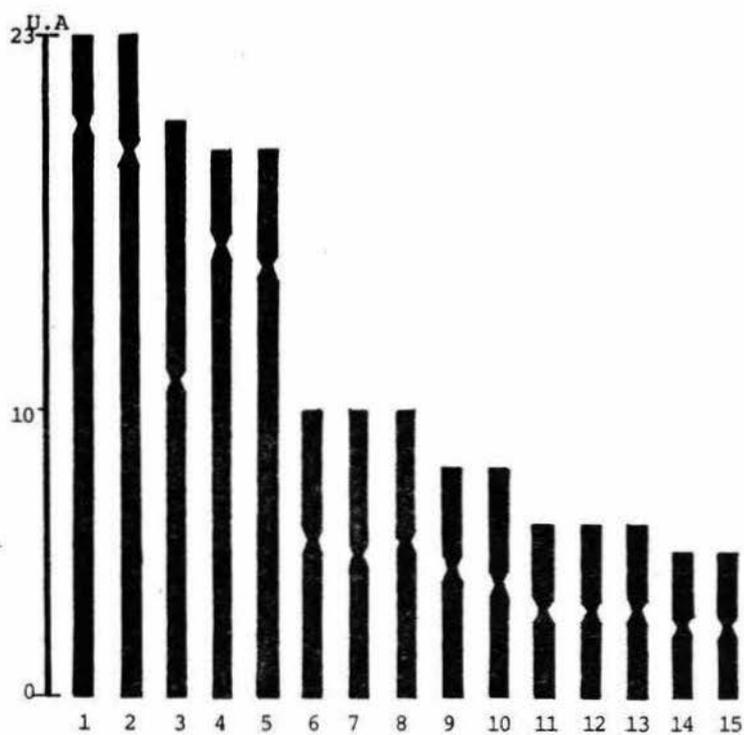


Fig. 38 Ideograma del cariotipo de *Agave karwinskii*
forma Miahuatlán $2n = 40$

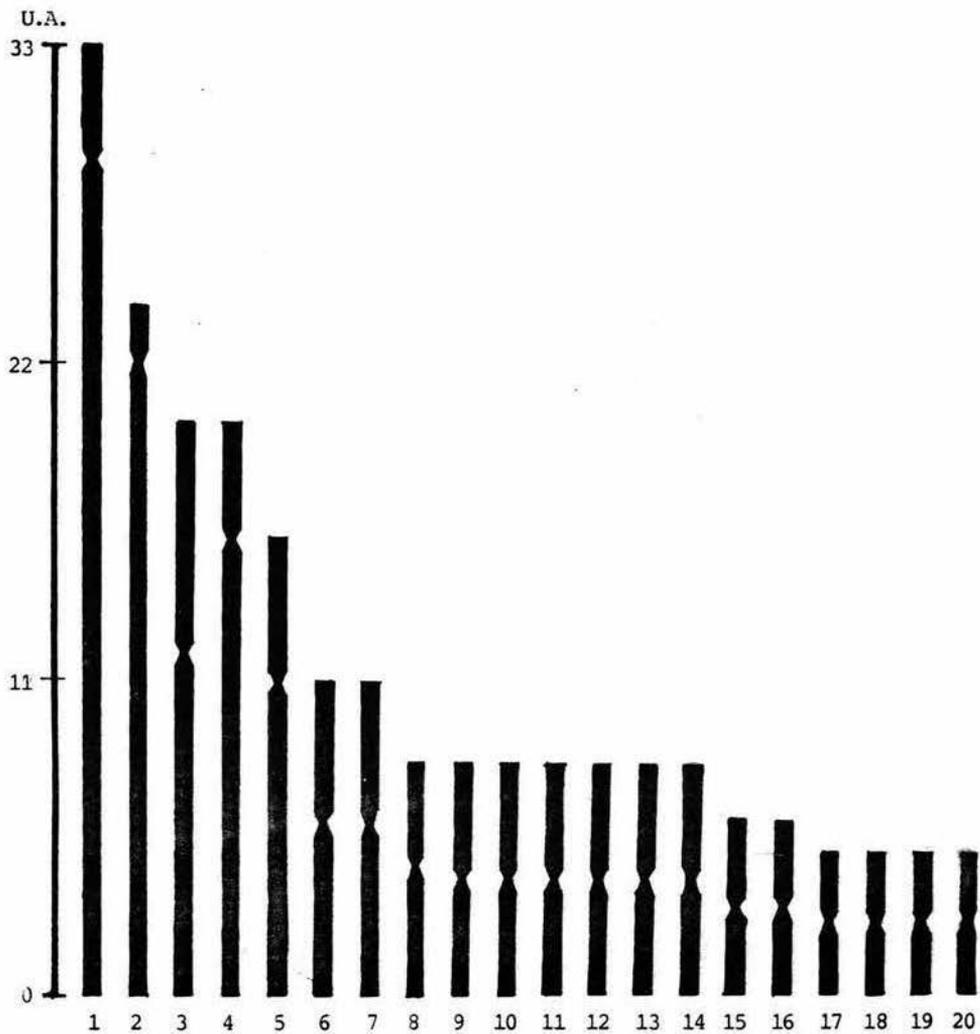


Fig. 39 Cariotipo de *Agave karwinskii*, forma
Amatengo. $2n = 40$.

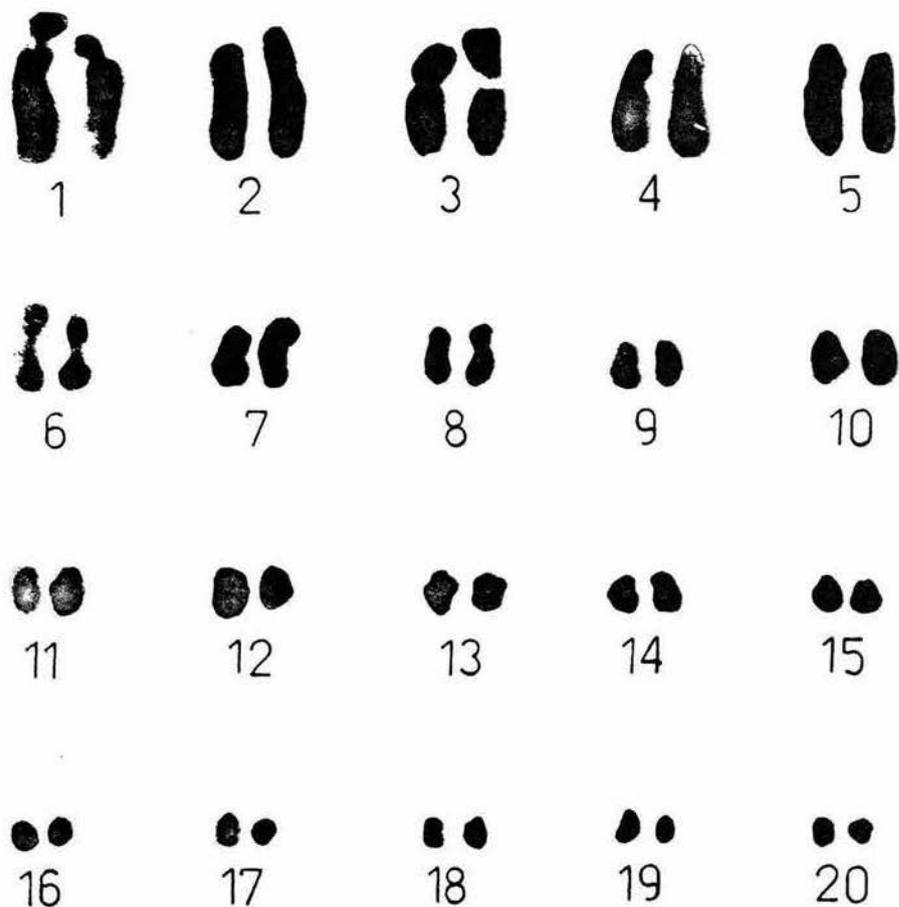
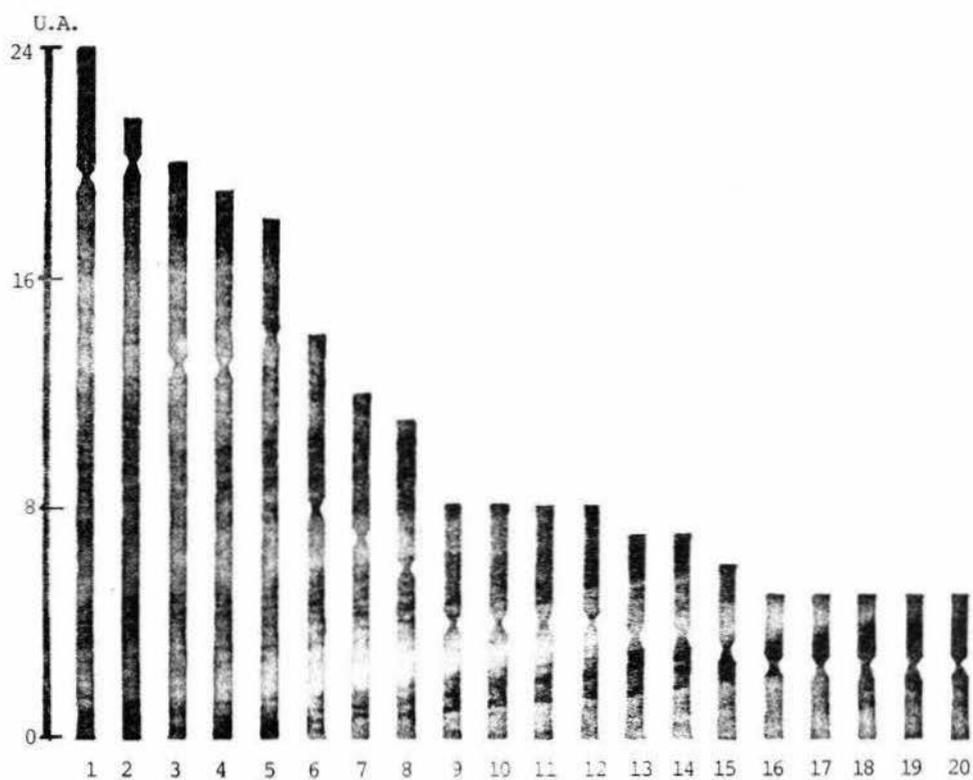


TABLA 16. Determinación de los valores r , d , i , para la nomenclatura de cromosomas propuesta por Levan, et al (1964). Cariotipo de la forma Amatengo.

Par cromosómico	L	s	C	r	d	i	Nomenclatura
1	19.5	4.5	24	4.33	6.25	18.75	st
2	20.0	1.5	21.5	13.33	8.60	6.98	t
3	13.0	7.0	20.0	1.86	3.00	35.00	sm
4	13.0	6.0	19.0	2.17	3.68	31.58	sm
5	14.0	4.0	18.0	3.50	5.56	22.22	st
6	8.0	6.0	14.0	1.33	1.43	42.86	m
7	7.0	5.0	12.0	1.40	1.67	41.67	m
8	6.0	5.0	11.0	1.20	0.91	45.45	m
9	4.0	4.0	8.0	1.00	0.00	50.00	M
10	4.0	4.0	8.0	1.00	0.00	50.00	M
11	4.0	4.0	8.0	1.00	0.00	50.00	M
12	4.0	4.0	8.0	1.00	0.00	50.00	M
13	3.5	3.5	7.0	1.00	0.00	50.00	M
14	3.5	3.5	7.0	1.00	0.00	50.00	M
15	3.0	3.0	6.0	1.00	0.00	50.00	M
16	2.5	2.5	5.0	1.00	0.00	50.00	M
17	2.5	2.5	5.0	1.00	0.00	50.00	M
18	2.5	2.5	5.0	1.00	0.00	50.00	M
19	2.5	2.5	5.0	1.00	0.00	50.00	M
20	2.5	2.5	5.0	1.00	0.00	50.00	M

Fig. 40 Ideograma del cariotipo de *Agave karwinskii*
forma Amatengo $2n = 40$



III. ETNOBOTANICA.

a) *Agave aff tequilana*

Este agave al igual que otros ha sido utilizado desde hace muchos años para la obtención de bebidas alcohólicas que reciben nombres regionales como mezcla. Según Bottorff (1971) no existen evidencias de que los grupos autóctonos mexicanos obtuvieran mezcal antes de la conquista y que a partir de 1521 se extendió ampliamente el consumo de dicha bebida.

En los Valles Centrales de Oaxaca (área de distribución de *A. aff tequilana* se registró el siguiente procedimiento para la obtención del mezcal: el eje central del agave llamado comúnmente piña se pone a cocer en un horno que consta de piedras sobrecalentadas (mantenidas en fuego constante durante 12 horas), el cocimiento dura de 32 a 36 horas; después es llevado al trapiche (especie de molino que consta de una gran rueda de piedra que es movida por un animal de carga) para ser molido, después de lo cual se somete a una primera fermentación en seco durante 24 horas, después se agrega agua y se deja otras 24 horas, posteriormente se destila en una olla de cobre calentada con leña, el serpentín refrigerante es enfriado por un tinaco con agua. El aguardiente o mezcal puede ser almacenado durante un año agregándole un "gusano" que plaga al maguey.

El comercio tanto interno como externo del mezcal es una de las principales fuentes de trabajo de las regiones en donde se cultiva *A. aff tequilana*.

Según las entrevistas realizadas, ningún otro producto de importancia económica equiparable al mezcal se obtiene a partir del agave en cuestión. Sin embargo, debe mencionarse que existe comercio tanto con las plantas adultas así como con los bulbillos (producidos por el agave por viviparidad), siendo usados los primeros para producción de mezcal y los segundos para la resiembra.

b) *Agave karwinskii*, Zucc.

Contrariamente a lo que sucede con *A. aff. tequilana*, *A. karwinskii* tiene escasa importancia comercial tanto en el Valle de Tehuacán como en los Valles Centrales de Oaxaca, a excepción de un lugar situado en estos últimos llamado Amatengo en donde es utilizada una forma de *A. karwinskii* para la obtención de mezcal.

En el Valle de Tehuacán escasamente se llega a usar el *A. karwinskii* (forma Tehuacán) para construir cercas o como combustible.

En los Valles Centrales de Oaxaca se repite la situación que en el Valle de Tehuacán, aunque como ya se mencionó, en Amatengo se obtiene mezcal a partir de una forma robusta de *A. karwinskii*, aunque las repercusiones comerciales de dicha obtención son meramente locales.

El proceso por el cual se elabora el mezcal de *A. karwinskii* es esencialmente igual al que se lleva a cabo en el caso de *A. aff. tequilana*, aunque debe mencionarse que algunos de los instrumentos como el trapiche son sus-

tituídos por otros más elementales, de esta manera la rueda de piedra es sustituida por una " canoa " que es un tronco que presenta un hueco sobre el que se colocan los trozos de piña, (previamente cocidos en horno de piedra), para ser golpeados con un " mazo ", logrando de esta manera la consistencia fibrosa, la cual pasa por una sola etapa de fermentación de 24 a 48 horas para ser destilada posteriormente.

DISCUSION Y CONCLUSIONES.

Antes de proceder al análisis de los resultados del estudio fitogeográfico y citogenético de *Agave aff tequilana* y *Agave karwinskii* es importante hacer notar que las áreas a las que se refiere el presente trabajo, posiblemente no comprendan la distribución total de *A. aff tequilana*, puesto que la literatura no reporta ningún estudio corológico, antecedente al presente, en relación con dicha especie. De aquí que las conclusiones a las que se llegue mediante el análisis de los resultados antes expuestos no deben considerarse definitivas.

En el caso de *A. karwinskii*, existen antecedentes, Trealase (1907), Ramírez (1936) y Gómez (1963), acerca de que su distribución se halla confinada a las áreas estudiadas lo cual tiene importancia pues el análisis que se realice tendrá validez a nivel específico.

Agave aff tequilana

1) Area de distribución. El mapa 5 nos muestra la distribución de *A. aff tequilana*, de acuerdo con dicho mapa esta especie se distribuye a todo lo ancho del área propuesta por Flannery (1967) para los Valles Centrales de Oaxaca, no sucediendo lo mismo en cuanto a lo largo de dicha área puesto que la distribución de la especie mencionada sobrepasa el límite SE. llegando hasta Miahuatlán.

Resulta interesante desde el punto de vista fitogeográfico analizar el comportamiento de los factores medio-

ambientales a lo largo del área de distribución de *A. aóó tequilana*, es por esto que ahora juzgamos los datos de clima, precipitación, temperatura, suelos, etc a la luz del esquema propuesto por Cañ (1931) basándose en los trabajos de Good (1931) y Mason (1936). Una revisión de los tipos de clima que según García (1964), imperan en algunos sitios localizados dentro del área de distribución de *A. aóó tequilana* (véase Apéndice I) nos demuestra que dicho factor (el clima) no es constante ni aún para lugares relativamente cercanos entre sí como son Etna y Oaxaca, observándose además que en la mayoría de los lugares cuyos datos se tienen registrados, el clima predominante es el menos seco de los climas BS, pudiéndose presentar los tipos: templado con tendencia a cálido, o bien cálido con tendencia a templado. Sin embargo, tres aspectos son comunes a todos los sitios a los que se refieren los datos climáticos del Apéndice I, el primero de ellos, tienen dos máximos de lluvia separados por dos estaciones secas, una larga en la mitad fría del año y una corta en la mitad de la temporada lluviosa; el segundo es la oscilación anual de las temperaturas medias mensuales es muy ligera, entre 5 y 7°C; finalmente la marcha de la temperatura es de tipos Ganges (mes más cálido del año antes de junio), véanse los diagramas ombrotérmicos Figs. 1 - 4. Es también digno de mencionarse que si bien en la mayoría de lugares, la precipitación pluvial llega a ser cero en los meses de noviembre, diciembre, enero, febrero y marzo (mitad fría del año) existen otros, y para demostrarlo está San Lucas, cuyas precipitaciones anuales son muy superiores a las antes mencionadas presentando un decremento notable en la mitad fría del año pero sin llegar a cero. Posiblemente por esta razón lugares como San Lucas sean térmicamente más estables, pues se observa que mien-

tras en dicho lugar las temperaturas medias mensuales mínima (20°C) y máxima ($\sim 26^\circ\text{C}$) varían en aproximadamente 6°C; en lugares como Miahuatlán, Tlacolula, Ejutla, etc cuya pre ci pi tación decrece hasta cero en la mitad ^{fría} del año, las temperaturas medias mensuales mínimas se encuentran entre 15 y 18°C y las máximas entre 22 y 25°C, habiendo por lo tanto más variación que en el caso de San Lucas.

Una vez analizados los datos climáticos del área de *A. agave tequilana* cabe preguntarse ¿de qué manera influyen las variaciones de temperatura y precipitación a lo largo del año, en la distribución de dicha especie de agave?. Good (citado por Cañ 1951) expresó que "la distribución de las plantas está controlada en primer lugar por la distribución de las condiciones climáticas". Con base en esto y en la observación del mapa 5, se esperaba que: 1) Dado que *A. agave tequilana* se extiende en toda el área de los Valles Centrales de Oaxaca (y aún más allá), existiera uniformidad climática en dicha área; 2) Que [sin haber uniformidad climática en el área la mencionada especie de agave se distribuye merced a su capacidad para desarrollar estrategias que le permitan sobrevivir en un medio climáticamente heterogénero.] En una primera aproximación parecería que el análisis de los climas presentes en los Valles Centrales de Oaxaca, confirmaría la segunda proposición, sin embargo, aquí debe analizarse, antes de concluir, una variable sumamente importante en la distribución de las especies, la cual es: la intervención del hombre. Como veremos más adelante *A. agave tequilana* reviste una gran importancia para ciertos sectores humanos los cuales utilizan dicha especie para la obtención de productos de valor comercial.

De aquí que el hombre en su afán por incrementar la cantidad de productos que obtiene a partir de ciertos vegetales, los ha domesticado colocándolos en condiciones lo más óptimas posibles para su desarrollo y *A. agave tequilana* no ha sido la excepción puesto que las observaciones de otros autores, Bottorfi (1971) así como las nuestras han puesto de manifiesto que si bien no podemos descartar el evidente hecho de que *A. agave tequilana* posee una gran capacidad para sobrevivir en áreas con diferentes caracteres climáticos, también el avance de esta especie se ha visto favorecido por el hombre, en virtud de esa alianza (¿simbiosis?) hombre-vegetal.

2) Determinación de características ecológicas generales del hábitat de *A. agave tequilana*. Aún cuando el clima es un factor de gran importancia a considerar para interpretar la distribución de las especies, es verdad que también otros factores influyen en este proceso. Entre ellos podemos mencionar las características físicas y químicas del suelo, la pendiente, la pedregosidad, etc.

En las Tablas 1 y 2 se han resumido los valores determinados para las características físicas y químicas más importantes de cuatro lugares distribuidos ampliamente en el área de *A. agave tequilana*, ellos son: Mitla, Sta. Ma. del Tule (muy cerca de la Cd. de Oaxaca), San Dionisio y Miahuatlán (ver mapa 5), es menester mencionar que las muestras de suelo tomadas en estos lugares proporcionan datos que tienen igual validez para *Agave karwinskii*.

→ En la Tabla 1 podemos apreciar que con base en las cantidades de arenas, limos y arcillas, estos suelos tienen

textura: migajón arcilloso, en la mayor parte de los casos aunque se puede presentar migajón limoso, según el triángulo de texturas propuesto por Miller (1979). La textura de un suelo tiene importancia para la vida vegetal puesto que los tamaños de las partículas tienen influencia en las propiedades de retención y transmisión de humedad y nutrientes, Allison (1977), asimismo la textura fina está relacionada con la disponibilidad de nitrógeno para las plantas en suelos con buen drenaje.

Dado que Black (1975) afirma que a partir de la textura del suelo no es posible inferir otras propiedades físicas o químicas, es necesario correlacionar los valores de arenas, limos y arcillas con otras propiedades edáficas con el fin de obtener un marco teórico que nos permita visualizar la influencia del suelo en la distribución de los agaves en estudio.

→ Es así como podemos correlacionar el porcentaje de arcillas y la cantidad de materia orgánica con la capacidad de intercambio catiónico total, observando que los suelos de Mitla, San Dionisio y Miahuatlán presentan altos porcentajes de arcilla, además de altos valores de capacidad de intercambio catiónico total, aún cuando la primera presenta un bajo porcentaje de materia orgánica en relación con las dos últimas. Por lo que se refiere a Sta. Ma. del Tule, el hecho de que aún cuando presenta un valor relativamente alto de materia orgánica, y uno bajo de arcilla, presenta una baja capacidad de intercambio catiónico, aunado a lo anterior parece indicar que las arcillas son las que determinan en gran medida la capacidad de intercambio catiónico, esta es una propiedad de capital importancia no solo para

juzgar acerca de la capacidad de un suelo para soportar una cubierta vegetal dada, sino para inferir las consecuencias ecológicas que implica la presencia de tal cubierta.

Se ha dicho que la CICT (capacidad de intercambio catiónico total), puede ser alterada por factores como la textura, la temperatura, el pH, etc., Ortíz (1980). Por lo que no podemos esperar que los valores citados para dicha capacidad en la sección de Resultados, sean aceptados como únicos para los lugares correspondientes ya que como hemos visto, la temperatura varía al igual que el pH como podemos observar en la Tabla 1; esta última variación se encuentra influida por la cantidad de materia orgánica y la precipitación. En términos generales la CICT se incrementa con el pH, hecho que se puede ilustrar observando que *Tabla No.*

tiene la menor CICT así como el pH más bajo.

del Tule

El Ca^{++} y el Mg^{++} son dos iones cuya importancia es relevante en la vida vegetal, ya que ambos son macronutrientes involucrados en funciones tan importantes como la fotosíntesis y la síntesis de componentes de la pared celular; de esto se desprende que un suelo apto para soportar una cubierta vegetal, debe contener una buena cantidad de calcio, entre el 80 y 85 % de la CICT, en tanto que del 12 al 18% de bases intercambiables son generalmente iones magnesio (Allison, op.cit), el análisis de las muestras tomadas en el área de A. *affs tequilana*, muestran valores para Ca^{++} y Mg^{++} cercanos a los esperados.

Otros iones mencionados en la Tabla 2 como Na^+ y K^+ revisten importancia en procesos de incorporación de nutrientes por las plantas, en tanto que otros como los bicarbona-

tos revisten importancia no solo porque intervienen en los procesos de incorporación de nutrientes al ceder iones hidrógeno que se intercambian por otros de importancia para las plantas, sino porque al combinarse con el agua pueden alterar el pH a tal grado que se puede presentar dificultad para la incorporación de ciertos nutrientes. De acuerdo con los valores observados en la Tabla 2 podemos observar que la influencia de los carbonatos y bicarbonatos es aproximadamente uniforme en el área de *A. tequilana*.

Con base en el anterior análisis edáfico, consideramos un principio propuesto por Good (1931) y Mason (1936) según el cual la distribución de las plantas depende en forma secundaria de la distribución de los factores edáficos: Como ya se ha mencionado anteriormente, estos autores consideran que el clima es el principal factor a considerar en la distribución de las plantas, si tenemos en cuenta que un suelo primario (no formado por acarreo) se origina a partir de una roca madre que es intemperizada por factores como el viento, calor, frío, etc., se entenderá que la formación del suelo depende del clima en primer término y de otros factores como los animales y plantas en segundo. Sin embargo, la permanencia *in situ* del suelo en el lugar de su formación depende además de factores como la pendiente, ya que un alto valor de ésta prevee una constante pérdida de suelo, así como una lixiviación continua si la precipitación es suficiente. Sin embargo, aún cuando un suelo constituya la reserva de nutrientes para que una forma vegetal prospere, la implantación de ésta depende de que los propágulos soporten las condiciones climáticas existentes. En nuestro caso observamos que *A. tequilana* se extiende a través de un mosaico de climas y condiciones edáficas lo

que nos lleva a considerar que éstos se encuentran incluidos en un conjunto cuya amplitud se encuentra definida por los límites de tolerancia de esta especie, esto a su vez nos conduce a pensar que *A.aff tequilana* puede distribuirse en un área mayor; puesto que las variaciones de clima en los Valles Centrales de Oaxaca no han impedido su extensión, dicha especie debe poseer un intervalo amplio entre sus límites de tolerancia al clima y a los factores edáficos.

Aún cuando nuestro estudio no nos proporciona el material adecuado, se desea hacer un comentario con respecto a la proposición de que el clima determina la instalación de una especie vegetal, más que el suelo, Cañ (op.cit). dice que una especie adaptada a soportar las condiciones climáticas de una región se ve impedida para extenderse cuando las condiciones edáficas no se los permiten y por otro lado anota que bajo dos tipos de climas, zonas con condiciones edáficas similares no pueden ser ocupadas por una misma especie en virtud de la limitación propiciada por el clima. En nuestro concepto ninguno de los dos factores clima y suelo tienen preponderancia en el éxito de una especie vegetal que se extiende, dado que aún cuando el suelo sea el óptimo, si las condiciones climáticas no lo permiten no habrá implantación, lo mismo sucede cuando el clima es benigno pero el suelo no. De aquí que clima y suelo deben ser considerados como factores complementarios para propiciar la extensión areal de una especie.

Llama nuestra atención una serie de datos tomados en el campo en cuanto a la pendiente de los suelos (véase Resultados) en la que habitan los agaves en estudio, ya que

aquellas pueden presentar valores muy variables (entre 5 y 70 %) y dado que estos valores tienen importancia en cuanto a la formación y conservación del suelo, así como de los nutrientes, podemos observar que los agaves en cuestión continúan la tendencia del género a adaptarse a condiciones que para otras plantas constituyen barreras de escasa porosidad.

3) Topografía del área. Wulf (citado por Cañ, 1951) indica que el término topografía del área se refiere a la distribución de los organismos dentro de los límites de su área, en el caso de *A.aff tequilana*, no podemos definir la topografía que sigue dentro de su área puesto que como ya se ha mencionado este agave es cultivado, por lo que la forma conspicua en la que se le encuentra es ordenado en surcos.

4) Forma del área. Para poblaciones silvestres de plantas se espera que la forma del área sea idealmente circular, sin embargo, dada la actuación de factores bióticos y abióticos que influyen en el establecimiento de los propágulos es posible que las áreas sufran una deformación con tendencia oval en dirección E-W en virtud de que el clima se ve más afectado por la latitud que por la longitud (Cañ, op. cit). Sin embargo, nuevamente estos conceptos no pueden ser totalmente aplicados al área de *A.aff tequilana* puesto que aquella (el área) ha sido modelada por el hombre; aun que debe de tenerse en cuenta también que si bien el hombre influye definitivamente en el área de esta y otras especies, éstas no se podrían mantener si las condiciones ecológicas no fueran adecuadas, de esto podemos concluir que el hombre actúa como un catalizador que acelera la ocupa-

pación de un área por una especie. Basándonos en esto apliquemos los conceptos antes propuestos al área de *A. aff. tequilana*: observando que si bien el área no es circular, ni perfectamente oval, si tiene una tendencia a esta última aunque no en el sentido E-W que prevee la teoría ¿ será nuevamente esto una indicación de que el área estudiada se encuentra contenida en una mayor en la cual existen las condiciones apropiadas para el desarrollo de *A. aff. tequilana* ?. Por otro parte las deformaciones que presenta el área (ver mapa 5) pueden ser atribuidas a la variación local de facto res medioambientales.

5) Tamaño y margen del área. El primero de los términos se refiere a la extensión física del área que se pueda encontrar entre dos límites uno superior que corresponde a las especies cosmopolitas y otro inferior para aquellas cuya extensión se reduce a una sola estación (Caín, op. cit), a esta afirmación de Caín con respecto al tamaño del área habría que agregar que se trata de equiparar la extensión de una especie con la extensión total de tierras emergidas (en el caso de plantas terrestres) salvando de esta manera una mala interpretación que se pudiera dar en el sentido de que una especie reducida a una sola estación puede tener un área mayor que otra que viva esparcida por todo el mundo en pequeñas localidades.

Como podemos observar el hecho de que la zona estudiada no corresponda totalmente al área de distribución de *A. aff. tequilana*, no nos permite concluir definitivamente al respecto, pero si asumiéramos que esta objeción no existe, apoyándonos en la opinión de autores como Rapaport (1975), *A. aff. tequilana* es una especie endémica, si no para Méxi-

co por lo menos para América.

Con respecto al margen del área es evidente que para una especie que no encuentre barreras para su extensión, los límites de sus fronteras progresarán continuamente, se ha dicho que un área en expansión tiende a tener un margen relativamente continuo y una topografía homogénea. Debe también tomarse en cuenta que una especie puede extenderse a través de zonas que presenten barreras siempre y cuando la porosidad de estas (Rapaport, op. cit) lo permita. A nuestro juicio las fronteras del área de *A.aff tequilana* son continuas, interrumpidas solamente por condiciones locales adversas, sin embargo al parecer su extensión se ve limitada por barreras cuya porosidad difícilmente puede ser suficiente para que *A.aff tequilana* pueda continuar avanzando en dirección al N de los Valles Centrales así como al W, pues en esos lugares se levantan las imponentes Sierras de Ixtlán y Nochixtlán respectivamente. No sucediendo lo mismo para las zonas E y S en donde las barreras orográficas no parecen constituir el factor limitante. Un aspecto muy interesante es necesario de mencionar aquí, el mapa de los Valles Centrales de Oaxaca publicado por Flannery (1967) marca como límite sur la región de Ayoquesco (ver mapa 3), sin embargo, tal mapa debe ser modificado a juicio del autor para comprender las regiones de Ejutla, Amatengo y Miahuatlán ya que, el hecho de que el área de *A.aff tequilana* se extienda hasta esos lugares indica claramente que existe continuidad de las condiciones bióticas y abióticas que prevalecen en sitios que han sido aceptados como pertenecientes a los Valles Centrales de Oaxaca tales como Ocotlán y Ayoquesco. Una proposición semejante la ha hecho Morafka (1977) para el Desierto Chihuahense en

función de la distribución de la herpetofauna de ese lugar.

Finalmente se desea expresar que por las causas antes mencionadas en relación a la inseguridad que se tiene acerca de la distribución de *A.aff tequilana* no es posible continuar con un análisis fitogeográfico más amplio que incluya tópicos como la continuidad o disyunción del área, áreas vicariantes, etc., sin embargo dicho análisis podrá ser llevado a cabo en la medida en que se amplíen los trabajos tanto a nivel geográfico como en otros aspectos de dicha especie.

Pasaremos ahora a analizar la variación fenotípica de *A.aff tequilana* en su área de distribución en general puede decirse que dicha variación fenotípica observada se debe a la diferencia de edad de los organismos analizados, ya que los caracteres morfológicos en sí no varían netamente, es por esto que en la sección de Resultados se ha reportado una descripción que se piensa se ajusta a las formas que crecen en los Valles Centrales de Oaxaca. En tanto que el esquema denominado Espectro de Variación Morfológica intetiza los intervalos dentro de los cuales se encuentran ciertos caracteres métricos de la planta de *A.aff tequilana* ; por lo que se refiere a los órganos florales han sido caracterizados a través de los ideogramas florales propuestos por Gentry (op.cit), observándose que el ideograma de *A.aff tequilana* sigue los mismos lineamientos que los propuestos para otros agaves como *A.desertis* spp. simplex (véase más adelante).

Observando el Espectro de Variación, nos daremos cuenta que entre los caracteres evidentemente menos variables

se tiene la longitud de la penca, longitud de la espina terminal y el tamaño de la prolongación de la espina terminal; en tanto que entre los más variables se encuentran: número de semillas, anchura de la zona basal de las espinas laterales y el número de pencas.

A pesar de que en el área estudiada no se encontraron organismos que puedan ser tomados como ecotipos, no se descarta la existencia de éstos en otros lugares donde habite *A. aff. tequilana*.

La vegetación acompañante de tipo silvestre así como ruderal, reviste una importancia menor dado que el proceso de deshierbe elimina gran parte de las primeras y aún de las segundas, de los cuales en ocasiones *A. aff. tequilana* se ve acompañada por aquellas que tienen interés comercial como el maíz.

Agave karwinskii

1) Área de distribución. Los mapas 6 y 7 corresponden a las áreas de distribución de *Agave karwinskii* en el Valle de Tehuacán y los Valles Centrales de Oaxaca, observándose que en el primero dicha especie se extiende en un área aproximadamente elipsoidal cuyos focos pueden identificarse con Chilac al E y Zapotitlán al W; en tanto que en los Valles Centrales el mencionado agave se extiende en un área cuyos límites son al N Oaxaca, al E Mitla, hacia el SE se extiende hasta Miahuatlán por lo que al igual que *A. aff. tequilana*, sobrepasa el área considerada como propia de los Valles Centrales, finalmente al W encontramos como límite de distribución Ayoquesco.

Nuevamente utilizamos aquí algunos aspectos que Cañ (op.cit) ha recomendado que debe contener un análisis fitogeográfico.

Consideraremos en primer término el comportamiento de factores como la temperatura, precipitación a lo largo del año. Así observamos que en el Valle de Tehuacán *A. karwinskii* crece en lugares cuyo clima corresponde al más seco del tipo BS (esto es clima tipo BSo), como son Chilac y Zapotitlán de las Salinas, nuevamente en el Valle de Tehuacán se observa que al igual que en los Valles Centrales de Oaxaca, el clima cambia aún entre regiones vecinas, de esta manera encontramos que lugares como Tehuacán y Coxcatlán siendo vecinas de Zapotitlán y Chilac presentan un clima que corresponde al menos seco de los climas BS, el BS₁. Es interesante observar como la distribución de *A. karwinskii* se limita a una zona cuyo clima es uniforme (BSo), sin embargo, esta observación únicamente es válida para el Valle de Tehuacán, pues recordemos que en los Valles Centrales de Oaxaca, *A. karwinskii* se distribuye a través del mismo mosaico climático que *A. agave tequilana*, la temperatura media mensual mínima de los lugares en que crece *A. karwinskii* en el Valle de Tehuacán es aproximadamente de 16°C en tanto que la máxima es de casi 25°C, en dichos lugares se observan cambios extremos en la temperatura como se puede juzgar a partir de los valores anteriores, nuevamente llama nuestra atención el hecho de que en el Valle de Tehuacán no se desarrollen organismos de *A. karwinskii* en lugares en donde las oscilaciones de la temperatura son ligeras como Tehuacán (véase Apéndice I) dado que este carácter se repite en toda el área de dicho agave en los Valles Centrales de Oaxaca. Un aspecto que si com-

parte el área de *A. karwinskii* en el Valle de Tehuacán con la de los Valles Centrales es que la marcha anual de la temperatura es de tipo Ganges y que durante la mitad fría del año la precipitación sufre en decremento muy acentuado pudiendo o no llegar a cero (ver diagramas ombrotérmicos 1-6). Con respecto a los lugares de distribución de *A. karwinskii* en los Valles Centrales de Oaxaca, debe tenerse en cuenta que el análisis climático realizado para esos lugares en el caso de *A. aff. tequilana*, sigue teniendo validez para la especie cuya distribución ahora se analiza.

Ahora consideremos la proposición de Good (op.cit), en relación a que la distribución de las plantas está controlada en primer lugar por el clima. Dado que en el caso de *A. karwinskii* sabemos que las áreas estudiadas corresponden a su distribución total, podemos llegar a conclusiones cuya validez tiene repercusiones a nivel específico; de esta manera podemos decir que dicho agave no se circunscribe a un tipo específico; de clima pero que en general muestra una marcada preferencia por los climas secos correspondientes al grupo BS, a todo lo largo y ancho de su área y que la única excepción detectada, es la correspondiente a Ocotlán cuyo clima es semicálido, puede posiblemente ser comprendida con base en aspectos citogenéticos con repercusiones fenotípicas como veremos posteriormente.

Otras características que se presentan en la totalidad del área de *A. karwinskii* son: las dos temporadas secas que separan a dos máximos de lluvias, la marcha anual de la temperatura tipo Ganges, de alguna manera los aspectos fisiológicos y reproductivos de estos organismos de-

ben estar influenciados por tales eventos.

El análisis corológico de *A. karwinskii* en relación a los climas imperantes en los Valles de Tehuacán y Centrales de Oaxaca, nos conduce a pensar que si bien el clima es un factor importante a considerar, existen otros cuya importancia no debe menospreciarse puesto que, la proposición de que *A. karwinskii* prefiere los climas BS, no explica el por qué no se extienden, en el Valle de Tehuacán, hasta Coxcatlán y Tehuacán cuyos climas son BS₁ en ambos casos y además comparten con lugares como Chilac las características de la marcha de la temperatura y la precipitación anual.

2) Determinación de las características ecológicas generales del hábitat de *Agave karwinskii*. Empezaremos por analizar los resultados edafológicos del Valle de Tehuacán, utilizando como marco la discusión realizada por los datos de los Valles Centrales de Oaxaca a propósito de *A. agave tequilana*. Observemos en primer lugar que las proporciones de arena, limo y arcilla encontradas en el suelo de Chilac son algo parecidas a las de otros lugares de los Valles Centrales como Miahuatlán y San Dionisio por lo que comparte con dichos lugares el tipo de textura (migajón arcilloso). Pero en el caso de Zapotitlán un alto contenido de arcillas fue detectado al correlacionar los valores de arena, limos y arcillas con otras propiedades, llegamos esencialmente a las mismas conclusiones que para las muestras de los Valles Centrales, sin embargo, hay que hacer hincapié en el hecho de que Zapotitlán de las Salinas que es lugar que presenta mayor cantidad de arcillas así como una buena cantidad de materia orgánica, es la muestra que

mayor CICT presentó no solo en el Valle de Tehuacán, sino en toda el área de *A. karwinskii*.

Dado que los valores de pH, Ca^{++} , Mg^{++} , carbonatos y bicarbonatos pueden ser comprendidos con base en la discusión realizada para los mismos en el área de *A. aff. tequilana*, pasaremos ahora a la aplicación del concepto de Good (op. cit) y Mason (1936) acerca del papel secundario de los factores edáficos en la distribución de las plantas. Retomaremos la proposición de Cain (op.cit) acerca de que una especie adaptada a soportar las condiciones climáticas de una región se ve impedida para extenderse cuando las condiciones edáficas no lo permitan, y la aplicaremos a la distribución de *A. karwinskii* para demostrar que el clima no tiene preponderancia sobre el suelo para determinar la distribución de una especie. De hecho la discusión realizada a propósito del área de *A. karwinskii* sirvió de base a la conclusión anterior puesto que observamos que la antes mencionada especie se distribuye en zonas con clima típicamente BS y con características edafológicas bastante similares abarcando así la mayor parte de los Valles Centrales de Oaxaca, en tanto que en el Valle de Tehuacán se reduce a unos cuantos Km^2 , interrumpiendo inexplorablemente su distribución (de acuerdo con los que proponen que el clima influye fundamentalmente en la distribución en tanto que el suelo lo hace en forma secundaria), hacia lugares como Coxcatlán que también presentan un clima BS, además tomando en cuenta que otras características climáticas de estos lugares son comunes a las de otros en donde sí crece *A. karwinskii* ¿no sería razonable concluir que el factor edáfico es el limitante? Nuevamente se pone de manifiesto la idea de que entre clima y suelo no exis-

ten prioridades para determinar la distribución de las plantas.

3) Topografía del área de *A. karwinskii* . Las observaciones realizadas en el campo nos permiten describir en la siguiente forma la topografía del área de este agave, la cual consiste en grupos de un número de organismos que puede variar desde cuatro a cinco hasta los suficientes para cubrir unos 100m^2 . Dichos organismos se reproducen vegetativamente, por lo que al agregarse los nuevos individuos los manchones se amplían. Esta estrategia fue observada en toda el área de *A. karwinskii*.

4) Forma del área de *A. karwinskii* . La forma del área de *A. karwinskii*, en el Valle de Tehuacán sigue aproximadamente la forma oval que propone Caín (op. cit). aún cuando discusiones previas nos permiten proponer que tal forma se debe más a factores edáficos que al clima, observándose que verdaderamente esta área sigue una dirección E-W (ver mapa 6). El área de *A. karwinskii* en los Valles Centrales no sigue en forma tan estricta la forma teórica pero se asemeja a una elipse deformada en la parte media, a manera de media luna, presentando mayor amplitud latitudinal que longitudinal, a pesar de lo cual no se presentan repercusiones drásticas en cuanto al tipo de clima como anteriormente se ha visto, aunado a esto se ve que las condiciones edáficas son similares lo cual nos conduce nuevamente a pensar en la influencia del factor edáfico.

No hay que olvidar que el hombre puede influir determinantemente en la distribución de *A. karwinskii* en ambas

áreas ya que aún cuando no representa un recurso económico importante si pueden ser eliminados para aumentar la superficie de cultivo o para cualquier otro fin.

5) Tamaño y margen del área de *A. karwinskii*. Siguiendo las proposiciones de autores como Rapaport (op.cit), el hecho de que *A. karwinskii* se encuentre arealmente restringido a una zona (aún cuando realmente son dos, se pueden considerar como una sola en el contexto global de las tierras emergidas), es suficiente, para concluir que esta especie es endémica, haciéndose notar que dada la posición de la mencionada área de distribución en el territorio mexicano, *A. karwinskii* es endémico de México. Asimismo, en función del tamaño de la mencionada área el mismo autor, considera que la especie es microendémica.

Sin embargo, aplicando rigurosamente la teoría fitogeográfica, autores como Ridley (1925), Cain (op.cit) y Margalef (1977) señalan que una especie cuya distribución se reduce a una sola localidad puede corresponder a: 1) Una especie recién formada; 2) Una especie condenada a desaparecer por algún motivo y que ha encontrado refugio en esa zona. Según el primer autor se deben aplicar los siguientes términos: endémico para el primer caso y epibiótico (sobreviviente) para el segundo; por su parte Margalef (op.cit) propone en el mismo sentido los términos neoendémico y paleoendémico.

Vemos de esta manera que el puro análisis coriológico no nos brinda el material suficiente para concluir acerca de que *A. karwinskii* sea una especie endémica o epibiótica por lo que se espera poder llegar a una conclusión defini-

tiva apoyándose en el análisis citogenético y fenotípico.

En cuanto al margen del área de *A. karwinskii*, se considera que tanto en el Valle de Tehuacán como en los Valles Centrales no se observa la continuidad que caracteriza a un área de expansión. Al parecer, como ya se ha mencionado en este escrito, en el Valle de Tehuacán las principales barreras que se oponen al avance de *A. karwinskii* son de tipo edáfico y antropocéntrico. En tanto que en los Valles Centrales de Oaxaca la expansión de dicha especie se ve truncada posiblemente por las mismas barreras orográficas que son infranqueables para *A. aff. tequilana*, (Sierras de Ixtlán y Nochixtlán), esto es por lo que se refiere a las zonas N y W, el mapa 7 nos muestra que hacia el E, *A. karwinskii* se extiende hasta Mitla después de la cual posiblemente su avance se vea impedido por factores climáticos o edáficos. Asimismo hacia el sur, este agave se extiende más allá de Ayoquesco por lo que como se había mencionado, se ha interpretado como una indicación de continuidad climática y edáfica, por lo que con base en esto se propone una modificación del mapa de los Valles Centrales de Oaxaca (compárese el mapa 3 con el 7).

6) La presencia de barreras en el área de *A. karwinskii*, Cañ (op.cit) define como áreas discontinuas o disyuntas "aquellas cuya separación entre colonias es mayor que la capacidad de dispersión de los propágulos de la especie."

Concepto que se ilustra perfectamente con un hecho concreto: la distribución de *A. karwinskii*, evidentemente la separación existente entre el área de *A. karwinskii* en el Valle de Tehuacán y la de los Valles Centrales de Oaxaca, supera en mucho la capacidad de dispersión de los pro-

pábulos (semillas) de esta especie y para demostrarlo se ha desarrollado un modelo matemático (véase Apéndice III) basado en las características morfológicas de las semillas y tomando en cuenta que *A. karwinskii* es una especie anemócora. Evidentemente el obstáculo que no ha permitido la reducción de la distancia entre las dos áreas ha sido la barrera orográfica constituida por las Sierras de Ixtlán y Nochixtlán que se levantan hacia el N y W de los Valles Centrales de Oaxaca, tal barrera en los términos de Rapaport (op.cit) presenta una porosidad de cero para *A. karwinskii*. Es necesario aclarar que no se descarta la existencia de otras barreras entre las dos áreas de *A. karwinskii* pero indudablemente que de todas la más evidente son las mencionadas Sierras. Cabe en este punto preguntarse ¿de qué manera se establecieron esas dos áreas en virtud de la presencia de tal barrera?, el análisis citogenético posiblemente arroje alguna luz para poder discutir esta importante pregunta de una manera más formal.

7) Variación fenotípica de *Agave karwinskii* en su área de distribución. En el área de *A. karwinskii* fueron encontrados tres fenotipos, cada uno de los cuales presenta caracteres morfológicos que lo diferencian de las otras. (véase Figs. 10, 13 y 18), aunque también comparan algunas características. Esencialmente la diferenciación entre las tres formas se dan en cuanto al porte de los organismos, el cual a su vez está grandemente in-

fluído por las características de la penca así como la presencia o ausencia del tallo. Sin embargo, en las Figs. 11, 12, 14 15, 17 y 19 puede observarse que las pencas no presentan una morfología única para cada una de las formas, sino que caracteres como forma y tamaño de la espina o púa terminal, o la distribución de las espinas laterales y otros, pueden variar para una misma forma, dentro de los intervalos ya mencionados en la sección de Resultados.

En la Fig. 21 se ilustra la gran variación morfológica que presenta *A. karwinskii* a nivel de especie en toda su área, nótese que en la mayoría de los casos los valores para los caracteres métricos considerados varían ampliamente en relación al esquema que presenta la otra especie aquí estudiada *A. aff tequilana*. Lo cual probablemente puede ser explicado por el hecho de que la última especie mencionada ha sufrido un proceso de selección artificial a favor de los fenotipos que mejor satisfagan los intereses del sector humano dedicado a su explotación.

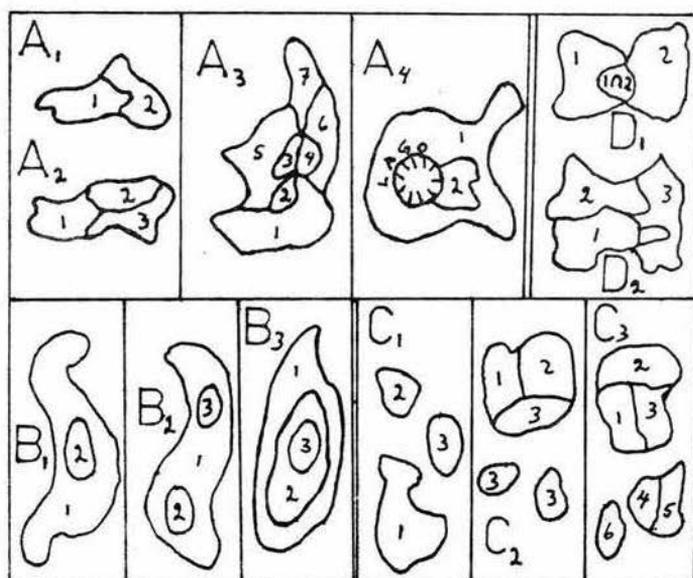
Aún mas, la variación morfológica se extiende más allá de la estructura vegetativa de *A. karwinskii*, observándose que las estructuras reproductora, órganos florales, presentan dimensiones variables. La proposición de Gentry (1978), basada en ideas previas desarrolladas por autores como Anderson (1949) en cuanto a que los caracteres métricos florales pueden ser aplicados para construir un esquema (denominado ideógrafo floral) el cual puede ser de utilidad para los taxónomos ya que al comparar di-

chos esquemas se pueden relacionar grupos taxonómicos cercanos o revelar procesos tales como especiación, ha sido tomada en cuenta en el presente estudio; de esta manera se construyó para *A. karwinskii* (al igual que para *A. aff. tequilana*) ideógrafos florales que toman en cuenta la longitud del tubo, de los tépalos, así como la posición de inserción de los estambres, encontrándose que dichos ideógrafos exhiben aspectos similares a los reportados por Gentry (op.cit) para otros agaves.

Con base en el análisis de los datos climáticos, edáficos, así como en el análisis corológico resulta difícil explicar la variación morfológica de *A. karwinskii*, por lo que este aspecto al igual que otros que se han venido marcando podrán ser discutidos con mayor amplitud si se toma en cuenta el aspecto citogenético. Sin embargo, en una primera aproximación se puede decir que la forma Amatengo puede ser producto de la selección hecha con fines antropocéntricos, algo similar a lo que sucede con *A. aff. tequilana*.

Con respecto a la vegetación acompañante tanto de silvestre como ruderal, debe mencionarse que solo se nombran de una manera muy general las formas pertenecientes observadas como acompañantes de *A. karwinskii*. Predominando en el Valle de Tehuacán la vegetación acompañante de tipo silvestre, así como ruderales no importantes económicamente, en cambio en los Valles Centrales de Oaxaca observamos a dicho agave acompañado por especies tanto silvestres como ruderales sean estas últimas de importancia económica o ecológica.

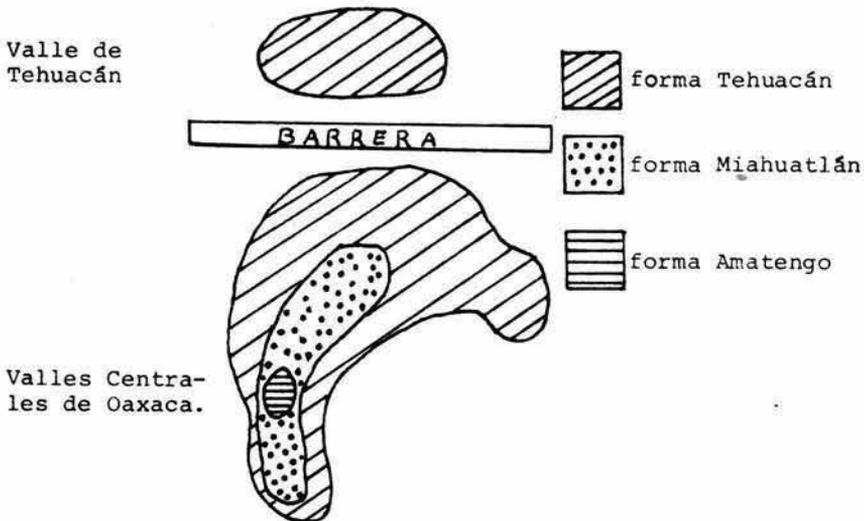
8) Análisis corológico de las formas: Tehuacán, Miahuatlán y Amatengo de *A. karwinskii*. Rapaport (1975) ha desarrollado una serie de conceptos muy importantes a propósito de la distribución de las subespecies dentro del área de la especie a la cual ellas pertenecen. Según este autor existen cuatro modelos teóricos para repartición del área entre las subespecies: a) Contiguidad, b) Inclusión, c) Disyunción y d) Superposición.



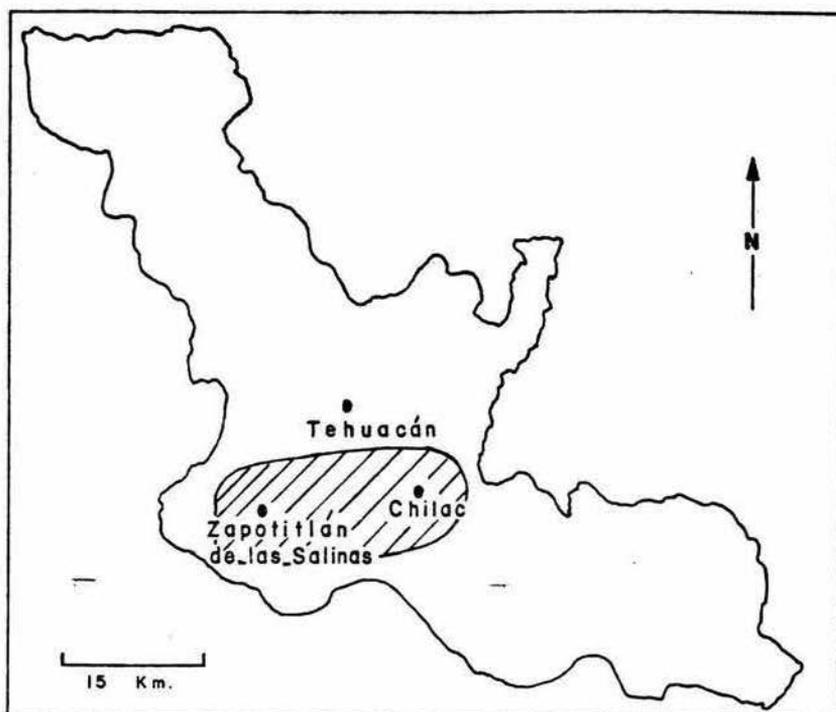
Tomado de Rapaport (1975), con ligeras modificaciones.

Tomando en cuenta que la forma Tehuacán se encuentra distribuída en toda el área del Valle de Tehuacán así como en la de los Valles Centrales, que la forma Miahuatlán se

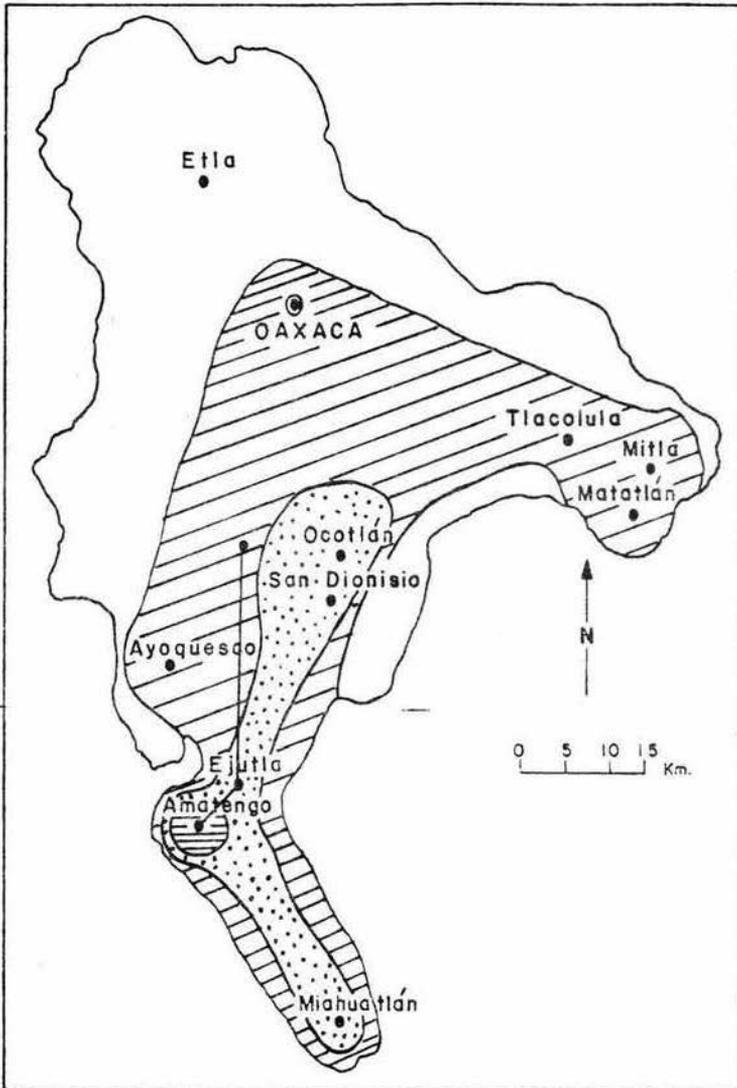
localiza en una franja que se extiende desde Miahuatlán hasta Ocotlán pasando por Amatengo, en tanto que la forma que lleva el nombre de este lugar se circunscribe a él (ver mapas 11 y 12), se propone el siguiente modelo para el área de *A. Karwinskii*.



Cuando se analizó el área de dicho agave a nivel de especie se concluyó que la presencia de barreras como la orográfica, propiciaban la disyunción de tal área, quedando una parte de ésta en el Valle de Tehuacán y otra en los Valles Centrales de Oaxaca. Ahora con base en la teoría propuesta por Rapaport (op.cit) analicemos primeramente la distribución de las formas de *A. Karwinskii* en los



MAPA 11. Distribución geográfica de *Agave karwinskii* forma Tehuacán, en el Valle de Tehuacán.



MAPA 12 Distribución geográfica de las formas de *A. karwinskii*:  Forma Tehuacán;  Forma Miahuatlán y  Forma Amatengo, en los Valles Centrales de Oaxaca.

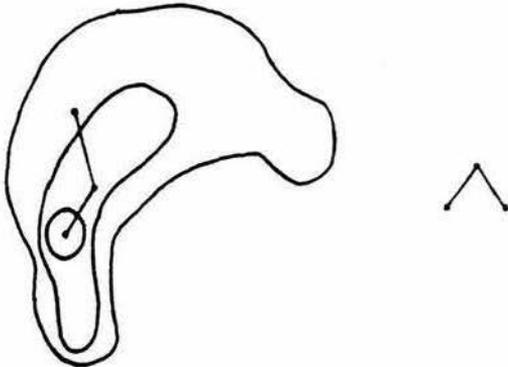
Valles Centrales ya que en el Valle de Tehuacán Únicamente encontramos la forma que lleva este nombre.

En primer lugar observamos que el modelo de distribución de las tres formas de *A. karwinski* guarda una notable semejanza con el modelo teórico B_3 , en ambos observamos que en el área de una subespecie (para fines teóricos) o una forma, (en el caso particular de este estudio), se encuentra incluida el área de otra, en la cual a su vez se encuentra incluida la de una tercera. De tal manera que el área de la forma Tehuacán contiene a la de la forma Miahuatlán la cual a su vez contiene el área de la forma Amatengo; de aquí que esta última únicamente presenta una frontera contigua con la forma Miahuatlán, y ésta a su vez la presenta con las formas Tehuacán y Amatengo, esta importante observación nos permite utilizar la teoría de Grafos (ver Rapaport, op.cit) según la cual uniendo los centros de las áreas de las subespecies (los cuales reciben el nombre de nodos), cuyas fronteras sean contiguas, por medio de trazos denominados arcos, se obtiene una red o grafo, el cual es importante, desde el punto de vista fitogeográfico puesto que al comparar por ejemplo los grafos de distintas especies que presenten subespecies, se puede saber si estas últimas presentan un patrón definido de distribución, asimismo es posible averiguar cuantos vecinos tienden a tener las subespecies. La teoría predice un cierto número posible de grafos en función del número de nodos, así en el presente caso con tres nodos, los posibles grafos son:



Observaciones realizadas en mamíferos (Rapaport, 1975) señalan que el modelo preferencial es el tres.

Construyendo el grafo correspondiente para las formas de *A. karwinskii* (ver mapa 12), observamos que se confirma la predicción señalada acerca del modelo de grafo, el cual es de tipo:



A través del análisis anterior se puede concluir que: a) La distribución corológica de las formas Tehuacán, Miahuatlán y Amatengo en los Valles Centrales de Oaxaca, se ajusta al modelo teórico de Inclusión de áreas propuesto por Rapaport (op.cit), b) El grafo correspondiente a las áreas de las formas antes mencionadas indica que la primera de éstas presenta una sola frontera con respecto a las otras dos, en tanto que la segunda y la tercera presentan dos y una fronteras respectivamente.

En este punto debe mencionarse que la aplicación de la teoría corológica de Rapaport, para las subespecies predice la existencia de fronteras en el estricto sentido de la palabra para las subespecies contiguas, y esto en

parte puede deberse a que tal teoría se fundamenta en distribuciones de mamíferos en los cuales se supone que dos subespecies de una misma especie no pueden convivir en un mismo lugar. Sin embargo, en el caso de la forma Tehuacán de *A. karwinskii* las fronteras en ese sentido no se presentan, ya que por ejemplo, la frontera entre ésta forma y la Miahuatlán, marca el límite areal de esta última dentro del área de la forma Tehuacán, pero este no es el caso para los organismos de esta última forma que coexisten con otros de la forma Miahuatlán en el área de ésta. De esta manera la forma Tehuacán se extiende más allá del área de la forma Miahuatlán, llegando hasta la de la forma Amatengo a través de la frontera entre esta última y la forma Miahuatlán. La cual puede considerarse una verdadera frontera en los términos propuestos por Rapaport ya que ninguna de las dos formas la sobrepasa.

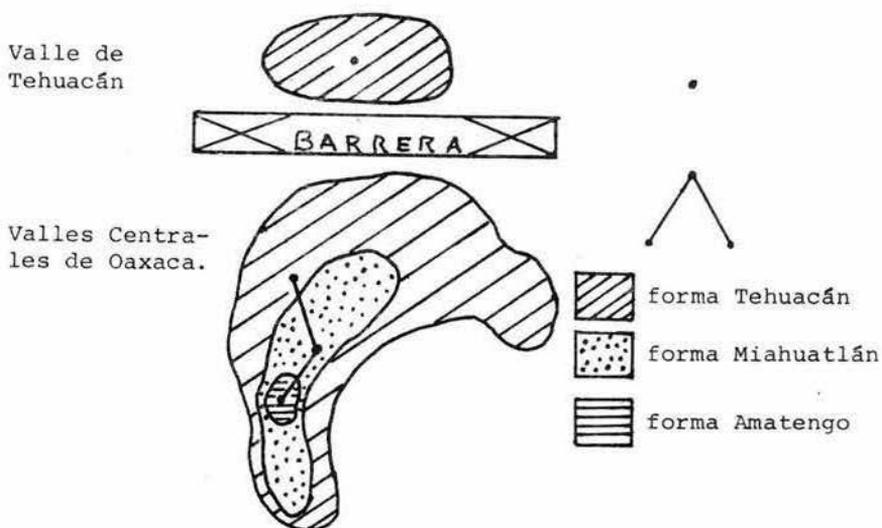
Con base en lo anterior podemos esperar encontrar en el área de *A. karwinskii* traslapamiento de áreas entre las formas Tehuacán-Miahuatlán y Tehuacán-Amatengo; pero no entre las formas Amatengo-Miahuatlán.

A pesar de la limitación que representa la distribución de la forma Tehuacán para la aplicación de la teoría corológica de las subespecies al estudio de la corología de *A. karwinskii* en los Valles Centrales de Oaxaca, dicha teoría ha demostrado ser el mejor marco teórico para los fines del presente estudio.

Una vez analizada la distribución de las formas Tehuacán, Miahuatlán y Amatengo en los Valles Centrales de Oaxaca, es necesario considerar el área ocupada por la pri

mera de dichas formas en el Valle de Tehuacán para de esta manera concluir el análisis areográfico de los fenotipos de *A. karwinskii*.

El modelo teórico C_2 , Disyunción de áreas se corresponde aproximadamente con el modelo corológico observado al considerarse el área de la forma Tehuacán en el Valle del mismo nombre.



Ahora el grafo que comprende a las tres formas de *A. karwinskii* en el área de esta especie, está formado por dos subgrafos, uno de los cuales corresponde al Valle de Tehuacán y el otro a los Valles Centrales de Oaxaca; el primero posee un nodo y el segundo tres; el número máximo de arcos es igual a dos. Y nuevamente este tipo de grafo

corresponde a uno de los que la teoría señala como más probable para un grafo de cuatro nodos.

II. ESTUDIO CITOGENETICO.

Actualmente investigadores de diversas disciplinas biológicas como la citogenética, biología y genética de poblaciones, ecología, así como la fitogeografía, han llegado a conclusiones similares con respecto a la variación del número de cromosomas, la cual se puede presentar a nivel de taxones como familias, géneros, especies y aún en poblaciones, Cañ (1951), Walter (1969), Margalef (1977), Vázquez (1977) y Moore (1979). Dicha variación se presenta a través de las dimensiones tiempo y espacio.

Las observaciones realizadas en el presente estudio nos revelan que las especies *Agave aff. tequilana* y *Agave karwinskii*, no se apartan del esquema de variación cromosómica observado en otros organismos. Lo anterior queda evidenciado al observar las Tablas 3 y 6-10, las cuales muestran claramente que ninguna de las dos especies antes mencionadas posee un número cromosómico constante, en el estricto sentido de la palabra, a través de su área de distribución y las posibles explicaciones a tal hecho pueden formularse en los términos que autores como los antes mencionados han dado al relacionar la variación cromosómica con los factores abióticos tales como la variación del clima en función de la altitud, precipitación, etc., los valores extremos de la temperatura, la posición latitudinal del área de distribución de las especies, etc., así mismo han considerado factores bióticos como competencia, hibridación, especiación, etc.

El marco teórico existente en la literatura con res

pecto al t6pico que ahora se discute condujo a la idea de dise1nar esquemas de muestreo que representaran lo mejor posible el 1rea de los agaves estudiados, dicho esquema de muestreo se elabor6 con base en los mapas de distribuci6n (v6ase mapas 5-7) y est1n representados en los mapas 8-10.

Evidentemente poca informaci6n con respecto a los n6meros cromos6micos de las especies, se puede obtener a partir de los datos expuestos en las Tablas 3 y 6-10 que representan los conteos de cromosomas realizados en el microscopio a partir de preparaciones de 1pices de ra6ces (v6ase Figs. 22, 26 y 31), de aqu6 que ante tal situaci6n el uso del instrumento estad6stico constituy6 la v6a de an1lisis m1s apropiado. Sin embargo, dadas las caracter6sticas de los datos de los conteos para cada especie de agave, esto es su marcada diferencia en cuanto a uniformidad de valores, forma de distribuci6n, n6mero de observaciones realizadas, etc., no pudo aplicarse un tratamiento estad6stico 6nico para ambos grupos de valores.

- *Agave a66 tequilana*

En el caso de esta especie, tomando en cuenta que el histograma de los n6meros cromos6micos (Fig.23), revela una distribuci6n que se asemeja a la normal, se realiz6 una comparaci6n de las medias muestrales (\bar{x}_{2n}) (Tabla 3) mediante el estad6stico de ensayo "t" el cual fue elegido en virtud de que el n6mero de observaciones (conteos) constituyen una muestra estad6sticamente peque1a (Daniel,1980). El hecho de que solamente se hayan realizado un total de diez conteos para cada sitio de muestreo se debe a que du-

rante todo el tiempo que duró el trabajo de laboratorio, se observó que las muestras procedentes de los Valles Centrales de Oaxaca, tardaban mucho más tiempo para enraizar que las provenientes del Valle de Tehuacán. Este fenómeno se presentó tanto para *A. aff tequilana* como para *A. karwinskii*, de aquí que surgió la limitante para obtener material apropiado para realizar el estudio citogenético a pesar de todo durante los meses de marzo, abril y mayo hubo material disponible para realizar los conteos, aunque como es fácil comprender una vez utilizado ese material había que volver a esperar a que otro nuevo se desarrollara. De esta manera utilizando un tratamiento estadístico se trató de eliminar el impedimento de realizar un análisis citogenético, representado por la dificultad para obtener las preparaciones que constituyen el material básico en este tipo de estudios. Sin embargo, debe tomarse en cuenta lo antes mencionado al juzgar acerca de las conclusiones a las cuales se llegue en la presente discusión.

La prueba de "t" fue utilizada para determinar si las muestras estudiadas correspondían a la misma especie al poseer el mismo número cromosómico diploide ($2n$), y que las diferencias observadas se debían al proceso de muestreo realizado totalmente al azar, sabiendo de antemano que en una población el número cromosómico puede variar (Moore, op.cit).

La Tabla 4 muestra que, efectivamente a un nivel de confiabilidad de 0.99 las diferencias entre las medias de los números cromosómicos de las muestras se deben al azar, confirmando de esta manera las observaciones anteriores, relacionadas con la variación del número cromosómico en

una población, Vázquez (1977).

Sin embargo, a partir de los resultados de "t" únicamente podemos concluir que los valores de \bar{x}_{2n} se encuentran distribuidos alrededor de una media poblacional, cuyo valor se desconoce. Para calcularla es posible aplicar la teoría de las distribuciones muestrales (Spiegel, 1979; Daniel, 1980) en este caso de la distribución de la media muestral. Con base en cuyos resultados se propone que el número cromosómico diploide ($2n$) de *A. aff tequilana* es 60.

Un aspecto que resulta muy interesante de analizar es el hecho de que los valores del coeficiente de variación, calculado para los conteos realizados a partir de las muestras de los sitios a los que se refiere la Tabla 3 son bastante similares entre sí, lo cual nos indica que la variación de los números cromosómicos diploide, tiende a ser uniforme en el área de distribución de *A. aff tequilana*. Esto a su vez podría indicarnos que los factores ecológicos que propician la variación de los números cromosómicos actúan de manera aproximadamente uniforme en el área de la especie en cuestión, asimismo la similitud de los valores del coeficiente de variación podría apoyar dos conclusiones a las que se llegó parcialmente, durante el análisis fitogeográfico, la primera de ellas se refiere a que *A. aff tequilana* se distribuye en un área ecológicamente heterogénea (variaciones de clima, suelo, pendiente, etc) merced a su capacidad para responder adecuadamente a las presiones del medio, lo cual indudablemente debe estar relacionado con el pool de genes con que cuenta esa especie y con su capacidad para conservarlos. La segunda conclusión se refiere a que la intervención del hombre ha propiciado la

distribución de esta especie en virtud del interés económico que ella reviste, pero en este proceso el hombre ha realizado una activa selección artificial a favor de los fenotipos que reúnan las características más deseables; las cuales deben ser aquellas cuyo número cromosómico diploide es 60. De tal manera que los organismos que presenten tal número cromosómico son los que más conspicuamente se pueden observar, propiciando la falsa conclusión de que el número cromosómico diploide de *A. agave tequilana* es 60.

Desde los trabajos fundamentales a nivel citogenético llevados a cabo por McKelvey y Sax (1933), Sato (1935), Granick (1944), etc., hasta los más recientes Gómez et al (1953, 1971); Chimal (1969) y Vázquez (1977), dos afirmaciones se han visto totalmente apoyadas por los resultados encontrados por estos autores. La primera de ellas es que el género Agave posee un cariotipo ($2n$) asimétrico constituido por dos grupos de pares cromosómicos: 5 largos y 25 cortos; la segunda se refiere a que el número haploide de este género es 30. Estas observaciones son válidas para otros géneros relacionados con Agave como son *Yucca*, *Furcraea*, etc., los cuales habían sido propuestos previamente por Hutchinson (1934) como pertenecientes a la familia *Agavaceae* basándose en estudios a nivel morfológico.

El cariotipo de *A. agave tequilana*, elaborado a partir de preparaciones de dicho agave, muestra claramente las siguientes características: a) presenta un número total de pares cromosómicos igual a 30: b) los 5 primeros pares son más grandes que el resto por lo que el cariotipo es considerado asimétrico.

Comparando dicho cariotipo con los propuestos por otros autores, Sharma (1962) y Gómez (1971) para otras especies del género Agave podemos observar que la posición del centrómero así como la presencia y posición de constricciones secundarias no son caracteres que se mantengan constantes en los cromosomas largos en los cuales es más fácil realizar estas observaciones. Por otra parte, también se observa que en algunas especies la asimetría cromosómica es muy acentuada por ejemplo *Agave vivípara*, *A. americana*, etc., (según Sharma, op.cit). En tanto que en otras especies tal asimetría es menor, por ejemplo *A. xalapensis* (según Gómez et al. op.cit); *A. kerchovei*, (según Sharma, op.cit). El cariotipo de *A.aff tequilana* se asemeja al segundo tipo, ya que cromosomas largos y cortos no están estrictamente separados en esta forma sino a manera de un gradiente, tal como se puede apreciar en el ideograma (Fig.25) de dicho cariotipo construido a partir de mediciones de brazos largos y cortos llevados a cabo sobre aquél. Tales mediciones no ofrecen ninguna dificultad en aquellos cromosomas en los cuales es posible discernir ambos brazos (pares del 1 al 14) sin embargo, no es así en los cromosomas muy pequeños, en los cuales de hecho no se observa la presencia de brazos. Por lo tanto se consideró a tales cromosomas como constituidos por un centrómero asociado a cierta cantidad de DNA, equitativamente repartida a ambos lados de dicho centrómero. Esta proposición tiene como base la observación de que en dibujos realizados con cámara lúcida, de cariotipos de otras especies de agaves los cromosomas cortos son en la gran mayoría de los casos del tipo M (metacéntricos), (según Sharma, 1962 y Gómez et al, 1971). De esta manera pudieron ser tomadas las mediciones necesarias no solamente para la construc-

ción del ideograma, sino para la nomenclatura de los pares cromosómicos como lo propone Levan et al (1964), en la Tabla 5 se presentan los pares cromosómicos con su respectivo símbolo de acuerdo con la ya mencionada nomenclatura.

La distribución geográfica aquí estudiada de *A.aff tequilana*, así como el número cromosómico diploide propuesto corroboran un mismo principio expresado a dos niveles, el primero es el que autores como Cain (1951), Margalef (1977), Moore (1979) y Pielou (1979) entre otros muchos proponen que a nivel de la flora mundial, el número de especies poliploides se incrementa con la latitud y disminuye en dirección al Ecuador; el segundo, es la aplicación de ese principio general por Granick (op.cit) al caso especial de los agaves, de esta manera el mencionado autor propone que México es el centro de distribución del género Agave, en virtud de que en este país se han encontrado muchas especies diploides en tanto que en lugares situados al norte como Utah y Nevada solo se han encontrado tetraploides y hexaploides.

Apoyándose en el punto de vista de autores como Darlington (1956) acerca de que en el centro de origen de un taxón superior (género, familia, etc) se espera encontrar la mayor cantidad de especies diploides; se sugiere que el análisis de Granick (op.cit) no solamente conduce a concluir que México es el centro de dispersión del género Agave sino también el centro de origen, proposición que originalmente fue hecha por Berger (1915) y apoyada por Ramírez (1936) y Gómez et al (1971).

- *Agave karwinskii*.

Como ya se ha expuesto anteriormente, la gran variación de los números de cromosomas observados en las preparaciones de los agaves estudiados condujo a la aplicación de métodos estadísticos con el fin de extraer la mayor cantidad de información posible con respecto a la constitución cariotípica de las mencionadas especies.

Los datos contenidos en las Tablas 6-10 corresponden a los conteos realizados en preparaciones de *A. karwinskii* elaboradas a partir de muestras traídas de los lugares indicados en los mapas 9 y 10. Se observa que se cuenta con un número mayor de datos para las muestras procedentes del Valle de Tehuacán que para los Valles Centrales de Oaxaca, esto obedece a las mismas razones expuestas a propósito del número de conteos realizados para *A. aff. tequilana*.

Los histogramas construidos a partir de los datos de las tablas antes mencionadas sugieren una distribución normal de los números cromosómicos diploides (ver figs. 27 y 30).

Por lo que respecta al método estadístico utilizado para los datos tanto del Valle de Tehuacán como de los Valles Centrales de Oaxaca, ha sido discutido en la medida en que fue desarrollado, sin embargo, aquí se discutirán con mayor amplitud algunos aspectos. Tal es el caso de la no aceptación del número 39 que sugieren como posible las medias muestrales de números cromosómicos ($2n$) (Tabla 6), en el caso de las muestras correspondientes a

Zapotitlán de las Salinas, ya que desde el punto de vista estrictamente citogenético es más aceptable esperar un número cromosómico diploide par que uno que no lo sea, ya que cada cromosoma posee un homólogo por lo que solo en situaciones " anormales ", tales como aneuploidía, puede esperarse que uno o más cromosomas homólogos falten (como sería en el presente caso) o sobren. De hecho no se descarta que en el género Agave se presente la aneuploidía, sólo que si aquí se acepta el número cromosómico diploide 39, se estaría aceptando que existe una nulisomía a nivel de especie, esto es que faltara un cromosoma homólogo, esta situación a juicio de Stansfield (1980) no puede prolongarse por mucho tiempo puesto que el cromosoma homólogo que se conserva, frecuentemente se retrasa durante la meiosis y no es incluido en ningún gameto, aunque en ocasiones sí se presenta tal situación por lo que los monosómicos pueden producir gametos tanto $n-1$ como n . En las plantas los gametos $n-1$ muy rara vez son funcionales. De aquí que la probabilidad de supervivencia de los individuos con 39 cromosomas sea muy baja.

Por otra parte, el número cromosómico 39 no puede sugerir una trisomía puesto que esto implicaría aceptar que el número total de pares cromosómicos homólogos en los individuos de *A. karwinskii* que crecen en Zapotitlán de las Salinas, es de 19, ($2n = 38$ cromosomas), número que estadísticamente no puede ser considerado.

El mismo argumento anterior fue utilizado para el número cromosómico diploide 31 sugerido por las medias muestrales de números cromosómicos de *A. karwinskii* que crece cerca de Chilac.

Con respecto al comentario realizado durante el análisis de las muestras procedentes de Chilac, en relación a que no se pueden construir intervalos de números cromosómicos, de acuerdo con las leyes de la distribución normal, a partir de una $\sigma = 1$, este se refiere a que al construir los intervalos a partir de la μ y esa σ , no se pueden discernir los límites de cada intervalo y por tanto puede haber confusión para colocar el resultado de un conteo a $1, 2$ ó 3σ de la media.

Para el Valle de Tehuacán con base en el análisis estadístico de los conteos de números cromosómicos se propone la existencia de dos fenotipos de *A. karwinskii*, uno de los cuales crece cerca de Zapotitlán de las Salinas y posee un número cromosómico diploide $2n = 40$, en tanto que el segundo se distribuye cerca de Chilac y posee un número cromosómico diploide de $2n = 30$. Ambos fenotipos corresponden al que durante el análisis fitogeográfico se denominó *A. karwinskii* forma Tehuacán.

Las medias de números cromosómicos diploides calculadas a partir de los conteos realizados en muestras correspondientes a las formas de *A. karwinskii*; Tehuacán, Miahuatlán y Amatengo, traídos de los Valles Centrales de Oaxaca, sugieren valores de $2n = 30$ para el primer caso, y $2n = 40$ para el segundo y tercero (ver Tablas 8 y 9). Por tanto, el método más sencillo para determinar si tales valores son los realmente correspondientes al número cromosómico diploide de las formas antes mencionadas, es comparar estadísticamente tales valores sugeridos por las \bar{x}_{2n} con los valores $2n$ determinados para *A. karwinskii* en el Valle de Tehuacán.

Con base en dicho análisis se propone que las formas Tehuacán, Miahuatlán y Amatengo de *A. karwinskii*, poseen números cromosómicos diploides igual a $2n = 30$ y $2n = 40$ para el primero y los dos últimos respectivamente.

Los cariotipos correspondientes a los fenotipos de *A. karwinskii* que crecen en Zapotitlán de las Salinas y Chilac, en el Valle de Tehuacán (Figs. 32 y 33) demuestran que la diferencia en el número cromosómico diploide, demostrado estadísticamente, estriba en que el fenotipo que crece cerca de Zapotitlán posee cinco pares de cromosomas cortos más que el de Chilac. Sin embargo, ambos comparten caracteres morfológicos cromosómicos como lo demuestra la comparación de los ideogramas (Fig. 34) en los cuales se puede observar que en ambos cariotipos, los cinco pares de cromosomas largos presentan centrómeros en posiciones relativas similares, las diferencias de longitud dentro de los grupos cromosomas largos y cortos pueden ser explicadas, en parte, por el diferente grado de contracción que presentan los cromosomas durante la técnica a que son sometidos (véase Material y Métodos) aunque como se explicó al analizar el cariotipo de *A. aff. tequilana*, las observaciones de otros autores demuestran que en ocasiones el cariotipo de las especies del género *Agave* es asimétrico pero varía en gradiente longitudinal.

De la misma manera los pares 6-15 presentan una gran similitud morfológica como la ya mencionada para los cinco primeros pares. Esto sugiere que el cariotipo encontrado para los fenotipos que crecen en Zapotitlán deriva del de Chilac, posiblemente por un proceso de aneuploidía que involucra a los cromosomas cortos. Es por esta razón

que antes se mencionó la posibilidad de que la aneuploidía se presentara en el género Agave, pero ésta solamente puede persistir en un número cromosómico estable desde el punto de vista citogenético, pues como afirma Moore (1979), los monosómicos y nulisómicos son raros en las poblaciones de organismos diploides.

Si ahora comparamos el cariotipo de la forma Tehuacán de los Valles Centrales de Oaxaca, (Fig.35), así como su ideograma (Fig.37) con los correspondientes para el fenotipo de Chilac, encontramos un gran parecido en cuanto a la posición de los centrómeros y número de pares cromosómicos. Aunque el cariotipo de la forma Tehuacán de los Valles Centrales de Oaxaca es más acentuadamente asimétrico y presenta tres pares de cromosomas M, más que el de Chilac.

Por otra parte el cariotipo de Miahuatlán presenta ciertas diferencias con respecto al de Zapotitlán en cuanto a la longitud de los cromosomas y la posición del centrómero (Tablas 14 y 15), de esta manera se observa que únicamente dos pares de cromosomas largos son comunes a ambos cariotipos, el tercero y cuarto; además los pares de cromosomas m 6 y 7 así como los pares M del 10 al 20, también son comunes. La asimetría en el cariotipo de la forma Miahuatán es muy acentuada.

El cariotipo de la forma Amatengo al igual que el de Miahuatlán, presenta ciertas semejanzas y diferencias con respecto al de Chilac, dentro de las primeras se encuentra que ambos presentan en el primero y quinto pares de cromosomas (largos) la misma posición del centrómero,

el 6 y 7 son pares cromosómicos m, en tanto que del 10-20 son M. En cuanto al grado de asimetría del cariotipo Amatengo, se puede decir que al igual que en el de Zapotitlán se presenta un gradiente longitudinal.

Finalmente el cariotipo de la forma Miahuatlán presenta las siguientes semejanzas con el de Amatengo: únicamente el segundo par cromosómico (largo) en ambos, presenta la misma posición del centrómero, en tanto que del par cromosómico (corto) 6 al 8 son m y del 9 al 20 son M.

Una observación importante es que el tercer par cromosómico en todos los cariotipos estudiados, con excepción de la forma Amatengo presentan la misma posición del centrómero.

En un intento para establecer el grado de semejanza entre los cariotipos aquí analizados, se propone el uso del siguiente índice de similitud cromosómica (ISC).

$$ISC = \frac{\text{Número de cromosomas comunes}}{\text{Número de cromosomas totales}}$$

Cuyo valor máximo es uno, de tal manera que entre más cercano sea el valor de tal índice a dicho número, mayor será la similitud entre los dos cariotipos que se comparen; los cuales deben poseer el mismo número de pares cromosómicos.

Cariotipos comparados	Valor ISC
a) Con 15 pares cromosómicos: Chilac-Tehuacán (Valles Centrales de Oaxaca)	0.80
b) Con 20 pares cromosómicos: Zapotitlán-Miahuatlán.	0.75
Zapotitlán-Amatengo.	0.75
Miahuatlán-Amatengo.	0.80

Si únicamente tomamos en cuenta los primeros 15 pares de cromosomas del cariotipo de Zapotitlán y lo comparamos con el de Chilac, encontramos un ISC = 0.93

La interpretación de esos valores requiere de la correlación de los cariotipos con los fenotipos observados así como con su área.

En primer término tenemos que la forma Tehuacán cuya área comprende Chilac y Zapotitlán en el Valle de Tehuacán así como los Valles Centrales de Oaxaca, y cuyos caracteres morfológicos se han detallados en la sección de Resultados, parece que posee dos números cromosómicos lo cual no es manifiesto a nivel morfológico puesto que los fenotipos de Zapotitlán y Chilac no exhiben caracteres de ese tipo que puedan correlacionarse con el número cromosómico; y lo mismo sucede con la forma Tehuacán que crece en los Valles Centrales, por lo que se le ha considerado como una unidad y se les ha descrito como *A. karwinskii* forma

Tehuacán.

Explicar cómo puede variar el número cromosómico en un área tan relativamente pequeña como la que corresponde a *A. karwinski* en el Valle de Tehuacán difícilmente puede intentarse en función de factores como el clima puesto que se observa que este es el mismo en toda el área (BSO), algo semejante sucede con la marcha anual de la temperatura. Por lo tanto la única explicación viable puede ser dada en términos de las características del material genético de *A. karwinski*, o en otras palabras las observaciones realizadas con respecto al número cromosómico diploide de *A. karwinski* indican un proceso de variación genética intra-específica que posiblemente esté relacionada con un proceso de especiación simpátrica (Pielou, 1979), puesto que no es difícil entender que los fenotipos de Zapotitlán y los de Chilac tienden a aislarse genéticamente dado que los gametos no poseen el mismo número de cromosomas. Asimismo la forma del área sugiere un proceso de expansión limitado por factores edáficos; a partir de Chilac ($2n = 30$) y en dirección de Zapotitlán lo cual apoya la idea de que el cariotipo encontrado en ese lugar se derivó del primero, y esto a su vez permite comprender el alto valor del ISC encontrado para esos lugares.

Dado que en los Valles Centrales de Oaxaca, encontramos que el clima, precipitación, marcha de la temperatura, características físicas y químicas del suelo etc, son semejantes a las que predominan en el área de *A. karwinski* en el Valle de Tehuacán, es posible suponer que la forma Tehuacán invadió tal zona tanto con representantes cuyo número cromosómico $2n = 40$ así como con los de $2n = 30$.

Dicha forma se extendió a través del área que ahora se observa en los Valles Centrales de Oaxaca. Los fenotipos con $2n = 40$ posiblemente encontraron condiciones de microhábitat, no detectadas en el presente estudio, que permitieron la expresión de genes contenidos en los diez cromosomas que poseen en "exceso" lo cual repercutió en un mayor porte (robustez) de la planta y en otros caracteres morfológicos, tales condiciones de microhábitat parecen existir en la franja que se extiende desde Miahuatlán hasta Ocotlán pasando por Amatengo, de esta manera, al parecer, la forma Miahuatlán se originó. Y su parentesco con los fenotipos que crecen en Zapotitlán se hace patente en el valor encontrado para ISC.

En la región de Amatengo el hombre realizó una selección a favor de ciertos tipos robustos de *A. karwinskii* de la forma Miahuatlán que poseen ciertos caracteres de importancia económica, estos fenotipos seleccionados constituyen la forma Amatengo de *A. karwinskii*. Con base en la proposición anterior se esperaría que la forma Amatengo estuviera relacionada cariotípicamente con los fenotipos de Zapotitlán de una manera similar a como lo están los individuos de la forma Miahuatlán con aquellos; en tanto que entre la mencionada forma Amatengo y la Miahuatlán debe existir una relación más estrecha, dado que viven en condiciones de microhábitat similares. Todas estas proposiciones se ven apoyadas ampliamente por los valores ISC antes calculados.

Al mismo tiempo la discusión anterior permite comprender por qué en las áreas de las formas de *A. karwinskii*, Miahuatlán y Amatengo pueden encontrarse organismos

de la forma Tehuacán, puesto que al extenderse en tales áreas las formas provenientes del Valle de Tehuacán se expresaron los cariotipos $2n = 40$ propiciando fenotipos robustos que pueden coexistir con los $2n = 30$ explotando ambos el medio ambiente de acuerdo a la capacidad que les proporciona su dotación genética.

La discusión anterior relacionada con la ocupación del área de los Valles Centrales de Oaxaca por *A. karwinskii*, supone el paso de la forma procedente del Valle de Tehuacán a aquella área. Sin embargo, cuando se realizó el análisis fitogeográfico de la especie en cuestión se mencionó que las Sierras de Ixtlán y Nochixtlán constituyen una barrera infranqueable para *A. karwinskii*, entonces ¿ cómo puede explicarse la presencia de dicho agave a ambos lados de tal barrera ?.

Una primera proposición sería que *A. karwinskii* existía antes de la formación de la barrera que separa sus dos áreas, lo cual a juzgar por los datos que reportan autores como Sánchez (1975) y Rzedowski (1978), indicaría que *A. karwinskii* se extendía desde el Valle de Tehuacán hasta los Valles Centrales de Oaxaca desde principios del Cretácico (ver Introducción) y que los movimientos orogénicos que se llevaron a cabo a finales de este período así como durante la era Terciaria y que concluyeron con la formación de la Sierra Madre Oriental entre otras y los edificios volcánicos que actualmente se observan en el territorio mexicano, lograron separar el área de *A. karwinskii* en las que ahora se observan. Esto posiblemente pueda aceptarse con base en el hecho de que autores como Bold (1973), Scagel (1977) y Delevoryas (1979) reportan que

el registro fósil perteneciente al Cretácico es rico en organismos pertenecientes a las angiospermas. Asimismo también se estaría aceptando que la mencionada especie ya poseía en este tiempo, los números $2n = 30$ y $2n = 40$ pues solamente de esta manera se podría explicar la presencia de dichos números en ambas áreas de distribución. Sin embargo el aspecto más dudoso de esta proposición es el que se refiere a que durante, por lo menos 135 millones de años (tiempo correspondiente a la edad de los materiales del Cretácico Inferior; según Margalef, 1977) los juegos cromosómicos de esta especie no han sufrido cambios en el número, lo cual es absolutamente inverosímil a la luz de la Teoría Sintética de la Evolución. En el caso de que se supusiera que el agave en cuestión poseía a principios del Cretácico un único número cromosómico $2n = 30$, entonces esto nos llevaría a concluir que después de la separación del área, a ambos lados de la barrera el genotipo original sufrió idénticos cambios en cuanto a número de cromosomas tanto en la zona de Zapotitlán como en la que se encuentra entre Miahuatlán y Ocotlán.

Como puede observarse con base en los resultados del presente estudio no es posible tratar ampliamente temas como el anterior, que requieren del análisis histórico de la especie que nos ocupa y si a esto aunamos el hecho de que no existe literatura específica al respecto, llegamos a la conclusión de que las anteriores no pasan de ser meras especulaciones.

Sin embargo, la distribución de *A. karwinskii* puede ser explicada en términos más sencillos en función de la variable que ha sido capaz de modificar el medio en que

se desarrolla: el hombre. Si ahora pensamos en que dicha especie de agave pudo haber sido llevada desde alguno de los lados de la barrera orográfica hasta el otro en donde dicha especie progresó, dentro del área que su amplitud ecológica le permitió. Entonces a partir de esta suposición tenemos que establecer otra, que las muestras tomadas del área original contenían individuos con números cromosómicos $2n = 40$ y $2n = 30$. Esta explicación tiene como conveniente el eliminar la idea de que los juegos cromosómicos de la especie no han sufrido cambios en período temporal muy extenso; pero también tiene el inconveniente de atribuir al hombre todo aquello que es difícil de explicar, desde un punto de vista fitogeográfico o ecológico.

Por lo anterior puede considerarse que tratar de continuar una discusión encaminada ahora a definir si alguna de las dos subáreas de *A. karwinskii* puede considerarse el centro de origen de esta especie significa seguir realizando una serie de especulaciones que poseen poco o ningún apoyo. Sin embargo, únicamente como una primera aproximación hacia la identificación de tal centro de origen puede mencionarse que cuando se calcula el ISC para los cariotipos de organismos que crecen en Chilac, en relación con los de Zapotitlán (tomando para éste los primeros 15 pares cromosómicos), se encuentra un valor (0.93) mayor que el calculado para el cariotipo del último lugar mencionado en relación con la forma Tehuacán de *A. karwinskii* que crece en los Valles Centrales de Oaxaca (ISC = 0.8), lo cual puede hablar a favor de que Chilac corresponde al centro de origen de *A. karwinskii* con un número cromosómico $2n = 30$ y que a partir de este lugar el juego cromosómico sufrió cambios en número hasta llegar a $2n = 40$ en la zona

de Zapotitlán. Pasando posteriormente a los Valles Centrales de Oaxaca.

Como en párrafos anteriores se ha mencionado, existe un acuerdo general, hasta la fecha, entre los autores que han estudiado el aspecto citogenético del género Agave en el sentido de que el número cromosómico diploide de las especies de ese género es $2n = 60$, siendo por lo tanto el número haploide de $n = 30$. Existiendo 5 pares de cromosomas largos y 25 cortos. McKelvey y Sax (1933), Sato (1935), Granick (1944), Cave (1964), Gómez et al (1971), etc. Sin embargo, como se ha visto, el cariotipo de *A. karwinskii*, aún cuando posee 5 pares de cromosomas largos no corrobora la afirmación de que el número cromosómico diploide sea 60 para el género como tanto lo han remarcado los autores mencionados, ya que para el caso particular de esta especie los números cromosómicos son $2n = 30$ y $2n = 40$; encontrando en ambos, como ya se mencionó, 5 pares de cromosomas largos y de 10 a 15 pares de cortos respectivamente. Este dato acerca de la similitud del cariotipo de *A. karwinskii* con el cariotipo que se ha propuesto como típico para el género Agave, en cuanto a los tipos de cromosomas, apoya absolutamente la inclusión de tal especie en este género, pero pone en duda la afirmación de que el número cromosómico haploide genérico sea $2n = 60$.

Se ha dicho que los números cromosómicos de las especies estudiadas del género Agave, forman una serie: $2n$, $3n$, $4n$, $5n$ y $6n$ a partir del número haploide: $n=30$, Granick (1944). Sin embargo, obsérvese que tal serie también puede ser comprendida proponiendo como número haploide $n=15$, aunque lógicamente la serie se transformaría en: $2n$

(*A. karwinskii* $2n = 30$), $4n$, $6n$, $8n$, $10n$, $12n$. Con base en esto algunas especies como *A. nizandensis* cuyo número cromosómico diploide ha sido reportado por Gómez et al (1971) como: $2n = 60$, sería considerado de acuerdo con la primera serie como un diploide y de acuerdo con la segunda como un tetraploide ($4n$).

Ahora se retomará un tema mencionado en la Introducción, que se refiere a que la familia *Agavaceae* creada por Hutchinson (1934) ha sido parcialmente apoyada por los autores antes mencionados en virtud de que solamente, a juicio de ellos, algunos géneros tales como *Yucca*, *Agave*, *Hesperaloe*, etc., incluidos en tal familia están realmente relacionados constituyendo un solo grupo Cave, (1964), Gómez (1971), ya que todos presentan el patrón genotípico de 5 pares de cromosomas largos y 25 cortos. En tanto que otros como *Nolina*, *Dasyllirion* y géneros aliados, dudosamente están relacionados con los anteriores dado que poseen un cariotipo con 19 pares de cromosomas sin una marcada diferencia de tamaño, según Granick (op.cit) y Gómez et al (op.cit), este hecho es suficiente para excluir a *Nolina* y aliados de la familia *Agaveceae*.

No obstante aquí se desea proponer que los Resultados del presente trabajo apoyan la proposición de Hutchinson, ya que la existencia de números cromosómicos diploides que poseen 15 y 20 pares de cromosomas con las características del primer grupo, acorta las pretendidas distancias con respecto al segundo y confirma la idea de reunir a los géneros de ambos grupos en una sola familia: *Agavaceae*.

Así mismo la relación entre el género Agave que

posee un cariotipo bien diferenciado morfológicamente, con otros que no poseen tal característica como es el caso de *Nolina* (ver Cave, 1964), marca una nueva pauta en los estudios sobre la evolución del primer género, ya que puede indicar que el mismo pudo haber evolucionado al igual que *Nolina* y otros a partir de un ancestro común, adquiriendo posteriormente los caracteres cariotípicos que ahora lo distinguen. Aunque también debe tomarse en cuenta la posibilidad de que el género *Agave* y aliados hayan evolucionado a partir de algún género como *Nolina*, y que a pesar de sus diferencias citogenéticas, conservan caracteres morfológicos semejantes que condujeron a Hutchinson (op.cit) a colocarlos en una misma familia. Tales similitudes morfológicas posiblemente sean mejor observadas entre organismos de *Nolina* y aliados, y los pertenecientes a las especies diploides del género *Agave*, que son los que teóricamente mayor cantidad de caracteres ancestrales deben poseer.

Desde el punto de vista fisiológico, pueden considerarse que *A. karwinskii* es una forma ancestral de ese género, ya que el hecho de poseer un tallo, implica un gasto de agua para traslocar los nutrientes de las raíces hasta el interior de la planta de acuerdo con la teoría tenso-coheso-transpiratoria. Dicho gasto de agua será mayor en función del aumento del tamaño del tallo; pero recordemos que la mencionada especie de agave vive en un medio con casi permanente stress de agua, por lo que es de esperarse que la tendencia evolutiva sea al mayor acortamiento posible del tallo que significa ahorro de agua durante la incorporación de nutrientes, esta tendencia a la reducción de los tallos es bastante notable en los agaves actuales.

Otro aspecto que debe ponerse en evidencia es que *A. karwinskii* no posee pencas tan robustas como otros agaves, lo cual tiene implicaciones en la capacidad para almacenar agua, así que nuevamente es de esperarse que la tendencia sea el incremento del porte (robustez) de las pencas; posiblemente en esto influyó mucho la poliploidía, por ejemplo en el gran maguey manso, *Agave atrovirens*, un hexaploide de acuerdo con la serie que parte de $n = 30$, se observa un gran tamaño de las pencas que le permite almacenar una gran cantidad de agua.

Un aspecto analizado, cuya conclusión requirió del desarrollo previo del análisis citogenético, es el que se refiere a que si *A. karwinskii* debe ser considerado como una especie endémica o epibiótica (véase el análisis fitogeográfico para esta especie en esta misma sección). Las conclusiones a las que se llegó al comparar el cariotipo de *A. karwinskii* con el típicamente encontrado en otras especies del mismo género, conducen a pensar que el origen de esta especie se remonta mucho tiempo atrás, posiblemente hasta la época misma en que se originó el género, aunado a esto algunas observaciones fitogeográficas como el que el margen del área de *A. karwinskii* sea discontinuo, permiten considerarla como epibiótica en los términos propuestos por autores como Cañ (1951).

Finalmente se desea comentar aquí brevemente la proposición hecha por autores como Berger (1915), Ramírez, (1936), Gómez (1963), etc., en el sentido de que México es el centro de origen del género Agave. Tomando en cuenta los criterios propuestos por Adams (1902) y Cañ (op.cit), así como el mapa de distribución del género Agave (mapa 4,

tomado de Berger, 1915) vemos que tal proposición se vé totalmente apoyada, puesto que en México, y específicamente en la Altiplanicie Mexicana, se localiza una zona de gran diferenciación fenotípica, así como una gran abundancia en relación al área (véase mapa 4). El criterio número tres referente a la presencia de formas ancestrales queda demostrado, a juicio del autor, por los resultados del presente estudio. En tanto los criterios cuatro y cinco están más que ilustrados con los fenotipos y la producción de ciertos productos como fibra, bebidas, etc., que se obtienen de ellos en lugares como los Estados de Hidalgo y Yucatán. Las conclusiones a las que han llegado autores como Berger (1915) y Ramírez (1936) conducen a pensar que las especies del género Agave se distribuyen de tal forma que sus rutas convergen en México (criterio 6); asimismo en este país, y específicamente hacia la Mesa Central se encuentran especies como *Agave salmiana*, Otto y su variedad *angustifolia*, los cuales ocupan extensas áreas (Ramírez, 1936) y que por tanto demuestran una tolerancia a las condiciones medioambientales, muy amplia (criterio 7). De esta manera vemos que los trabajos que se han realizado en relación al género Agave, así como los que se siguen llevando a cabo, sobre todo a nivel citogenético y fitogeográfico, evidencian cada vez más que México es el centro de origen de este género.

TABLA No. 1* Nomenclatura recomendada por Levan, Fredga, Sandberg (1964), para la determinación de la proporción de brazos cromosómicos.

Posición Centroamérica	$r = \frac{L}{s}$	Clasificación Cromosómica		
Punto medio en el sentido estricto	1.00	M	A T E L O C E N T R I C O	Metacéntrico
Región media	1.05- 1.67	m		
Submedia	1.67- 3.00	sm		Submetacéntrico
Subterminal	3.00- 7.00	st		Subtelocéntrico
Región terminal	7.00-39.00	t		Acrocéntrico
Región terminal en el sentido estricto	∞	T		Telocéntrico

* Tomadas de Ibarra, 1977

TABLA No. 2 Nomenclatura recomendada por Levan, Fredga, Sandberg (1964), para la determinación de la diferencia de brazos cromosómicos

Posición Centroamérica	$d = \frac{10(r-1)}{r+1}$	Clasificación Cromosómica		
Punto medio en el sentido estricto	0 - 0	M	A T E L O C E N T R I C O	Metacéntrico
Región media	0.5-2.5	m		Submetacéntrico
Submedia	3.0-5.0	sm		Subtelocéntrico
Subterminal	5.5-7.5	st		Acrocéntrico
Región terminal	8.0-9.5	t		Telocéntrico
Región terminal en el sentido estricto	10.0	T		

TABLA No. 3 Nomenclatura recomendada por Levan, Fredga, Sandberg (1964), para la determinación del índice centromérico de los brazos cromosómicos.

Posición Centroamérica	$i = 5 (10-d)$	Clasificación Cromosómica		
Punto medio en el sentido estricto	50.0	M	A T E L O C E N T R I C O	Metacéntrico
Región media	47.5-37.5	m		Submetacéntrico
Submedia	37.5-25.0	sm		Subtelocéntrico
Subterminal	25.0-12.5	st		Acrocéntrico
Región terminal	12.5- 2.5	t		Telocéntrico
Región terminal en el sentido estricto	0.0	T		

Modelo matemático de dispersión del género Agave por medio de semillas.

Con base en el hecho de que los caracteres morfológicos de las semillas del género Agave permiten predecir que la dispersión de éstas se realiza básicamente usando como fuerza motriz el viento, se ha desarrollado aquí un modelo matemático que nos permita calcular los límites de dispersión esperados para estos organismos a través de dicha estrategia. Como todos los modelos, el presente descansa sobre consideraciones teóricas ideales, las cuales deben ser ajustadas a los valores reales de los parámetros involucrados. Dichas consideraciones teóricas son las siguientes:

- a) Que una planta de agave madura (con semillas) se encuentra en un lugar en el cual no existen más corrientes de viento, que una que corre en forma paralela al suelo.
- b) Que las variaciones estructurales entre las semillas no son considerables.
- c) Que la fuerza del viento es superior a la fuerza de gravedad.
- d) Que las semillas no se eleven al aplicárseles la fuerza del viento.
- e) Que una vez que cesa la fuerza del viento, la semilla regresa al suelo en caída libre.

Tomando en cuenta lo anterior, imaginemos una planta que se encuentra en una zona en la cual no existen corrientes de viento, ni ninguna otra fuerza que actúe sobre las semillas, a no ser una corriente de viento de fuerza F , que corre en forma paralela al suelo.

Cuando dicha fuerza actúa sobre una semilla de masa m , le imprime una aceleración, de acuerdo con las siguientes ecuaciones:

$$F = m \cdot a$$

$$a = \frac{F}{m} \quad (1)$$

Dicha aceleración necesariamente es constante, tomando en cuenta que el valor de la fuerza del viento lo es y la masa también:

$$a = \frac{F}{m} = \frac{K_1}{K_2} \quad \therefore \quad a = K_3$$

$$K_1, K_2 \text{ y } K_3 = \text{constantes}$$

Por lo anterior llegamos a que la semilla se encuentra animada con un movimiento uniformemente acelerado. Y por tanto la distancia que recorre es:

$$d_H = v_i t + \frac{at^2}{2}$$

Como: $v_i = 0$ (por estar en reposo)

$$d_H = \frac{at^2}{2} \quad (2)$$

Esta ecuación nos permite calcular la distancia que el cuerpo recorre al aplicársele una fuerza F (la del viento) la cual es superior a la fuerza de gravedad. Esto último es importante porque solo de esta manera el cuerpo puede recorrer una distancia (d_H) en forma horizontal con respecto al suelo, en caso contrario, la distancia deberá ser calculada mediante las ecuaciones de caída libre (ver más adelante).

Como se ve, el valor de d se puede calcular fácilmente, sin embargo, para ello tendremos que conocer el valor del tiempo (t) de actuación de la fuerza sobre la masa, el cual es difícil de medir en el campo, por lo tanto intentaremos sustituirlo por una expresión semejante:

$$a = \frac{v_f - v_i}{t} \quad v_i = 0$$

$$a = \frac{v_f}{t} \quad t = \frac{v_f}{a} \quad (3)$$

Sustituyendo 3 en 2:

$$d_H = \frac{v_f^2}{2a}$$

$$d_H = \frac{v_f^2}{2a}$$

$$d_H = \frac{v_f^2}{2a} \quad (4)$$

Sustituyendo 1 en 4:

$$d_H = \frac{mv_f^2}{2F} \quad (5)$$

Esta ecuación finalmente nos permite calcular la distancia recorrida por la semilla en sentido horizontal, a partir de parámetros susceptibles de medirse en el campo.

Sin embargo, la ecuación 5 no describe completamente la trayectoria seguida por la semilla, sino únicamente aquella durante la cual la fuerza del viento está actuando sobre ella, pero una vez que dicha fuerza cesa, la semilla recorre una distancia (d_c) la cual se puede calcular en términos de las ecuaciones de caída libre.

Suponiendo que la semilla se encuentra a una altura (h) del suelo, (dicha altura se puede considerar igual a la de la inflorescencia del agave puesto que la trayectoria seguida por la semilla ha sido paralela al suelo), el tiempo que tardará en llegar al reposo será igual al tiempo que tarde en llegar al suelo; por lo tanto.

En caída libre:

$$h = \frac{gt^2}{2}$$

De donde:

$$t = \sqrt{\frac{2h}{g}}$$

g = aceleración de la gravedad.

t = tiempo de caída.

h = altura a la que se encuentra el cuerpo.

(6)

Durante la caída la semilla está animada con una velocidad horizontal igual a la velocidad final alcanzada hasta el momento que cesó la fuerza del viento:

Ya que:

$$d = v \cdot t$$

$$d_c = v_f \cdot t \quad (7)$$

Sustituyendo 6 en 7:

$$d_c = v_f \left(\sqrt{\frac{2h}{g}} \right) \quad (8)$$

Y sumando las ecuaciones 5 y 8 tendremos la descripción completa de la trayectoria seguida por la semilla bajo las condiciones expuestas.

$$\begin{aligned} \therefore d_t &= d_H = d_c \\ \Rightarrow d_t &= \left[\frac{mv_f^2}{2F} \right] + \left[v_f \left(\sqrt{\frac{2h}{g}} \right) \right] \end{aligned}$$

En donde:

d_t = distancia total recorrida por la semilla.

m = masa de la semilla.

v_f = velocidad final de la semilla.

F = fuerza del viento.

h = altura del agave

g = aceleración gravitacional.

Acerca de la medición de los parámetros en el campo.

En esta sección se sugieren métodos para determinar los parámetros que maneja la ecuación:

- a) El valor de la g es una constante.
- b) Se sugiere que los valores de la m y la h , sean de carácter estadístico para la población que se trabaje para que de esta manera sean representativos.
- c) La fuerza del viento (F) sugerimos el diseño de un aparato graduado que permita determinar la magnitud de dicha fuerza.
- d) v_f velocidad final de la semilla. Una de las consideraciones teóricas más importantes para la formulación del modelo es que ninguna partícula que se encuentre en una masa de aire que se desplaza a una velocidad v , puede superar dicha velocidad, por lo tanto la velocidad final teórica a la cual la semilla puede llegar es igual a la velocidad del viento. De aquí que para medir la velocidad final basta con conocer la velocidad del viento.

BIBLIOGRAFIA

- ADAMS, C.C. 1902. Southeastern United States as a center of geographical distributions of fauna and flora. Biol. Bul. 3: 115 - 131.
- AGUILERA, A.N. 1970. Suelos de las zonas áridas de Tehuacán, Puebla y sus relaciones con las cactáceas. Cactáceas y Suculentas Mexicanas. Tomo XV. 3: 51 - 63.
- ALLISON, L. et.al. 1977. Suelos salinos y sódicos. 2a. Reimp. Limusa. México. p. 18 - 32.
- ANDERSON, E. 1949. Introgressive hybridization. John Wiley & Sons. New York, USA. 109 pp.
- ANDREWS, H.N. 1963. Early seed plants. Science 142: 925-931.
- BARRY, C.C. 1980. Biogeography. 3a. ed. Blackwell Scientific Publications. England. p. 1697, 144-158
- BARTHELEMY, E.R. et.al. 1975. Técnicas para el laboratorio de Biología. C.E.C.S.A. México. p. 60 - 61.
- BELL, R.C. 1968. Variación y clasificación de las plantas. Herrero Hnos. Sucesores, S.A. México. p. 42 - 53.
- BERGER, A. 1915. Die Agave Beitragezu einer monographie verlan Von Gustav. Fisher, Jena pp. 228.
- BERNARD, J. 1976. Population cytogenetics. Edwards Arnold Publishers Limited. England, pp. 75.

- BLACK, C. 1975. Relaciones suelo-planta. Tomo I. Ed. Hemisferio Sur. Argentina. p. 323 - 423, 331 - 335.
- BOLD, C.H. 1973. Morphology of plants. 3a. ed. Harper International. U.S.A. p. 323 - 340, 601 - 625.
- BOTTORF, V. 1971. A guide to tequila, mezcal and pulque. MINUTIAE MEXICANA, S.A. de C.V. México. pp. 64.
- BROWN, W.V. 1972. Textbook of Cytogenetics. The C.V. Mosby p. 135 - 173, 207 - 232.
- BRUNNER, P. 1963. Seminarios de Otoño (el maguey pulquero). UACH. México. p. 29 - 56.
- CAIN, A.S. 1951. Fundamentos de Fitogeografía. Acme Agency. Argentina. p. 181 - 279, 489 - 524.
- CAMPOS, R.M. 1961. Estudio sobre la explotación de la lechugilla. Tlatoani Esc. Nal. de Antropología e Historia. México, D.F.
- CAVE, M.S. 1964. Cytological observations on some genera of the *Agavaceae*. Madroño 17: 163 - 170.
- CHARANASRI, H. et.al. 1973. Chromosome numbers in the genus *Oncidium* and some allied generos. Am.Orchid Socc. Bull. 42: 518 - 522.
- CHIMAL, A. 1967. Estudio citogenético de ocho especies de la familia *Agavaceae*. Tesis Profesional, UNAM.
- CONZATTI, C. 1947. Flora Taxonómica Mexicana. Plantas Vasculares. Tomo II. p. 78 - 118.
- CRONQUIST, A. 1977. Introducción a la Botánica. 2a. Reimpresión. CECSA. México. p. 411- 493, 555 - 651.

- CURTIS, P.J.F. 1979. Citología Vegetal. UACH. México. pp. 55.
- CURTIS, P.J.F. 1981. Manual para la elaboración de preparaciones cromosómicas en plantas. UACH. pp.
- DANIEL, W.W. 1980. Bioestadística, base para las ciencias de la salud. 2a. Reimp. Ed. Limusa, México. p. 1-29, 91-114, 119-149, 155-186, 325-350.
- DARLINGTON, C.D. y A.P. Nillie. 1955. Chromosome Atlas of flowering plants. George Allen and Unwin, LTD. London, pp.
- DARLINGTON, C.D. 1956. Chromosome Botany. G. Allen. and Unwin. London.
- DELEVORYAS, T. 1979. Diversificación vegetal. 2a. ed. CECSA. México. p. 79-164.
- DEL RIO, E.C. 1949. Estudios sobre la microbiología del pulque. V. Algunos aspectos metabólicos de *S. carbajali*. An. Inst. Biol.
- DICKERSON, E.R. 1978. La evolución química y el origen de la Vida. Scientific American 26: 34-53.
- DOBSHANSKY, T. 1980. Evolución. Omega. España. p. 21-52, 167-232.
- FERNANDEZ, T. 1931. Estudio de las vitaminas y de la fermentación viscosa del pulque. Tesis Profesional, UNAM. México.
- FLANNERY, V.K. 1967. Sistemas agrícolas y crecimiento político en Oaxaca Antigua. Science p. 158 - 445.

- GARBE, E.D. 1980. Introducción a la citogenética. 3a. imp. CECSA. México. p. 31-59, 151-200, 221-233.
- GARCIA, E., Soto, C. Miranda, F. 1961. Anal. Inst. Biol. Mex. 31 (1-2): 133-171. Larrea y Clima.
- GARCIA, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación Climática de Koppen para adaptarlo a las condiciones particulares de la República Mexicana. Offset Larios. México. p. 154-170.
- GARCIA, V.A. 1977. Manual de Técnicas de Citogenética. UACH pp. 118.
- GARCIA, E. 1980. Nuevo Atlas Porrúa de la República Mexicana. 5a. ed. Editorial Porrúa. México. 6-10, 66-72
- GARCIA, E. 1980. Apuntes de Climatología. 3a. Ed. Larios e Hijos Impresores. México. p. 1-4, 7-44, 95-99, 103-114, 119-149, 155-186, 325-350.
- GARDNER, E.J. 1979. Principios de Genética. Limusa. México. p. 389-423.
- GENTRY, H.S. 1972. The agave family in Sonora. Agric. Hade, 399 USDA. Washington.
- GENTRY, H.S. 1978. The agaves of Baja California. Ocasional papers of the California Academy of Sciences. p. 1-22.
- GOLA, G. 1963. Tratado de Botánica. 2a. reim. Editorial Labor. España. p. 1046-1080.
- GOMEZ, P.A. 1963. El género Agave. Organó de la Soc. Mex. de Cactología, A.C.T. VIII. No. 1

- GOMEZ, P.A. et.al. 1971. Studies in the *Agavaceae*. I. Chromosome morphology and number of seven species. *Madroño* 21: 208-221.
- GOOD, R.D.O. 1931. A theory of plant geography. *New Phytol.* 30: 149-171.
- GLEASON, H.A. 1923. The vegetational history of the middle west. *Assoc. Amer. Geog. Ann.* 12: 39-85.
- GRANADOS, S.D. 1981. Etnobotánica de los agaves de las zonas áridas y semiáridas. Simposio Internacional sobre problemas y perspectivas de la Biología y aprovechamiento integral del henequén y otros agaves. México.
- GRANICK, E.B. 1944. A karyosystematic study of genus *Agave*. *American Journal Bot.* 31: 283-298.
- GRANT, V. 1975. Genetics of Flowering plants. Columbia University Press. U.S.A. p. 43-69, 303-315.
- HEMSLEY, W.B. 1879-1888. Botany In. Gowin, F.A. & O. Biología Centrali. Americana R.A. Porter. London Vol. 5.
- HULTEN, E. 1937. Outline of the history of Arctic and Boreal biota during the Quaternary period. Their evolution during and after glacial period as indicated by the equiformal progressive areas of present plant species. Stockholm 166 pp.
- HUTCHINSON, J. 1934. The families of flowering plants. Vol. II. Monocotyledons. Macmillan. London 2: 512-792.
- IBARRA, M.R.A. 1977. Estudio citogenético en corales blancos de la especie *Pseudoplexaura porosa*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM.

- KIRBY, R.A. 1963. Vegetable fibres. Leonard Hill (books). Limited London Interscience Publishers. Inc. N.Y. pp. 464.
- KRAMER, P.J. 1974. Relaciones hídricas de suelo y plantas EDUTEX. México. p. 169-180, 196-220 y 336-354.
- KRAPOVICKAS, A. 1960. La información cromosómica y su importancia en la taxonomía.
- LARIOS, C.C. 1950. Contribución a la taxonomía de algunos *Lactobacillus* de aplicación industrial. Tesis Profesional. UNAM. México.
- LASTIRI, R. 1903. Cultivo de maguey. Tesis. ENA Chapin-go. México.
- LEVAN, A. et.al. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas 52: 201-220.
- LIPSCHUTZ, S. 1971. Teoría y problemas de probabilidad. McGraw Hill de México. México p. 1-54.
- LOYOLA, E.M. 1956. La industria del pulque. Banco de México. p. 348.
- LUDEWING, J.H. 1909. El cultivo de Zapupe en el Cantón de Tuxpan, Ver. México.
- MACEDO, E.M. 1950. El manual del magueyero. Bartolomé Trucco. pp. 160.
- MARGALEF, R. 1977. Ecología. 2a. ed. Omega. España. p. 237-289.
- MASON, H.L. 1936. The principles of geographic distribution as applied to floral analysis. Madroño 3: 181-190.

- MATTHEW, W.S. 1939. Climate and Evolution. N.Y. Acad. Sci. Special Pub. 2nd. ed. 1: 1-223.
- MEEUSE. 1962. The multiple origin of the angiosperms. *Advanc. Frontiers Plant. Scie (New Delhi)* 1: 105-127.
- . 1964. The bitegmic spermatophytic ovule and the cupule—A re-A-PPRAISAL of the so-called pseudonome-rous ovary. *Acta Botánica Neerland.* 13: 97-112.
- . 1965. Angiosperms past and present. *Advanc. Frontiers Plant. Sci. (New Delhi)* 11: 1-228.
- MEYRAN, G.J. 1980. Guía botánica de Cactáceas y otras suculentas del Valle de Tehuacán. 2a. ed. Sociedad Mexicana de Cactología, A.C. CONACYT, México. p. 3-36.
- McKELVEY, S.D. and K. Sax. 1933. Taxonomic and citological relationships of *Yucca* and *Agave*. *Your. Arnold Arboretum* 14: 76-81.
- MILLAR, C.E. et.al. 1979. Fundamentos de la ciencia del suelo. 3a. ed. CECSA. México. p. 27-34, 41-70, 211-222.
- MONROY, E. 1951. Contribución al estudio de las bacterias Gram negativas que viven en el aguamiel y el pulque. Tesis, UNAM.
- MOORE, M.D. 1979. Citogenética vegetal. Omega. España. pp. 81.
- MORAFKA, D.J. 1977. A biogeographycal analisis of the Chihuahua desert trough its herpetogauna. Publishers the Hague. U.S.A. p. 11-153.

- MORTON, G.M. 1925. Aprovechamiento industrial del maguey. Tesis, UNAM. p. 119.
- ODUM, E. 1972. Ecología. 3a. ed. Nueva Editora Interamericana. México. p. 306-317, 400-418.
- ORTIZ, V.B. y C.A. Ortiz. 1980. Edafología. UACH. México p. 141-150.
- PATONI, C. 1917. Algunos datos sobre la lechugilla y su fibra. Con un mapa de la zona donde se cultiva o existe. Publicaciones de la Sria. de Fomento. México.
- PAYNO, M. 1863-1864. El maguey mexicano y sus diversos productos. Bol. de la Soc. de Geogr. y Estad. Tomo 10. Primera Epoca, México.
- PIELOU, E.C. 1979. Biogeography. John Wiley & Sons. USA p. 65-123, 294-314.
- PHILLIPS, A. 1969. Microbiología. Nueva Editorial Interamericana. México. p. 79-118.
- POUL, J. 1975. Cell and tissue culture. Fifth ed. Ed. Churchill Livingstone.
- RAMIREZ, L.A. 1930. Contribución al conocimiento de los agaves de México. El Agave *karwinskii*, Zucc, An. Inst. Biol. Tomo I. No. 4 p. 313-317 México.
- . 1931. Cont. al Con. de los Agaves de México. El agave salmiana Otto. An. Inst. de Biol. Tomo II. No. 1 P. 91-95. México.
- . 1936. Distribución de los Agaves en México. An. Inst. Biol. México, 2 (1): 17-43.

- RAPAPPORT, H.E. 1975. Areografía, estrategias geográficas de las especies. Fondo de Cultura Económica. México. p. 21-203.
- RAVEN, P.H. & D.W. Kyhos. 1965. New evidence concerning the original basic chromosome number in angiosperm. Evolution 19 (2): 244-248.
- RIDLEY, H.N. 1925. Endemic plant. Jour. Bot. 63: 182-183.
- RUIZ, O.M. 1936. Notas acerca de la microbiología del agua miel y del pulque. An. Inst. Biol. T. VII. pp. 260.
- RZEDOWSKY, J. 1962. Contribución a la Fitogeografía florística e Histórica de México. I. Algunas consideraciones acerca del elemento endémico de la flora mexicana. Bol. Soc. Bot. Mex. 27: 52-65.
- RZEDOWSKY, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México p. 9-56, 73-91, 237-261.
- SANCHEZ, M.A. 1975. Síntesis Geográfica de México. 10 ma. ed. Ed. Trillas. México. p. 9-54.
- SANCHEZ, S.O. 1980. La flora del Valle de México. 6a .ed La Prensa. México. p. 100-108.
- SATO, D. 1935. Analysis of the kariotips in *Yucca*, *Agave* and the related genera with special reference to the phylogenetic significance. Jap. Jour. Genetic. 11: 272-278.
- SAVAGE, J.M. 1975. Evolución. 2a. impresión. CECSA. México. p. 57-97, 105-119.
- SCAGEL, R.F. et.al. 1977. El Reino Vegetal. Omega. España. p. 536-604.

- SEGURA, J.C. 1901. El Maguey. Imp. Part. de la Soc. Agr. México.
- SHARMA, A.K. & C.V. Bhattacharyya. 1962. A Cytological study of the factors influencing evolution in agave. La Cellule 62: 259-279.
- SMITH, Jr. C.F. 1965. Flora Tehuacan Valley Fieldana: Botany: 31 101 -143.
- SMITH, K.P.F. 1979. Genética, estructura y función. Publicaciones Cultural. México, p. 61-75
- SPIEGEL, M.R. 1970. Teoría y problemas de Estadística. Mc Graw Hill de México. México. p. 1-217.
- STANDLEY, P.C. 1920-1926. Trees and shrubs of Mexico. Contrib. U.S. Nat. Nere. 23: 1-1721.
- STANSFIELD, W.D. 1970. Genética. McGraw-Hill. México. p. 149-184.
- STEBBIS, L.G. 1971. Chromosomal evolution in higher plants Addison Wesley Publishing Company. Great Britain p. 49-106, 179-199.
- THORNE, R.F. 1968. Synopsis of a putatively phylogenetic clasification of the flowering plants. Aliso 6: 57-66.
- TREALEASE, W. 1907 *Agave macracantha* and allied Euagaves Rept. Mo. Bot. Gard 18: 231-256. Lams 18-34. St Luis Mo.
- TREALASE, W. 1920 *Amarillidaceae* en trees and shrubs of México. Contr. U.S. Nat. Herb. 23 (V): 107-142.

- VAZQUEZ, R.A. 1977. Estudio citogenético y variación en una población de *Agave atrovirens*. Karw. Tesis Profesional. UNAM.
- VILLAGRAN, P. 1939. Contribución al conocimiento de la histología y citología del maguey. Tesis. Fac Ciencias UNAM.
- WALTERS, M.S. 1969. Plant variation and evolution. USA. p. 182-187.
- WILLOUGHBY, S.S. 1974. Probabilidad y Estadística. 3a reimp. Publicaciones Cultura. p. 69-81, 114-120, 123-160.
- ZIMMERMAN, W. 1976. Evolución vegetal. Omega. España 111-139.
- . 1980. Dirección General de Análisis de Inversiones. Mapa de Carreteras, Edo. Puebla, SAHOP. México.
- . 1980. Dirección General de Análisis de Inversiones. Mapa de Carreteras, Edo. Oaxaca. SAHOP. México.