EL POLEN DEL GENERO AGAVE PARA LA PENINSULA DE YUCATAN*

BEATRIZ LUDLOW-WIECHERS**

LINA OJEDA***

RESUMEN

Se estudia el polen de *Agave angustifolia* Haw., *A. fourcroydes* Lem., *A. sisalana* Perrine y *Manfreda maculata* (Regel) Rose, presentes en la Península de Yucatán, con especial énfasis en *A. angustifolia*. Las muestras fueron observadas al MEB y ML. Se encuentra una gran variación de la abertura, que puede ser: anasulcada, tricotomosulcada, anaulcerada, tipo herradura y disuelta. La ornamentación es básicamente la misma. El polen de *Agave* y *Manfreda* es muy semejante, por lo que se supone que ambos son muy cercanos.

ABSTRACT

The pollen of *Agave angustifolia* Haw., *A. fourcroydes* Lem., *A. sisalana* Perrine and *Manfreda maculata* (Regel) Rose, occurring in the Yucatan Peninsula have been studied, with special emphasis on *A. angustifolia*. Observations were made with light and scanning microscopy. Considerable variation in apertures was found that included: anasulcate, tricotomosulcate, "horse shoe" type and disulcate. Ornamentation is basically the same among the species. The pollen of *Agave* and *Manfreda* are very similar suggesting they are closely related.

INTRODUCCION

Los Agaves desde la época prehispánica se han encontrado en íntima relación con el hombre, ya que han sido explotados como alimentos, bebidas, para usos medicinales y para la elaboración de fibras y papel.

Sin embargo, a pesar de su importancia económica es un grupo que ha presentado problemas para la elaboración de una clasificación botánica.

* Trabajo aceptado para su publicación en Marzo de 1983.

** Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos.

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

La historia taxonómica de este grupo de plantas comienza desde antes de la época de Linneo. A fines del siglo XVIII Linneo le otorga el nombre de *Agave*, palabra de origen griego que significa "admirable".

Posteriormente otros autores describen un gran número de especies. (Jacobi 1864-1867; Engelmann 1875; Baker, 1877; Terraciano, 1885; Berger, 1915; Trelease, 1915; Hutchinson, 1934).

Entre los autores mexicanos que han estudiado a las Agavaceas se encuentran Matuda (1960), Gómez-Pompa (1963); para la Península de Yucatán, las investigaciones han sido realizadas por Standley (1930), Roys (1931), Souza Novelo (1940), Mesa (1959).

Posteriormente, Gentry (1982) publicó una extensa obra, en donde revisa la taxonomía de los agaves de Norteamérica, tomando en cuenta factores ecológicos, distribución geográfica y número cromosómico, entre otros, para mencionar algunos de los elementos que componen esta obra. En este trabajo quedan resueltos muchos de los problemas que presentaban los agaves mexicanos.

Sin embargo, la palinología de esta familia ha sido escasamente estudiada. El polen a nivel de familia ha sido descrito por Erdtman (1952).

Algunos géneros han sido descritos aisladamente como *Cordylina* y *Agave* (Heusser, 1971; Markgraf y D'Antoni, 1978).

El género *Agave* también ha sido estudiado por Tsukada (1964); para México, el género *Agave* ha sido observado por Martínez-Hernández (1970); Palacios (1974) en su trabajo sobre el polen de plantas con probable polinización quiropterófila incluye a *Agave asperima* y *A. filifera*.

De estos trabajos se desprende que mientras que la ornamentación es uniforme, variando sólo el tamaño de los lúmenes y muros; la abertura parece muy variable, ya que ha sido descrita desde monosulcado hasta disulcado.

Considerando la importancia del género *Agave* para México, se propone en este estudio conocer las características del polen de tres especies de *Agave* presentes en la Península de Yucatán, con especial énfasis en *A. angustifolia*, para detectar si en base a polen podría entenderse mejor esta especie que presenta gran variabilidad morfológica. Se incluyen observaciones de *Manfreda maculata* (Rose, 1903), con el fin de detectar qué tan semejante es su polen en relación al de *Agave* ya que durante mucho tiempo se consideró como *A. maculata*.

Para poder realizar este estudio se tomó como base el trabajo de Gentry (1982) para definir taxonómicamente a las especies.

Para la Península de Yucatán se encuentran presentes:

Agave angustifolia Haw.

Agave fourcroydes Lem.

Agave sisalana Perrine (introducida de Chiapas según Gentry, 1982)

Manfreda maculata (Regel) Rose

MATERIAL Y METODOS

Las muestras de polen fueron tomadas de los ejemplares depositados en el herbario XAL; se estudiaron 47 muestras en total, 41 muestras corresponden a *A. angustifolia*, 4 muestras a *A. fourcroydes*, 1 muestra de *A. sisalana* y 1 muestra de *Manfreda maculata*. (Tabla 1). Estas muestras se dividieron en dos grupos.

POLEN DE AGAVES DE YUCATAN

TABLA 1

EJEMPLARES DE HERBARIO OBSERVADOS

<i>Especie</i>	<i>Colector</i>		<i>Localidad</i>	<i>Observaciones</i>	<i>ML</i>	<i>MEB</i>
<i>Agave angustifolia</i>	Franco 34, 35	XAL	Celestún-Sisal	Silvestres	X	
	Orellana 83, 84	XAL	Celestún-Sisal	Silvestres	X	
	Villers 33, 36, 38	XAL	Celestún-Sisal	Silvestres	X	
	Villers 37	XAL	Celestún-Sisal	Silvestre	X	X
	Franco 16	XAL	Sisal-Progreso	Silvestre	X	X
	Franco 18, 20, 21, 22, 23, 27	XAL	Sisal-Progreso	Silvestres	X	
	Ojeda 15, 23		Sisal-Progreso	Silvestres	X	X
	Ojeda 14, 16, 19, 21, 22	XAL	Sisal-Progreso	Silvestres	X	
	Orellana 61		Sisal-Progreso	Silvestre	X	
	Villers 16, 17, 22, 23, 24, 26	XAL	Sisal-Progreso	Silvestres	X	
	Franco 24	XAL	Progreso-Telchac	Silvestre	X	X
	Franco 25	XAL	Progreso-Telchac	Silvestre	X	
	Ojeda 24, 25, 26	XAL	Progreso-Telchac	Silvestres	X	
	Orellana 72	XAL	Progreso-Telchac	Silvestre	X	
	Orellana 73	XAL	Progreso-Telchac	Silvestre	X	X
	Villers 28	XAL	Progreso-Telchac	Silvestre	X	
	Orellana 88	XAL	Chemax-Cancún	Silvestre	X	X
	Villers 41	XAL	Chemax-Cancún	Silvestre	X	
	Villers 42	XAL	P. Juárez-Cancún	Silvestre	X	
	Franco 42	XAL	Xel-ha-Tulúm	Silvestre	X	
<i>Agave fourcroydes</i>	Franco 3	XAL	Temax	Cultivado	X	X
	Franco 6	XAL	Mérida	Cultivado	X	
	Orellana 42	XAL	Tekax-Concal	Cultivado	X	X
	Orellana 43	XAL	Tekax-Concal	Cultivado	X	
<i>Agave sisalana</i>	Orellana 75	XAL	CORDEMEX	Cultivado	X	X
<i>Manfreda maculata</i>	Orellana 86	XAL	Mérida	Cultivado	X	X

Fig. 1. Localización de los ejes en polen de *Agave*

anasulcado

anaulcerado

anaulcerado con
uno (dos)
radios cortos

anatricomosulcado
con un radio largo
y dos cortos

anasulcado
arqueado

disulcado

Fig. 2. Aberturas observadas en polen de *Agave*

En el primer grupo se encuentran las muestras no acetolizadas y observadas en el microscópio electrónico de barrido; estas muestras fueron sombreadas y cubiertas con Au, posteriormente introducidas en un microscópio marca JEOL, modelo JSMT-20, fotografiadas con placa Royal Pan, 400 ASA e impresas por contacto en papel Kodak AZO 2 y 3.

En el segundo grupo, se encuentran las muestras acetolizadas y estudiadas al microscópio de luz; dichas muestras fueron acetolizadas siguiendo la técnica de Erdtman (1943), los granos de polen fueron montados en gelatina-glicerina. Se midieron 10 granos de polen de cada una de las especies estudiadas, excepto de *A. angustifolia* en donde se usaron tres ejemplares de herbario. Para las fotografías se usó un microscópio Zeiss standard 7, con cámara adaptada y película Panatomic X; fueron impresas en papel Kodabromide F3 a F5.

Las colecciones de laminillas y fotografías al MEB, material de referencia para este estudio, se encuentran depositados en la Palinoteca de INIREB y CICY.

Para las descripciones morfológicas, la terminología usada está basada en Erdtman (1952) y la enciclopedia palinológica de Kremp (1965).

RESULTADOS

Las aberturas fueron consideradas como polares distales, siguiendo el criterio de Walker y Doyle (1975), quienes proponen que el término sulcado sea utilizado para gimnospermas, monocotiledoneas y dicotiledoneas del complejo de las ranales.

Al considerar a las aberturas polares y no ecuatoriales, la posición de los ejes es diferente a la localización que presentan para dicotiledoneas superiores (Sensu Takhtajan, 1969), (Figura 1).

Las aberturas presentan una gran variabilidad para una sola especie, aun en el mismo ejemplar de herbario (Figura 2).

Considerando la gran variación intraespecífica observada, se presenta una descripción general.

AGAVE

Eumónadas, heteropolar, bilateral, abertura variable, monosulcado de sulco recto o arqueado, anaulcerado, algunas veces puede presentar uno o dos radios, tricotomosulcado de tamaño variable los radios del sulco, disulcado. Algunas veces las aberturas están cubiertas por porciones de la exina (operculoide) ya sean las aberturas sulcadas o ulceradas; otras veces sólo membranas nexinosas de ancho variable.

Exina semitectada, per-reticulada, muros duplibaculados, a cada lumen corresponde una línea de báculas. Lumen heterobrocados. En las márgenes de la abertura los lúmenes reducen su tamaño. Los tipos de aberturas observadas al MEB, se encuentran presentados en porcentajes en la tabla 2.

Las medidas de los ejes, muros, lumen y exina se encuentran en la tabla 3.

A. angustifolia Haw.

(Lámina I, figs. 1 a 6; Lámina II, figs. 1, 4 a 8; Lámina III, figs. 3 a 5; Lámina IV, figs. 1 a 3).

TABLA 2

TIPOS DE ABERTURA OBSERVADAS EN EL MICROSCOPIO DE BARRIDO
PARA EL GENERO *AGAVE* Y *MANFREDIA MACULATA*
(LOS VALORES SON PORCENTUALES)

Especie	⊕	⊙	⊖	⊔	⊗	⊕	Otros
<i>Agave angustifolia</i>							
Franco 16		10	40	40	10		
Franco 24		8	20	70		2	
Ojeda 15	10		60	20			10
Ojeda 23			100				
Orellana 73			80				20
Orellana 88			80				20
Villers 37			85				15
<i>Agave fourcroydes</i>							
Franco 3				10	80		10
Orellana 42				100			
<i>Agave sisalana</i>							
Orellana 75			50	35	15		
<i>Manfredia maculata</i>							
Orellana 86	100						

Presenta todas las variaciones de la abertura. Los muros miden de 2 a 7 μ , y los lúmenes de 3 a 12 μ .

Ejemplares de referencia, Franco 24 XAL; Ojeda 15, 23, XAL.

A. fourcroydes Lem.

(Lámina II, figs. 2 y 3; Lámina III, figs. 2 y 6; Lámina IV, figs. 4 a 7).

Presenta dos tipos básicos de abertura de sulco arqueado y tricotomosulcado, habiendo siempre un tipo de abertura dominante. Muros de 3 a 9 μ y lúmenes de 5 a 14 μ .

Ejemplares de referencia, Franco 3 XAL; Orellana 42 XAL.

POLEN DE AGAVES DE YUCATAN

TABLA 3

MEDIDAS DE LOS EJES, MUROS, LUMENES Y EXINA EN LAS ESPECIES DE *AGAVE* Y *MANFREDIA* DE LA PENINSULA DE YUCATAN

Mediciones	Especie	<i>A. angustifolia</i> Ojeda 15	<i>A. angustifolia</i> Ojeda 23	<i>A. angustifolia</i> Franco 24	<i>A. fourcroydes</i> Orellana 42	<i>A. sisalana</i> Orellana 75	<i>M. maculata</i> Orellana 86
V I S T A eje ecuatorial mayor	$\bar{X}$	138	132.4	130.6	150.6	134.7	133.6
	rango	18	40	8	38	30	58
	σ	7.48	12.39	2.31	13.92	10.02	18.03
	C.V. (%)	5.42	9.35	1.76	9.24	7.43	13.49
P O L A R eje ecuatorial menor	$\bar{X}$	97.4	80	84.6	99.8	90.8	82.4
	rango	22	26	16	22	20	22
	σ	9.33	7.48	7.66	6.82	5.51	6.58
	C.V. (%)	9.57	9.35	9.05	6.83	6.06	7.98
V I S T A eje ecuatorial menor	$\bar{X}$	104.8	92.8	95	102.8	103.6	85.6
	rango	26	20	14	28	22	18
	σ	9.29	6.87	5.09	8.01	8.36	5.39
	C.V. (%)	8.86	7.40	5.35	7.79	8.06	6.29
L A T E R A L eje polar	$\bar{X}$	139	120.8	129.6	126.6	132.8	103.8
	rango	26	42	20	38	22	14
	σ	11.24	11.16	6.65	11.51	6.81	4.66
	C.V. (%)	8.08	9.23	5.13	9.09	5.12	4.48
P/E		1.43 Prolado	1.6 Prolado	1.5 Prolado	1.5 Prolado	1.48 Prolado	1.6 Prolado
O R N A M E N T A C I O N muros	$\bar{X}$	2.7 a 6.9	1.92 a 5.56	1.72 a 3.92	3.06 a 8.72	3.3 a 8	2.04 a 4.18
	rango	2 a 4	0.8 a 4	0.8 a 0.8	2 a 8.4	2 a 4	0.8 a 3.2
	σ	0.94 a 1.37	0.36 a 1.32	0.26 a 0.25	0.56 a 2.77	0.82 a 1.24	0.39 a 0.99
	C.V. (%)	34.81 a 19.8	18.75 a 23.74	15.11 a 6.37	18.3 a 31.76	24.8 a 15.5	19.11 a 23.6
lúmenes	$\bar{X}$	3.7 a 12.6	3.1 a 12	3.38 a 11.1	4.98 a 14.24	4.8 a 19.8	2.76 a 8.36
	rango	1 a 6	2 a 8	1.6 a 8	2 a 4.4	4 a 12	2.8 a 1.6
	σ	0.48 a 2.67	0.87 a 4	0.68 a 3.1	0.78 a 2.66	1.39 a 3.32	0.76 a 0.52
	C.V. (%)	12.8 a 21.19	28.06 a 33.33	20.11 a 27.9	15.6 a 18.6	28 a 16.7	27.5 a 6.22
E X I N A sexina	$\bar{X}$	1.8	2	1.96	1.78	2.2	1.76
	rango	1.2	0.8	0.8	0.4	1.2	1.2
	σ	0.43	0.42	0.29	0.22	0.38	0.32
	C.V. (%)	23.8	21	14.79	12.35	17.2	18.18
N A nexina	$\bar{X}$	1.2	1.2	1.36	1.36	1.78	1.46
	rango	0.8	0.8	0.8	0.4	1	0.6
	σ	0.37	0.42	0.33	0.22	0.30	0.23
	C.V. (%)	30.8	35	24.26	12.35	16.85	15.75

LAMINA I

1 a 6, 8. *Agave angustifolia*. 7, *Manfreda maculata*. 1 a 5, vista ecuatorial. 6 a 8 vista polar. 1, sulco (Franco 24). 2, anaulcerado (Orellana 88). 3, disulcado (Orellana 73). 4, anaulcerado con un radio, la membrana de la nexina es muy gruesa (Ojeda 23). 5, anaulcerado con un radio, la membrana de la nexina angosta (Franco 16). 6, abertura "herradura" (Villers 37). 7, anasulcado (Orellana 86). 8, anasulcado con membrana de la nexina muy gruesa (Franco 24).

LAMINA II

1, 4 a 8. *Agave angustifolia*. 2 y 3, *A. fourcroydes*. 9, *A. sisalana*. 1, tricotomosulcado, con dos radios cortos (Orellana 73). 2, tricotomosulcado, con radios iguales (Franco 3). 3, tricotomosulcado con dos radios largos (Orellana 42). 4, anaulcerado con opérculo, membrana nexinosa y escasa (Ojeda 15). 5, anaulcerado con un radio opérculo, membrana nexinosa muy amplia (Ojeda 23). 6, anaulcerado con dos radios (Villers 37). 7, abertura "herradura" (Orellana 88). 8, disulcado (Franco 16). 9, disulcado (Orellana 75).

A. sisalana Perrine

(Lámina II, fig. 9; Lámina III, fig. 1; Lámina IV, figura 8).

Las aberturas presentan gran variabilidad como *A. angustifolia*. Muros de 3 a 8 μ y lúmenes de 4.5 a 20 μ .

Ejemplar de referencia, Ojeda 15 XAL.

Manfreda maculata (Regel) Rose

(Lámina I, fig. 7; Lámina III, fig. 7; Lámina IV, figura 9).

Abertura sulcada, muros de 2 a 4 μ , lúmenes de 2.7 a 8 μ .

Ejemplar de referencia, Franco 25 XAL.

DISCUSION

Observar las aberturas de los Agaves con el microscopio de luz es muy difícil, por la variabilidad que presentan; en las primeras fases de la investigación, a causa del grosor del retículo era difícil delimitar el tipo de abertura que se observaba; primero se pensó que estaban colapsados o rotos los granos de polen, pero posteriormente al observarlos al MEB, se pudo detectar la variación que presentaban.

No solo se observan variaciones en cuanto al tipo de abertura, algunas veces la membrana de la nexina que cubre la abertura es muy ancha y otras veces es muy escasa. También es interesante que a veces esta membrana que cubre la abertura tiene la misma ornamentación de la exina, esto corresponde a la membrana operculoide de Erdtman (1952).

Debe considerarse que el tipo básico de abertura es el monosulcado, y todas las formas observadas son derivaciones de esta.

Es muy probable que esta variación en los granos de polen esté íntimamente relacionada con la reproducción vegetativa, ya que la reproducción sexual llevada a cabo por el polen, probablemente ha visto disminuida su importancia dentro de las estrategias adaptativas para este género.

La comprobación a esta hipótesis podría verificarse realizando pruebas de viabilidad en el polen de las poblaciones estudiadas, para determinar el valor de la reproducción sexual.

La identificación de especies a nivel específico es difícil, sin embargo, *A. sisalina*, se distingue de las otras especies por presentar lúmenes de gran tamaño.

Por otra parte es interesante que *Manfreda maculata* es la única que no se presenta variación en la abertura, sin embargo, el tipo de polen que presenta es el mismo que el observado para el género *Agave*, lo que permite suponer que ambos géneros son muy cercanos entre sí.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a los compañeros del Departamento de Ecología del CICY, así como a los del Laboratorio de Palinología del INIREB por

LAMINA III

1, *Agave sisalana* (3,000 X). 2 y 6, *A. fourcroydes* (3,000 X). 3 a 5 *A. angustifolia*. 7, *Manfreda maculata* (3,000X). 1, lúmenes amplios con verrugas (Orellana 75). 2, lúmenes algunos muy amplios, otros reducido (Orellana 42). 3, muros más anchos que los lúmenes (Franco 16). 4, lúmenes de tamaño variable (Orellana 88). 5, membrana de la nexina (Ojeda 23). 6, membrana de la nexina ausente (Franco 3). 7, en los márgenes de la abertura, los muros son más gruesos (Orellana 86).

LAMINA IV

1 a 3, *Agave angustifolia*. 4 a 7, *A. fourcroydes*. 8, *A. sisalana*. 9. *Manfreda maculata*. 1, abertura monosulcada (Orellana 72). 2, abertura anaulcerada; a cada lumen corresponde una línea de báculos, muros anchos (Ojeda 23). 3, abertura disulcada (Ojeda 23). 4, abertura anaulcerada con un radio corto (Orellana 42). 5, abertura monosulcada, lúmenes de gran tamaño (Orellana 42). 6, sección óptica, lúmenes radiados por báculos (Orellana 42). 7, abertura monoulcerada con radio largo (Orellana 42). 8, lúmenes de gran tamaño (Orellana 75). 9, abertura monosulcada (Orellana 86).

el apoyo brindado para la realización de este trabajo. Al Dr. Alan Graham de la Universidad de Kent en Ohio por la revisión del manuscrito, al Técnico Tiburcio Láez por el trabajo realizado con el microscopio electrónico de barrido y a la Srita. Diana Bañuelos por su ayuda en el trabajo mecanográfico.

BIBLIOGRAFIA

- BAKER, J. G. 1877. The Genus *Agave*. Gardners Chronical No. X. n.x. 7: 303.
- BAKER, J. G. 1888. Handbook of the Amaryllideae. London. George Bell & Sons (York St. Convent Garden).
- BERGER, A. 1915. *Die Agaven*. Beitrage zur einer Monographic. Jena.
- ENGELMANN, G. 1877. Notes on *Agave*. Trans. Acad. Sci. St. Louis 3: 291-322.
- ERDTMAN, G. 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. Hafner. New York.
- GENTRY, H. S. 1982. *Agaves of Continental North America*. The University of Arizona Press. Tucson.
- GOMEZ-POMPA, A. 1963. El género *Agave*. Cactáceas y Suculentas Mexicanas (*Organo de la Sociedad Mexicana de Cactología*) 8(1): 3-27.
- HEUSSER, C. 1971. *Pollen and Spores of Chile*. The University of Arizona Press. Tucson.
- HUTCHINSON, J. 1959. *The families of flowering plants*. Vol. II Monocotyledons. Oxford University Press.
- JACOBI, G. N. von. 1864-1867. Versuch zu einer Systematischen der Agaveen. Hamburger Garten y Blumen-Zertung. Vol. 20-21.
- KREMP, G. O. W. 1965. *Morphological Encyclopedia of Palynology*. The University of Arizona Press. Tucson.
- MARKGRAF, V. H. y H. D'Antoni. 1978 *Pollen Flora of Argentina*. The University of Arizona Press. Tucson.
- MARTINEZ-HERNANDEZ, E. 1970. *Estudio palinológico de las especies dominantes de la vegetación de los alrededores de la Laguna Madre, Tamps. México*. Tesis. Fac. de Ciencias. UNAM.
- MATUDA, E. 1960. Las Amarilidaceas y Liliaceas del Valle de México y sus alrededores. *Anal. Inst. Biol. Mex.* 31(1-2): 53-83.
- MESA, M. 1959. El Cultivo del henequén. Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento. Tomo 3. IMRN. México.
- PALACIOS, R. 1974. Observaciones en el polen de plantas con probable polinización quiropterófila. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Mex.* 21: 115-143.
- ROYS, R. 1931. The ethnobotany of the Maya. Tulane University Middle American Research Series. Publ. 2: 1359.
- SOUZA-NOVELO, N. 1945. Henequén-Ki. Colaboración del Instituto Técnico Agrícola Henequenero. Mérida, Yucatán.
- STANDLEY, P. 1930. Flora of Yucatán. *Field Mus. Nat. Hist. Bot. Ser.* 3: 157-492.
- TAKHTAJAN, A. L. 1969. *Flowering plants: Origin and Dispersal*. Oliver and Boyd. Edinburg.
- TERRACIANO, A. 1885. *Primo contributo una monografia delle Agave*. Napoli. Stabilimento Tipografico. Barnaba conde Antonio. Italia.
- TRELEASE, W. 1915. The Agavaea of Guatemala. *Transactions of the Acad. Sci. St. Louis.* 23(3): 29-150.

- TSUKADA, M. 1964. Pollen morphology and identifications III. Modern and fossil tropical pollen. **Pollen et Spores** 6(2): 393-462.
- WALKER, J. & J. DOYLE. 1975. The bases of Angiosperms Phylogeny: Palynology. **Ann. Missouri Bot. Gard.** 62: 664-723.