Palinología de Agavaceae, una contribución biosistemática

LINA OJEDA REVAH¹ Y BEATRIZ LUDLOW WIECHERS²

¹El Colegio de la Frontera Norte, Blvd. Abelardo L. Rodríguez 21, Zona del Río, Tijuana, Baja California, México. ²Laboratorio de Plantas Vasculares, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.

Resumen. Se estudia el polen de 15 géneros y 36 especies de la familia Agavaceae según la clasificación de Hutchinson. Las muestras fueron observadas al MEB y ML. Se revisan diferentes clasificaciones taxonómicas considerando la morfología del polen, distribución geográfica, cariotipo y posición del ovario. Desde el punto de vista palinológico, la última clasificación de Dahlgren *et al.*; coincide con los resultados obtenidos. Las muestras de polen estudiadas presentan dos niveles de comportamiento morfológico; en el nivel interespecífico la variación encontrada es mínima o está ausente y en el nivel intergenérico se presentan los siguientes patrones morfológicos: a) semitectado y principalmente monosulcado: *Agave*, *Beschorneria*, *Dasyllirion*, *Furcraea*, *Hesperaloë* y *Manfreda*. En el caso de *Polianthes* a veces se encuentra disulcado (Agavaceae, Agavoideae); b) tectado perforado y monosulcado: *Yucca* (Agavaceae, Yuccoideae) y *Dracaena americana* (Dracaenaceae); c) tectado perforado a microrreticulado y monosulcado a disulcado: *Beaucarnea*, *Calibanus* y *Nolina* (Nolinaceae); d) intactado verrugado y monosulcado: *Hosta* (Funkiaaceae); e) semitectado a tectado perforado y tricotomosulcado: *Phormium* (Phormiaceae); f) fosulado y monosulcado: *Cordylina* (Asteliaceae) y *Dracaena fragans* (Dracaenaceae) y g) psilado y ulcerado: *Sansevieria* (Dracaenaceae).

Palabras clave: Agavaceae, cariotipo, fitogeografía, morfología, polen, sistemática.

Abstract. The pollen of 15 genera and 36 species of the family Agavaceae were studied, based on Hutchinson's classification. Observations were made with LM and SEM. Different taxonomical classifications are reviewed considering pollen morphology, geographical distribution, chromosome number and ovary position. From palynological point of view, Dahlgren *et al.*, last classification agrees with the results obtained. Pollen samples studied show two levels of morphological behaviour: at an interspecific level there is little or no variation and at a generic level the following patterns are observed: a) semitectate and mainly monosulcate: *Agave*, *Beschorneria*, *Dasyllirion*, *Furcraea*, *Hesperaloë* and *Polianthes* sometimes disulcate (Agavaceae, Agavoideae); b) tectate-perforate and monosulcate: *Yucca* (Agavaceae, Yuccoideae) and *Dracaena americana* (Dracaenaceae); c) tectate perforate to microreticulate and monosulcate to disulcate: *Beaucarnea*, *Calibanus* and *Nolina* (Nolinaceae); d) intactate verrugate and monosulcate: *Hosta* (Funkiaaceae); e) semitectate to tectate perforate and trichotomosulcate: *Phormium* (Phormiaceae); f) fosulate and monosulcate: *Cordylina* (Asteliaceae) and *Dracaena fragans* (Dracaenaceae) and g) psilate and ulcerate: *Sansevieria* (Dracaenaceae).

Key words: Agavaceae, karyotype, morphology, phytogeography, pollen, systematics.

INTRODUCCIÓN

La familia Agavaceae, de gran importancia en México, está constituida por especies de las cuales se obtienen numerosos productos, entre los que destacan las fibras naturales y las bebidas alcohólicas. Además, la mayoría de los géneros son ornamentales en casi todo el mundo (Verhoek, 1978).

Los miembros de esta familia (*sensu* Traub, 1953), se distribuyen en los trópicos y subtrópicos del mundo, especialmente en las regiones áridas y semiáridas. En México y el sur de Estados Unidos crecen los géneros *Agave*, *Dasyllirion*, *Hesperaloë*, *Manfreda*, *Nolina* y *Yucca*. Con una distribución restringida a México están: *Beschorneria*, *Beaucarnea*, *Furcraea*, *Polianthes* y *Prochnyanthes*.

García-Mendoza (1995) realiza un análisis areográfico de 198 especies de Agavaceae mexicanas, incluidas en ocho géneros, y encontró que México es el centro de mayor riqueza y diversidad de especies, ya que en el país se

localizan el 75% del total de especies, de las cuales un 55% de ellas son endémicas.

El resto de los miembros de la familia se distribuyen hacia el Viejo Mundo. *Dracaena* se encuentra en África subtropical y Asia, hasta el norte de Australia; mientras que *Hosta* habita en China y Japón; *Phormium* en Nueva Zelandia; *Sansevieria* en África subtropical, sur de Madagascar y Arabia; *Doryanthes* en Australia; *Cohnia* en las islas Mascareñas y Nueva Caledonia y *Cordylina*, en Indomalasia, Nueva Zelandia, Polinesia, Hawaii, Australia, África y Sudamérica.

Desde el punto de vista taxonómico, la familia Agavaceae ha sido objeto de amplias revisiones, ya que desde su creación por Endlicher (1841, en Gómez Pompa *et al.*, 1971) ha sido muy discutida. Por un lado, algunos autores como Bentham y Hooker (1883), Millspaugh (1898), Trelease (1920), Pax y Hoffman (1930), Lundell (1937), Conzatti (1946) y Matuda (1960, 1962), entre otros, no la han reconocido como familia y consideran a sus géneros como parte de

Liliaceae o de Amaryllidaceae. Por otro lado, a partir de una propuesta de Hutchinson (1934), Traub (1953) publica una clave para tribus y géneros de Agavaceae, criterio que posteriormente es utilizado por Standley (1930), Berlin (1953), Howard (1979) y Wiggins (1980), entre otros.

Estudios cariológicos como los de McKelvey y Sax (1933), Whitaker (1934), Satô (1935), Vignoli (1936, 1937), Granick (1944), Sharma y Battacharyya (1962), Sharma y Chaudhuri (1964), Gómez-Pompa *et al.* (1971), han servido para separar algunos géneros de la familia propuesta por Hutchinson (1934) y situarlos en otras o formar grupos genéricos de diferente nivel taxonómico dentro de Agavaceae (Cronquist, 1968; Takhtajan, 1980; Dahlgren y Clifford, 1982; Dahlgren *et al.*, 1985).

En cuanto a los trabajos palinológicos realizados en esta familia, existe un gran número de ellos. En floras palinológicas en las que se mencionan algunos géneros o especies están los trabajos de Erdtman (1952), Cranwell (1953), Tsukada (1964), Sharma (1967), González-Quintero (1969), Martínez-Hernández (1970), Bonefille (1971), Heusser (1971), Huang (1972) y Markgraff y D'Antoni (1978). En revisiones de géneros o especies, se encuentran los estudios de Palacios-Chávez (1974, 1978), Ludlow-Wiechers y Ojeda (1983), García-Mendoza (1987) y Palacios-Chávez *et al.* (1988). Radulescu (1973), Dahlgren y Clifford (1982) y Zavada (1983) describen el polen a nivel de familia y de orden.

Johnson y Gale (1983) realizan un estudio sistemático en tres especies diferentes de *Calibanus*, *Agave* y *Dasylium*, comparando la morfología de la hoja, cariotipo y polen.

En trabajos mas detallados, Ojeda *et al.* (1984) estudian el polen de diez especies de seis géneros de Agavaceae, y encontraron que en función del polen resulta difícil mantener a la familia tal y como la propuso Hutchinson (1934), aproximándose mejor a la propuesta de Takhtajan (1980). Por su parte, Álvarez y Köhler (1987) examinan el polen de 16 géneros presentes en América, además de *Hosta*, de los cuales cinco se encuentran actualmente en sinonimia. Estos autores, basados en la asociación, número y tipo de abertura, caracteres del margen y exina, reconocen ocho tipos de polen: tipo *Yucca*; tipo *Agave* (subtipo *Agave-Manfreda*, subtipo *Bravoa-Prochnyanthes*, subtipo *Beschorneria-Furcraea*, subtipo *Hesperaloë*); tipo *Hosta*; tipo *Hosta plantaginea*; tipo *Hesperocallis*; tipo *Leucocrinum* y tipo *Manfreda singuliflora*.

El presente trabajo se basó en la clasificación de Traub (1953 y 1972), quien agrega *Hosta* a la clasificación de Hutchinson (1934). Sin embargo, *Doryanthes*, *Cohnia*, y *Prochnyanthes* no se incluyeron por no haber ejemplares de herbario con estructuras florales suficientes para su observación. El género *Calibanus* es considerado a través del trabajo de Johnson y Gale (1983).

MATERIALES Y MÉTODO

Las muestras fueron obtenidas de los ejemplares depositados en los herbarios CHAPA, MEXU y ENCB (Cuadro 1). Se dividieron en dos grupos: en el primero se encuentran las muestras no acetolizadas y observadas al microscopio de

barrido, las cuales fueron sombreadas y cubiertas con Au y posteriormente introducidas en un microscopio JEOL, modelo JSMT-20, fotografiadas en placa Royal Pan 400 ASA e impresas por contacto en papel Kodabromide F3.

En el segundo grupo se encuentran las muestras acetolizadas y estudiadas al microscopio de luz. La acetólisis se realizó siguiendo la técnica de Erdtman (1943), previo tratamiento con KOH al 10% y los granos de polen se montaron en gelatina glicerínada. Las medidas se hicieron en diez granos de polen tomados al azar. Para las fotografías se utilizó un microscopio Zeiss standar 7, con cámara adaptada y película Plus X pan y fueron impresas en papel Kodabromide F3 y F5.

Las colecciones de las laminillas para microscopio de luz (ML) y fotografías al microscopio electrónico de barrido (MEB) -material de referencia para este estudio- se encuentran en el Herbario MEXU.

En relación con las descripciones morfológicas, la terminología usada está basada en Erdtman (1952), en la enciclopedia palinológica de Kremp (1965) y en Praglowski y Punt (1973).

Para obtener la forma de los granos de polen, debido a que las aberturas son polares distales, no se ha considerado la relación (P/E), utilizada para dicotiledóneas, que significa el eje polar entre el eje ecuatorial, en vista ecuatorial. En su lugar, se consideran los ejes ecuatorial mayor y ecuatorial menor, en vista polar. Cabe mencionar que en trabajos anteriores, Ludlow-Wiechers y Ojeda (1983) y Ojeda *et al.* (1984) han seguido este criterio; sin embargo, al indicar la forma no se han puntualizado los ejes considerados.

RESULTADOS

Descripciones palinológicas

Las medidas de los ejes y la exina se encuentran en los Cuadros 2, 3 y 4. El arreglo de las microfotografías en las láminas sigue una secuencia alfabética de los géneros observados y no están organizadas considerando las clasificaciones taxonómicas revisadas.

Beaucarnea inermis (S. Watson) Rose
(Lámina I, Figs. 1 a 3)

Eumónada, heteropolar, bilateral; monosulcada y disulcada, sulco tan largo como el eje ecuatorial mayor en granos monosulcados; ornamentación de la exina al MEB y ML tectada perforada; elíptico.

Beaucarnea stricta Lem.
(Lámina I, Figs. 4 a 6).

Eumónada, heteropolar, bilateral; monosulcada, sulco tan largo como el eje ecuatorial mayor y con terminaciones desiguales; ornamentación de la exina al MEB tectada perforada y en la zona del polo proximal microrreticulada; al ML microrreticulada; elíptico.

Beschorneria yuccoides K. Koch
(Lámina I, Figs. 7 a 9).

CUADRO 1. Ejemplares revisados para la familia Agavaceae (*sensu* Traub, 1953).

Especie	Colector	No. de colecta	Herbario
<i>Beaucarnea inermis</i> (S. Watson) Rose	Castillo	146	MEXU
<i>Beaucarnea stricta</i> Lem.	Trigos	529	MEXU
<i>Beschorneria yuccoides</i> K. Koch	Hernández	4130	MEXU
<i>Dasyllirion acrotriche</i> Zucc.	García	328	CHAPA
<i>Dasyllirion cedrosanum</i> Trel.	Wendt y Riskin	1694	CHAPA
<i>Furcraea bedinghausii</i> K. Koch	Matuda	37561	MEXU
<i>Furcraea guatemalensis</i> Trel.	Molina	26518	ENCB
<i>Hesperaloë funifera</i> (K. Koch) Trel.	Johnston, Wendt, Chiang	10892	MEXU
<i>Hesperaloë parviflora</i> (Torr.) Coult.	Matuda	38791	ENCB
<i>Hosta sieboldiana</i> (Lodd.) Engl.	Yamazaki	7048	MEXU
<i>Manfreda scabra</i> (Ort.) McVaugh	Galván	1239	ENCB
<i>Manfreda brunnea</i> (S. Watson) Rose	Chiang	12298	MEXU
<i>Manfreda pringlei</i> Rose	Galván	890	ENCB
<i>Manfreda singuliflora</i> (S. Watson) Rose	Johnston	8542	MEXU
<i>Nolina nelsonii</i> Rose	Chiang	11146	MEXU
<i>Nolina parviflora</i> (HBK) Hemsl.	Ramos	57	MEXU
<i>Phormium tenax</i> Forster et G. Foster	Koch	7621	MEXU
<i>Polianthes geminiflora</i> La Llave et Lex.	Hernández	4556	MEXU
<i>Polianthes pringlei</i> Rose	Matuda	29250	MEXU
<i>Yucca torreyi</i> Shafer	Matuda	38560	ENCB

Tétrada tetragonal, heteropolar, bilateral; inaperturada; ornamentación de la exina al MEB y ML semitectada, con muros discontinuos, heterobrocada, lúmenes de 2.5 a 10.5 μm y muros de 1.8 a 3.5 μm , simplibaculada, a veces duplibaculada, con columnelas en los lúmenes; elíptico.

Dasyllirion acrotriche Zucc.
(Lámina II, Figs. 1 a 5)

Eumónada, heteropolar, bilateral; monosulcada, sulco tan largo como el eje ecuatorial mayor; ornamentación de la exina al MEB semitectada, al ML semitectada y microrreticulada en la zona de la abertura, heterobrocada, lúmenes de 1 a 2.5 μm y muros 0.8 μm , simplibaculada a duplibaculada; elíptico.

Dasyllirion cedrosanum Trel.
(Lámina II, Figs. 6 a 8)

Eumónada, heteropolar, bilateral; monosulcada, sulco tan largo como el eje ecuatorial mayor; ornamentación de la exina al ML de microrreticulada a semitectada en el polo proximal, heterobrocada, lúmenes de 0.8 a 3 μm y muros de 0.8 μm , simplibaculada a duplibaculada; elíptico.

Furcraea bedinghausii K. Koch
(Lámina III, Figs. 1 a 6)

Tétrada tetragonal, heteropolar, bilateral; inaperturada; ornamentación de la exina al MEB y ML en la zona polar distal semitectada y en el resto de la exina tectada perforada,

heterobrocada, lúmenes de 1.5 a 7 μm y muros de 1 a 3 μm , simplibaculada; elíptico.

Furcraea guatemalensis Trel.
(Lámina III, Figs. 7 a 10)

Tétrada tetragonal, heteropolar, bilateral; monosulcada, sulco al MEB con membrana y restos de la exina y al ML se desprende quedando los márgenes del sulco mal definidos; ornamentación de la exina al MEB y al ML de tectada perforada a semitectada, retículo presente en la zona de la abertura, heterobrocada, lúmenes de 1 a 4 μm y muros de 3 a 5.5 μm , simplibaculada; elíptico.

Hesperaloë funifera (K. Koch) Trel.
(Lámina IV, Fig. 1)

Eumónada, heteropolar, bilateral; monosulcada, sulco tan largo como el eje ecuatorial mayor; ornamentación de la exina al MEB y ML semitectada, heterobrocada, simplibaculada a duplibaculada; elíptico.

Hesperaloë parviflora (Torr.) Coult.
(Lámina IV, Figs. 2 a 5)

Eumónada, heteropolar, bilateral; monosulcada, sulco tan largo como el eje ecuatorial mayor; ornamentación de la exina al MEB y ML semitectada, heterobrocada, lúmenes de 1 a 3 μm y muros de 0.8 a 1 μm , simplibaculada a duplibaculada; elíptico.

CUADRO 2. Medidas de los ejes y exina para el polen de las especies de Agavaceae estudiadas (*sensu* Traub 1953).

			Taxa						
			<i>Beaucarnea inermis</i>	<i>Beaucarnea stricta</i>	<i>Beschorneria yuccoides</i>	<i>Dasyllirion acrotriche</i>	<i>Dasyllirion cedrosanum</i>	<i>Hesperaloë parviflora</i>	<i>Hosta sieboldiana</i>
VISTA	MEDIDAS								
	eje	$\bar{x}$	43.4	43.8	104	39.8	39.4	60.4	126.2
	ecuatorial	rango	8	10	18	6	6	6	34
	mayor	s	2.31	3.04	6.18	1.98	2.11	2.79	11.0
		cdev	4.84	8.36	34.4	3.56	4.04	7.04	109.16
POLAR	eje	$\bar{x}$	32.2	34.8	61.8	28.6	26.6	41.6	76.8
	ecuatorial	rango	6	6	16	6	6	8	18
	menor	s	2.42	2.2	6.82	2.67	2.11	3.37	5.26
		c de v	5.29	4.36	41.96	6.44	4.04	10.24	24.96
EQUATORIAL	eje	$\bar{x}$	33.4	34.8	158 x 141.8	29.6	31	50.8	105.2
	ecuatorial	rango	2	6	22 x 30	4	6	6	12
	menor	s	0.96	2.34	1.37 x 7.45	1.57	2.35	2.85	5.51
		cdev	0.84	4.96	96.8 x 49.9	2.24	5	7.36	27.36
EXINA	eje	$\bar{x}$	33	33.2		30.2	30.6	56.6	97.2
	polar	rango	4	6		4	6	6	12
		s	1.41	2.52		0.63	1.89	3.27	4.91
		c de v	1.8	5.76		0.36	3.24	9.64	21.76
EXINA	nexina	$\bar{x}$	0.8	0.68	1.74	0.8	0.8	0.8	1.92
		rango	0	0.2	0.4	0	0	0	0.4
		s	0	0.1	0.23	0	0	0	0.12
		c de v	0	0	0.04	0	0	0	0.001
EXINA	sexina	$\bar{x}$	1.26	0.8	1.74	0.8	0.88	1.2	1.22
		rango	0.4	0	0.4	0	0.4	0	1
		s	0.29	0	0.23	0	0.16	0	0.37
		c de v	0.09	0	0.04	0	0.02	0	0.12

Hosta sieboldiana (Lodd.) Engl.

(Lámina IV, Figs. 6 a 9)

Eumónada, heteropolar, bilateral, monosulcada, ornamentación de la exina al MEB y ML intectada, verrugada a gemada; elíptico.

Manfreda brunnea (S. Watson) Rose

(Lámina V, Figs. 2 y 3)

Eumónada, heteropolar, bilateral; monosulcada, sulco de ca. 98.5 μ m; ornamentación de la exina al MEB y ML semitectada, al MEB tectada perforada en la zona de la abertura, heterobrocada, lúmenes de 2 a 8 μ m y muros de 1.5 a 8 μ m, multibaculada, con columelas libres en los lúmenes de menos de 1 μ m; elíptico.

Manfreda pringlei Rose

(Lámina V, Figs. 4 a 7)

Eumónada, heteropolar, bilateral; monosulcada, sulco tan largo

como el eje ecuatorial mayor; ornamentación de la exina al MEB y ML semitectada, heterobrocada, lúmenes de 2 a 12 μ m y muros de 1 a 1.5 μ m, simplibaculada a duplibaculada; elíptico.

Manfreda scabra (Ort.) McVaugh

(Lámina V, Fig. 1)

Eumónada, heteropolar, bilateral; monosulcada, sulco de ca. 85 μ m; ornamentación de la exina al MEB y ML semitectada, heterobrocada, lúmenes de 2 a 14 μ m y muros de 2 a 3 μ m, simplibaculada escasamente duplibaculada, columelas de 1 μ m; elíptico.

Manfreda singuliflora (S. Watson) Rose

(Lámina V, Figs. 8 y 9)

Eumónada, heteropolar, bilateral; monosulcada, sulco de ca. 85 μ m; ornamentación de la exina al MEB y ML semitectada y en la zona cercana al sulco microrreticulada, heterobrocada, lúmenes de 2 a 11.5 μ m y muros de 2 a 3 μ m, simplibaculada,

CUADRO 3. Medidas de los ejes y exina para el polen de las especies de Agavaceae estudiadas (*sensu* Traub 1953).

			Taxa					
			<i>Furcraea bedinghausii</i>	<i>Furcraea guatemalensis</i>	<i>Manfreda scabra</i>	<i>Manfreda brunnea</i>	<i>Manfreda pringlei</i>	<i>Manfreda singuliflora</i>
MEDIDAS								
V I S T A	eje ecuatorial mayor	$\bar{x}$	93.4	100.6	96.4	108	100.6	91
		rango	14	20	10	14	14	16
		s	4.32	7.58	4.69	5.49	7.6	16
		c de v	16.84	7.56	19.84	27.2	52.84	17.8
P O L A R	eje ecuatorial menor	$\bar{x}$	59.2	60.4	63.6	68.8	71.6	67.2
		rango	6	140	10	14	12	18
		s	14	4.78	3.5	4.82	6.09	6.67
		c de v	4.13	7.93	11.04	20.96	33.44	40.16
E C U A T O R I A L	eje ecuatorial menor	$\bar{x}$	127.2 x 12.1	131.8 x 122.6	66.4	74.8	101.2	68.16
		rango	20. x 22	22.0 x 28	24	10	30	12
		s	7.61 x 7.05	7.5 x 8.79	6.78	4.34	9.8	4
		cdev	52.1 x 44.7	5.7 x 7.17	41.4	16.96	86.56	14.4
E X I N A	eje polar	$\bar{x}$			74	84.6	80.4	78.6
		rango			16	12	16	10
		s			6.03	4.9	6.44	4
		c de v			32.8	21.64	37.44	14.44
E X I N A	nexina	$\bar{x}$	2.12	2.24	0.96	0.92	1.76	1.36
		rango	0.4	0.4	0.8	0.4	0.4	0.4
		s	0.62	0.20	0.33	0.19	0.2	0.2
		c de v	0.35	9.22	0.10	0.03	0.03	0.03
E X I N A	sexina	$\bar{x}$	1.48	1.74	1.5	1.52	0.92	1.52
		rango	0.6	0.4	1.2	0.4	0.8	0.8
		s	0.25	0.16	0.63	0.16	0.25	0.25
		c de v	0.05	0.02	0.36	0.02	0.05	0.05

con columelas libres en los lúmenes de ca. 2 μm ; elíptico.
Nolina nelsonii Rose
 (no hay figuras)

Eumónada, heteropolar, bilateral; monosulcada, sulco tan largo como el eje ecuatorial mayor; ornamentación de la exina al ML microrreticulada, heterobrocada, lúmenes de 1 a 1.5 μm y muros de 0.8 μm en la zona de la abertura, microrretículo más pequeño, simplibaculada; elíptico.

Nolina parviflora (HBK) Hemsl.
 (Lámina VI, Figs. 1 y 2)

Eumónada, heteropolar, bilateral; monosulcada, sulco de ca. 46 μm ; ornamentación de la exina al MEB y ML, microrreticulada, con lúmenes hasta de 1.6 μm , heterobrocada; elíptico.

Phormium tenax Forster et G. Forster
 (Lámina VI, Figs. 3 a 6)

Eumónada, heteropolar, radial; tricotomosulcada, al MEB con membrana de la nexina muy evidente; ornamentación de la exina al MEB y ML semitectada en el polo proximal y haciéndose microrreticulada hasta tener un margo tectado perforado, lúmenes menores de 1 a 4 μm y muros de 0.8 a 1.6 μm , simplibaculada a duplibaculada; triangular.

Polianthes geminiflora La Llave et Lex.
 (Lámina VII, Figs. 1 a 4)

Eumónada, heteropolar, bilateral; monosulcada o disulcada, sulco de ca. 71.5 μm , sin acetolizar con membrana de la nexina muy evidente; ornamentación de la exina al MEB y ML semitectada y algunas veces microrreticulada en la zona de la abertura, heterobrocada, lúmenes de 1.5 a 6 μm y muros de 0.8 a 2 μm , simplibaculada con columelas de ca. 0.8 μm ; elíptico.

Polianthes pringlei Rose
 (Lámina VII, Figs. 5 a 10)

CUADRO 4. Medidas de los ejes y exina para el polen de las especies de Agavaceae estudiadas (*sensu* Traub 1953).

			Taxa					
			<i>Nolina nelsonii</i>	<i>Nolina parviflora</i>	<i>Phormium tenax</i>	<i>Polianthes geminiflora</i>	<i>Polianthes pringlei</i>	<i>Yucca torreyi</i>
MEDIDAS								
VISTA	eje	$\bar{x}$	45	52.4	45.4	76.6	81.8	78.2
	ecuatorial	rango	6	8	8	10	10	20
	mayor	s	2.67	1.69	3.5	2.67	4.22	3.19
		c de v	2.6	11.04	6.44	16.04	9.16	
POLAR	eje	$\bar{x}$	27.2	30.6	42.2	55	67.6	42.4
	ecuatorial	rango	6	4	8	6	12	10
	menor	s	2.34	2.83	2.89	1.94	3.37	3.32
		c de v	4.96	7.24	7.56	3.4	10.24	
ECUATORIAL	eje	$\bar{x}$	36.2	35.4	44.4	59.6	69	49.4
	ecuatorial	rango	10	4	6	12	10	6
	menor	s	2.89	1.34	2.27	3.62	4.44	1.8
		c de v	7.56	1.64	4.64	11.84	17.8	
VISTA	eje	$\bar{x}$	35.4	40.6	41	67.8	67.2	40.6
	ecuatorial	rango	4	4	4	8	16	6
	polar	s	1.64	2.31	1.41	2.89	4.13	2.53
		c de v	2.44	4.84	1.8	7.56	15.36	
	nexina	$\bar{x}$	0.8	0.92	0.78	0.92	0.8	1.4
		rango	0	0.8	0.2	0.4	0	0.4
		s	0	0.19	0.06	0.19	0	0.19
		c de v	0	0.03	0.003	0.03	0	
EXINA	sexina	$\bar{x}$	0.8	0.8	1.08	1.56	1.72	
		rango	0	0	0.4	0.4	0.4	0.04
		s	0	0	0.19	0.12	0.19	0.18
		c de v	0	0	0.03	0.01	0.03	

Eumónada, heteropolar, bilateral; monosulcada y disulcada, la abertura tan larga como el eje ecuatorial mayor; ornamentación de la exina al MEB y ML semitectada y en la zona de la abertura microrreticulada, heterobrocada, lúmenes de 1 a 4 μm y muros de 1 a 2 μm , simplibaculada; elíptico.

Yuca torreyi Shafer

(Lámina VI, Figs. 7 y 8)

Eumónada, heteropolar, bilateral; monosulcada, sulco de ca. 65.6 μm ; ornamentación de la exina al ML puntitegilada; elíptico.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Como se mencionó al principio, la familia Agavaceae ha presentado muchos problemas en su delimitación genérica. Esto se debe en gran parte a la complejidad del grupo y a la

inclusión de géneros que han sido considerados sinónimos por algunos autores. Las clasificaciones propuestas por Hutchinson (1964), Traub (1953, 1972), Takhtajan (1980) y Dahlgren y Clifford (1982) presentan algunos de estos problemas que posteriormente son considerados por Dahlgren *et al.* (1985) (Cuadro 5). Los géneros *Clistoyucca*, *Hesperoyucca* y *Samuela*, originalmente considerados independientes, son fusionados con *Yucca* por McKelvey (1938-1947), criterio que después fue apoyado por Matuda y Piña (1980), quedando la subfamilia Yuccoideae (Dahlgren *et al.*, 1985), formada exclusivamente por *Hesperaloë* y *Yucca*.

El género *Pseudobravoa*, omitido por Takhtajan (1980), se considera actualmente sinónimo de *Polianthes*, aunque por otra parte se reconoce como subgénero de este último (Verhoeck, 1975).

Cuadro 5. Clasificaciones taxonómicas de Agavaceae y familias relacionadas.

Hutchinson (1964)		Traub (1953)		Takhtajan (1980)		Dahlgren y Clifford (1982)		Dahlgren, Clifford Yeo (1985)	
Fam.	Agavaceae	Familia Tribu	Agavaceae Hosteae <i>Hosta</i>	Orden Suborden Familia Tribu	Asparagales Lilineae Agavaceae Hosteae <i>Hosta</i>	Orden Familia	Asparagales Funkiceae <i>Hosta</i>	Orden Familia	Asparagales Funkiceae <i>Hosta</i>
Tribu	Yuccaeae <i>Hesperaloë</i> <i>Yucca</i> <i>Clistoyucca</i> <i>Samuela</i>	Tribu	Yuccaeae <i>Hesperaloë</i> <i>Yucca</i> <i>Clistoyucca</i> <i>Samuela</i>	Tribu	Yuccaeae <i>Hesperaloë</i> <i>Yucca</i> <i>Clistoyucca</i> <i>Samuela</i>	Familia Subfam.	Agavaceae Yuccoideae <i>Hesperaloë</i> <i>Yucca</i> <i>Clistoyucca</i> <i>Samuela</i> <i>Hesperoyucca</i>	Familia Subfam.	Agavaceae Yuccoideae <i>Hesperaloë</i> <i>Yucca</i>
Tribu	Agaveae <i>Agave</i> <i>Beschorneria</i> <i>Furcraea</i> <i>Doryanthes</i>	Tribu	Agaveae <i>Agave</i> <i>Beschorneria</i> <i>Furcraea</i> <i>Doryanthes</i>	Tribu	Agaveae <i>Agave</i> <i>Beschorneria</i> <i>Furcraea</i>	Subfam.	Agavoideae <i>Agave</i> <i>Beschorneria</i> <i>Bravoa</i> <i>Furcraea</i> <i>Liittaea</i> <i>Manfreda</i>	Subfam.	Agavoideae <i>Agave</i> <i>Beschorneria</i> <i>Furcraea</i> <i>Manfreda</i>
Tribu	Poliantheae <i>Polianthes</i> <i>Prochnyanthes</i> <i>Pseudobravoa</i>	Tribu	Poliantheae <i>Polianthes</i> <i>Prochnyanthes</i> <i>Pseudobravoa</i>				<i>Polianthes</i> <i>Prochnyanthes</i>		<i>Polianthes</i> <i>Prochnyanthes</i> <i>Pseudobravoa</i>
				Familia	Doryanthaceae <i>Doryanthes</i>	Familia	Doryanthaceae <i>Doryanthes</i>	Familia	Doryanthaceae <i>Doryanthes</i>
Tribu	Phormieae <i>Phormium</i>	Tribu	Phormieae <i>Phormium</i>	Familia	Phormiaceae <i>Phormium</i>	Familia	Phormiaceae <i>Phormium</i>	Familia	Phormiaceae <i>Phormium</i>
Tribu	Dracaeneae <i>Cordyline</i> <i>Cohnia</i> <i>Dracaena</i> <i>Sansevieria</i>	Tribu	Dracaeneae <i>Cordyline</i> <i>Cohnia</i> <i>Dracaena</i> <i>Sansevieria</i>	Suborden Familia Subfam. Subfam.	Asparagineae Dracaenaceae Dracaenoideae <i>Cordyline</i> <i>Dracaena</i> Sansevieriae <i>Sansevieria</i>	Familia Subfam. Familia Subfam.	Asphodelaceae Astelioideae <i>Cordyline</i> <i>Cohnia</i> Dracaenaceae Dracaenoideae <i>Dracaena</i> <i>Sansevieria</i>	Familia Familia	Asteliaceae <i>Cordyline</i> <i>Cohnia</i> <i>Dracaena</i> <i>Sansevieria</i>
Tribu	Nolineae <i>Nolina</i> <i>Dasyllirion</i> <i>Calibanus</i>	Tribu	Nolineae <i>Nolina</i> <i>Dasyllirion</i> <i>Calibanus</i> <i>Beaucarnea</i>	Subfam.	Nolineae <i>Nolina</i> <i>Dasyllirion</i> <i>Calibanus</i>	Familia	Nolinaceae <i>Nolina</i> <i>Dasyllirion</i>	Familia	Nolinaceae <i>Nolina</i> <i>Dasyllirion</i>

En la tribu Nolineae, constituida por *Nolina*, *Dasyllirion* y *Calibanus*, el género *Beaucarnea* es omitido siempre, excepto por Traub (1953) y Matuda y Piña (1980). Dahlgren

et al. (1985) elevan esta tribu a nivel de familia, formada por tres o cuatro géneros, mencionando sólo a *Nolina* y a *Dasyllirion*. Sin embargo, en este trabajo, se considera a

CUADRO 6. Asociación, abertura y ornamentación de especies de Agavaceae tratadas en este trabajo, Ludlow-Wiechers *et al.* (1984) y Ojeda *et al.* (1986)

ESPECIE	ASOCIACION			ABERTURA								ORNAMENTACION AL MEB	ORNAMENTACIONALML
	A	B	C	1	2	3	4	5	6	7	8		
<i>Agave angustifolia</i> Haw.	x				x		x	x	x	x	x	semitectada	semitectada
<i>Agave fourcroydes</i> Lem.	x						x		x			semitectada	semitectada
<i>Agave sisalana</i> Perrine	x						x		x			semitectada	semitectada
<i>Baucarnea inermis</i> (S. Watson) Rose	x				x			x				tectada perforada	tectada perforada
<i>Beaucarnea pliiabilis</i> Rose	x				x							microrreticulada	microrreticulada
<i>Beaucarnea stricta</i> Lem.	x				x							tectada perforada	microrreticulada
<i>Beschorneria yuccoides</i> K. Koch			x			x						semitectada	semitectada
<i>Cordyline fruticosa</i> (L.) Car.	x					x						fosulada	areolada
<i>Cordyline terminalis</i> Kunth	x					x						fosulada	areolada
<i>Dasyllirion acrotriche</i> Zucc.	x				x							semitectada	semitectada
<i>Dasyllirion cedrosanum</i> Trel.	x				x							semitectada	semitectada
<i>Dracaena americana</i> Donn. Smith	x	x	x		x							tectada perforada	tectada perforada
<i>Dracaena fragans</i> Ker-Grawl	x					x						fosulada	microrreticulada
<i>Furcraea bedinghausii</i> K. Koch			x	x								tectada perforada	tectada perforada
<i>Furcraea cahum</i> Trel.			x		x							tectada perforada	tectada perforada
												a semitectada	a semitectada
<i>Furcraea gigantea</i> Benth.			x		x							tectada perforada	tectada perforada
												a semitectada	
<i>Furcraea guatemalensis</i> Trel.			x		x							tectada perforada	tectada perforada
<i>Hesperaloë funifera</i> (K. Koch) Trel.	x				x							semitectada	semitectada
<i>Hesperaloë parviflora</i> (Torr.) Coult.	x				x							semitectada	semitectada
<i>Hosta sieboldiana</i> (Lodd.) Engl.	x				x							intectada	intectada
<i>Manfreda brunnea</i> (S. Watson) Rose	x				x							semitectada	semitectada
<i>Manfreda maculata</i> (Regel) Rose	x				x							semitectada	semitectada
<i>Manfreda pringlei</i> Rose	x				x							semitectada	semitectada
<i>Manfreda scabra</i> (Ort.) Mc Vaugh	x				x							semitectada	semitectada
<i>Manfreda singuliflora</i> (S. Watson) Rose	x				x							semitectada	semitectada
<i>Nolina nelsonii</i> Rose	x				x								microrreticulada
<i>Nolina parviflora</i> (HBK) Hemsl.	x				x							microrreticulada	microrreticulada
<i>Phormium tenax</i> Forster et G. Forster	x					x						semitectada	semitectada
<i>Polianthes geminiflora</i> La Llave et Lex.	x				x				x			semitectada	semitectada
<i>Polianthes pringlei</i> Rose	x				x				x			semitectada	semitectada
<i>Sansevieria cylindrica</i> Bojer	x									x		psilada	puntitegilada
<i>Sansevieria zeylanica</i> Willd.	x									x		escabrada con foveolas	puntitegilada
<i>Yucca elephantipes</i> Regel	x				x							tectada perforada	puntitegilada
<i>Yucca faxoniana</i> (Trel.) Sarg.	x				x							tectada perforada	puntitegilada
<i>Yucca filifera</i> Chab.	x				x							tectada perforada	puntitegilada
<i>Yucca lacandonica</i> Valdéz & Gómez	x				x							tectada perforada	
<i>Yucca torreyi</i> Shafer	x				x								puntitegilada

Tipos de asociación del polen

A: eumónada

B: diáda

C: tétrada

Tipos de abertura

1, inaperturado. 2, monosulcado. 3, sulco tan largo como el eje ecuatorial mayor. 4, tricotomosulcado. 5, disulcado. 6, sulco en herradura. 7, ulcerado. 8, sulco con radio.

CUADRO 7. Clasificación, distribución, características palinológicas, cariotipos y posición del ovario en Agavaceae.

Traub (1953)		Dahlgren <i>et al.</i> , (1985)		Distribución (Willis, 1980)	Abertura	Ornamentación	Cariotipo (Gómez-Pompa <i>et al.</i> , 1971)	Ovario
Familia	Agavaceae	Orden	Asparagales					
Tribu	Hosteae	Familia	Funkiaceae					
	<i>Hosta</i>		<i>Hosta</i>	Japón, China	monosulcado	intectado	30(2n?-3n (4L+1M+25C))	súpero
Tribu	Yuccaeae	Familia	Agavaceae					
	<i>Hesperaloë</i>	Subfam.	Yuccoideae	E.U., México	monosulcado	semitectado	30(5L+25C)	súpero
	<i>Yucca</i>		<i>Hesperaloë</i>	E.U., México,	monosulcado	tectado	30(5L+25C)	súpero
	<i>Clistoyucca</i>			SO de E. U.		perforado	30(5L+25C)	súpero
	<i>Samuela</i>			S de E. U., México			30(5L+25C)	súpero
Tribu	Poliantheae	Subfam.	Agavoideae					
	<i>Polianthes</i>		<i>Polianthes</i>	México (Verhoek, 1975)	monosulcado	semitectado	30(5L+25C)	ínfero
	<i>Prochnyanthes</i>		<i>Prochnyanthes</i>	México (Verhoek, 1975)				ínfero
Tribu	<i>Pseudobravoia</i>			México			30(5L+25C)	ínfero
	Agavoideae							
	<i>Agave</i>		<i>Agave</i>	S de E.U. a Sudamérica	mono, di y tricotomosul- cado	semitectado	30(2n-6n)(5L+25C)	ínfero
	<i>Beschorneria</i>		<i>Beschorneria</i>	México	monosulcado	semitectado	30(5L+25C)	ínfero
	<i>Furcraea</i>		<i>Furcraea</i>	América tropical	monosulcado	semitectado	30(5L+25C)	ínfero
			<i>Manfreda</i>	E.U. a El Salvador (Verhoek, 1975)	monosulcado	semitectado	30(5L+25C) (Verhoek, 1975)	ínfero
Tribu	<i>Doryanthes</i>	Familia	Doryanthaceae	Australia			24(2L+22C)	ínfero
	Phormiaceae	Familia	Phormiaceae					
	<i>Phormium</i>		<i>Phormium</i>	Nueva Zelandia	tricotomosul- cado	semitectado	16(4L+12C)	súpero
Tribu	Dracaenaceae	Familia	Asteliaceae					
	<i>Cordyline</i>		<i>Cordyline</i>	Indomalasia, Nva. Zelandia, Polinesia, Hawaii, Australia, Africa, Sudamérica (Dahlgren <i>et al.</i> , 1985),				
	<i>Cohnia</i>		<i>Cohnia</i>	I. Mascareñas, Nva. Caledonia				
	<i>Dracaena</i>	Familia	Dracaenaceae	Africa subtropical, Asia hasta el N de Australia (Dahlgren <i>et al.</i> , 1985),	monosulcado	fosulado tectado perforado	19..(2n-5n) (2L+17C)	súpero
	<i>Sansevieria</i>		<i>Sansevieria</i>	Africa subtropical, S de Madagascar a Arabia	operculado	psilado escabrado con foveolas	20..(2n-6n) (2L+18C)	súpero
Tribu	Nolineae	Subfam.	Nolinaceae					
	<i>Nolina</i>		<i>Nolina</i>	SO de E.U., México	monosulcado	microrreticulado	18-19(6L+13C)	súpero
	<i>Dasyllirion</i>		<i>Dasyllirion</i>	SO de E.U., México	monosulcado	microrreticulado	18(6L+13C)	súpero
	<i>Beaucarnea</i>		?	México-Honduras (Hernández, 1993)	mono y disulcado	tectado perforado y microrreticulado	18-19(?L+?C)	súpero
	<i>Calibanus</i>		?	México	monosulcado (Johnson y Gale, 1983) reticulado		19(6L+13M) Chimal <i>et al.</i> , 1971) 2n=38,41 (Hernández, 1993)	súpero

Calibanus y *Beaucarnea* como géneros válidos. El primero no pudo ser revisado en este estudio; sin embargo las observaciones palinológicas realizadas por Johnson y Gale (1983), sugieren que debe reconsiderarse su posición sistemática.

En una primera aproximación, Ojeda *et al.* (1984), al revisar seis géneros de la familia Agavaceae, concluyeron que con base en el polen resulta difícil mantener a la familia tal y como la propusieron Traub (1953) y Hutchinson (1934).

LÁMINA I. Figs. 1 a 3, *Beaucarnea inermis* (Castillo 146 MEXU). 1 y 2, microrreticulado. 3, sulco tan largo como el eje ecuatorial mayor. Figs. 4 a 6, *B. stricta* (Trigos 529 MEXU). 4, terminaciones desiguales, microrreticulada hacia el polo proximal. 5, exina en la zona de la abertura tectada perforada. 6, microrreticulada. Figs. 7 a 9, *Berchorneria yuccoides* (Hernández 4130 MEXU). 7, tétrada tetragonal. 8, exina semitectada, heterobrocada, muros discontinuos. 9, inaperturado, muros simpli a duplibaculados.

La clasificación de Takhtajan (1980) es mas aproximada, ya que *Dracaena*, *Cordyline* y *Sansevieria* no presentan semejanzas con *Agave*, *Yucca* o *Furcraea*.

Al revisar los trabajos de Ludlow-Wiechers y Ojeda (1983) y Ojeda y Ludlow-Wiechers (1986), así como al integrar el polen de 10 géneros de la familia revisados en este trabajo, se reúne un total de 15 géneros y 36 especies. Aunque se observa una gran variación de tipos morfológicos, presentan algunas afinidades y patrones definidos (Cuadro 6).

Desde el punto de vista palinológico, las Agavaceae (*sensu* Traub, 1953) presentan dos niveles de comportamiento morfológico. A nivel interespecífico la variación encontrada es mínima o está ausente, lo cual da uniformidad a las especies que constituyen cada género. A nivel intergenérico, tomando en cuenta las aberturas y la ornamentación, se presentan los siguientes patrones morfológicos:

(a) semitectado y principalmente monosulcado: *Agave*,

LÁMINA II. Figs. 1 a 5, *Dasyllirion acrotriche* (García 328 CHAPA). 1, sulco tan largo como el eje ecuatorial mayor. 2 y 3, exina semitectada. 4, simpli a duplibaculada. 5, sección óptica. Figs. 6 a 8, *D. cedrosanum* (Wendt y Riskin 1694 CHAPA). 6, exina semitectada y simpli a duplibaculada. 7, sulco tan largo como el eje ecuatorial mayor. 8, sección óptica.

Beschorneria, *Dasyllirion*, *Furcraea*, *Hesperaloë*, *Manfreda* y *Polianthes*; este último género a veces se presenta disulcado (Agavaceae, Agavoideae).

(b) Tectado perforado y monosulcado: *Yucca* (Agavaceae,

Yuccoideae) y *Dracaena americana* (Dracaenaceae).

(c) Tectado perforado a microrreticulado y monosulcado a disulcado: *Beaucarnea* y *Nolina* (Nolinaceae).

(d) Intectado verrugado y monosulcado: *Hosta* (Funkiaceae).

LÁMINA III. Figs. 1 a 6, *Furcraea bedinghausii* (Matuda 37561 MEXU). 1, tétrada tetragonal, inaperturada. 2, semitectada en el polo distal. 3, exina tectada perforada en la zona de contacto. 4, inaperturada. 5, simplibaculada. 6, acercamiento de una mónada. Figs. 7 a 10, *F. guatemalensis* (Molina 26518 ENCB). 7, tétrada, exina semitectada a tectada perforada. 8, sulco con membrana y restos de la nexina. 9, tétrada teragonal, márgenes del sulco mal definidos, exina semitectada a tectada perforada, 10, simplibaculada.

- (e) Semitectado a tectado perforado y tricotosulcado: *Phormium* (Phormiaceae).
- (f) Fosulado y monosulcado: *Cordyline* (Asteliaceae) y *Dracaena fragans* (Dracaenaceae).
- (g) Psilado y ulcerado: *Sansevieria* (Dracaenaceae).

Es necesario señalar que la asociación no tiene valor sistemático, y la agrupación en tétradas sólo señala una

relación estrecha entre *Furcraea* y *Beschorneria* consideradas como pertenecientes a la subfamilia Agavoideae.

Al analizar detalladamente la situación de estos grupos (Cuadro 7), se observa que los géneros ubicados en el inciso (a) presentan una distribución netamente americana. Los géneros *Agave*, *Beschorneria*, *Furcraea*, *Manfreda* y *Polianthes* comparten además la posición ínfera del ovario y poseen un cariotipo similar ($n=30$), por lo que

LÁMINA IV. Fig. 1, *Hesperaloë funifera* (Matuda 38791, ENCB). 1, exina semitecta. Figs. 2 a 5, *H. parviflora* (Johnston *et al.*, 10892 MEXU), 2, exina semitectada. 3, sulco tan largo como el eje ecuatorial mayor, simpli a duplibaculada. 4, sección óptica. 5, sulco tan largo como el eje ecuatorial mayor. Figs. 6 a 9, *Hosta sieboldiana* (Yamazaki 7048 MEXU). 6, exina intactada. 7, verrugada a gemada. 8, monosulcada. 9, sección óptica, exina intactada.

constituyen un grupo bien definido. El género *Hesperaloë* difiere de este grupo únicamente en la posición súpera del ovario, aunque su exina es más cercana a *Agave*, sin embargo, Dahlgren *et al.* (1985) lo consideran dentro de la tribu Yuccoideae,

propuesta que coincide con la posición súpera del ovario, como lo presenta *Yucca*. Se puede proponer que *Hesperaloë* tuvo un origen común con *Yucca* y *Agave*, ya que presenta características comunes con ambos géneros (Cuadro 7). *Dasyllirion*, por su

LÁMINA V. Fig. 1, *Manfreda scabra* (Galván 1239 ENCB), exina semitectada, heterobrocada. Figs. 2 y 3, *M. brunnea* (Chiang 12298 MEXU). 2, monosulcada, exina semitectada y en la zona de la abertura tectada perforada. 3, multibaculada. Figs. 4 a 7, *M. pringlei* (Galván 890 ENCB). 4, exina semitectada. 5, muros amplios. 6, sulco tan largo como el eje ecuatorial mayor. 7, exina semitectada. Figs. 8 y 9, *M. singuliflora* (Johnston 8542 MEXU). 8, exina semitectada. 9, acercamiento.

parte, posee un cariotipo muy diferente y la posición del ovario es súpera.

En las clasificaciones de Hutchinson (1964), Traub (1953) y Takhtajan (1980), la mayoría de estos géneros

forman parte de la familia Agavaceae. Sin embargo, *Manfreda* no es considerado por estos autores y *Polianthes* no es tomado en cuenta por Takhtajan (1980). La única divergencia taxonómica de este grupo la constituye *Dasyilirion*, el

LÁMINA VI. Figs. 1 y 2, *Nolina parviflora* (Ramos 57 MEXU). 1, polo proximal, exina microrreticulada. 2, heterobrocada. Figs. 3 a 6, *Phormium tenax* (Koch 7621 MEXU). 3, exina semitectada. 4, tricomomosulcada, tectada perforada en la zona de la abertura, con membrana de la nexina muy evidente. 5, exina semitectada, simpli a duplibaculada. 6, sección óptica. Figs. 7 y 8, *Yucca torreyi* (Matuda 38560 ENCB). 7, ornamentación puntitegilada. 8, sección óptica.

cual es transferido por Takhtajan (1980) a otro suborden dentro de la familia Dracaenaceae. Por otra parte, Dahlgren *et al.* (1985) lo consideran dentro de la familia Nolinaceae.

En estudios realizados sobre estos géneros Alvarez y Khöler (1987), encuentran que con base en la morfología del

polen, se pueden agrupar cuatro subtipos: a) *Agave-Manfreda*, b) *Manfreda-Prochnyanthes*, c) *Polianthes-Pseudobravia* y d) *Hesperaloë*.

Un segundo grupo está constituido por *Yucca* y *Dracaena americana*. Se considera que el género *Yucca* pertenece a Agavaceae

LÁMINA VII. Figs. 1 a 4, *Polianthes geminiflora* (Hernández 4556 MEXU). 1, monosulcada. 2, disulcada con membrana de la nexina en las aberturas. 3, semitectada, simplibaculada. 4, heterobrocada. Figs. 5 a 10, *P. pringlei* (Matuda 29250 MEXU). 5, exina semitectada. 6, heterobrocada. 7, disulcada. 8, semitectada. 9, simplibaculada. 10, sección óptica.

dentro de la tribu Yuceae (Hutchinson, 1964; Traub, 1953; Takhtajan, 1980), sin embargo, Dahlgren y Clifford (1982) y Dahlgren *et al.*, (1985) lo separa dentro de la subfamilia Yuccoideae, ya que presenta el mismo cariotipo y distribución que los géneros de Agavoideae, pero la posición del ovario es súpera. En este estudio se encontró que, aunque el grano de polen presenta la misma abertura, la ornamentación de la exina varía presentándose tectada perforada. *Dracaena americana* será revisada mas adelante.

El tercer grupo esta constituido por *Beaucarnea* y *Nolina*, ambos tienen una distribución norteamericana, cariotipo similar ($n=18-19$) y ovario súpero. *Beaucarnea*, *Nolina* y *Dasyllirion* son incluidos dentro de la tribu Nolineae, familia Agavaceae (Hutchinson, 1934; Traub, 1953). Gómez-Pompa *et al.* (1971) encuentran que el cariotipo de *Dasyllirion* es muy similar al de *Nolina* y *Beaucarnea*. Takhtajan (1980) a pesar de no considerar al género *Beaucarnea*, une a *Nolina* y *Dasyllirion* en la subfamilia Dracaenaceae. En cambio, Dahlgren *et al.* (1985) constituyen con estos géneros a la familia Nolinaceae. El polen de *Dasyllirion* ha sido considerado muy semejante al polen de *Agave*; sin embargo, su cariotipo y la posición súpera del ovario lo apartan de la tribu Agavoideae, por lo que se propone incluirlo dentro de la familia Nolinaceae como lo hace Dahlgren *et al.* (1985). Los granos de polen de estos tres géneros tienen ornamentaciones que van de tectada perforada a microrreticulada a semitectada; además presentan variación en la zona cercana al sulco (Cuadro 7). Las observaciones de Johnson y Gale (1983) muestran que los granos de polen de *Calibanus* y *Nolina* con ornamentación tectada perforada a reticulada presentan una gran similitud entre ellos, mientras que el polen de *Agave* reconfirma las observaciones obtenidas en este trabajo, apoyadas por los estudios citológicos, ya que *Calibanus* presenta un cariotipo ($n=19$). La propuesta de Johnson y Gale (1983) para considerar a *Calibanus* como un taxon válido, se ve apoyada por la posición intermedia que se presenta entre *Beaucarnea* y *Nolina*, ya que si bien el polen de *Calibanus* es muy semejante al de *Nolina*, su número cromosómico lo acerca más a *Beaucarnea*. Los géneros *Beaucarnea*, *Calibanus*, *Dasyllirion* y *Nolina* presentan ovario súpero.

El género *Hosta* conforma el cuarto grupo. Es considerado por la mayoría de los autores (Hutchinson, 1934; Traub, 1953; Takhtajan, 1980) como parte de la familia Agavaceae ya que presenta similitud en su cariotipo ($n=30$) con el del grupo *Yucca-Agave* (Granick, 1944). Sin embargo, su distribución geográfica en China y Japón, la posición súpera del ovario y la morfología del polen sugieren que no tiene relación con los demás géneros estudiados, siendo el único con exina intactada, por lo que resulta difícil, considerarlo dentro de la familia Agavaceae. Dahlgren *et al.* (1985) lo incluyen dentro de la familia Funkiaceae (Cuadro 7).

En el quinto grupo, el género *Phormium*, con características especiales como su distribución geográfica confinada a Nueva Zelandia, ovario súpero, cariotipo ($n=16$) y polen semitectado y tricotomosulcado, se diferencia notablemente

del grupo de *Agave*. Aunque Hutchinson (1964) y Traub (1953) lo incluyen dentro de la familia Agavaceae, la clasificación de Takhtajan (1980) resulta más acertada, ya que lo separa y lo incluye dentro de la familia Phormiaceae, criterio que es sostenido por Dahlgren *et al.* (1985) (Cuadro 7).

Dentro del sexto grupo *Dracaena* y *Cordyline* presentan algunos problemas. Ambos poseen ovario súpero y cariotipo ($n=19$). En el género *Cordyline* se observan grandes diferencias en la morfología de polen con respecto a los demás géneros estudiados. En las dos especies de *Dracaena* estudiadas existen marcadas diferencias. Mientras que *D. fragans* presenta la misma abertura y ornamentación que *Cordyline*, *D. americana* es totalmente diferente. El género *Dracaena* es de origen africano con excepción de *D. americana*, presente en América, lo que puede confirmar lo propuesto por Ojeda y Ludlow-Wiechers (1985) de que este taxon amerita una revisión sistemática para definir su posición, ya que presenta gran relación con el polen tipo *Yucca*.

Los géneros *Calibanus*, *Cordyline*, *Dasyllirion*, *Dracaena*, *Nolina* y *Sansevieria* que originalmente fueron incluidos por Hutchinson (1964) y Traub (1953) dentro de Agavaceae, son transferidos por Takhtajan (1980) a otro suborden dentro de la familia Dracaenaceae. Dahlgren *et al.* (1985) los separan en diferentes familias quedando *Dracaena* en Dracaenaceae y *Cordyline* en Asteliaceae (Cuadro 7).

Sansevieria, integrante del último grupo, presenta una distribución en África, Madagascar y Arabia, número cromosómico ($n=20$), ovario súpero y polen operculado, psilado a escabrado con foveolas. Hutchinson (1964) y Traub (1953) lo consideran en Agavaceae. Sharma y Chaudhuri (1964) proponen que el cariotipo de *Sansevieria* no justifica su inclusión, lo cual es apoyado posteriormente por Sen (1975). Takhtajan (1980) y Dahlgren *et al.* (1985) por su parte, proponen incluirlo en la familia Dracaenaceae. Desde el punto de vista del polen se justifica la transferencia fuera de Agavaceae ya que ninguna de las especies estudiadas presenta una ornamentación de la membrana tan distintiva y una úlcera tan desarrollada como la que posee *Sansevieria*. Sin embargo, la morfología del polen de *Dracaena fragans* no presenta similitud con *Sansevieria*; quizás es necesario hacer una revisión de estos géneros para confirmar su posible separación dentro de la misma familia (Cuadro 7).

Cabría señalar que el criterio palinológico para la delimitación de los géneros en Agavaceae ha sido considerado cuidadosamente, ya que la abertura monosulcada y la ornamentación semitectada se presentan en polen de Liliaceae y Amaryllidaceae; familias con características florales y vegetativas diferentes a los géneros aquí observados.

Suc (1975), en sus estudios palinológicos para el Plioceno de Languedoc, Francia, encontró cuatro granos de polen atribuibles a la familia Agavaceae, tres en tétradas y uno en mónada y sugiere que pueden ser *Dracaena* o *Yucca*. Si se comparan las fotografías de la tétrada con los resultados de Ojeda y Ludlow-Wiechers (1984), es posible sugerir que se trate de *Dracaena*, ya que ésta se ha encontrado en diádas y en tétradas. El grano de polen aislado se aproxima

a *Cordyline* por la presencia de un sulco más largo que el eje ecuatorial mayor.

Como *Dracaena* y *Cordyline* se encuentran distribuidas en las zonas tropicales y subtropicales del Viejo Mundo, es factible encontrarlas en un clima mediterráneo y que en el Plioceno tuvieron una distribución más amplia que la actual.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer a la Biól. Lourdes Olivera, M. en C. Abisai García-Mendoza y Dra. Raquel Galván todo el amable apoyo recibido y sus acertadas sugerencias. Sin su colaboración, probablemente este trabajo no se hubiera publicado.

LITERATURA CITADA

- Álvarez A, Köhler E. 1987. Morfología de las Agavaceae y algunos géneros afines. *Grana* 26: 25-45.
- Bentham GD, Hooker JD. 1883. *Genera Plantarum III*. London, Reeve and Co.
- Berlin E. 1953. Yuccas y agaves de México. Memorias del Congreso Científico Mexicano 6: 362-367.
- Bonefille MR. 1971. Atlas des pollens d'Ethiopie. Principales espèces des forêts de montagne. *Pollen et Spores* 13: 15-72.
- Conzatti C. 1946. *Flora taxonómica mexicana*. Tomo 2. México DF: Talleres Gráficos de la Nación.
- Cranwell LM. 1953. New Zeland pollen studies. The monocotyledons. *Bulletin of the Auckland Institute and Museum* No. 3.
- Cronquist A. 1968. *The evolution and classification of flowering plants*. Boston: Houghton Mifflin.
- Dahlgren RMT, Clifford HT. 1982. *The Monocotyledons. A comparative study*. London: Academic Press.
- Dahlgren RMT, Clifford HT, Yeo PF. 1985. *The families of the Monocotyledons*. Berlin: Springer-Verlag.
- Erdtman G. 1943. *An introduction to pollen analysis*. New York: The Ronald Press Co.
- Erdtman G. 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. New York: Hafner.
- García-Mendoza A. 1987. *Monografía del género Beschorneria Kunth. Agavaceae*. Tesis de Maestría. México DF: Facultad de Ciencias, UNAM.
- García-Mendoza A. 1995. Riqueza y endemismos de la familia Agavaceae en México. En: Linares E, Dávila P, Chiang F, Bye R, Elias T. (eds.) *Conservación de plantas en peligro de extinción: Diferentes enfoques*. México DF: Instituto de Biología, UNAM.
- Gómez-Pompa A, Villalobos-Pietrini R, Chimal A. 1971. Studies in the Agavaceae I. Chromosome morphology and number of seven species. *Madroño* 21: 208-221.
- González-Quintero L. 1969. Morfología Polínica: La flora del Valle de Mezquital, Hidalgo. *Paleoecología* 3. México DF: Instituto Nacional de Antropología e Historia.
- Granick E. 1944. A karyosystematic study of the genus *Agave*. *American Journal of Botany* 31: 283-298.
- Hernández SL. 1993. *Cladistic analysis of the American genera of Asparagales and the systematic study of Beaucarnea (Nolinaceae) and Hemiphyllacus (Hyacinthaceae)*. PhD thesis. Austin, USA: The University of Texas.
- Heusser C. 1971. *Pollen and spores of Chile*. Tucson: The University of Arizona Press.
- Howard RA. 1979. *Agavaceae*. En: (Eds.). *Flora of Lesser Antilles. Vol III. Monocotyledonae*. New York: Harvard University Press.
- Huang. 1972. *Pollen flora of Taiwan*: Taiwan, National Taiwan University, Botany Department Press.
- Hutchinson J. 1934. *The families of flowering plants. Vol II. Monocotyledons*. London: The Macmillan Co.
- Hutchinson J. 1964. *The families of flowering plants. Vol II. Monocotyledons*. London: Oxford University Press.
- Johnson MAT, Gale RMO. 1983. Observations on the leaf-anatomy, pollen, cytology and propagation of *Calibanus hookeri* (Lem.) Trelease. *Bradleya* 1: 25-32.
- Kapp RO. 1969. *How to know pollen and spores*. USA: WMC Brown Company Publishers.
- Kremp GOW. 1965. *Morphological encyclopedia of Palynology*. Tucson: The University of Arizona Press.
- Ludlow-Wiechers B, Ojeda L. 1983. El polen del género *Agave* de la Península de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 44: 29-42.
- Lundell CL. 1937. *The Vegetation of Peten*. Washington: Carnegie Institution. Appendix 1: Studies of Mexican and Central American plants.
- Markgraff VH, D'Antoni H. 1978. *Pollen flora of Argentina*. Tucson: The University of Arizona Press.
- Martínez-Hernández E. 1970. *Estudios palinológicos de las especies dominantes de la vegetación de los alrededores de la Laguna Madre, Tamps. México*. Tesis de Maestría. México DF: Facultad de Ciencias, UNAM.
- Matuda E. 1960. Las Amarilidáceas y Liliáceas del Valle de México y sus alrededores. *Anales del Instituto de Biología de México* 31: 58-83.
- Matuda E. 1962. *Las amarilidáceas del Estado de México*. Toluca, México: Gobierno del Estado de México.
- Matuda E, Piña LI. 1980. *Las plantas mexicanas del género Yucca*. México DF: Colección Misc., Edo. de México- Laboratorios Nacionales de Fomento Industrial..
- McKelvey DS, Sax K. 1933. Taxonomic and cytological relationship of *Yucca* and *Agave*. *Journal of the Arnold Arboretum* 14: 76-81.
- McKelvey DS. 1938. *Yuccas of the Southwestern United States. Part I. Jamaica Plain: Massachusetts: the Arnold Arboretum of Harvard University*.
- McKelvey DS. 1947. *Yuccas of the Southwestern United States. Part II. Jamaica Plain: Massachusetts: the Arnold Arboretum of Harvard University*.
- Millspaugh CF. 1898. Contributions to the flora of Yucatan. *Field Museum of Botany* 4: 3-56.
- Ojeda L, Ludlow-Wiechers B, Orellana R. 1984. Palinología de la familia Agavaceae para la Península de Yucatán. *Biótica* 9: 379-398.
- Ojeda L, Ludlow-Wiechers B. 1986. Palinología de Agavaceae, una contribución biosistemática. *Resúmenes del VI Coloquio sobre Paleobotánica y Palinología*.
- Palacios-Chávez R. 1974. Observaciones en el polen de plantas con probable polinización quiropterófila. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*. 21: 115-143.
- Palacios-Chávez R. 1978. Morfología de los granos de polen de las especies mexicanas más comunes del género *Yucca*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 23: 3-8.
- Palacios-Chávez R, Ludlow-Wiechers B, Ojeda L. 1988. Consideraciones sobre la exina en *Yucca* observadas al microscopio de luz y microscopio de barrido. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 48: 153-154.
- Pax F, Hoffman K. 1930. *Amaryllidaceae*. En: Engler A. and Prantl K. (Eds.). *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig: Verlag.
- Pragowski J, Punt W. 1973. An elucidation of the microreticulate structure of exine. *Grana* 13: 45-50.

- Radulescu D. 1973.** Liliflorae. Discussions et considérations phylogénétiques a l'aide de quelques recherches morphopalinologiques. *Acta Botanica Horti Bucurestiensis*. 1972-1973: 249-283.
- Satô R. 1935** Analysis of the caryotypes in *Yucca*, *Agave* and the related genera with special reference of the phylogenetic significance. *Japanese Journal of Genetics* **11**: 273-278.
- Sen S. 1975.** Cytotaxonomy of Liliales. *Feddes Reppertorium* **86**: 255-305.
- Sharma AK, Battacharyya VC. 1962.** A cytological study of the factors influencing evolution in *Agave*. *La Cellule* **62** (3): 259-280.
- Sharma AK, Chaudhuri M. 1964.** Cytological studies as an aid in assesing the status of *Sansevieria*, *Ophiopogon* and *Curculigo*. *The Nucleus* **7**: 43-58.
- Sharma AK. 1967.** Pollen morphology of the Indian Monocotyledons. *Journal Palynological. Lucknow. Special Volume*.
- Standley P. 1930.** Flora of Yucatan. *Field Museum History Botany Series* **3**: 157-429.
- Suc JP. 1975.** Pollen attribuables aux Agavaceae dans le Pliocene du Languedoc. *Pollen et Spores* **16**: 493-498.
- Takhtajan PL. 1980.** Outline of the classification of the flowering plants (Magnoliophyta). *Botanical Review* **46**: 225-359.
- Thorne RF. 1968.** Synopsis of putative phylogenetic classification of the flowering plants. *Aliso* **6**: 56-57.
- Traub HP. 1953.** The tribes and genera of the Agavaceae. *Plant Life* **9**: 134-136.
- Traub HP. 1972.** Tribe Hosteae, family Agavaceae. *Plant Life* **28**: 137-138.
- Trelease W. 1911.** The desert group Nolineae. *Proceedings of the American Philosophical Society* **50**: 404-442.
- Trelease W. 1920.** Liliaceae, Amaryllidaceae. En: Standley PC. (Ed.). Trees and shrubs of Mexico. *Contributions from the United States National Herbarium*. **23**: 87-142.
- Tsukada M. 1964.** Pollen morphology and identifications III. Modern and fossil tropical pollen. *Pollen et Spores* **6**: 393-462.
- Verhoek S. 1975.** A study of the tribe Poliantheae (including *Manfreda*) and revisions of *Manfreda* and *Prochnyanthes* (Agavaceae). PhD thesis. Ithaca, New York: Cornell University.
- Verhoek S. 1978.** Huaco and amole. A survey of the uses of *Manfreda* and *Prochnyanthes*. *Economic Botany* **32**: 124-130.
- Vignoli L. 1936.** Cariología del género *Agave*. *Lavori Istituto Botánico Palermo* **7**: 176-217.
- Vignoli L. 1937.** Cariología del género *Agave*. *Lavori Istituto Botánico Palermo* **8**: 1-15.
- Whitaker JW. 1934.** Chromosome constitution in certain Monocotyledons. *Journal of the Arnold Arboretum* **15**: 135-143.
- Wiggins Y. 1980.** *Flora of Baja California*. Stanford: Stanford University Press.
- Willis JC. 1980.** *A dictionary of flowering plants and ferns*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Zavada M. 1983.** Comparative morphology of monocot pollen and evolutionary trend of aperture and wall structures. *Botanical Review* **49**: 331-379.