

EVOLUCIÓN DE LA FAMILIA AGAVACEAE: FILOGENIA, BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y GENÉTICA DE POBLACIONES

LUIS E. EGUIARTE, VALERIA SOUZA Y ARTURO SILVA-MONTELLANO

Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
Apartado Postal 70-275, CP 4510, México, D.F. México. email: fruns@servidor.unam.mx

Resumen. La familia Agavaceae abarca ocho géneros con biología reproductiva contrastantes, ya que pueden ser iteróparos (se pueden reproducir varias veces) o semélparos (producen una sola inflorescencia en su vida, para después morir) y tienen una notable diversidad de morfologías florales y de polinizadores (desde abejas a murciélagos, pasando por colibríes y polillas). Revisamos la biología reproductiva de cada género (*Yucca*, *Hesperaloë*, *Furcraea*, *Beschorneria*, *Agave*, *Manfreda*, *Polianthes* y *Prochnyanthes*) e intentamos una síntesis de lo que se conoce de su genética de poblaciones y evolución. Para ello reconstruimos su filogenia a partir de datos de los ITS 1 e ITS 2 y calibramos un reloj molecular. Para fines comparativos utilizamos a *Hosta*, aunque revisamos otros géneros que se han considerado cercanos a la familia. Por último, discutimos los patrones evolutivos en la familia, analizando los diferentes caracteres en la filogenia.

Palabras clave: Agavaceae, biología reproductiva, filogenia, genética de poblaciones, polinización.

Abstract. The Agavaceae family comprises eight genera with contrasting reproductive biologies, given that they can be iteroparous (if they can reproduce several times), or semelparous (if each individual produces an inflorescence and then dies); they also display a wide variety of floral morphologies and of pollinators (from bees to bats, including hummingbirds and moths). Here we review their reproductive biology and attempt a synthesis of their population genetics and evolution. In order to do these analyses, we reconstructed their phylogeny using ITS 1 and ITS 2 data, and calibrated a molecular clock. We use *Hosta* for comparisons, although we review some genera that have been considered related to the family. To close the paper, we discuss the evolutionary patterns in the family, mapping the different characters in the phylogeny.

Keywords: Agavaceae, reproductive biology, phylogeny, population genetics, pollination.

La familia Agavaceae *sensu stricto* (Dahlgren *et al.*, 1985) abarca ocho géneros (tabla 1) con biología reproductiva contrastantes, ya que algunas especies son iteróparas (policárpicas) y los individuos se pueden reproducir cada año, mientras otras son semélparas (monocárpicas) produciendo sólo una inflorescencia espectacular en su vida, para después morir. En la familia encontramos una notable diversidad de morfologías florales y de polinizadores, que van de abejas a murciélagos, y de colibríes a polillas. La literatura sobre la biología reproductiva de esta familia es relativamente amplia, pero se encuentra muy dispersa, y existen pocos trabajos que traten de relacionarla con la evolución y estructura genética de las especies que forman el grupo. En este artículo revisamos

la biología reproductiva de la familia Agavaceae y presentamos una síntesis preliminar sobre su evolución y genética de poblaciones.

Historia y límites de la familia Agavaceae

Aunque la familia Agavaceae fue propuesta desde 1841 por Endlicher, su historia ha sido complicada (Eguiarte *et al.*, 1994). En un cuidadoso análisis de las monocotiledóneas, Dahlgren *et al.* (1985) consideran que la familia Agavaceae incluye 8 géneros (tabla 1) con 295 especies descritas. Todas las especies son nativas de América, y los 8 géneros se encuentran en México (Álvarez de Zayas, 1987), por ello se considera que su centro de origen es México central.

Los límites de la familia propuestos por Dahlgren *et al.*, (1985) han sido confirmados por análisis morfológicos (Álvarez de Zayas, 1987; Hernández, 1995) y por estudios moleculares, empleando tanto el gen *rbcl* del cloroplasto (Duvall *et al.*, 1993; Eguiarte *et al.*, 1994; Eguiarte, 1995), como estudios de enzimas de restricción para el cloroplasto (Bogler y Simpson, 1995; Bogler, 1995) y análisis de espaciadores transcritos de genes ribosomales (ITS 1 e ITS 2) (Bogler, 1995; Bogler y Simpson, 1996). Las Nolinaceae (*Nolina*, *Beaucarnea*, *Calibanus* y *Dasylyrion*) en todos estos análisis resultan dentro del orden Asparagales, pero relativamente separadas de las Agavaceae *sensu stricto*. Eguiarte (1995) calcula un tiempo de separación de 50 millones de años entre los linajes de Agavaceae y Nolinaceae, utilizando un reloj molecular preliminar. Dadas sus diferencias con respecto a las Agavaceae, en el presente artículo no trataremos más a las Nolinaceae.

Antecesoros de la familia Agavaceae. Los diversos análisis moleculares y morfológicos mencionados en los párrafos anteriores indican que los parientes más cercanos de las Agavaceae *sensu* Dahlgren *et al.* (1985) podrían ser plantas actualmente identificadas dentro de la familia Hostaceae [=Funkiaceae en Dahlgren *et al.* (1985), nombre aparentemente no válido, Mathew (1988)]. *Hosta* resulta ser el taxón más cercano a las Agavaceae en los estudios de Eguiarte *et al.* (1994; Eguiarte, 1995).

Dentro de la familia Hostaceae se encuentran otros géneros nativos de Norte América, como *Leucocrinum* y *Hesperocallis*. Hernández (1995) incluye éstos taxa en su estudio morfológico de la filogenia, y *Hosta* y

Hesperocallis resultan muy cercanos, hermanos y basales a las Agavaceae, mientras que *Leucocrinum* resulta un poco más primitivo. En este análisis, *Excremis*, un género poco conocido de los Andes de Bolivia de la familia Hostaceae, resulta hermano del género *Yucca*, y consideramos que debería ser analizado molecularmente.

Otros dos géneros han resultado cercanos tanto en los análisis moleculares como en los morfológicos:

i] *Camassia*, género de Norteamérica, ubicado en las Hyacinthaceae por Dahlgren *et al.* (1985), aparece como cercano a *Yucca* según las reconstrucciones filogenéticas de Bogler y Simpson (1996), y basal a las Agavaceae en los análisis que aquí presentamos (figura 1), mientras que en los estudios morfológicos de Hernández (1995) aparece dentro de las Agavaceae *sensu stricto*.

ii] *Chlorophytum*, de la familia Anthericaceae, resulta íntimamente relacionado con la familia Agavaceae en los análisis del gen del cloroplasto *rbcl* (Eguiarte *et al.*, 1994; Eguiarte, 1995).

Así, los antecesoros de las Agavaceae se deben buscar entre los poco estudiados géneros de Anthericaceae, Hostaceae y Hyacinthaceae norteamericanos. Este es un trabajo que debemos realizar en el futuro.

Filogenia molecular de la familia Agavaceae

En este trabajo utilizaremos como hipótesis filogenética la reconstrucción presentada en la figura 1. Esta reconstrucción se realizó a partir de las secuencias de los ITS 1 e ITS 2 de Bogler y Simpson (1996: tabla 1). A partir de estos datos, obtuvimos la reconstrucción presentada en la figura 1, empleando 500 sitios de ADN, con un análisis de Máxima Verosimilitud utilizando el programa PAUP (D. Swofford, no publicado, PAUP*, portable version for Unix 4.0.0d64) con la opción "reloj molecular", búsqueda *Nearest-neighbor interchange* (NNI) y parámetros como cocientes de transiciones/transversiones y frecuencias de nucleótidos estimados empíricamente. El análisis se realizó utilizando el algoritmo de máxima verosimilitud de Hasegawa *et al.* (1985). Se incluyen 100 bootstraps obtenidos con el mismo método (ver Eguiarte *et al.*, 1994, 1997). Se decidió aplicar un reloj molecular, ya que análisis previos no presentados indicaron que las tasas entre los linajes son relativamente constantes para estas secuencias (ver también Eguiarte *et al.*, 1994). Se calibró un reloj molecular, considerando que el origen de la familia fue hace 15 millones de años, estimados a partir de las calibraciones previas de Eguiarte (1995). Por razones prácticas se utilizó a *Camassia scilloides* (ver arriba) como el grupo externo, ya que la secuencia de *Hosta ventricosa* en el Gene-Bank

Tabla 1. Número de especies en la Familia Agavaceae, incluyendo a *Hosta* (Hostaceae)

Géneros	Número de especies	Número spp. en México
<i>Hosta</i>	25	0
<i>Yucca</i>	50	30
<i>Hesperaloë</i>	5	5
<i>Furcraea</i>	25	11
<i>Beschorneria</i>	7	7
<i>Agave</i>	166	125
<i>Manfreda</i>	28	27
<i>Polianthes</i>	13	13
<i>Prochnyanthes</i>	1	1
Total	295	219

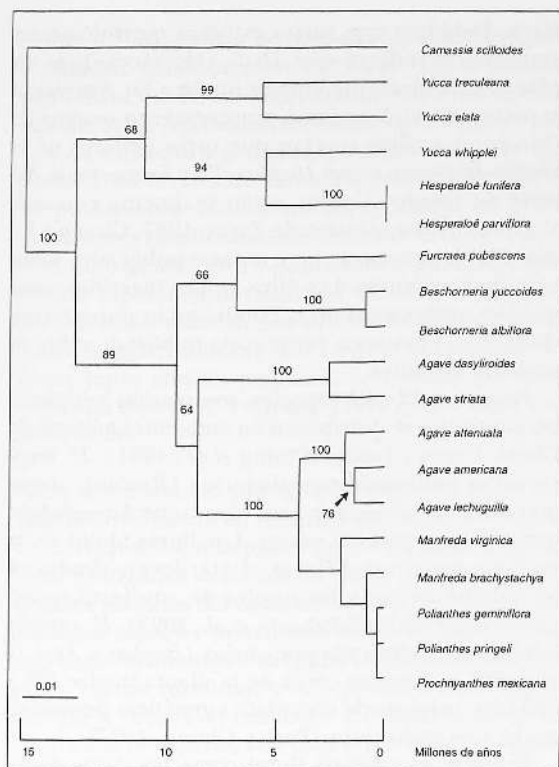


Figura 1. Filogenia molecular de la familia Agavaceae utilizando a *Camassia scilloides* como grupo externo reconstruida a partir las secuencias de ADN de los ITS 1 e ITS 2 (Bogler y Simpson, 1996), con un análisis de Máxima Verosimilitud (Hasegawa *et al.*, 1985) utilizando el programa PAUP. Los números indican los valores de 100 bootstraps para la bifurcaciones contiguas a ellos. La barra representa la proporción de cambios entre las secuencias. El reloj molecular se calibró considerando que el origen de la familia fue hace 15 millones de años, a partir de los datos previos de Eguiarte (1995).

está incompleta (falta el ITS 2), lo cual genera problemas en el momento del análisis. Por último, debemos señalar que los tiempos son relativos, y si se considera que el origen de la familia es más antiguo (ver más adelante), se pueden reescalar fácilmente los resultados.

Al revisar la topología general y los tiempos sugeridos por el reloj molecular (figura 1), vemos que la mayoría de los valores de bootstraps son altos, más del 50%, indicando que la reconstrucción es robusta y podemos tener confianza en las dicotomías de la filogenia. Mientras más alto es el valor, mayor seguridad existe de que la bifurcación es real y no un

artefacto del método de reconstrucción filogenética (Eguiarte *et al.*, 1997). La excepción a lo anterior son las relaciones entre las Agavaceae herbáceas *Manfreda*, *Polianthes* y *Prochnyanthes* (figura 1), lo cual indica que son grupos muy cercanos filogenéticamente y que se requiere de mayor cantidad de caracteres (en este caso, secuenciar más genes) para poder entender con cierta certidumbre sus relaciones evolutivas.

En términos generales, podemos inferir de la filogenia (figura 1) los siguientes patrones evolutivos:

a] El linaje de *Yucca* + *Hesperaloe* se originó hace unos 10 millones de años, mientras que *Yucca whipplei* y el género *Hesperaloe* se separaron más recientemente, hace unos 6 millones de años. Forman un grupo bien soportado por los datos, con un valor de bootstrap del 94%. b] Las dos especies de *Hesperaloe* tienen secuencias idénticas, lo que indica que se originaron hace poco (¿menos de un millón de años?).

c] Los otros dos grupos de linajes, que incluyen a *Furcraea* + *Beschorneria* y a *Agave* (*sensu lato*) se originaron hace unos 8 millones de años. Este grupo tiene un valor alto de bootstrap, 89%. El linaje de *Furcraea* + *Beschorneria* surgió hace sólo 6 millones de años.

d] El género *Agave* resulta parafilético. Un linaje está constituido por especies consideradas como "primitivas", que son parte del grupo *Striatae* (Gentry, 1982; Bogler y Simpson, 1996) e incluye a *Agave dasyliroides* + *A. striata*, que se separaron de las otras especies hace alrededor de 8 millones de años. El resto de las especies del clado *Agave* (*sensu lato*) se separaron más recientemente, hace aproximadamente 4 millones de años. El soporte sugerido por el bootstrap para este grupo es máximo (100%). En contraste, el linaje que conduce a *A. americana*, único representante del subgénero *Agave* en nuestra filogenia, se originó hace poco, unos 2 millones de años.

e] El linaje de las Agavaceae herbáceas tiene su origen hace unos 3 millones de años. Como ya mencionamos, todas las relaciones dentro de este grupo tienen un bajo valor de bootstrap (< 50%) y por lo tanto los patrones filogenéticos de la figura 1 deben considerarse una propuesta preliminar. *Polianthes* y *Prochnyanthes* serían grupos hermanos, y muy cercanos, quedando dentro del clado de *Manfreda*, especialmente *M. brachystachya* (= *M. scabra*).

De la topología de la filogenia de la figura 1, podemos concluir que, en general los ocho géneros actualmente aceptados parecen ser grupos evolutiva y taxonómicamente adecuados. Destacarían solamente dos grupos de problemas taxonómicos. Por un lado, tenemos *Yucca whipplei*, que posiblemente sea un género independiente (*Hesperoyucca*) y por otro lado, nuestra filogenia sugiere que el género *Agave* también presenta problemas taxonómicos que detallamos en

la figura 2. Según los principios cladistas existen dos alternativas: a) considerar como un solo género a todo el linaje de *Agave* + *Manfreda* + *Polianthes* + *Prochnyanthes*, posiblemente nombrándolo *Agave*, ya que es el nombre más antiguo, tal como han hecho taxónomos europeos como Berger (1921). En este caso la nomenclatura nos daría poca información, ya que una especie dentro del género *Agave* podría tener muy diferentes morfologías, ecologías y biología reproductiva, como veremos más adelante. b) La otra opción sería partir al actual género *Agave* en varios géneros monofiléticos, pero no siguiendo la división tradicional en dos subgéneros, que considera al subgénero *Agave* con inflorescencias paniculadas, y al subgénero *Littaea* con inflorescencias en espiga. La segunda alternativa tiene actualmente la desventaja de que no quedan caracteres claros para separar los grupos. Por ejemplo, ¿qué caracteres morfológicos podrían separar al grupo formado por las especies relacionadas a *A. dasylirioides* y *A. striata* del resto de *Agave*? Por lo tanto consideramos que esta nomenclatura alternativa no es práctica en este momento, que se necesitan estudios más detallados para entender la evolución real del grupo y poder sugerir cambios nomenclaturales.

Los tiempos estimados a partir del reloj molecular sugieren que los géneros actuales en la familia tienen un origen muy reciente, especialmente para el grupo de las Agavaceae herbáceas, o para los géneros *Hesperaloë* y *Beschorneria*. Sin embargo, debemos mencionar que algunos datos paleontológicos que revisaremos posteriormente, así como datos de reloj molecular para las polillas *Tegeticula* (Pellmyr y Leebens-Mack, 1999) sugieren que los tiempos tal vez deberían ampliarse (¿duplicarse?).

Utilizando la topología y los tiempos de origen de esta filogenia, revisaremos tanto la biología reproductiva como los datos disponibles de genética de poblaciones de la familia, género por género, considerando a *Hosta* como el grupo externo.

Hosta. Debido a que varios estudios morfológicos y moleculares indican que *Hosta* (Hostaceae), es un género cercanamente emparentado a las Agavaceae lo podemos emplear como grupo externo (*outgroup*). Diferentes análisis revelan que otros géneros de la familia *Hostaceae*, como *Hesperocallis* y *Leucocrinum*, del oeste de Estados Unidos, están realmente cercanos al género *Hosta* (Álvarez de Zayas, 1987; Chung y Jones, 1989), pero no se tienen datos publicados sobre su ecología evolutiva. Los otros grupos sugeridos como posibles antecesores de la familia están pobremente conocidos, y tampoco existe nada publicado sobre su ecología evolutiva.

Hosta con 22 a 25 especies, son plantas herbáceas perennes que se distribuyen en ambientes mésicos de China, Corea y Japón (Chung *et al.*, 1991). *H. longissima* es polinizada por abejorros (*Bombus*), abejas grandes como *Amegilla* y pequeñas como *Lasioglossum*, que colectan polen y néctar. Las flores abren en la mañana para marchitarse al atardecer, producen abundante néctar y los niveles de autofertilización parecen ser altos (Takahashi *et al.*, 1993). *H. capitata* también es polinizada por abejas (*Bombus* y *Apis*), y el polen se dispersa cerca de la planta madre (25 a 100 cm), originando vecindades genéticas pequeñas, de 15 a 64 individuos (Park y Chung, 1997).

Tanto la morfología floral como los datos disponibles de visitantes indican que *Hosta* presenta flores diurnas generalistas, polinizadas fundamentalmente por insectos (¿abejas?) por lo tanto, es posible que los antecesores de la familia Agavaceae hayan tenido estas mismas características florales.

Se ha estudiado la estructura genética de varias de las especies de este género, particularmente en Corea del Sur (Chung *et al.*, 1991: tabla 2). Los niveles de variación genética parecen ser elevados dentro de cada población, tomando en cuenta su forma de vida. Por otro lado, los niveles de diferenciación entre poblaciones de una misma especie son altos (G_{st} rango

Tabla 2. Parámetros de estructura genética en especies del género *Hosta* (Hostaceae).

Especie	Referencia	#pob.	#loci	P	H	F_{is}	G_{st}	Nm
<i>H. jonesii</i>	Chung, 1994a	4	25	76%	0.273	—	0.109	1.15
<i>H. capitata</i>	Chung, 1994b	19	25	88%	0.153	—	0.308	0.506
<i>H. minor</i>	Chung, 1994c	14	29	66%	0.230	—	0.37	1.03
<i>H. clausa</i>	Chung, 1994d	4	32	—	0.082	—	0.192	0.48
<i>H. venusta</i>	Chung, 1995	2	6	—	0.296	—	0.25	—
<i>H. tsushimensis</i>	Chung, 1995	2	6	—	0.215	—	0.18	—
<i>H. yingeri</i>	Chung y Chung, 1994	3	6	64%	0.250	-0.066	0.198	0.45
Promedio		6.3	18.4	73.5%	0.214	-0.07	0.23	0.723

0.109 a 0.308), indicando que una parte sustancial de la variación genética, entre el 11 y el 31%, se encuentran solamente en las diferentes poblaciones de cada especie. Si las Agavaceae ancestrales presentaban este tipo de estructura genética, podemos suponer que tenían altos niveles de variación genética dentro de sus poblaciones, misma que les facilitarían adaptarse a diferentes condiciones ambientales al interrumpirse el flujo génico entre poblaciones, pudiendo diferenciar rápidamente tanto por deriva génica, como por selección natural. Los niveles de diferenciación genética relativamente altos entre poblaciones de *Hosta*, junto con las pequeñas vecindades genéticas sugeridas por Park y Chung (1997), apoyarían esta posibilidad.

Yucca. Conformado por 40 a 50 especies, tiene una amplia distribución en América del Norte, es el género de Agavaceae que tolera mejor las bajas temperaturas de algunos desiertos de Norte América y de las grandes planicies del oeste de los Estados Unidos. Casi todas las especies tienen una forma de vida similar, con hojas relativamente delgadas y suaves o rígidas, con o sin espina terminal, y con presencia de tronco, aunque a veces está reducido. La mayoría de sus especies son iteróparas, con la excepción de *Y. whipplei*.

Tidwell y Parker (1990) describieron a *Protoyucca shadishii*, una planta fósil del Mioceno Medio del noroeste de Nevada, EUA, aparentemente similar a la actual *Yucca breviflora*. Este fósil sería de hace unos 14 millones de años, mientras nuestro reloj (figura 1) indica un origen para el género de hace unos 10 millones de años.

El género *Yucca* tradicionalmente se divide en 4 secciones o subgéneros:

i] *Clistocarpa* (*Clistoyucca*), representado sólo por *Y. brevifolia*. Se caracteriza por tener frutos esponjosos. En los análisis morfológicos de Clary y Simpson (1995) resulta parte de las *Sarcocarpha*, mientras que en los estudios moleculares de Hanson (1993) aparece en un grupo formado por especies tanto de *Sarcocarpha* como de *Chaenocarpha*.

ii] *Hesperoyucca*, con un solo miembro, *Yucca whipplei*. Según Trelease (1893) y los datos moleculares de Bogler y Simpson (1995, 1996) parece ser un género diferente, emparentado con *Hesperaloë* (ver figuras 1 y 3). Se encuentra en el desierto de Mohave, EUA y Baja California, México.

iii] *Sarcocarpha* (*Sarcoyucca*) (ca. 10 especies), se caracteriza por sus frutos carnosos ("dátiles"). Usualmente son arborescentes y dominan los desiertos de Sonora y Chihuahua. *Y. treculeana*, empleada en la filogenia (figura 1) pertenece a este grupo. Aquí se incluye al género *Samuela* (*S. carnerosana*).

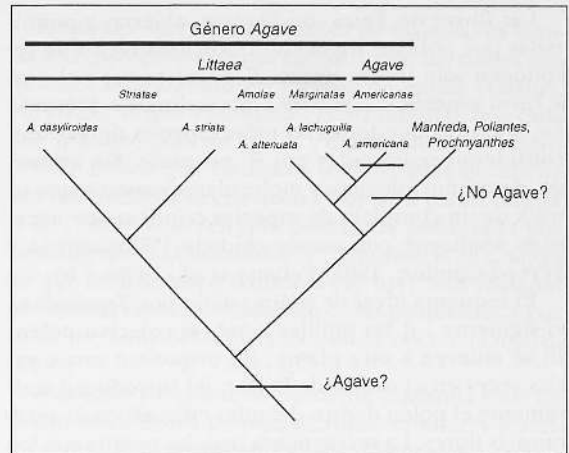


Figura 2. El problema de la nomenclatura en el complejo *Agave*, *Manfreda*, *Polianthes* y *Prochnyanthes*, según la reconstrucción filogenética de la figura 1. El género *Agave* resulta parafilético, conteniendo al clado de *A. dasylirioides* y *A. striata*, pero sólo parte del clado que incluye tanto al resto del género (*A. attenuata*, *A. lechuguilla* y *A. americana*), como al grupo formado por las Agavaceae herbáceas (*Manfreda*, *Polianthes* y *Prochnyanthes*).

iv] *Chaenocarpha* (*Chaenoyucca*) (ca. 23 especies) tiene frutos secos, las plantas tienden a ser más bien arbustos con rosetas simples. Tiene dos centros de diversidad: uno en las planicies de Colorado y otro en Texas, aunque también se encuentran en el desierto de Chihuahua. *Y. elata* (figura 1) pertenece a este grupo.

Los análisis morfológicos de Clary y Simpson (1995) y los moleculares de Hanson (1993) indican que estos subgéneros son más o menos naturales, pero no son perfectos y que tal vez esto se deba a fenómenos de introgresión e hibridización.

Nuestros análisis moleculares (figura 1) sugieren que *Sarcocarpha* y *Chaenocarpha* se separaron hace unos 5 millones de años, mientras que *Y. whipplei* (*Hesperoyucca*) se habría separado del grupo hace más tiempo (12 millones de años). Como ya comentamos para *Y. breviflora*, en el caso del único representante de *Clistoyucca*, su posición filogenética no es clara, y comparte caracteres de ambos grupos.

Se ha estimado la longevidad de *Y. filamentosa* en unos 30 a 50 años (R. Sutter, en Massey y Hamrick, 1998). La primera reproducción de muchas especies se alcanza antes de los 10 años, según datos de Webber (1953). Así, en términos generales son plantas de vida larga, y a diferencia de *Agave* y *Furcraea*, son iteróparas, con excepción de *Yucca whipplei*, que presenta poblaciones semélparas (Huxman y Loik, 1997).

Las flores de *Yucca* son blancas, abiertas y polinizadas por polillas *Tegeticula*. Tradicionalmente se reconocen sólo tres especies: *T. maculata* que poliniza a *Yucca whipplei*, *T. synthetica* que poliniza a *Y. brevifolia*, mientras que todas las otras especies de *Yucca* se consideran polinizadas por *T. yucassella*. Sin embargo, datos morfológicos y moleculares sugieren que se trata de un complejo de especies crípticas que necesitan analizarse con mayor cuidado (Villavicencio y Pérez-Escandon, 1995; Pellmyr *et al.*, 1996a y b).

El esquema ideal de polinización por *Tegeticula* es el siguiente: *i*] las polillas hembras colectan polen, *ii*] se mueven a otra planta, *iii*] ovipositan una o varias veces en el ovario de la flor, *iv*] introducen activamente el polen dentro del tubo estigmático de estas mismas flores. La recompensa para las polillas son los óvulos en desarrollo que sirven como alimento a las larvas, mismas que pueden llegar a comerse hasta el 65% de los óvulos. Adicionalmente, dentro de un linaje evolutivo de las polillas, hasta el 67% de las especies crípticas pueden tener conductas no-mutualistas, y varios linajes independientes (cuando menos 3) se comportan exclusivamente como tramposos, ya que nunca polinizan a las flores (Pellmyr *et al.*, 1996a y b, 1997).

Las flores producen nada o poco néctar, lo cual tiene sentido, ya que los adultos de *Tegeticula* no pueden alimentarse. Una posible excepción es *Y. glauca*, donde 36% de las flores tienen néctar (Dodd y Linhart, 1994). El néctar es diluido (11% de equivalentes de sacarosa), y la sacarosa se encuentra en baja proporción con respecto a las hexosas (glucosa y fructosa). La cantidad de néctar por flor es baja (entre 5 y 8 μ L) (Dodd y Linhart, 1994).

La mayor parte de las especies tienen biología floral similar: los estigmas son normales, y las

anteras son muy cortas, sin filamento, y se encuentran cercanas a la base del ovario. Por la posición basal de los estambres, las flores usualmente no se pueden autopolinizar automáticamente. En contraste, en *Y. whipplei* el estigma es capitado, con papilas largas, y aparentemente puede producir semillas sin las polillas, por autofertilización (Webber, 1953), ya que sus anteras tienen filamentos relativamente largos y se encuentran a la misma altura del estigma.

Bogler *et al.* (1995) consideran, dada la topología obtenida a partir de sus secuencias (figuras 1 y 3), que se evolucionó a la polinización por *Tegeticula* dos veces de manera independiente, ya que es poco probable que surgiera un síndrome de polinización tan especializado (por *Tegeticula*) en el linaje *Yucca* + *Hesperaloe* antes de la separación de *Hesperaloe*, y luego se recuperaran en *Hesperaloe* las flores generalistas, con producción de néctar, color rojo de las flores, etc. (figura 3). Sin embargo, mientras no existan mejores reconstrucciones filogenéticas y más datos de biología floral, consideramos que este punto no ha sido satisfactoriamente resuelto.

Sobre la dispersión de los frutos y semillas, debemos recordar que los subgéneros de *Yucca* se han definido según el tipo de fruto, que a su vez determinan la dispersión. Los subgéneros *Hesperoyucca* y *Chaenocarpa* presentan los frutos dehiscentes típicos de Agavaceae, con semillas planas y negras dispersadas por el viento. Sin embargo, todo el subgénero *Sarcocarpa* produce frutos carnosos ("dátiles"), y han sido considerados por Janzen (1986) como resultado de una adaptación para la dispersión por megafauna extinta en el cuaternario (perezosos gigantes, mamuts, camélidos, etc.), ya que actualmente sólo parecen consumirlos aves, mientras que los grandes mamíferos actuales (vacas, caballos, venados) no los utilizan, por lo que su dispersión resulta ser ineficiente. En un futuro tendrán que hacerse estudios sobre dispersión y biogeografía de este género.

Las especies de *Yucca* parecen ser auto-compatibles, pero con una alta depresión por endogamia. La producción de frutos (= *fruit-set*, frutos producidos/total de flores producidas) es baja (entre 6-20%), sugiriendo limitación por polinizadores y/o recursos. Por ejemplo en *Y. filamentosa* (*Chaenocarpa*), Pellmyr *et al.* (1997) en una población introducida en Cincinnati, Ohio, EUA, obtuvieron una producción de frutos en condiciones normales de 8.1%. Al polinizarlos manualmente, la producción de frutos aumentaba substancialmente, para ser de 30.5% en flores autopolinizadas, y un poco menor, de 25% en flores polinizadas cruzadamente. Adicionalmente, estimaron una depresión por endogamia substancial, de 0.475 (estimada como 1- adecuación autopolinización/ade-

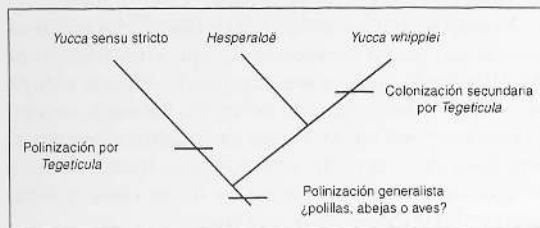


Figura 3. Evolución de la polinización por *Tegeticula* a partir de un síndrome de polinización generalista en *Yucca sensu stricto* (ver figura 1), según las ideas y reconstrucciones de Bogler *et al.* (1996). El síndrome generalista se mantiene en el linaje que lleva a *Hesperaloe* y a *Y. whipplei*, y posteriormente en esta última especie vuelve a surgir, de manera independiente.

cuación polinización cruzada). Aunque los patrones de conducta de las polillas sugerían autopolinización, según sus datos de isoenzimas todas las semillas son resultado de polinización cruzada. En poblaciones naturales de la misma especie en Georgia, Massey y Hamrick (1999) encontraron una elevada tasa de polinización cruzada (*outcrossing rate*, $t = 0.971$) con un flujo génico elevado, ya que más del 10% del polen viene de otras poblaciones. En *Y. glauca* (*Chaenocarpa*) en Colorado, Dodd y Linhart (1994) encontraron que las plantas son autocompatibles, con una producción de frutos baja en condiciones naturales (0 al 12%), que aumenta en polinizaciones manuales, sugiriendo auto-compatibilidad y limitación por polinizadores.

Podemos concluir que la producción de frutos es baja en el género *Yucca* en condiciones naturales, lo que sugiere limitación en la fecundidad por polinizadores. Pellmyr *et al.* (1997) sospechan que en *Y. filamentosa* los frutos resultado de autopolinizaciones son los que se abortan, explicando la diferencia entre lo esperado por la conducta de los polinizadores (mucho autopolinización) y lo encontrado en sus análisis genéticos de la progenie (que casi todas las semillas son resultado de polinización cruzada). También se ha sugerido abortación selectiva similar en *Y. whipplei* por Reichter y Weis (1995).

Massey y Hamrick (1998) analizaron 18 poblaciones de *Y. filamentosa* en la mayor parte de su área de distribución, usando 19 loci. Los niveles de variación genética dentro de cada población son altos ($P=67.6$, $H=0.205$) y similares a los encontrados en el género *Hosta* (tabla 2). Las F_{is} indican poca endogamia ($=0.024$), lo que debería esperarse de acuerdo con las tasas de polinización cruzada estimadas para la especie. La F_{st} (equivalente a la G_{st} estudiada en *Hosta*) sugiere moderada a elevada diferenciación (0.172) y estimaron una Nm (estimación conjunta del tamaño efectivo de las poblaciones por la tasa de migración entre poblaciones, ver por ejemplo Eguiarte, 1990) a partir del método de los alelos privados (alelos exclusivos para una población) de 1.22 y a partir de las F_{st} de 1.2, indicando que el flujo génico entre poblaciones es moderado a elevado. Estos patrones también son similares a los encontrados en el género *Hosta*.

Hesperaloë. Género con 5 especies, comprende plantas perennes, iteróparas, sin tronco, con hojas largas, suculentas, fibrosas y frutos capsulares dehiscentes. Es endémico del norte de México y Texas. La nula distancia genética que encontraron Bogler y Simpson (1996) entre *H. parviflora* y *H. funifera* (figura 1) sugiere que el género tiene un origen reciente, como se podría esperar dada su distribución restringida y su bajo número de especies.

Hesperaloë nocturna, endémica de Sonora, es similar a *H. parviflora* excepto en las flores, las cuales son de color lavanda-verdoso y abren de noche (Gentry, 1972:173). Bogler y Simpson (1996) reportan que cada flor produce más de 15 μL /día de néctar. Engard (1980) indica que las flores son visitadas de noche por murciélagos nectarívoros. Por otra parte, Bogler *et al.* (1995) sugieren que podría ser polinizada por "settling moths (Noctuidae?)". Durante el día, antes de que se marchiten las flores (10 hrs), son visitadas por *Bombus sonorae*, considerado como polinizador; y por colibríes, considerados ladrones de néctar (Engard, 1980).

Hesperaloë parviflora, del norte de Coahuila y sur de Texas, tiene flores pequeñas, rojas, tubulares y activas de día. Recientemente Pellmyr y Augenstein (1997) estudiaron su biología floral y su polinización. Como suponían por la morfología floral, tanto Gentry (1972) como Bogler y Simpson (1996), la especie es polinizada por colibríes, principalmente por *Archilochus alexandri*. *H. parviflora* tiene unas 108 flores por inflorescencia, con un promedio de 1.4 inflorescencias por planta. Las flores duran un día, abren al amanecer, están bien expandidas a las 7 am, y cierran entre las 11:30 y 14 hrs. Las flores varían entre 23 y 34 mm de largo, y usualmente los estambres y el estilo quedan a la misma altura, pero hay mucha variación dentro de las poblaciones. El néctar en *H. parviflora* es diluido, con una concentración del 21% en equivalentes de sacarosa, y el volumen por flor es de más de 15 μL por día (Bogler *et al.*, 1995). Aparentemente la especie es autoincompatible (Pellmyr y Augenstein, 1997), pero los datos se deben considerar como preliminares, ya que se basan en pocas plantas.

Hesperaloë nocturna y *H. parviflora* pueden hibridizarse fácilmente y producen plántulas vigorosas (Engard, 1980; Starr, 1997), lo cual otra vez muestra una distancia genética muy pequeña dentro del género.

Hesperaloë funifera, de Coahuila, Nuevo León y San Luis Potosí, México, se distingue por sus hojas de 2 metros de largo y sus grandes inflorescencias. Sus flores son verdosas con elementos púrpura. Produce abundante néctar, más de 500 μL por noche y una concentración del 14% (Bogler y Simpson, 1996). Gentry (1972) considera que esta especie es polinizada principalmente por insectos nocturnos, posiblemente esfíngidos, mientras que Bogler y Simpson (1996) sugieren que es polinizada por murciélagos.

Hesperaloë campanulata de Nuevo León, tiene flores campanuladas de color rosa claro que abren de noche y son visitadas por animales nocturnos (esfíngidos y murciélagos); de día, cuando comienzan a cerrarse, son visitadas por colibríes (Starr, 1997; Pellmyr y Augenstein, 1995).

Hesperaloë tenuiflora de Sonora, tiene flores nocturnas, de color rojo claro, en forma de tazón y son visitadas por murciélagos y esfíngidos (Starr, 1997; Pellmyr y Augenstein, 1995).

Furcraea. Género con 25 especies. Tiene la distribución más sureña en la familia, ya que se le encuentra en los Andes, de Bolivia hasta Venezuela, Centroamérica y en la región del Caribe (ver mapa en García-Mendoza, en este simposio). *Furcraea*, junto con su género hermano, *Beschorneria*, son los menos entendidos de la familia.

Son plantas robustas, que recuerdan a los magueyes, varias especies presentan tronco y al igual que *Agave* son siempre semélparas. La inflorescencia es una gran panícula; las flores son péndulas, campaniformes, amplias, de colores claros y permanecen abiertas día y noche, sin embargo, la receptividad (humedad) del estigma y la producción de fragancias y néctar son nocturnas, sugiriendo polinización por insectos nocturnos, posiblemente polillas, pero distintos a esfíngidos. Se ha sugerido que tal vez su morfología floral representa el carácter ancestral del síndrome de polinización de la familia (A. Álvarez de Zayas, com. pers.), que en parte podría ser compartido con algunos *Hesperaloë*. Las tasas de visitas a las flores parecen ser en general muy bajas, por lo que no se ha podido definir a sus polinizadores. Por esta misma razón, la producción de semillas también es baja. En muchos casos las inflorescencias producen gran cantidad de bulbilos, una forma de propagación vegetativa aparentemente bastante eficiente en este género, igual que en algunas especie de *Agave*.

Furcraea comparte varias características morfológicas con *Beschorneria*: la posición pendiente y fasciculada de las flores, los tépalos libres, los filamentos ensanchados en la base y el polen que se libera en tétradas.

Beschorneria. Género con 7 especies, que se distribuyen desde Nuevo León, Tamaulipas y San Luis Potosí (México) hasta Guatemala (García-Mendoza, 1987). Se caracteriza por tener hojas suaves, sin dientes o ser finamente denticuladas y sin espina terminal. Las plantas son poco robustas, policárpicas e iteróparas, ya que si bien la roseta que florece muere, su rizoma permanece vivo y puede producir más hojas y eventualmente otra inflorescencia. Las flores son tubiformes, rojas o verdes con franjas rojas, y claramente con un síndrome de polinización por colibríes. Es el único género de la familia con flores protóginas (A. García-Mendoza, obs. pers.). *B. albiflora* de Oaxaca, Chiapas y Guatemala presenta tronco de 0.5 a 3 m de longitud y flores rojas con ápices amarillentos, lo cual hace sospechar polinización por esfíngidos (Matuda, 1972).

Agave. Es el género más grande de la familia, con 166 especies (García-Mendoza y Galván, 1995). 125 especies se encuentran en México. Tradicionalmente se ha dividido en dos subgéneros, aunque los datos moleculares parecen sugerir que la filogenia es más complicada: esto es, que el subgénero *Agave* es en realidad parafilético (figura 2). Gentry (1982) divide al subgénero *Littaea* (53 especies en Norte América) en 8 grupos y al subgénero *Agave* (102 especies en Norte América) en 12 grupos. La diferencia entre ambos subgéneros es el tipo de inflorescencia: *Littaea* tiene inflorescencias de apariencia espigada y flores en pares, mientras que en *Agave* las inflorescencias son paniculadas, y las flores se encuentran en grandes agregados umbelados sobre pedúnculos laterales. *Littaea* tiene una distribución más restringida, ya que no se encuentra en Baja California ni en Yucatán y se distribuye desde Utah, Nevada y Arizona en los Estados Unidos hasta Guatemala. El subgénero *Agave* se encuentra en Estados Unidos, desde California a Texas y sur de Florida, hasta Perú, Colombia y Venezuela, incluyendo las Antillas y Centroamérica.

Palacios y Rzedowski (1993) reportan polen de *Agave* del Mioceno inferior, en la formación Pichucalco de Chiapas, con fecha de entre 25 y 15 millones de años, mientras que según nuestro reloj molecular, el género surgió hace unos 8 millones de años (figura 1). De ser confirmados estos datos paleontológicos, será necesario aumentar dos o tres veces los tiempos de nuestro reloj molecular de la figura 1, sin embargo, mientras no tengamos mejor información, preferimos dejar por el momento las calibraciones basadas en estudios previos (ver Eguiarte, 1995).

Usualmente se considera que los agaves son un buen ejemplo de coevolución con sus principales polinizadores, los murciélagos nectarívoros, especialmente los del género *Leptonycteris*. Sin embargo, estudios recientes (A. Silva *et al.*, inédito) así como una revisión detallada de la literatura, sugieren que la biología reproductiva es complicada, y en varios casos es probable que los principales polinizadores sean esfíngidos o abejas.

Se ha sugerido que varias especies de *Agave* no presentan reproducción sexual, sólo propagación vegetativa (Gentry, 1982). Esto es posible ya que algunas especies, principalmente del subgénero *Agave* del norte de México y sur de los Estados Unidos son poliploides. Por otro lado, se ha propuesto que los bulbilos pueden ser importantes en la reproducción de algunas especies (Arizaga y Ezcurra, 1995; Szarek y Holmesley, 1996). Por el momento consideramos que no se han realizado estudios suficientes para poder dar una respuesta definitiva sobre la importancia relativa de las propagación sexual vs. asexual en el género.

Las especies estudiadas en el género comparten las siguientes características florales: *i*] sus flores son fuertes, usualmente blanquecino-verdosas, amarillentas o a veces rojizas; *ii*] los tubos de las flores son más o menos cerrados; *iii*] el polen se produce al anochecer y los estambres son exertos; *iv*] se produce néctar abundante y diluido, principalmente de noche; *v*] las flores duran varios días y son protándricas, en el primer día producen polen y en los siguientes el estigma es receptivo; *vi*] las especies son autocompatibles, pero presentan intensa depresión por endogamia.

Biología reproductiva en el subgénero Agave. En *Agave palmeri* (Grupo Dipetalae), las flores son nocturnas, y la dehiscencia de las anteras ocurre entre las 8 y 10 hrs. Howell y Roth (1981) consideran que su principal polinizador es el murciélago nectarívoro *Leptonycteris curasoae* (= *L. sanborni* = *L. yerbabuena*), pero el murciélago solitario *Choeronycteris mexicana* y polillas esfíngidas también pueden ser buenos polinizadores. Adicionalmente, las flores son visitadas por abejas, colibríes y otras aves. Sus datos de polinizaciones controladas, junto con los de Sutherland (1987) indican que la especie es autocompatible, pero presenta una fuerte depresión por endogamia y está limitada por polinizadores, ya que las polinizaciones manuales aumentan la fecundidad. Más recientemente, Slauson (1995, 2000) no detectó visitas de murciélagos durante la noche, sólo de polillas, principalmente esfíngidos y durante el día la mayor parte de las visitas fueron por abejas y colibríes. De manera congruente, la producción de frutos fue del 16.6%; si las flores sólo eran visitadas por animales diurnos permanecía similar (14.3%), pero bajó si solamente eran visitadas por animales nocturnos (10.3%).

La concentración de su néctar es bastante diluida, de 14 a 19% equivalentes de sacarosa (Schaffer y Schaffer, 1977 a y b; Slauson, 1995, 2000). El néctar es abundante y varía según la edad de la flor, como en todas las especies de *Agave* y *Manfreda* estudiadas. Produce por noche, unos 713 μ L en flores con polen, las flores en su etapa femenina (cada vez más viejas) producen cada noche menos néctar (677, 341 y 2 μ L). Las concentraciones de azúcares en el néctar es baja (8 a 12 %), al igual que la proporción de sacarosa (sacarosa/fructosa+glucosa = 0.09 a 0.14), claramente dentro del síndrome de polinización por murciélagos (Freeman *et al.*, 1983), aunque este síndrome es similar al que presentan las flores polinizadas por esfíngidos (Cruden *et al.*, 1993).

Agave chrysantha (Grupo Ditepalae). Habita en el centro de Arizona, y está relacionada con *A. palmeri* (Little, 1943). La dehiscencia de las anteras ocurre en la noche, entre las 12 pm y las 2 am. Los visitantes

más frecuentes son abejas grandes, colibríes y polillas, especialmente esfíngidos que son abundantes en la noche, pero como en la especie anterior, no se registraron visitas por murciélagos (Slauson, 1995, 2000).

Flores jóvenes predehiscentes y flores dehiscentes producen 470 y 247 μ L de néctar por noche, respectivamente, mientras que las flores en fase femenina producen 256, 87 y 1 μ L, en cada una de las siguientes noches (Slauson, 1995, 2000). La concentración promedio del néctar va de 14 a 17.6% (Slauson, 1995, 2000). El cociente sacarosa/fructosa + glucosa = 0.03 y 0.08 (Freeman *et al.*, 1983), sugiere coadaptación a la polinización por murciélagos. Polinizaciones controladas (Sutherland, 1987; Slauson, 1995, 2000) indican que los polinizadores más importantes son los diurnos, y los visitantes nocturnos juegan actualmente un papel menor. Los datos demuestran claramente limitación en la fecundidad de las plantas por falta de visitas de polinizadores. Estos datos son consistentes con la falta de murciélagos polinizadores en esas latitudes.

Para estas dos especies, las características florales y del néctar indican que su principal polinizador (o el "coadaptado" original) son (eran) murciélagos nectarívoros, pero los principales polinizadores actualmente son visitantes diurnos, principalmente abejas.

Agave salmiana (Grupo Salmianae). Este maguey pulquero fue estudiado en el sur del Valle de México por Martínez del Río y Eguiarte (1987). Es una especie robusta con inflorescencias de 6 a 8 m de alto y con 15 a 20 umbelas compuestas. Produce grandes cantidades de néctar, 102 μ L por flor cada dos horas, durante el día (medido de las 7 a las 19 hrs) y aparentemente continúa con tasas similares durante la noche. La concentración de azúcares es baja, del 12.1%. De día las flores son visitadas por gran cantidad de aves, incluyendo colibríes (*Amazilia violiceps*, *A. berylina*, *Eugenes fulgens*, *Hylocharis leucotis*), calandrias (*Icterus parisorum*, *I. galbula abellei*), el pitacoche (*Toxostoma curvirostre*), el picochueco canela (*Diglossa baritula*) y un carpintero (*Colaptes auratus*). De noche es intensamente visitada por murciélagos, principalmente *Leptonycteris curasoae*, y las visitas pueden ser más de 100 por hora en una inflorescencia (Eguiarte y Búrquez, 1988). En condiciones de cultivo, alcanza la edad reproductiva alrededor de los 8 años (Granados, 1993).

Agave macroacantha (Grupo Rigidiae): fue estudiado en el Valle de Tehuacán por Arizaga *et al.* (Arizaga, 1998, 2000 a y b). Las flores en su primer día funcional son masculinas al liberarse el polen en la tarde, y son femeninas los tres días siguientes. La producción de frutos en condiciones naturales es baja; con polinizaciones controladas se obtiene una pro-

ducción de frutos similar, mientras que por autopolinización es muy baja, de 1.6%, indicando una fuerte depresión por endogamia. La producción de semillas sugiere algo de limitación por polinizadores, al ser más alta en polinizaciones controladas que en las naturales. Las flores que presentan polen también son las que producen más néctar, acumulando unos 110 µL por flor por día. La tasa de producción de néctar es mayor de las 18 a las 24 hrs, mientras que es muy baja, aunque detectable, durante el día. Las flores son visitadas por abejas y colibríes durante el día y por polillas y murciélagos de noche, siendo los polinizadores nocturnos más eficientes. Los murciélagos visitantes son *Leptonycteris curasoae* y *Choeronycteris mexicana*, siendo el primero el polinizador más eficiente.

A partir de tasas de crecimiento, Arizaga (1998) estimó la edad de su reproducción en 34 años. Arizaga y Ezcurra (1995) describen la producción de bulbillos en esta especie cuando la inflorescencia es cortada, y la consideran un mecanismo adaptativo para asegurar la producción de progenie (aunque asexual) cuando los herbívoros cortan o rompen la inflorescencia. Análisis similares de la biología de los bulbillos han sido descritos por Szarek y Holmesly (1996) para *A. vilmoriniana* (*Littaea*, *Amolae*) y para varias especies de Agavaceae por Szarek *et al.* (1996).

Agave harvardiana (Grupo Parryanae). Dos especies de colibríes lo visitan en Texas (Kuban *et al.*, 1983), aunque también lo hacen murciélagos y aves percheras, que son considerados los polinizadores más importantes (Kuban, in Freeman *et al.*, 1983; Allen y Neill, 1979; Neill y Allen 1979).

Agave mckelveyana (Grupo Deserticolae). Es un pariente de *Agave deserti* y lo reemplaza en las zonas altas del centro-oeste de Arizona. Sutherland (1982, 1987) encuentra que es polinizado principalmente por abejas

y avispas, al estar fuera del área de distribución de los murciélagos. Sin embargo, la producción de néctar y la deshincencia de la antera siguen siendo nocturnas, y el cociente de los tipos de azúcares (sacarosa/fructosa + glucosa) =0.08, sugiere polinización por murciélagos. Tanto la producción de frutos en condiciones naturales como la producción de semillas no aumentan al polinizar adicionalmente las flores, indicando que la planta no está limitada por polinizadores, sino mas bien por recursos. El número de flores abortadas (que no producen frutos) es mayor en la parte baja y en la alta de las inflorescencias. Shuterland (1987) sugiere que esto se debe a que la principal función de esas flores es producir polen, no semillas.

Podemos concluir que para todas las especies estudiadas pertenecientes al subgénero *Agave*, las características del néctar y de las flores sugieren que su polinizadores coadaptados son los murciélagos, que efectivamente son los polinizadores más importantes en general en México, pero no necesariamente en las poblaciones en los Estados Unidos y norte de México.

Biología reproductiva en el subgénero Littaea. En *Agave schottii* (Grupo Parviflorae) las flores son visitadas por abejorros, esfíngidos, y colibríes, pero casi nunca por murciélagos. La concentración del néctar es del 18% y un volumen de 11.6 µL al día. Schaffer y Schaffer (1977a y b) consideran que los abejorros (*Bombus sonorus*) son los polinizadores más eficientes. Por otra parte, Trame *et al.* (1995) encuentran que su principal polinizador es el esfíngido *Hyles lineata* (Mt. Lemmon, cerca de Tucson, Arizona). La especie es autocompatible y las autopolinizaciones producen menos frutos (18.4%) que las polinizaciones cruzadas (31.3%), pero las diferencias no son significativas.

Tabla 3. Parámetros de estructura genética en especies del género *Agave*

Especie	Método	Cita	#pob	#loci	P%	H	F _s	F _{st}
Subg. <i>Agave</i>								
<i>A. subsimplex</i>	Isoenzimas	M. Salas n.p.	3	8	88%	0.28	0.18	0.31
<i>A. subsimplex</i>	RAPDs	Navarro, 1999	3	42	79%	0.14	—	0.08
<i>A. cerulata</i>	RAPDs	Navarro, 1999	5	42	78%	0.18	—	0.10
Subg. <i>Littaea</i>								
<i>A. lechuguilla</i>	Isoenzimas	A. Silva n.p.	11	13	96%	0.39	0.1	0.09
<i>A. victoriae-reginae</i>	Isoenzimas	Martínez-Palacios <i>et al.</i> , 1999	10	10	83%	0.33	0.06	0.24
Promedios			6.4	23	84.8%	0.26	0.11	0.16

Trame *et al.* (1995) estimaron una depresión por endogamia del 25% para la producción de semillas y del 29.7% para la adecuación combinada (tomando en cuenta la germinación relativa). Utilizando RAPDs encontraron cierta estructura genética: entre más cercanas eran las plantas, compartían más bandas, debido a dispersión limitada y clonalidad en las poblaciones. La producción de frutos aumentaba con polinizaciones de 10 o más metros de distancia, indicando depresión por endogamia. Otros datos sugieren depresión por exogamia. La edad de reproducción para la especie ha sido estimada por Baker (en Arizaga, 1998) en 36 años.

Agave toumeyana (Grupo Parviflorae). Tiene una concentración de néctar del 62% y su principal visitante y polinizador es *Xylocopa arizonensis*, mientras que *A. parviflora* (Grupo Parviflorae), de flores muy pequeñas, es visitado por *Bombus sonorus*. La concentración de su néctar es del 37% y sólo produce 0.9 μ L al día (Schaffer y Schaffer, 1977a y b). Los tipos de azúcares (sacarosa/fructosa + glucosa) dan un cociente 0.79, sugiriendo un síndrome de polinización por abejorros (Freeman *et al.*, 1983).

Agave lechuguilla (Grupo Marginatae). Ha sido estudiado por Cadaval (1999) y A. Silva *et al.* (inéd.) en el desierto de Chihuahua y en el estado de Hidalgo. La concentración del néctar varía clinalmente entre poblaciones y va desde el 12% en el sur hasta 52% en algunas poblaciones del norte. Las proporciones de azúcares también varían notablemente entre individuos en una población y entre poblaciones. Para la población de El Paso, Texas, EUA, Freeman *et al.* (1983) reportan un cociente (sacarosa/fructosa + glucosa) de 0.11, lo cual la ubica claramente en el síndrome de polinización por murciélagos. El volumen del néctar también cambia, llegando a ser 190 μ L en algunas poblaciones del sur, para disminuir hasta 50 μ L en el norte. Las flores varían en tamaño, forma y color: en el sur son más verdes, claras, y más largas, mientras que en el norte tienden a ser más abiertas y rojizas. En el sur las plantas presentan más flores por inflorescencia y son más visitadas. Los principales visitantes son esfingidos, colibríes y abejas. Experimentos de polinizaciones controladas muestran claramente que los visitantes nocturnos son los más importantes en el sur, pero que los diurnos juegan un papel relevante. Polinizaciones controladas indican una fuerte depresión por endogamia, aunque las plantas son autocompatibles. En esta especie se ha estimado un tiempo de generación de 15 a 24 años (Berlanga *et al.*, 1992; Baker, en Arizaga, 1998).

Agave horrida (Grupo Marginatae). Eguarte *et al.* (inéd.) estudiaron su demografía. Encontraron que la producción de frutos en condiciones naturales era

del 40%, que el número de semillas promedio por fruto es de 91, y que un individuo reproductivo produce en promedio unas 42 mil semillas. Su tiempo de generación tiene un media de 30 años, con un rango entre 18 a 71 años.

Agave utahensis (*Littaea*, Grupo Urceolatae). Según Schaffer y Schaffer (1977a y b), su principal polinizador es *Xylocopa arizonensis*. Freeman *et al.* (1983) reportan 50% de fructosa, 50% de glucosa y 0% de sacarosa, por lo que, según la cantidad de azúcares, su síndrome de polinización corresponde a murciélagos.

Podemos concluir que no existen reportes confiables de murciélagos en *Littaea*. Los principales polinizadores observados son esfingidos y abejas. En algunos casos, las características del néctar sugieren adaptación a abejas, especialmente en algunas especies de Estados Unidos. En las otras especies, según el néctar, los principales polinizadores deberían ser murciélagos, pero no se puede excluir a los esfingidos. Estas especies no parecen estar tan limitadas en su fecundidad por polinizadores, como sucede en algunas especies del subgénero *Agave*. La depresión por endogamia parece ser importante en los dos subgéneros.

Genética de poblaciones en el género Agave. Agave subsimplex (*Agave*, Grupo Deserticolae). En tres poblaciones cercanas a la costa de Sonora, frente a la Isla Tiburón, M. Salas (inédito) estimó, usando 8 loci electroforéticos niveles altos de variación genética (Tabla 3, $P=88\%$, $H=0.275$), y niveles de diferenciación bastante altos, dada la escala del trabajo ($F_{st}=0.319$). La F_{is} indica endogamia (0.28), y la tasa de polinización cruzada en equilibrio (t) estimada a partir de los índices de fijación promedio da un rango entre 0.5 a 0.8, con una media de $t=0.6$, indicando endogamia entre moderada y baja. Usando RAPDs para estas mismas poblaciones, Navarro (2000) encuentra niveles altos de variación genética (Tabla 3, $P=78\%$, $H=0.143$) y diferenciación moderada ($F_{st}=0.084$).

Empleando RAPDs para *A. cerulata* y *A. deserti* (especies cercanas a la anterior), Navarro (1999) y González (2000), respectivamente, encontraron patrones similares: variación genética alta y alta diferenciación entre poblaciones, aunque relativamente baja diferenciación entre especies.

En *A. lechuguilla* (*Littaea*, Grupo Marginatae) estudiamos su estructura genética con 13 loci isoenzimáticos (tabla 3). Los niveles de variación genética son altos (H poblacional, rango 0.3 a 0.5). La F_{is} indica poca endogamia, aunque el índice cambia de sur a norte: las poblaciones sureñas tienen exceso de heterocigos, en las norteñas indica una fuerte endogamia. La F_{st} global de 0.089, es moderada, pero es muy baja

entre las poblaciones del sur y del centro, y es alta entre las poblaciones del norte, tal vez debido a que la población más norteña, Ciudad Juárez, es genética y morfológicamente muy diferente a las demás. A partir de los índices de fijación promedio F para cada población, estimamos una tasa de polinización cruzada t en el equilibrio (ver Eguiarte, 1990) que va de 1 en el sur a 0.3 en la población más endogámica, con una media de $t = 0.82$. Datos recientes de estimaciones directas de la tasa de polinización cruzada indican patrones similares, alta en el sur e intermedia en el centro (A. Silva *et al.*, inédito).

Agave victoriae-reginae (Littaea, Grupo Marginatae). Su genética de poblaciones fue estudiada por Martínez-Palacios *et al.* (1999), lo mismo que aspectos de la biología de su conservación (Martínez-Palacios, 1998; Eguiarte *et al.*, 1999). Analizando 10 loci, encontraron que los niveles de variación genética son altos ($P = 83$, $H = 0.33$, tabla 3), aunque la especie ha sido considerada en peligro de extinción. La diferenciación entre poblaciones es relativamente alta ($F_{st} = 0.24$), lo que implica una $Nm = 0.64$. Sin embargo, se definen claramente tres grupos de poblaciones, las centrales, las del este y las del oeste, lo cual es crítico para su conservación y manejo. La tasa de polinización cruzada, calculada usando la t en equilibrio, fue de entre 1 a 0.51, siendo de 0.9 en promedio, sugiriendo que es una especie predominantemente exógama. Por otra parte, el número de individuos reproductivos por población es muy bajo (sumando los 8 sitios censados, sólo se encontraron 5 individuos reproductivos en 1297 rosetas).

Se han estudiado también dos especies cultivadas, ambas relacionadas con *A. angustifolia* (*Agave*, Grupo Rigidae): *A. fourcroydes*, (el henequén) y *A. tequilana*, utilizando isoenzimas en el primer estudio

(Colunga-GarcíaMarín *et al.*, 1999) y RAPDs y AFLPs en el segundo (Vandemark, 1998). Ambas especies presentan niveles muy bajos de variación genética, aunque la especie antecesora, *A. angustifolia*, tiene altos niveles de variación genética, pero al ser poliploide se dificulta su análisis (Colunga-GarcíaMarín *et al.*, 1999). Por ejemplo, dentro de cada variedad de henequén no hay variación genética, y las 3 variedades juntas sólo representan el 5% del total de la variación genética de *A. angustifolia* en la Península de Yucatán (Colunga-GarcíaMarín *et al.*, 1999).

Respecto a la genética de poblaciones del género *Agave*, los datos disponibles indican que en poblaciones silvestres los niveles de variación son elevados, y la endogamia es baja, pero la diferenciación entre poblaciones puede ser alta (tabla 3). En contraste, las especies cultivadas prácticamente no presentan variación genética, seguramente resultado de las prácticas de propagación vegetativa que se utilizan (Colunga-GarcíaMarín *et al.*, 1999).

Manfreda. Género con 28 especies. Se encuentra principalmente en México (ausente en la península de Baja California), aunque algunos taxa llegan a Estados Unidos, en particular *M. virginica* que tiene una amplia distribución en el medio oeste y este de EUA (además de Nuevo León y Tamaulipas), y *M. brachystachya* [(= *M. scabra sensu* MacVaugh, (1989), nombre que consideramos históricamente complicado y posiblemente incorrecto, dado los problemas que existen para definir a la especie *Agave scabra*, (Ullrich, 1992: 247)] que se distribuye de México a Honduras.

Manfreda está íntimamente relacionada con *Agave*. La figura 1, indica el origen del género hace unos 3 millones de años. Ambos taxa se distinguen entre sí por sus estructuras vegetativas. *Manfreda* tiene las hojas

Tabla 4. Características notables en los sistemas reproductivos de los géneros de la familia Agavaceae, incluyendo a *Hosta* (Hostaceae)

Género	Características reproductivas relevantes
<i>Hosta</i>	Autocompatibles, ¿alta autopolinización? Iteróparas.
<i>Yucca</i>	Autocompatibles con poca autofertilización. Usualmente iteróparas (excepto <i>Y. whipplei</i>).
<i>Hesperaloë</i>	¿Autoincompatibles? Iteróparas.
<i>Furcraea</i>	Baja fecundidad, reproducción generalmente asexual por bulbilos. Semélparas.
<i>Beschorneria</i>	Flores protóginas. Iteróparas.
<i>Agave</i>	Flores protándricas, autocompatibles, poca autofertilización, alta depresión por endogamia. Semélparas.
<i>Manfreda</i>	Flores protándricas, autocompatibles. Iteróparas.
<i>Polianthes</i>	Autocompatibles. Iteróparas.
<i>Prochnyanthes</i>	¿Autocompatibles? Iteróparas.

más suaves, menos fibrosas y armadas, no tienen espina terminal ni dientes, o si los llegan a tener, usualmente son pequeños y/o suaves; las hojas se pierden en la época de secas, pero crecen nuevamente en la siguiente temporada de lluvias. En contraste con *Agave*, las especies de *Manfreda* son iteróparas, y del rizoma se pueden producir rosetas, así como varias inflorescencias en distintos años.

Las flores en *Manfreda* son similares a las de *Agave* en forma y funcionamiento, aunque en términos generales tienden a ser más finas y tubulares y a durar activas menos días. La inflorescencia es espigada, y se parece en posición y presentación al subgénero *Littaea*, pero a diferencia de éstas, las flores son solitarias en cada nodo. Esta es la característica más distintiva para separar ambos géneros.

Verhoek (1975) propone 3 grandes grupos evolutivos: las especies con hojas semisuculentas, incluye a *M. brachystachya*, *M. guttata* y *M. singuliflora*, el grupo de hojas suculentas, formado por *M. potosina*, *M. variegata*, *M. brunnea*, *M. maculosa* y *M. longiflora*, y otro grupo relativamente cercano al anterior, formado sólo por *M. virginica*.

Verhoek (1975) encuentra que varias especies son autocompatibles y que la viabilidad del polen es alta (74 a 99%). En *M. virginica* (Verhoek, 1975), cada fruto tiene entre 57 y 114 óvulos, y entre 10 y 80 semillas, las flores duran 2 o 3 días y se produce polen y néctar en la primera noche y en las siguientes crece el estilo que se vuelve receptivo, por 2 o 3 días; las plantas florecen de la base hacia el ápice. *M. virginica* es visitada por abejas pequeñas y abejorros en EUA.

En *M. jaliscensis*, la producción de néctar es al anochecer, entre las 18 y 20 hrs y acumula de 19 a 26 μ L, volúmenes considerados característicos de flores polinizadas por esfingidos (Cruden *et al.*, 1983).

En Jalisco, Verhoek (1975) reporta para *M. brachystachya*, visitas de un colibrí y de un lepidóptero pequeño. A su vez, también en Jalisco, Cruden *et al.* (1983) encontraron un volumen de néctar por flor de 124.5 μ L por día, y una concentración del 16.3%, y la consideran polinizada por esfingidos. Eguiarte y Búrquez (1987) estudiando la misma especie en el Pedregal de San Angel, en la Ciudad de México, reportan diferencias en las flores de diferentes días, las del primer día (cuando producen el polen) acumulan 290 μ L en una noche, las del segundo día (cuando inicia la receptividad estigmática) 203 μ L, y las del tercero 134 μ L. La media de concentración fue de 16.9%. Las flores son visitadas por abejas, que roban el polen y el néctar; también por aves percheras, que roban el néctar al romper las flores en la base, y por colibríes, que son polinizadores, aunque menos eficientes que los nocturnos, que son murciélagos (*Lep-*

tonycteris curasoae y *Anoura geoffroyi*), esfingidos y otras polillas. Hemos encontrado que la producción de frutos varía entre años y entre sitios y va de 19% en 1982 a 0.05% en 1985. En un año (1985) los visitantes diurnos dieron una producción de frutos del 27%, y los nocturnos mucho menor, de 7%, mientras que los controles, visitados tanto de día como de noche, dieron una producción de frutos de 30% (Eguiarte y Búrquez, 1988). El número de óvulos por flor es de 205, y el número de semillas fue de 123. Así, la producción de semillas fue de 60%. La especie es autocompatible, y la producción de frutos es igual en autopolinizaciones y en polinizaciones cruzadas, pero la producción de semillas sugiere depresión por endogamia (65% cruzada, 44% auto).

En *M. brachystachya*, Eguiarte *et al.* (inédito) realizaron un estudio de genética de poblaciones, utilizando 8 loci electroforéticos (isoenzimas) y 5 poblaciones en los alrededores de la ciudad de México. Encontraron que los niveles de variación son muy elevados ($P = 100\%$, $H_c = 0.48$) y que existe exceso de heterocigos ($F_{is} = -0.36$), que sugiere selección balanceadora. La diferenciación entre poblaciones es baja ($F_{st} = 0.03$), sugiriendo elevado flujo génico ($Nm = 7.73$).

Polianthes. Género con 13 especies, endémicas a México, concentradas principalmente en el estado de Jalisco. Como muestra la filogenia (figuras 1 y 2), el género está íntimamente relacionado con *Manfreda*, o cuando menos con una sección de ese género, lo mismo que a *Prochnyanthes*. El grupo tendría un origen muy reciente según el reloj molecular, de alrededor un millón de años (figura 1).

Dentro del género se reconocen los subgéneros *Polianthes*, con 12 especies de flores blancas, y *Bravoa*, de flores rojas, incluyendo a *P. geminiflora*. Adicionalmente se ha propuesto el subgénero *Pseudobravoa*, similar a *Bravoa*, pero con flores solitarias y amarillas (*P. densiflora*). Una especie, *P. tuberosa*, es cultivada como planta de ornato (nardo).

Las plantas de *Polianthes* son similares a *Manfreda*, pero más pequeñas, más herbáceas, y los estambres se encuentran insertos dentro del tubo de las flores. El estilo no crece como función de la edad de la flor, como sucede en *Manfreda* y *Agave* (Verhoek, 1975), sugiriendo que no son protándricas, como son las flores de los dos géneros anteriores. Adicionalmente, las flores se encuentran por pares en un pedúnculo, como las flores de *Littaea* (excepto *P. densiflora* y *P. howardii*).

Polianthes geminiflora var. *graminifolia* es autocompatible (Verhoek, 1975), como posiblemente lo sean las otras especies del género. Las flores del subgénero *Polianthes* son consideradas como polinizadas por

esfingidos por Verhoek (1975) y Cruden *et al.* (1983). Verhoek (1975) sugiere que el subgénero *Bravoa* es polinizado por colibrís, por la posición, color rojo y forma de las flores, sin embargo, en *P. geminiflora* var. *graminifolia*, Cruden *et al.* (1983) encuentran que el néctar se produce al anochecer, de las 15 a las 19 hrs hasta alcanzar un volumen máximo de 13.45 µL, con una concentración de 21%, y 3 mg de azúcar por flor. *P. durangensis*, también es considerada por Cruden *et al.* (1983) como polinizada por esfingidos, pero produce menos néctar, 4.18 µL, con una concentración más diluida, del 15.7 %.

Prochnyanthes. Es el género más pequeño de la familia, ya que sólo se reconoce una especie, *P. mexicana*, aunque han sido descritas otras dos. Se distingue del género anterior porque el tubo del perianto tiene una curva abrupta en medio (como *Bravoa*), pero que es muy delgado en la base y se hace muy ancho en la parte final. Las flores son blanquecinas o blanco-verdosas, y se le encuentra en la parte sur de la Sierra Madre Occidental y el oeste del Eje volcánico, desde Durango y Nayarit a Michoacán.

Verhoek (1975) considera este género polinizado por esfingidos, lo mismo que Cruden *et al.* (1983), que reportan una producción de néctar de 12 µl, y una concentración de azúcares de 18.1%. La producción de néctar se inicia a las 17 hrs.

Patrones evolutivos en la familia Agavaceae

A partir de los datos anteriores, y usando la topología de la filogenia obtenida a partir de las secuencias de ADN de los ITS 1 e ITS 2, analizaremos la evolución de varios de los caracteres de biología reproductiva y de estructura genética (figuras 4, 5 y 6).

Tabla 5. Principales polinizadores descritos o inferidos para los diferentes géneros de la familia Agavaceae, incluyendo a *Hosta* (Hostaceae).

Géneros	Principales polinizadores
<i>Hosta</i>	Insectos diurnos, principalmente abejas
<i>Yucca</i>	Polillas <i>Tegeticula</i>
<i>Hesperaloë</i>	Polillas, murciélagos (?) y colibrís
<i>Furcraea</i>	Insectos nocturnos?
<i>Beschorneria</i>	Colibrís (?)
<i>Agave</i>	Murciélagos, esfingidos, colibrís, abejas
<i>Manfreda</i>	Esfingidos y murciélagos
<i>Polianthes</i>	Esfingidos y colibrís (?)
<i>Prochnyanthes</i>	Esfingidos

Forma de vida y semelparidad. Las figuras 4 y 5 muestran la evolución de la forma de vida y de la semelparidad en la familia Agavaceae (ver también tabla 4). Los ancestros de las Agavaceae seguramente fueron plantas herbáceas perennes, similares a las actuales *Hosta* (figura 4). Las reconstrucciones sugieren que temprano en la evolución del grupo surgieron plantas leñosas con tronco y rosetas grandes de hojas fibrosas, como atestigua el fósil de *Protoyucca shadishii* del Mioceno medio de Nevada (Tidwell y Parker, 1990). Así, estas Agavaceae primigenias serían similares a la mayoría de las *Yucca* actuales. Posteriormente, en *Hesperaloë* + *Y. whipplei*, en parte de las *Furcraea*, en la mayoría de las *Beschorneria* y en todo el linaje de *Agave sensu lato* se perdería el tronco, pero se seguirían conservando las grandes rosetas de hojas fibrosas y perennes. Recientemente, hace unos tres millones de años, un grupo de *Agave* regresa al estado herbáceo, dando origen a los géneros *Manfreda*, *Polianthes* y *Prochnyanthes*.

La forma de reproducción semélpara (figura 5 y tabla 4) según las reconstrucciones y los datos aquí presentados, parece haber surgido tres veces en la familia Agavaceae, a partir de linajes iteróparos (policárpicos). Así, la semelparidad aparece en *Y. whipplei*, y en los géneros *Furcraea* y *Agave*, para de manera secundaria recuperarse la iteroparidad en el linaje de *Manfreda*, *Polianthes* y *Prochnyanthes*, que significativamente también son las Agavaceae herbáceas. Es interesante el surgimiento de la semelparidad de manera independiente en tres ocasiones, en una familia de plantas relativamente pequeña, ya que es una forma de reproducción relativamente poco común en las plantas con flores. Sin embargo, no hemos podido encontrar correlaciones, ni con la forma de vida, ni con los polinizadores. Las causas de la evolución de la semelparidad, por lo tanto, no son sencillas ni se basan en una sola característica ecológica, como se ha querido buscar en el pasado (Schaffer y Schaffer, 1977b, por ejemplo) sino en una serie de adaptaciones complejas y restricciones filogenéticas y de la forma de crecimiento. Tal vez en estas plantas por ser rosetas con meristemas centrales, al producirse la inflorescencia, la roseta se muere como consecuencia de no tener más meristemas para producir hojas (y por lo tanto muere el individuo, si no existen otras rosetas del mismo genet). La excepción serían las Agavaceae herbáceas, donde las estructuras de perenación subterráneas les permiten seguir reproduciéndose y produciendo nuevas hojas, mismas que se marchitan en la época de sequía, se reproduzca o no la planta.

Sistemas reproductivos y síndromes de polinización. Los principales datos sobre los sistemas reproductivos en la familia se resumen en la tabla 4, aunque mucha

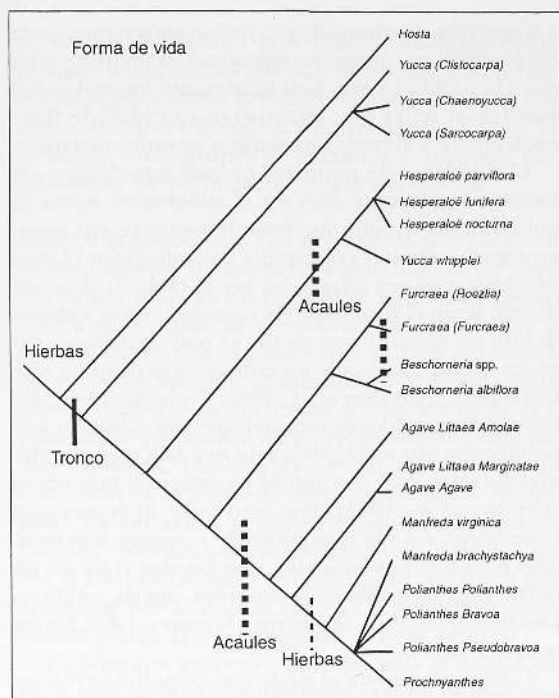


Figura 4. Evolución de la forma de vida en la familia Agavaceae, utilizando a *Hosta* como grupo externo. Temprano en la evolución de la familia se adquiere un tronco, que se pierde en algunos linajes de manera independiente. Sólo en un linaje (*Manfreda*, *Polianthes* y *Prochnyanthes*) se regresa al hábito herbáceo (ver texto).

información importante no ha sido obtenida hasta este momento. Básicamente, la familia parece ser auto-compatible, pero la depresión por endogamia (Eguiarte y Piñero, 1990) puede ser tan fuerte que hace parecer a los datos de autopolinizaciones como evidencia de autoincompatibilidad: al autopolinizarse,

se expresan tantos genes recesivos deléteros en forma homóciga que se reduce mucho la adecuación de las semillas, tanto que no se forman los frutos o no se desarrollan las semillas (Eguiarte, 1990). Mientras no se tengan más datos, esta intensa depresión por endogamia es lo que creemos sucede en *Hesperaloë parviflora*, y no autoincompatibilidad como consideran Pellmyr y Augenstein (1997).

En las especies que se han analizado de *Yucca* (Pellmyr *et al.*, 1997; Massey y Hamrick, 1999), y de *Agave* (A. Silva *et al.*, inédito), la mayor parte de las semillas son resultado de polinización cruzada. Creemos que la exogamia es la regla para la mayor parte de las especies en la familia. Las Agavaceae herbáceas podrían ser la excepción, pero falta analizar esta hipótesis.

En contraste, algunas Agavaceae parecen tener altos niveles de propagación asexual. Esto se ha reportado en la literatura usando técnicas genéticas y ecológicas, tanto para *Yucca* como para *Agave*. También se ha propuesto que algunas especies de *Agave* (especialmente del subgénero *Agave* que son poliploides) tal vez nunca presenten reproducción a través de flores y semillas, sino sólo propagación asexual. Esta forma de propagación es importante en *Furcraea*, donde casi toda la reproducción es por vía asexual, a través de bulbilos que se forman en las inflorescencias (tabla 4). La propagación asexual, por la producción de otras rosetas, por hijuelos y bulbilos, convierte a las plantas de *Agave* y *Furcraea* en la práctica en plantas iteróparas, ofreciéndoles así un escape al callejón evolutivo de la semelparidad. Sin embargo, muchas especies de *Agave* no presentan métodos de propagación asexual (Gentry, 1982).

En relación a la polinización (tabla 5), nuestros análisis sugieren que a partir de un síndrome de polinización muy generalista por insectos diurnos, posiblemente abejas, se evolucionó tempranamente a un síndrome de polinización también generalista, pero por insectos nocturnos, principalmente polillas

Tabla 6. Valores promedio por género para parámetros de genética de poblaciones para los géneros estudiados de la familia Agavaceae, incluyendo a *Hosta* (Hostaceae).

Géneros	Número de estudios	P	H	F _{is}	F _{st} /G _{st}
<i>Hosta</i>	8	74%	0.21	-0.07	0.23
<i>Yucca</i>	1	68%	0.20	0.024	0.17
<i>Agave</i>	5	85%	0.26	0.11	0.16
<i>Manfreda</i>	1	100%	0.48	-0.36	0.03

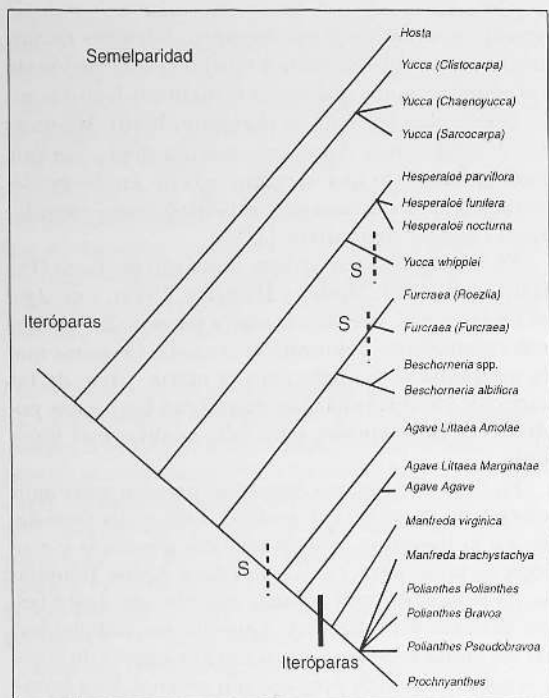


Figura 5. Evolución de la semelparidad en la familia Agavaceae, utilizando a *Hosta* como grupo externo. La semelparidad surge cuando menos tres veces de manera independiente, y se indica con una letra S: En *Y. whipplei*, en *Furcraea* y en *Agave*, para recuperarse la iteroparidad en las Agavaceae herbáceas (*Manfreda*, *Polianthes* y *Prochryanthus*).

(figura 6). Este síndrome se conserva en parte, en algunas especies de *Hesperaloë*, *Beschorneria* y en el género *Furcraea* (figura 6), sin embargo se necesitan buenos datos de campo para corroborar estas inferencias. Los datos mostrados en esta revisión y nuestras reconstrucciones indican que a partir de este síndrome generalista, se evolucionó independientemente a síndromes de polinización nocturna más especializados. Así, se evolucionó al síndrome de polinización por la polilla *Tegeticula* de manera independiente en los dos linajes de *Yucca* (*Y. sensu stricto* y *Y. whipplei*, figuras 3 y 6), síndrome reconocido como uno de los más especializados de todos los descritos hasta el momento, y es notable que surgiera de manera independiente dos veces.

La especialización a la polinización por esfíngidos evoluciona cuando menos una vez en el linaje de *Agave sensu lato*, (figura 6 y tabla 5). Los esfíngidos son animales que vuelan rápidamente y son capaces de revolotear suspendidos en el aire, como los colibríes,

y al igual que los murciélagos, tienen altos requerimientos energéticos, prefieren néctares abundantes y diluidos (10 al 30%) y son potencialmente buenos polinizadores, al tener que visitar gran cantidad de flores cada noche y al poder moverse a grandes distancias.

El síndrome de polinización por murciélago evolucionó claramente sólo en el subgénero *Agave* (figura 6, tabla 5), aunque posiblemente se encuentra en algunas especies polinizadas por esfíngidos (*Littaea*, *Manfreda* y tal vez *Hesperaloë*, ver la tabla 5). Este síndrome tiene el problema de representar un extremo dentro de un continuo de flores polinizadas por animales nocturnos, donde los esfíngidos ocupan un nivel intermedio (Cruden *et al.*, 1983; Cadaval, 1999). Las flores polinizadas por murciélagos son similares a las polinizadas por esfíngidos, solo que son más grandes, más abiertas, más resistentes y contienen más néctar (Cruden *et al.*, 1983). Por otro lado, al representar concentraciones muy grandes de recursos, son atractivas para muchos animales, que pueden o no ser polinizadores secundarios (esfíngidos, abejas, colibríes, aves percheras, etc.) (Eguiarte y Búrquez, 1997; Eguiarte *et al.*, 1987).

Cabe destacar que el síndrome de polinización por colibríes parece haber evolucionado recientemente varias veces, surgiendo en tres o más linajes. Como mostramos en la figura 6 y en la tabla 5, el síndrome de polinización por colibríes ha aparecido en *Hesperaloë parviflora*, en el género *Beschorneria* y en el subgénero *Bravo* de *Polianthes*. Adicionalmente, aunque no lo mostramos en la filogenia, se ha sugerido que algunas especies de *Agave* posiblemente estén coadaptadas ser polinizadas por colibríes (Gentry, 1982), pero faltan observaciones de campo y datos morfológicos de las flores y de su néctar.

Por último, aunque no está representado en la filogenia, conviene recordar que algunas características de varias especies de *Agave* de Estados Unidos y Norte de México sugieren que se está evolucionando de manera secundaria a síndromes de polinización por abejas medianas y grandes (tabla 5), especialmente en localidades que presentan bajos números o total ausencia de murciélagos polinizadores (A. Silva *et al.*, inédito).

Queda claro que a pesar de que se ha sugerido varias veces que la semelparidad es resultado de las presiones de selección por parte de los polinizadores, por ejemplo, para floraciones más masivas (Schaffer y Schaffer, 1977b; Eguiarte y Búrquez, 1987), en la familia Agavaceae la semelparidad no evoluciona como respuesta directa a la acción de ser polinado por algún grupo de animales. De esta manera, de los grupos semélparos, uno es polinado por *Tegeticula* (*Y. whipplei*), otro es muy poco visitado (*Furcraea*), y

tal vez sea polinizado por insectos nocturnos generalistas, como pollillas distintas de los esfingidos, y otro grupo es polinizado principalmente (pero no exclusivamente) por esfingidos y murciélagos (*Agave*). Sin embargo, otros grupos de la familia comparten estos síndromes de polinización y son iteróparos.

Genética de poblaciones. Los promedios por género de los estimadores de estructura genética de las poblaciones se muestran en la tabla 6. La primera característica que llama la atención son los niveles de variación genética tan altos que se han encontrado en todos los estudios realizados en la familia, variación que parece existir desde los ancestros de la familia, dado que los niveles en *Hosta* son muy altos para una herbácea. Los niveles de variación parece que aumentan en el linaje de *Agave* (*sensu lato*) y en *Manfreda*. La variación genética constituye la base del proceso evolutivo y estos niveles permitirían evolucionar a las poblaciones rápidamente, ya fuera para adaptarse por selección natural, o para divergir por deriva génica al interrumpirse el flujo génico.

En términos generales, la endogamia es baja, lo cual es de esperarse si consideramos que las estimaciones genéticas y morfológicas sugieren poca o nula autopolinización y la posibilidad de que el polen se disperse a grandes distancias, debido a la gran capacidad de movimiento de la mayor parte de sus polinizadores. Sin embargo, en algunos casos los datos sugieren endogamia substancial, que dados los altos niveles de variación genética, posiblemente impliquen una fuerte depresión por endogamia y por lo tanto bajas producciones de frutos y semillas en condiciones naturales.

La diferenciación genética entre poblaciones, medida como la F_{st}/G_{st} indica que en algunos grupos una buena parte de la variación genética se encuentra entre poblaciones, como en algunas especies de *Agave* o en la *Yucca* estudiada. Esta relativamente alta diferenciación entre poblaciones, si es general para la mayor parte de las especies dentro de estos géneros, ayudaría a entender por qué tenemos tantas especies en ellos (tabla 1). Generalmente, las poblaciones intercambian pocos genes entre ellas, por lo que es muy fácil que se inicie la diferenciación genética y morfológica entre poblaciones y que de esta manera se inicien los procesos de especiación (ver también Navarro, 1999).

Perspectivas

En esta revisión analizamos desde un punto de vista filogenético algunos aspectos de la evolución de la familia Agavaceae, especialmente los relacionados con

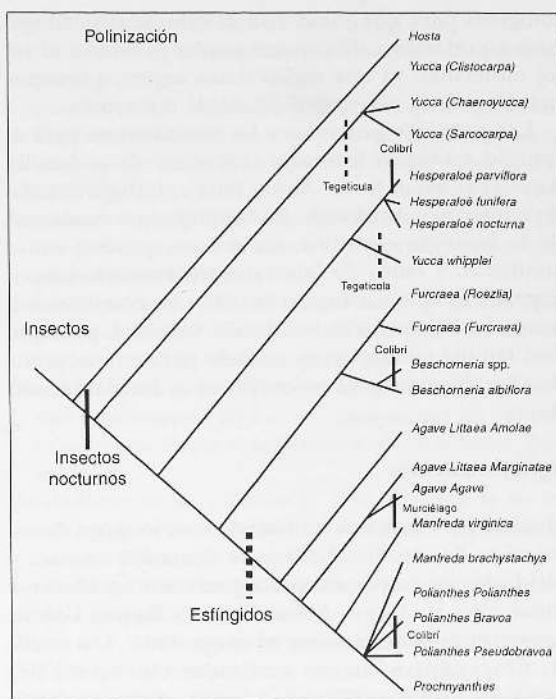


Figura 6. Evolución de los principales síndromes de polinización en la familia Agavaceae, utilizando a *Hosta* como grupo externo. A partir de un síndrome de polinización por insectos, se evolucionó a síndromes de polinización nocturna especializados por *Tegeticula* (dos veces), esfingidos y murciélagos. Adicionalmente el cambio a polinización por colibrí ha surgido cuando menos en tres ocasiones.

su reproducción y su consecuencia directa, la estructura genética de las poblaciones; pero falta mucho por hacer. No solo se están descubriendo especies nuevas dentro de la familia, sino que para muchas apenas se están describiendo sus áreas de distribución (Magallán y Hernández en este simposio). Las especies en las que se han analizado aspectos de su biología reproductiva son sólo un puñado. Para algunos géneros no tenemos ningún dato adecuado de su reproducción. Las estructuras genéticas están en un estado aún más incipiente, ya que sólo tenemos estudios para unas cuantas especies de tres géneros. Los datos filogenéticos moleculares también son modestos, y si bien la filogenia de la familia a nivel géneros parece adecuada y es congruente con los análisis morfológicos, es claro que necesitamos mejores filogenias, con mejor resolución, hechas con más genes e incluyendo más especies, mismas que nos permitirían resolver las relaciones evolutivas dentro de los géneros. También se requieren mejores datos paleon-

tológicos para que junto con la información filogenética podamos calibrar con mayor precisión el reloj molecular, ya que varios datos sugieren tiempos más largos, de alrededor del doble o mayores.

Los patrones generales y las ideas básicas para el estudio evolutivo formal y cuidadoso de la familia Agavaceae están listos. Ahora falta el trabajo detallado e intensivo, utilizando las herramientas modernas de la biología evolutiva, tanto conceptuales como analíticas, y tanto de laboratorio como de campo. Esperamos que en futuro cercano se comiencen a acumular datos con mayor detalle y calidad, para que esta familia constituya un modelo para entender los detalles finos del proceso evolutivo de las plantas con flores.

Agradecimientos

Muchas personas nos han ayudado a lo largo de estos años de estudio. La lista es demasiado extensa y olvidaríamos a muchas, pero queremos agradecer a todos ellos su apoyo. Abisaf García y Raquel Galván revisaron cuidadosamente el manuscrito. Los análisis filogenéticos fueron realizados con apoyo del CONACYT, proyecto 27983-N. Las estructuras genéticas han sido obtenidas en parte con apoyo de ese proyecto y del proyecto IN211997 del PAPIIT-DGAPA, UNAM. El presente artículo fue escrito durante una estancia sabática de LEE y VS en el laboratorio del Dr. Brandon Gaut, en el departamento de Ecología y Biología Evolutiva de la Universidad de California en Irvine, EUA, realizada con apoyos tanto del CONACYT como de la DGAPA, UNAM.

Literatura citada

- Allen T.M. y Neil R.L. 1979. Avifaunal associates of *Agave harvardiana* Trel. in Big Bend National Park. *Transactions and Proceedings Series, National Park Services* 5:475-478.
- Álvarez de Zayas A. 1987. Sistemática y filogenia de la familia Agavaceae Endlicher. Tesis doctoral. Universidad de la Habana, La Habana, Cuba. 210 pp.
- Arizaga J.S. y Ezcurra E. 1995. Insurance against reproductive failure in a semelparous plant: bulbil formation in *Agave macroacantha* flowering stalks. *Oecologia* 101:329-334.
- Arizaga J.S. 1998. Biología reproductiva de *Agave macroacantha* Zucc. en Tehuacán, Puebla. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. UNAM, México, D.F. 154 pp.
- Arizaga J.S., E. Ezcurra E., Ramirez de Arellano F., y Vega E. 2000a. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in Mexican tropical desert. I. Floral biology and pollination mechanisms. *American Journal of Botany* 87:1004-1010.
- Arizaga J.S., E. Ezcurra E., Ramirez de Arellano F., y Vega E. 2000b. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in Mexican tropical desert. II. The role of pollination. *American Journal of Botany* 87:1011-1017.
- Berger A. 1921. *Die Agaven*. Verlag, Jena.
- Berlanga C.A., González L.A. y Franco H. 1992. Metodología para la evaluación y manejo de la lechuguilla en condiciones naturales. Folleto técnico número 1. SARH-INFA. Centro regional del Noreste, Campo experimental "La Saucedá". Saltillo, Coahuila, México.
- Bogler D.J. 1995. Systematics of *Dasyliirion*: Taxonomy and molecular phylogeny. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:69-76.
- Bogler D.J. y Simpson B.B. 1995. A chloroplast DNA study of the Agavaceae. *Systematic Botany* 20:191-205.
- Bogler D.J. y Simpson B.B. 1996. Phylogeny of Agavaceae based on ITS rDNA sequence variation. *American Journal of Botany* 83:1225-1235.
- Bogler D.J., Neff J.L. y Simpson B.B. 1995. Multiple origins of the Yucca-yucca moth association. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 92:6864-6867.
- Cadaval A. 1999. Estudio evolutivo de los azúcares del néctar de *Agave lechuguilla* en el desierto de Chihuahua. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F. 61 pp.
- Chung M.G. 1994a. Allozyme diversity and population genetic structure in *Hosta jonesii* (Liliaceae), a Korean endemic species. *Korean Journal of Genetics* 16:147-155.
- Chung M.G. 1994b. Genetic structure in Korean populations of *Hosta capitata*. *Journal of Plant Biology* 37:277-284.
- Chung M.G. 1994c. Genetic variation and population structure in Korean endemic species III. *Hosta minor* (Liliaceae). *Journal of Plant Research* 107:377-383.
- Chung M.G. 1994d. Low levels of genetic diversity within population of *Hosta calusa* (Liliaceae). *Plant Species Biology* 9:177-182.
- Chung M.G. 1995. Genetic diversity in two island endemic, *Hosta venusta* and *H. tsushimensis* (Liliaceae). *Journal of Japanese Botany* 70:322-327.
- Chung M.G. y Jones Jr. S.B. 1989. Pollen morphology of *Hosta* Trett. (Funkiaceae) and related genera. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 116:31-44.
- Chung M.G., Hamrick J.L., Jones Jr. S.B. y Derda G.S. 1991. Isozyme variation within and among populations of *Hosta* (Liliaceae) in Korea. *Systematic Botany* 16:667-684.
- Chung M.G. y Chung H.G. 1994. Allozyme diversity and population genetic structure in Korean endemic plant species: II. *Hosta yingeri* (Liliaceae). *Journal of Plant Biology* 37:141-149.
- Clary K.H. y Simpson B.B. 1995. Systematics and character evolution of the genus *Yucca* L. (Agavaceae): Evidence from morphology and molecular analyses. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:77-78.
- Colunga-GarcíaMarín P., Coello-Coello J., Eguarte L.E. y Piñero D. 1999. Isoenzymatic variation and phylogenetic

- relation between henequen *Agave fourcroydes* Lem. and its ancestor *A. angustifolia* Haw. *American Journal of Botany* **86**:115-123.
- Cruden R.W., Hermann S.M., y Peterson S. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. En: Bentley B. y Elias T., Eds. *The biology of nectaries*. Columbia University press, New York, 80-125.
- Dahlgren R.M., Clifford H.T. y Yeo P.F. 1985. *The families of monocotyledons*. Springer-Verlag, Berlin.
- Dodd R.J., y Lihnhart Y.B. 1994. Reproductive consequences of interactions between *Yucca glauca* (Agavaceae) and *Tegeticula yuccasella* (Lepidoptera) in Colorado. *American Journal of Botany* **81**:815-825.
- Duvall M.R., Clegg M.T., Chase M.W., Clark W.D., Kress W.J., Hillis H.G., Eguiarte L.E., Smith J.F., Gaut B.S., Zimmer E.A. y Learn Jr.G.H. 1993. Phylogenetic hypothesis for monocotyledons constructed from *rbcl* sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **80**:607-619.
- Eguiarte L.E. 1990. Genética de poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* Liebm. en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis doctoral. Centro de Ecología. UNAM, México D.F.
- Eguiarte L.E. 1995. Hutchinson (Agavales) vs. Huber y Dahlgren: análisis moleculares sobre la filogenia y evolución de la familia Agavaceae sensu Hutchinson dentro de la monocotiledóneas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **56**:45-56.
- Eguiarte L.E. y Búrquez A. 1987. Reproductive ecology of *Manfreda brachystachya*, and iteroparous species of Agavaceae. *Southwestern Naturalist* **32**:169-179.
- Eguiarte L.E., Martínez del Río C. y Arita H. 1987. El néctar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica* **19**:74-82.
- Eguiarte L.E., y Búrquez A. 1988. Reducción en la fecundidad en *Manfreda brachystachya*, una agavácea polinizada por murciélagos: los riesgos de la especialización en la polinización. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **48**:147-149.
- Eguiarte L.E. y Piñero D. 1990. Genética de la conservación: leones vemos, genes no sabemos. *Ciencias Número especial* **4**:34-47.
- Eguiarte L.E., Duvall M.R., Learn Jr.G.H. y Clegg M.T. 1994. The systematic status of the Agavaceae and Nolinaceae and related Asparagales in the Monocotyledons. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **54**:35-56.
- Eguiarte L.E., Souza V., Nuñez-Farfán J. y Hernández-Baños B. 1997. El análisis filogenético: metodos, problemas y perspectivas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **60**:169-181.
- Eguiarte L.E., Larson J., Nuñez-Farfán J., Martínez-Palacios A., Santos del Prado K. y Arita H.T. 1999. Diversidad filogenética y conservación: ejemplos a diferentes escalas y una propuesta a nivel poblacional para *Agave victoriae-reginae* en el desierto de Chihuahua, México. *Revista Chilena de Historia Natural*. **74**:475-492.
- Endlicher I.L. 1841. *Enchiridion botanicum*. Engelman, Leipzig.
- Engard R.G. 1980. *Hesperaloe*. Potential crop for aridlands. En: *Yucca*. Centro de investigaciones en química aplicada y Comisión Nacional de las Zonas Áridas, México, D.F. 115-123.
- Freeman C.E., Reid W.H. y Becvar J.E. 1983. Nectar sugar composition in some species of *Agave* (Agavaceae). *Madroño* **30**:153-158.
- García-Mendoza A. 1987. Monografía del género *Beschorneria* Kunth. Agavaceae. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F. 131 pp.
- García-Mendoza A. 2000. Revisión taxonómica de las especies arbóreas de *Furcraea* (Agavaceae) en México y Guatemala. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. Este volumen.
- García-Mendoza A., y Galván R. 1995. Riqueza de las familias Agavaceae y Nolinaceae en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **56**:7-24.
- Gentry H.S. 1972. The Agave family in Sonora. US department of Agriculture, Washington, D.C.
- Gentry H.S. 1982. Agaves of continental North America. University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- González R. 2000. Análisis de la variación genética de *Agave deserti* en el desierto sonorense por medio de marcadores moleculares (RAPDs). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM, México D.F. 69 pp.
- Granados D. 1993. *Los agaves en México*. Universidad Autónoma de Chapingo, Texcoco, México.
- Hanson M.A. 1993. Dispersed unidirectional introgression from *Yucca schidigera* into *Y. baccata* (Agavaceae). Claremont Graduate School, Claremont, California.
- Hasegawa M., Kishino H. y Yano T.A. 1985. Dating the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution* **22**:160-174.
- Hernández L. 1995. Análisis cladístico de la familia Agavaceae. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **56**:57-68.
- Howell D.J. y Roth B.S. 1981. Sexual reproduction in agaves: the benefits of bats, the costs of semelparous advertisement. *Ecology* **62**:1-7.
- Huxman T.E. y Loik M.E. 1997. Reproductive patterns of two varieties of *Yucca whipplei* (Liliaceae) with different life histories. *International Journal of Plant Sciences* **158**: 778-784.
- Janzen D.H. 1986. Chihuahuan desert nopaleras: defaunated big mammal vegetation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:595-636.
- Kuban J.F., Lawley J. y Neill R.L. 1983. The partitioning of flowering century plants by black-chinned and lucifer hummingbirds. *Southwestern Naturalist* **28**:143-148.
- Little A. 1943. Revisions of status of southwestern desert trees and shrubs. *American Journal of Botany* **30**:235.
- MacVaugh R. 1989. Liliaceae. En: Anderson W. *Flora Novo-*

- Galliciana*. The University of Michigan Herbarium, Ann Arbor, Michigan, 120-293.
- Magallán-Hernández F. y Hernández-Sandoval L. 2000. La familia Agavaceae en Querétaro, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. En este volumen.
- Martínez del Río C. y Eguiarte L.E. 1987. Bird visitation to *Agave salmiana*: comparisons among hummingbirds and perching birds. *Condor* **89**:357-363.
- Martínez-Palacios A. 1998. Evaluación genética y demográfica de *Agave victoriae-reginae* T. Moore y aplicación del cultivo de tejidos para su conservación. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F. 142 pp.
- Martínez-Palacios A., Eguiarte L.E. y Fournier G. 1999. Genetic diversity of the endangered endemic *Agave victoriae-reginae* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. *American Journal of Botany* **86**:1093-1098.
- Massey L. y Hamrick J.L. 1998. Genetic diversity and population structure of *Yucca filamentosa* (Agavaceae). *American Journal of Botany* **85**:340-345.
- Massey L. y Hamrick J.L. 1999. Breeding structure of a *Yucca filamentosa* (Agavaceae) population. *Evolution* **53**: 1293-1298.
- Mathew B. 1988. A new name for the invalid Funkiaceae. *Kew Bulletin* **43**:302.
- Matuda E. 1972. Plantas nuevas de México. *Anales del Instituto de Biología, México. Serie Botánica* **43**:51-62.
- Navarro A. 1999. Estructura genética y procesos de especiación de *Agave cerulata* (Trel.) y *Agave subsimplex* (Trel.) en el desierto Sonorense a partir de RAPDs. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM, México D.F. 96 pp.
- Neill R.L. y Allen T.M. 1979. Concentrated avian utilization of an early flowering century plant (*Agave harvardiana*). *Transaction and Proceedings Series, National Park Services* **5**:475-478.
- Palacios R. y Rzedowski J. 1993. Estudio palinológico de las floras fósiles del mioceno inferior y principios del mioceno medio de la region de Pichucalco, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* **24**:1-96.
- Park K.B. y Chung M.G. 1997. Indirect measurements of gene flow in *Hosta capitata* (Liliaceae). *Botanical Bulletin of Academia Sinica (Taipei)* **38**:267-272.
- Pellmyr O., Thompson J.N., Brown J.M. y Harrison R.G. 1996a. Evolution of pollination and mutualism in the yucca moth lineage. *American Naturalist* **148**:827-847.
- Pellmyr O., Leebens-Mack J. y Huth C.J. 1996b. Non-mutualistic yucca moths and their evolutionary consequences. *Nature* **380**:155-156.
- Pellmyr O. y Augenstein E.J. 1997. Pollination biology of *Hesperaloe parviflora*. *Southwestern Naturalist* **42**:182-187.
- Pellmyr O., Massey L.K., Hamrick J.L. y Feist M.A. 1997. Genetic consequences of specialisation: yucca moth behavior and self-pollination in yuccas. *Oecologia* **109**:273-278.
- Pellmyr O. y Leebens-Mack J. 1999. Forty million years of mutualism: evidence for Eocene origin of the yucca-yucca moth association. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **98**:9178-9183.
- Reichter K.S. y Weis A.E. 1995. Differential abortion in *Yucca*. *Nature* **376**:557-558.
- Schaffer W.M. y Schaffer M.V. 1977a. The reproductive biology of Agavaceae: I. Pollen and nectar production in four Arizona agaves. *Southwestern Naturalist* **22**:157-168.
- Schaffer W.M. y Schaffer M.V. 1977b. The adaptive significance of variation in reproductive habit in Agavaceae. En: Stonehouse B. y Perrins C.M. Eds. *Evolutionary ecology*. MacMillan, London, 261-276.
- Slauson L. 1995. Factors affecting the distribution, pollination ecology, and evolution of *Agave chrysantha* Peebles and *A. palmeri* Engelm. (Agavaceae). En: DeBano L., Folliot P.F., Ortega-Rubio A., Gottfried G.J., Hamre R.H. y Edmister C.B. Eds. *Biodiversity and management of the madrean archipelago: the sky islands of southwestern United States and northwestern México*. U.S. Department of Agriculture, Forth Collins, Colorado. 194-205
- Slauson, L. 2000. Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona. *American Journal of Botany* **87**:825-836.
- Starr G. 1997. A revision of the genus *Hesperaloe* (Agavaceae). *Madroño* **44**:282-296.
- Sutherland S.D. 1982. The pollination biology of paniculate agaves: documenting the importance of male fitness in plants. Ph. Thesis. The University of Arizona, Tucson, Arizona.
- Sutherland S.D. 1987. Why hermaphroditic plant produce many more flowers than fruits: experimental tests with *Agave mckelveyana*. *Evolution* **41**:750-759.
- Szarek S.R. y Holmesley G.E. 1996. Physiological activity in persistent bulbils of *Agave vilmoriniana* (Agavaceae). *American Journal of Botany* **83**:903-909.
- Szarek S.T., Driscoll B., Shohet C. y Priebe S. 1996. Bulbil production in *Agave* (Agavaceae) and related genera. *Southwestern Naturalist* **41**:465-469.
- Takahashi H., Kiriyaama Y., Ukai A. y Yamada M. 1993. A floral and reproductive biology of *Hosta longissima* Honda (Liliaceae). *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* **44**:11-19.
- Tidwell W.D. y Parker L.R. 1990. *Protococcus shadishii*, gen. et. sp. nov., an arborescent monocotyledon with secondary growth from the Middle Miocene of Northwestern Nevada, USA. *Review of Paleobotany and Palynology* **63**:79-75.
- Trame A.M., Coddington A.J. y Paige K.N. 1995. Field and genetic studies testing optimal outcrossing in *Agave schottii*, a long-lived clonal plant. *Oecologia* **104**:93-100.
- Treales W. 1893. Further studies of yuccas and their pollination. *Annual Report of the Missouri Botanical Garden* **4**:181-226.
- Ullrich B. 1992. On the history of *Agave asperrima* and *A. scabra* (Agavaceae) as well as some taxa on the *Parryanae*. *Sida* **15**:241-262.
- Vandemark G.J. 1998. Interspecific and intraespecific

relationships among *Agave* spp. base on RAPDS and AFLPS. Resumen. Memorias del VIII Congreso Nacional de Bioquímica y Biología Molecular de Plantas, Guanajuato México, p. 30.

Verhoek S.E. 1975. A study of the tribe Poliantheae (including *Manfreda*) and revisions of *Manfreda* and *Prochnyanthes* (Agavaceae). Ph. Thesis. Cornell University. 403 pp.

Villavicencio M.A. y Pérez-Escandon B.E. 1995. Tipos de frutos de *Yucca filifera* y formas asociadas de *Tegeticula yucasella* (Lepidoptera). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 57:121-123.

Webber J. M. 1953. Yuccas of the Southwest. U.S. Department of Agriculture, Agricultural monographs 17:1-97.