

**ANÁLISIS MORFOMÉTRICO DE**  
*Agave sensu stricto*  
**(ASPARAGACEAE: AGAVOIDEAE)**  
**EN VERACRUZ Y ÁREAS**  
**ADYACENTES DE PUEBLA, MÉXICO**

**MORPHOMETRIC ANALYSIS OF**  
*Agave sensu stricto*  
**(ASPARAGACEAE: AGAVOIDEAE)**  
**IN VERACRUZ AND ADJACENTS**  
**AREAS OF PUEBLA, MEXICO**

**Arzaba-Villalba, Carlos Rafael; Miguel Cházaro-Bazáñez; Mario Luna-Cavazos y Edmundo García-Moya**

ANÁLISIS MORFOMÉTRICO DE *Agave sensu stricto* (ASPARAGACEAE: AGAVOIDEAE) EN VERACRUZ Y ÁREAS ADYACENTES DE PUEBLA, MÉXICO

MORPHOMETRIC ANALYSIS OF *Agave sensu stricto* (ASPARAGACEAE: AGAVOIDEAE) IN VERACRUZ AND ADJACENTS AREAS OF PUEBLA, MEXICO



## Análisis morfométrico de *Agave sensu stricto* (Asparagaceae: Agavoideae) en Veracruz y áreas adyacentes de Puebla, México

## Morphometric analysis of *Agave sensu stricto* (Asparagaceae: Agavoideae) in Veracruz and adjacent areas of Puebla, Mexico

Arzaba-Villalba, Carlos Rafael;  
Miguel Cházaro-Bazáñez;  
Mario Luna-Cavazos y  
Edmundo García-Moya

ANÁLISIS  
MORFOMÉTRICO DE  
*Agave sensu stricto*  
(ASPARAGACEAE:  
AGAVOIDEAE) EN  
VERACRUZ Y ÁREAS  
ADYACENTES DE PUEBLA,  
MÉXICO

MORPHOMETRIC  
ANALYSIS OF *Agave sensu*  
*stricto* (ASPARAGACEAE:  
AGAVOIDEAE) IN  
VERACRUZ AND  
ADJACENTS AREAS OF  
PUEBLA, MEXICO

POLIBOTÁNICA

Instituto Politécnico Nacional

Núm. 56: 39-59. Julio 2023

DOI:  
10.18387/polibotanica.56.3

Carlos Rafael Arzaba-Villalba

<https://orcid.org/0000-0003-3213-5033>

Programa de Posgrado en Botánica, Colegio de Postgraduados campus Montecillo,  
Texcoco, Estado de México

Miguel Cházaro-Bazáñez

<https://orcid.org/0000-0003-3709-2394>

Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz

Mario Luna-Cavazos / [mluna@colpos.mx](mailto:mluna@colpos.mx)

<https://orcid.org/0000-0003-1672-8154>

Edmundo García-Moya

<https://orcid.org/0000-0003-1100-8553>

Programa de Posgrado en Botánica, Colegio de Postgraduados  
campus Montecillo, Texcoco, Estado de México

**RESUMEN:** El género *Agave* incluye especies de importancia económica y cultural para México. En el estado de Veracruz se tienen diferentes opiniones acerca de los taxones de *Agave* reportados para la entidad. Este hecho causa disparidad en la información disponible sobre la riqueza de especies de este género. Los objetivos de esta investigación fueron: identificar las especies de *Agave* presentes en Veracruz y zonas adyacentes; analizar la variabilidad morfológica y, determinar los caracteres morfológicos que permiten el reconocimiento de los taxones. Se llevó a cabo un análisis multivariado de 29 poblaciones de *Agave* y 57 caracteres morfológicos. Los procedimientos incluyeron un análisis de agrupamiento con el método de la media aritmética no ponderada y el coeficiente de distancia Euclideana. Se aplicó un análisis de componentes principales (ACP) a las 29 poblaciones y 30 caracteres cuantitativos. Los análisis permitieron reconocer 20 taxones de *Agave* que corresponden con 17 especies y tres categorías infraespecíficas. Las características más importantes que diferencian los taxones de acuerdo con el ACP son: longitud de la flor, longitud del canalículo de la espina terminal, longitud de anteras, longitud de las brácteas del escapo, longitud del tubo del perigonio, longitud del tépalo externo, longitud del filamento del estambre y amplitud del ovario. Los análisis multivariados soportan el reconocimiento de 17 especies de *Agave s.s.* en Veracruz y zonas adyacentes. Los altos porcentajes de variación de los caracteres florales considerados apoyan el empleo de las flores como atributos importantes para la clasificación y separación de las especies de *Agave s.s.*

**Palabras clave:** agrupamiento, análisis multivariado, componentes principales, maguey, variación morfológica.

**ABSTRACT:** The genus *Agave* includes species of economic and cultural importance for Mexico. In the state of Veracruz there are different opinions about the *Agave* taxa reported for the state. This fact causes disparity in the information available on the species richness of this genus. The objectives of this research were: to identify the species of *Agave* present in Veracruz and adjacent areas; to analyze morphological variability; and to determine the morphological characters that allow the recognition of

taxa. A multivariate analysis of 29 *Agave* populations and 57 morphological characters was carried out. The procedures included a clustering analysis with the unweighted arithmetic mean method and the Euclidean distance coefficient. Principal component analysis (PCA) was applied to the 29 populations and 30 quantitative characters. The analyses allowed the recognition of 20 *Agave* taxa corresponding to 17 species and three infraspecific categories. The most important characteristics that differentiate taxa according to PCA are: flower length, length of the canaliculus of the terminal spine, anther length, length of the bracts of the scape, length of the perigonium tube, length of the external tepal, length of the stamen filament, and ovary breadth. Multivariate analyses support the recognition of 17 species of *Agave s.s.* in Veracruz and adjacent areas. The high percentages of variation of the floral characters considered support the use of flowers as important attributes for the classification and separation of *Agave s.s.* species.

**Key words:** cluster, maguey, morphological variation, multivariate analysis, principal components.

## INTRODUCCIÓN

El género *Agave* L. pertenece a la familia Asparagaceae Juss. subfamilia Agavoideae Herbert (APG III, 2009; APG IV, 2016). *Agave* fue descrito por Linneo en 1753 y, desde entonces, han existido controversias sobre la posición taxonómica del género. *Agave* ha sido incluido en distintas familias botánicas como Amaryllidaceae (Trelease, 1920) y Agavaceae (Cronquist y Takhtajan, 1981; Thiede, 2001). En algunos estudios llevados a cabo mediante análisis genéticos, se ha considerado a las especies de los géneros *Manfreda* Salisb., *Polianthes* L. y *Prochnyanthes* S. Watson que deben ser incluidos dentro del género *Agave* (Eguiarte *et al.*, 2000; Stevens, 2001); sin embargo, algunos investigadores consideran necesario mayores estudios morfológicos, ecológicos y moleculares para efectuar una clasificación más apropiada de este complejo de especies (Eguiarte *et al.*, 2000; Stevens, 2001; García-Mendoza, 2002, 2011; APG III, 2009).

*Agave* incluye especies de importancia económica y cultural para sociedades antiguas y actuales de México. El género comprende aproximadamente 210 especies distribuidas en ambientes naturales, de las cuales 159 están presentes en México (75% del total); 129 son endémicas del territorio mexicano 81% de las que se distribuyen en México por lo que este país es considerado el centro de origen y diversidad (García-Mendoza, 2002; Villaseñor, 2016; García Mendoza *et al.*, 2017, 2019). Las especies de *Agave* se encuentran desde el sur de los Estados Unidos de Norteamérica hasta Colombia, Venezuela y las islas del Caribe.

En el estado de Veracruz existen diferentes opiniones en relación con la presencia de taxones de *Agave*, por lo que existe disparidad en la información disponible acerca de la riqueza de especies del género. Cházaro-Basáñez (1989) registra nueve especies de *Agave* en la zona centro de Veracruz. Sosa y Gómez-Pompa (1994), enumeran 21 especies y cinco infraespecies de *Agave* en la lista florística de Veracruz. De esos 26 taxones, Cházaro-Basáñez *et al.* (2008) solo reconocen siete como registros válidos para el estado, y consideran al resto de los taxones como errores de identificación y las consideran como plantas cultivadas o las excluyen por sinonimia. En el catálogo de plantas vasculares de México existen 30 especies de *Agave s.s.* distribuidas en Veracruz (Villaseñor, 2016). Sin embargo, no existen estudios suficientes para tener certeza de la riqueza de *Agave* en el estado.

Los análisis morfométricos son usados para explorar los patrones de variación morfológica dentro de las poblaciones de plantas y para diferenciar especies dentro de grupos vegetales. Los análisis de agrupamiento y ordenación por componentes principales son herramientas útiles

para estudiar la variabilidad morfológica (Peirson *et al.*, 2006; Jiménez-Pérez y Lorea-Hernández, 2009; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2010; Gonzalo *et al.*, 2012).

Los análisis multivariados han sido usados para analizar la variabilidad morfológica y contribuyen a resolver problemas taxonómicos en algunos géneros de Asparagaceae (Chung *et al.*, 1991; Solano, 2000; Poulsen y Nordal, 2005, Castro-Castro *et al.*, 2010; Ritchie, 2012; Gutiérrez *et al.*, 2017). La aplicación de este tipo de análisis en *Agave s.s.* se ha enfocado en la evaluación de la variabilidad morfológica a nivel de especies, en complejos especies-taxones domesticados de importancia económica (Colunga-García Marín, 1998; Rodríguez-Garay *et al.*, 2009; Mora-López *et al.*, 2011; Figueredo *et al.*, 2014; Parker *et al.*, 2014; Avendaño-Arrazate *et al.*, 2015; Figueredo-Urbina *et al.*, 2017; Barrientos *et al.*, 2019). Con base en lo anterior, los objetivos del presente estudio fueron: reconocer las especies del género *Agave s.s.* presentes en el estado de Veracruz y parte de Puebla mediante análisis multivariados; analizar la variabilidad morfológica del género en Veracruz y parte de Puebla, e identificar los caracteres morfológicos que contribuyan a la delimitación taxonómica de las especies de *Agave* de Veracruz y áreas adyacentes.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Examen de material botánico

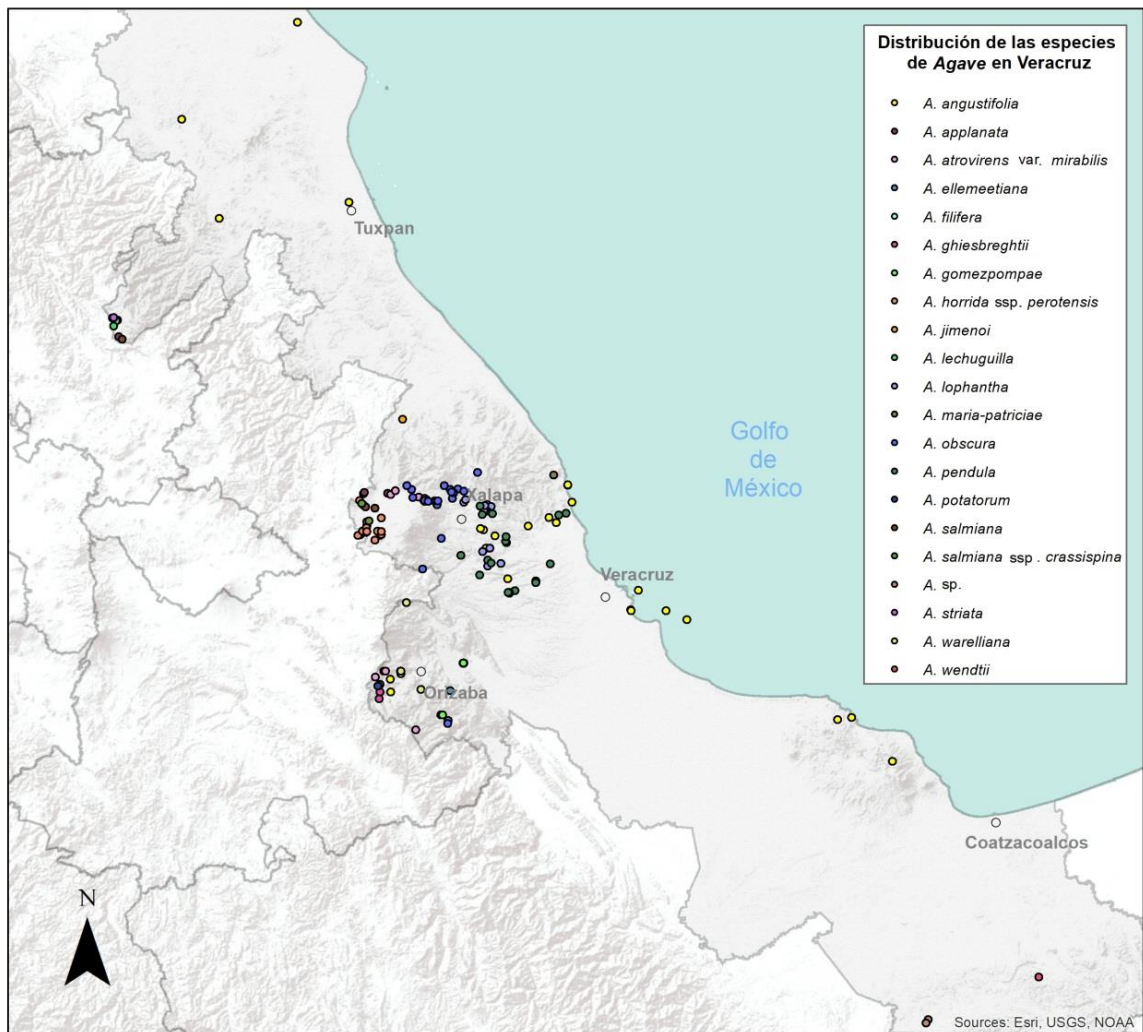
Treinta poblaciones de *Agave s.s.* fueron identificadas en Veracruz y áreas adyacentes de Puebla (Fig. 1; Tabla 1), mediante revisión de literatura, de material de herbario y recolectas en campo. Las características generales de las localidades de estudio se muestran en el Apéndice 1 (INEGI, 2010). El presente estudio incluye sólo a las especies de *Agave sensu stricto*, por lo que se excluye a los géneros relacionados, mencionados en la introducción.

Se examinaron 174 especímenes herborizados de *Agave* en los principales herbarios de México tales como CHAPA, ENCB, MEXU y XAL (acrónimos de acuerdo con Index Herbariorum <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>). En condiciones naturales se examinaron 76 individuos con estructuras reproductivas bien desarrolladas; con base en el número de individuos recolectados y muestras de herbario se consideró una muestra de tres a ocho ejemplares por población de cada taxón, excepto *A. maria-patriciae* Cházaro & Arzaba y *A. warelliana* Hort. ex Baker, de los cuales sólo se pudo consultar un individuo; el número de individuos de campo y herbario examinados se muestra en la Tabla 1.

### Selección y determinación de caracteres

Se seleccionaron 65 caracteres morfológicos, 38 cuantitativos y 27 cualitativos, a partir de tallo, rosetas, hojas, inflorescencias, frutos y semillas (Tablas 2 y 3). Se midieron tres hojas, flores y frutos; las flores y los frutos se seleccionaron al azar del ápice, parte media y base de la porción fértil del escapo; se hicieron mediciones de 3 a 5 semillas por ejemplar. Los caracteres empleados en el análisis se seleccionaron con base en las descripciones morfológicas de Gentry (1982) y García-Mendoza (2011); corresponden a los caracteres utilizados con mayor frecuencia para describir a las especies del grupo de estudio. Las medidas fueron hechas en 29 de 30 poblaciones reconocidas para el área de estudio; los individuos analizados corresponden a ejemplares silvestres, excepto *Agave wendtii* Cházaro, especie descrita originalmente de ejemplares cultivados y de la cual no se hicieron colectas en campo. Las poblaciones fueron consideradas como Unidades Taxonómicas Operativas (UTOs) indicadas en la Tabla 1. La población de *Agave filifera* Salm-Dyck no fue incluida en el análisis debido a la falta de material botánico, tanto de herbario como de campo.

Los caracteres cuantitativos fueron medidos con cinta métrica, regla y vernier; cuando fue necesario se usó microscopio estereoscópico con aumento 10x, el cual se utilizó para facilitar la medición de las estructuras florales. La determinación de los caracteres cualitativos se llevó a cabo con observaciones directas de los individuos seleccionados en el campo o de los especímenes de herbario disponibles. Los colores de las estructuras se identificaron con base en las descripciones de Gentry (1982) y García-Mendoza (2011), así como en los protólogos de las especies de reciente descripción. Después se agruparon en las categorías empleadas en el análisis. Las formas de plano longitudinal fueron descritas de acuerdo con Radford *et al.* (1974).



**Fig. 1.** Ubicación del área de estudio; los símbolos (●) indican la localización de las poblaciones de *Agave* incluidas en el estudio

#### **Análisis de agrupamiento**

Este análisis se llevó a cabo con una matriz básica de datos (MBD) elaborada con caracteres cualitativos y cuantitativos; la MBD final consistió de 29 poblaciones y 57 caracteres. Posteriormente, se construyó una matriz de semejanza entre UTOs, con el uso del coeficiente de

distancia Euclidiana; las UTOs fueron agrupadas por el procedimiento de la media aritmética no ponderada (UPGMA-por sus siglas en inglés) y luego representados en un dendrograma (Palacio *et al.*, 2020). Los análisis se llevaron a cabo con el programa PC-ORD versión 6 (McCune y Mefford, 2011).

**Tabla 1.** Especies de *Agave s.s.* registradas en el estado de Veracruz y áreas aledañas. Poblaciones (UTOs) y acrónimos usados para el análisis fenético de las especies de *Agave L.* en Veracruz. \*Poblaciones localizadas en Puebla en los límites con el estado de Veracruz. NIC: número de individuos recolectados en campo; NIH: número de individuos consultados en los herbarios

Población	Especie	Localidad, Municipio	NIC	NIH
Agaang2	<i>A. angustifolia</i> Haw.	Alvarado, Alvarado	4	23
Agaang1	<i>A. angustifolia</i> Haw.	Villa Rica, Actopan	3	
Agaapp1	<i>A. applanata</i> Hort. ex K.Koch	Los Humeros, Chignautla*	3	9
Agaapp2	<i>A. applanata</i> Hort. ex K.Koch	Cerro del Vigía, Mastaloyan, Chignautla*	3	
Agaapp3	<i>A. applanata</i> Hort. ex K.Koch	Tepeyahualco, Tepeyahualco*	3	
Agaatr1	<i>A. atrovirens</i> var. <i>mirabilis</i> (Trel.) Gentry	Tepezteco, Villa Aldama	3	7
Agaell	<i>A. ellemetiana</i> K.Koch	El Precipicio, Zongolica	2	1
Agaghi	<i>A. ghiesbreghtii</i> Hort. ex Jacobi	Maltrata, Maltrata		3
Agagom	<i>A. gomezpompae</i> Cházaro & Jimeno-Sevilla	Divino Rostro, Amatlán		3
Agahor1	<i>A. horrida</i> Lem. ex Jacobi subsp. <i>perotensis</i> B.Ulrich	Cerro del Vigía, Perote	5	15
Agahor2	<i>A. horrida</i> Lem. ex Jacobi subsp. <i>perotensis</i> B.Ulrich	Totalco, Perote	4	
Agajim	<i>A. jimenoii</i> Cházaro & A. Vázquez	El Encanto, Tlapacoyan	3	2
Agalec1	<i>A. lechuguilla</i> Torr.	Santiago, Huayacocotla	4	6
Agalec2	<i>A. lechuguilla</i> Torr.	El Zapote, Huayacocotla	4	
Agalop	<i>A. lophantha</i> Schiede	Almolonga, Alto Lucero	4	17
Agamar	<i>A. maria-patriciae</i> Cházaro & Arzaba	Sierra de Monte de Oro, Alto Lucero		1
Agaobs1	<i>A. obscura</i> Schiede	La Joya, Acajete	3	37
Agaobs2	<i>A. obscura</i> Schiede	Barranca Las Minas, Las Minas	4	
Agapen1	<i>A. pendula</i> Schnittsp.	Trapiche de Rosario, Actopan	3	27
Agapen2	<i>A. pendula</i> Schnittsp.	Cascada Xoltepec, E. Zapata	4	
Agapot	<i>A. potatorum</i> Zucc.	El Rincón, Maltrata	3	2
Agasal2	<i>A. salmiana</i> Otto ex Salm-Dyck subsp. <i>salmiana</i>	Frijol Colorado, Perote	3	6
Agasal1	<i>A. salmiana</i> subsp. <i>crassispina</i> (Trel. ex L.H. Bailey) Gentry	Frijol Colorado, Perote	3	2
Agasal3	<i>A. salmiana</i> subsp. <i>crassispina</i> (Trel. ex L.H. Bailey) Gentry	Las Blancas, Huayacocotla	3	
Agawar1	<i>A. warelliana</i> Hort. ex Baker	Cañada río Ayohuxtla, Calchahualco	2	6
Agawar2	<i>A. warelliana</i> Hort. ex Baker	Piedra del águila, Cd. Mendoza	2	
Agawar3	<i>A. warelliana</i> Hort. ex Baker	Petalcalca, Tenejapa	1	
Agawen1	<i>A. aff. wendtii</i>	Río Chalchijapa, Uxpanapa	0	3
Agawen2	<i>A. wendtii</i> Cházaro	El Encajonado, Uxpanapa		4

**Análisis de componentes principales (ACP)**

Se elaboró una matriz básica de datos (MBD) con 29 UTOs y 38 caracteres cuantitativos con las medidas promedio de los individuos examinados. Los datos cuantitativos fueron estandarizados con ajuste a la desviación estándar, y luego se aplicó de manera preliminar un análisis de componentes principales para detectar posibles correlaciones entre caracteres, y eliminar efectos de colinealidad.

**Tabla 2.** Caracteres cualitativos y sus estados de caracteres usados en el análisis multivariado.

Caracter	Estado de carácter	Código
Tallo	0 = ausente; 1 = presente	tallo
Hábito de roseta	1 = solitario; 2 = surculosa; 3 = cespitosa; 4 = ramificada	habros
Forma de la hoja	1 = linear-lanceolada; 2 = ensiforme; 3 = lanceolada; 4 = ovada-lanceolada; 5 = ovada; 6 = elíptica; 7 = deltoide	forhoj
Color de la hoja	1 = verde; 2 = glauca (blanca); 3 = verde pálido; 4 = verde brillante; 5 = verde amarillento; 6 = verde oscuro	colhoj
Línea central de la hoja	0 = ausente; 1 = presente	linchoj
Color de la espina terminal de la hoja	0 = ausente; 1 = café oscuro; 2 = café rojizo; 3 = castaño; 4 = gris; 5 = mismo color de la hoja	colespt
Forma de la espina terminal de la hoja	0 = ausente; 1 = cónico-aguda; 2 = plana aguda; 3 = cóncava sinuosa	forespt
Patrón de crecimiento de los dentículos	0 = ausente; 1 = rodeando la hoja completamente; 2 = ausente hacia el ápice de la hoja	pcreden
Color de los dentículos	0 = ausente; 1 = café oscuro; 2 = café rojizo; 3 = castaño; 4 = gris; 5 = mismo color que la hoja	colden
Forma de los dentículos	0 = ausente; 1 = triangular; 2 = irregularmente curvado; 3 = curvado cuspidado; 4 = reflexo	forden
Margen córneo de la hoja	0 = ausente; 1 = presente	machoj
Forma de la inflorescencia	1 = paniculada; 2 = espigada	forinf
Zona de floración de la inflorescencia	1 = tercio superior; 2 = arriba de la mitad; 3 = tercio inferior	zflinf
Forma de las brácteas del escapo	1 = linear triangular; 2 = ampliamente triangular; 3 = triangular; 4 = ovada	forbra
Margen de las brácteas del escapo	1 = entero; 2 = entero papiráceo; 3 = entero involuto; 4 = córneo	marbraes
Color de las brácteas del escapo	1 = verde oscuro; 2 = verde rojizo; 3 = verde pálido; 4 = rojizo	colbraces
Forma de las bractéolas	1 = linear triangular; 2 = ampliamente triangular; 3 = triangular; 4 = ovada	forbra
Color de las bractéolas	1 = verde oscuro; 2 = verde rojizo; 3 = verde pálido; 4 = rojizo	colbra
Forma de los tépalos	1 = lanceolado; 2 = linear lanceolado; 3 = oblongo	fortep
Color de tépalos	1 = verde; 2 = amarillo; 3 = púrpura	coltep
Quilla del tépalo interno	0 = ausente; 1 = presente	qutein
Forma del ápice de los tépalos	1 = agudo; 2 = redondo; 3 = obtuso; 4 = cuculiforme	foratep
Color del filamento del estambre	1 = verde; 2 = amarillo; 3 = café; 4 = púrpura	colfiles
Color de antera	1 = amarillo; 2 = púrpura	colant

Color del estilo	1 = verde; 2 = amarillo; 3 = púrpura	colest
Forma del fruto	1 = elíptico; 2 = ovado; 3 = oblongo	forfru
Forma de semilla	1 = lunulada; 2 = auriculada	forsem

**Tabla 3.** Caracteres cuantitativos seleccionados para el análisis de componentes principales. Medidas en centímetros.  
\*\* Valores absolutos

<b>Caracter</b>	<b>Código</b>
Longitud del tallo	lontal
Anchura de roseta	ancros
Número de hojas por roseta**	numhros
Longitud de hojas	lonhoj
Anchura de la parte media de la hoja	anmhoj
Longitud de espina terminal de la hoja	lonespth
Longitud del canalículo de espina terminal	loncanet
Longitud de dentículos	londen
Longitud de inflorescencia	loninf
Número de ramas de la inflorescencia**	numrinf
Longitud de brácteas del escapo	lonbraes
Longitud de bracteolas	lonbra
Anchura de la base de bractéolas	ancbbra
Longitud de flores	lonflo
Longitud del cuello de la flor	loncuef
Anchura del cuello de la flor	ancuef
Longitud del tubo del perigonio	lontubp
Longitud del tépalo externo de la flor	lonteeef
Anchura del tépalo externo de la flor	anteef
Longitud del filamento del estambre	lonfile
Anchura del filamento del estambre	ancfile
Inserción del filamento del estambre en el tubo del perigonio	insfiltp
Longitud de antera	lonant
Anchura de antera	ancant
Longitud del estilo	lonest
Anchura del estilo	ancest
Anchura del ovario	ancova
Longitud del fruto	lonfru
Longitud del pedicelo del fruto	lonpedf
Longitud de semilla	lonsem



Después de esta prueba se eliminaron ocho caracteres, la matriz final de datos incluyó 29 UTOs y 30 caracteres cuantitativos.

Se llevó a cabo el análisis de componentes principales para explorar la relación entre las unidades taxonómicas y ponderar la importancia de los caracteres que mejor discriminan a los taxones. Inicialmente se calculó una matriz de correlación entre los 30 caracteres cuantitativos como base para estimar los valores y vectores característicos. Luego, las UTO's fueron ordenadas en los ejes que representan los primeros tres componentes principales. Los análisis descritos se efectuaron con el programa PC-ORD versión 6 (McCune y Mefford, 2011).

## RESULTADOS

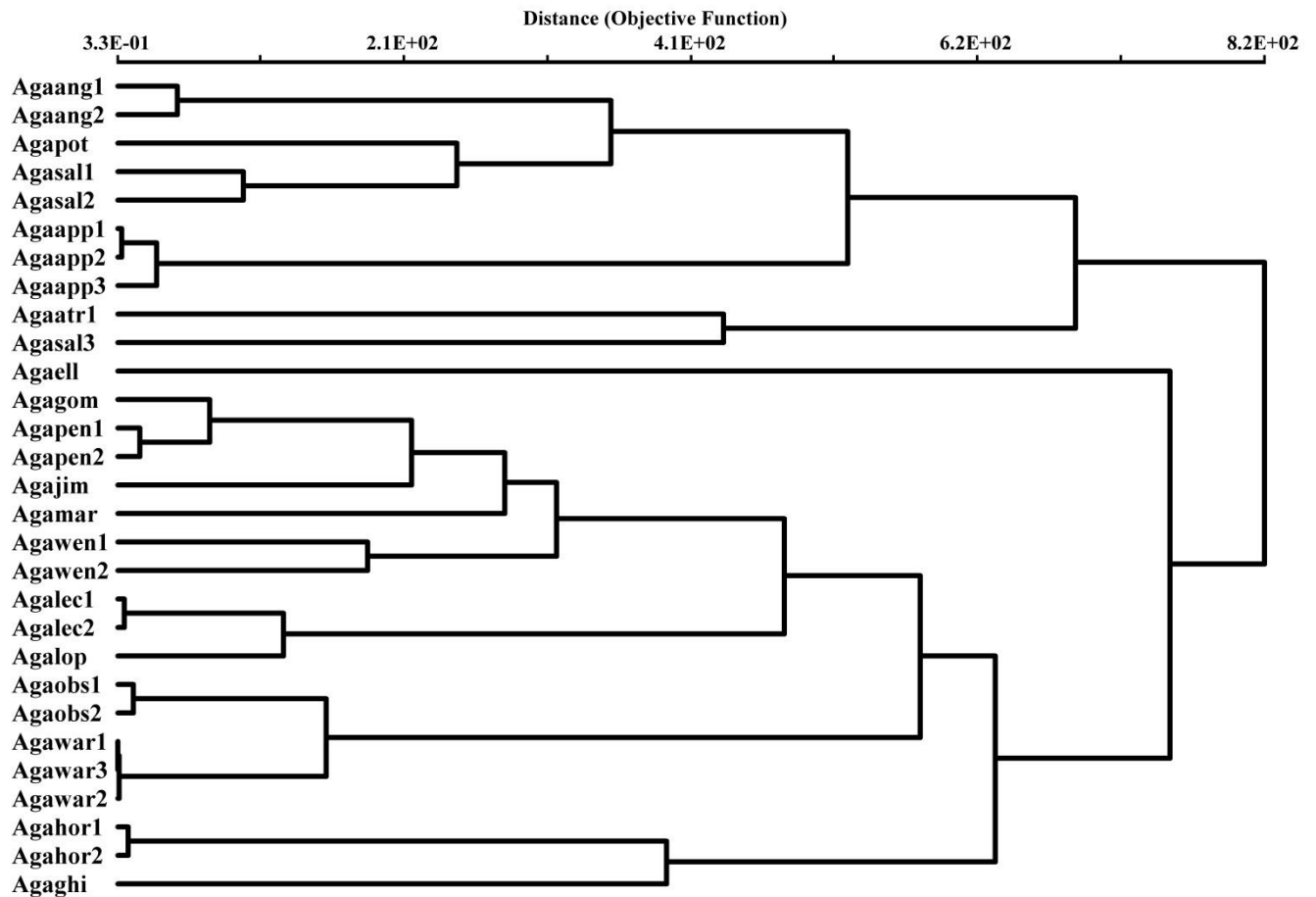
### Análisis de agrupamiento

El análisis de grupos de las poblaciones de *Agave* diferenció 20 taxa, que corresponde con 17 especies. El dendrograma obtenido (Fig. 2) indica que los dos grupos principales se diferencian a una distancia de 8.3 y corresponden con los subgéneros *Agave* y *Littaea*, los cuales se diferencian morfológicamente por el tipo de inflorescencia; *Agave* (Agaang1-Agasal3) con inflorescencia en panícula, lateralmente ramificada y *Littaea* (Agaell-Agaghi) con inflorescencias espigadas, cuyas flores están agrupadas en pares o en grupos cortamente pedunculados.

A una distancia de 6.9, el subgen. *Agave* está dividido en dos grupos que corresponden con dos secciones. El primero (Agaatr1, Agasal3) está formado por poblaciones con individuos de *A. atrovirens* Karw. ex Salm-Dyck var. *mirabilis* (Trel.) Gentry y *A. salmiana* Otto ex Salm-Dyck subsp. *crassisipina* pertenecientes a las secciones Hiemiflorae Gentry y Salmianae A. Berger respectivamente. Ambos taxones tienen rosetas mayores de 2 m de ancho, con hojas de más de 1.5 m de largo y 25 cm de ancho e inflorescencias que pueden exceder 7 m de alto.

El segundo grupo (Agaang1-Agaapp3) está dividido en dos subgrupos a una distancia de 5.2. El primero (Agaapp1-Agaapp3) formado por las poblaciones de *A. applanatta* Hort. ex K.Koch el cual tiene rosetas de tamaño medio entre 1.2 a 1.5 m de ancho, hojas entre 70 a 80 cm de largo e inflorescencias entre 6 a 9 m de alto. Este taxón es la única especie representativa de la sección Ditepalae Gentry en Veracruz.

El segundo subgrupo (Agaang1-Agasal2) está formado por las poblaciones de tres especies cuya morfología es marcadamente diferente. Dentro de este subgrupo, a una distancia de 0.39, las poblaciones (Agaang1-Agaang2) de *A. angustifolia* Haw. se separan del resto de las poblaciones, ésta es la única especie de la sección Rigidae A. Berger en Veracruz; este taxón presenta una amplia variación morfológica con rosetas entre 1 a 1.4 m de ancho, hojas entre 48 a 91 cm de largo e inflorescencias entre 2 a 4.2 m de alto. La población Agapot está separada a una distancia de 2.7 y corresponde a *A. potatorum* Zucc., esta especie tiene rosetas pequeñas entre 30 a 66 cm de ancho, hojas entre 21 a 31 cm de largo e inflorescencias entre 3.9 a 5 m de alto; junto con *A. atrovirens*, forma parte de la sección Hiemiflorae.



**Fig. 2.** Dendrograma derivado del análisis de agrupamiento de las especies de *Agave s.s.* en Veracruz y áreas aledañas de Puebla, mediante el método de UPGMA, y el uso del coeficiente de distancia euclidiana

A una distancia de 0.7 se ubican dos poblaciones de *A. salmiana* (Agasal1 y Agasal2) de la sección Salmianae; la primera corresponde con *A. salmiana* subsp. *crassispina* (Trel. ex LH Bailey) Gentry, esta subespecie está caracterizada por presentar rosetas entre 1.4 a 1.5 m de ancho, hojas entre 70 a 90 cm de largo e inflorescencias entre 5 a 7.5 m de alto. La población Agasal2, corresponde con *A. salmiana* subsp. *salmiana* y tiene rosetas de 1.8 a 2.1 m de ancho, hojas de 90 a 100 cm de largo e inflorescencias hasta 7.5 m de alto.

Respecto al subgen. *Littaea*, la población Agaell de *A. ellemeetiana* K. Koch está separada por una distancia de 7.6. Esta especie de la sección Choritepalae Gentry es morfológicamente diferente del resto de las especies de *Littaea*; tiene hojas con dentículos, con margen agudo y sin espina terminal, posee las hojas más anchas (21 cm) de este subgénero y con un muy pequeño tubo del perigonio, 0.2 cm de largo y, en algunos casos, con apariencia discoidal.

Dos grupos se forman a una distancia de 6.3. El primero (Agagom-Agawar2) consiste de 10 especies agrupadas como sigue: el subgrupo (Agagom-Agalop) de ocho especies con rosetas de tamaño pequeño a intermedio, caulescentes o acaulinadas, hojas que no exceden 7.5 cm de

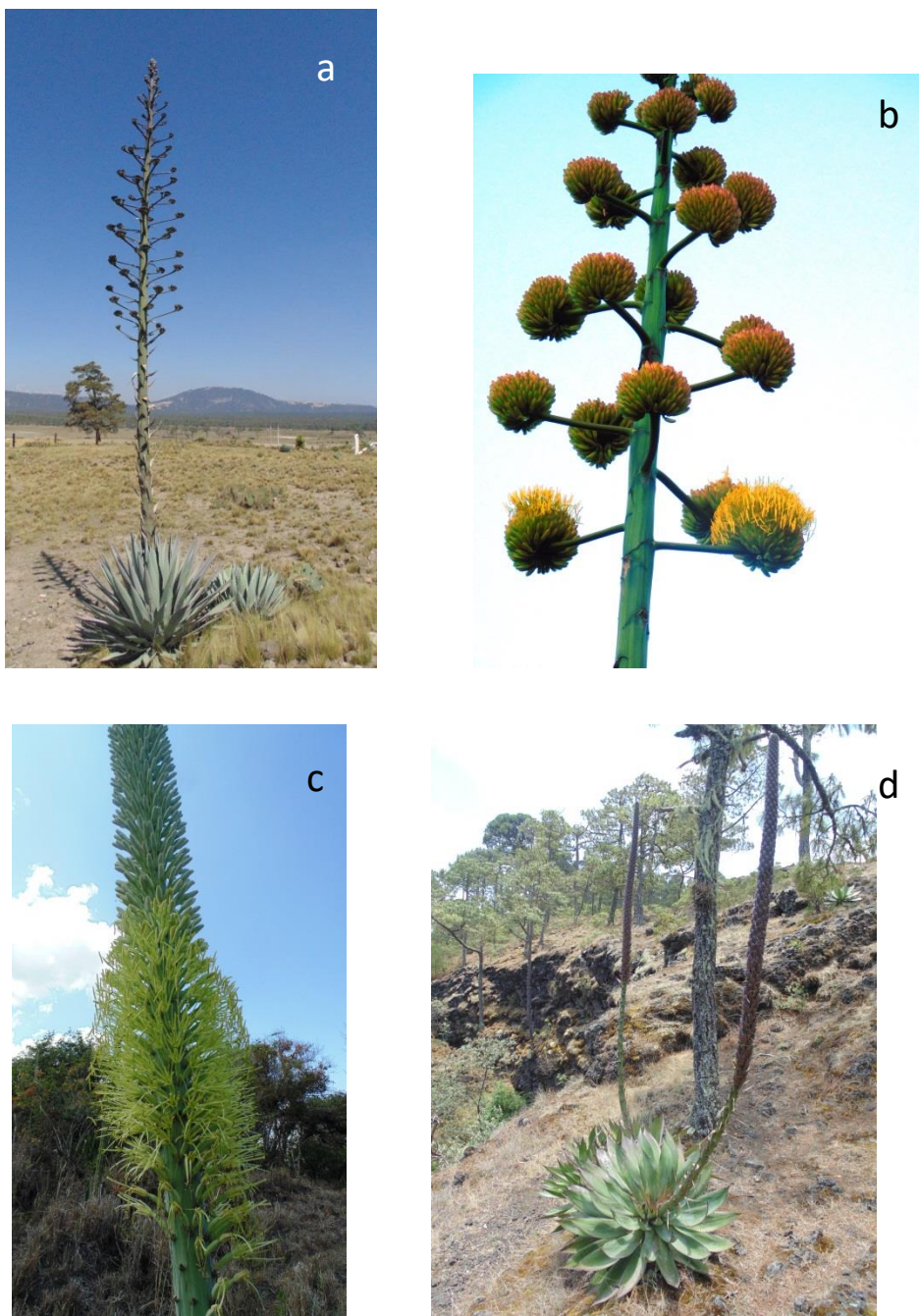
ancho, brácteas del escapo hasta 15 cm de largo y flores entre 2.5 a 5.2 cm de largo. A una distancia de 4.7, se diferencian las poblaciones (Agalec1-Agalop) pertenecientes a *A. lechuguilla* Torr. y *A. lophantha* Schiede de la sección Marginatae Gentry; estas incluyen individuos acaulescentes o subacaulescentes, hojas lineares o linear-lanceoladas con márgenes córneos, espina terminal y largos dentículos, e inflorescencias alrededor de 2.2 m de alto.

Las poblaciones (Agagom-Agawen2) de *A. gomezpompae* Cházaro & Jimeno-Sevilla, *A. pendula* Schnittsp., *A. jimenoii* Cházaro & A. Vázquez, *A. maria-patriciae* Cházaro & Arzaba, *A. wendtii* Cházaro y *A. aff. wendtii* comprenden la mayor parte de la sección Polycephalae Gentry; son caulescentes, excepto *A. wendtii*, con hojas lanceoladas a oblanceoladas sin margen córneo, excepto *A. aff. wendtii*, espina terminal y pequeños dentículos e inflorescencia de menos de 2 m de alto, excepto *A. pendula*. El subgrupo (Agaobs1-Agawar2) está formado por el resto de las especies de la sección Polycephalae *A. obscura* Schiede y *A. warelliana* Hort. ex Baker con rosetas medianas, acaulescentes, hojas hasta de 13 cm de ancho, brácteas hasta 35 cm largo y flores entre 4.1 a 5.8 cm de largo.

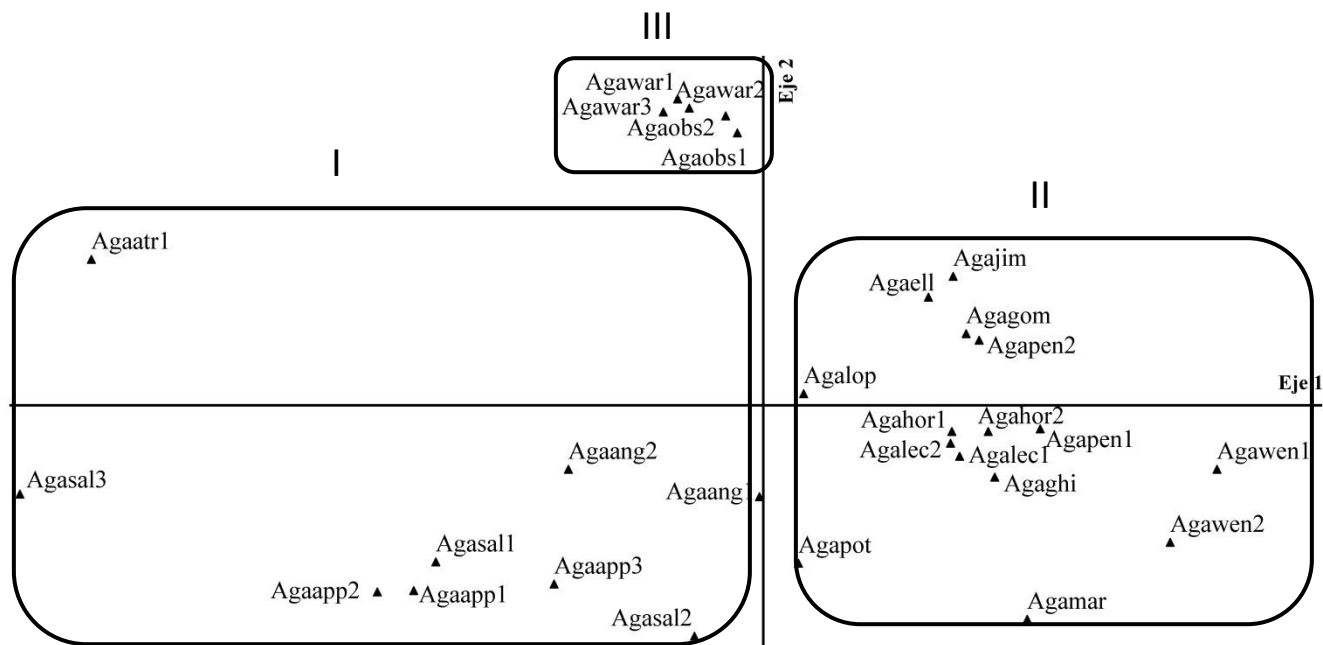
El segundo grupo dentro de *Littaea* (Agahor1-Agaghi) está formado por dos especies separadas a una distancia de 3.8. *A. horrida* Lem. ex Jacobi subsp. *perotensis* B. Ulrich y *A. ghiesbreghtii* Hort. ex Jacobi las cuales, junto con *A. lechuguilla* y *A. lophantha*, forman la sección Marginatae en Veracruz. Estas especies pertenecen al complejo cuyos miembros son difíciles de delimitar. Ambos tienen dimensiones semejantes en el tamaño de rosetas, número de hojas por roseta, y similitudes en la forma de las hojas y altura de la inflorescencia, pero diferentes en el largo de las hojas y el tamaño de los dentículos, los cuales son más grandes en *A. ghiesbreghtii* mientras que el largo de las flores y el cuello de la flor son más grandes en *A. horrida* subsp. *perotensis*. Algunas de las especies características de los subgéneros *Agave* y *Littaea* se muestran en la Figura 3.

#### **Análisis de componentes principales (ACP)**

La variación acumulada en los primeros tres componentes (CP) fue de 60.8% de la variación total de los caracteres; la distribución bidimensional de las poblaciones en la gráfica concuerda en general con el análisis de agrupamiento (Fig. 4). El primer componente (CP1) explica el 38.7% de la varianza; los caracteres más importantes en este componente son: largo de la flor, largo del canalículo de la espina terminal, largo de la antera, ancho de la parte media de la hoja, largo de las brácteas del escapo y largo del tubo del perigonio, las cuales son las variables con los mayores valores de correlación dentro del CP1 (Tabla 4). La distribución de los taxa en los ejes cartesianos del CP1 separa las poblaciones con individuos que poseen mayor tamaño de estructuras florales, espinas y brácteas del escapo, pertenecientes a las secciones Salmianae, Hiemiflorae y Ditepalae. En el margen opuesto de este eje se encuentran las poblaciones con dimensiones menores en las características antes mencionadas, que pertenecen a las secciones Polycephalae, Choritepalae y Marginatae.



**Fig. 3.** Especies representativas del género *Agave*. Subgénero *Agave* : a) *A. applanata* secc. Ditepalae; b) *A. atrovirens*, secc. Hiemiflorae. Subgénero *Littaea*: c) *A. lophanta*, secc. Marginatae; d) *A. obscura*, secc. Polycephalae



**Fig. 4.** Representación bidimensional de los componentes CP1 y CP2 derivado del análisis de 29 poblaciones y 30 caracteres morfológicos cuantitativos de *Agave* s.s. en Veracruz y áreas aledañas de Puebla. (I) poblaciones que pertenecen a las secciones Salmianae, Hiemiflorae (en parte) y Ditepalae; (II) secciones Polycephalae (en parte), Choritepalae y Marginatae; (III) poblaciones de Polycephalae con estructuras florales de mayor tamaño. Acrónimos de las especies de acuerdo con la Tabla 1.

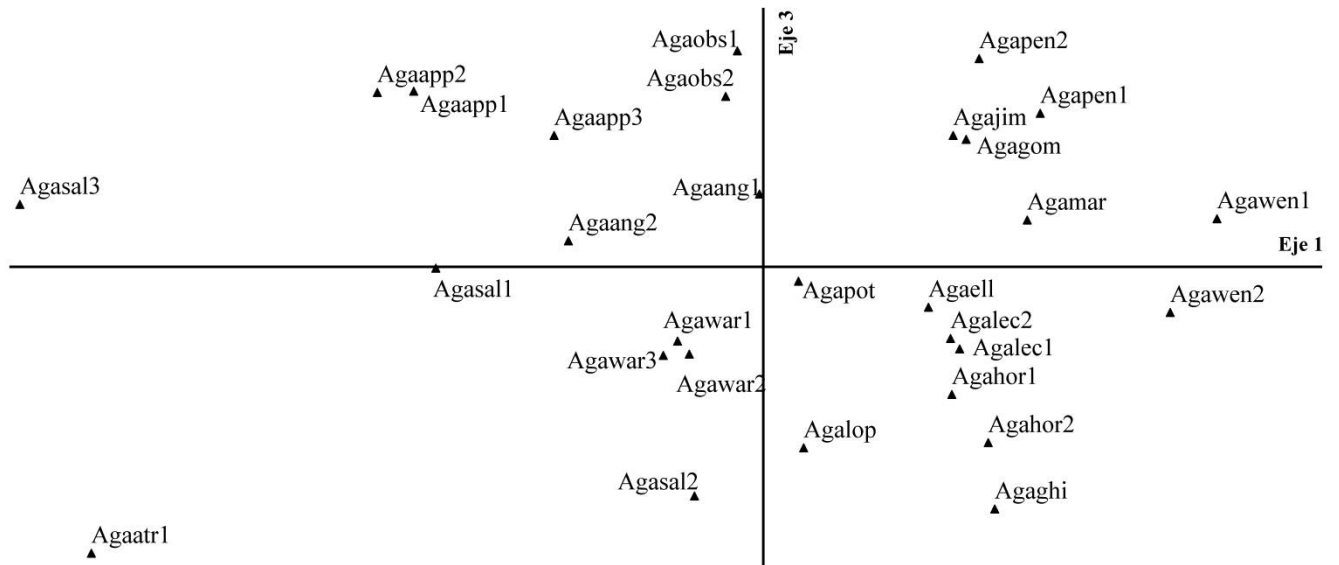
En el segundo componente (CP2), con una variación explicada de 12.7%, los caracteres de mayor peso son: ancho del tépalo externo de la flor, largo del pedicelo del fruto, largo del estilo, largo del tépalo externo de la flor y longitud del cuello de la flor. El CP2 diferenció claramente las especies con estructuras florales más grandes dentro de la sección Polycephalae. El tercer componente (CP3) explicó un 9.3% de la variación, y los caracteres con mayor peso son: inserción del filamento del estambre en el tubo del perigonio, ancho del cuello de la flor, ancho del filamento del estambre y largo de las bracteolas.

**Tabla 4.** Correlación de los caracteres con los primeros tres componentes principales derivado del análisis de las especies de *Agave* s.s. en Veracruz.

Variable	Eigenvector		
	1	2	3
lontal	0.3521	-0.0122	0.3808
ancros	-0.6682	0.2783	-0.3604
numhros	0.0283	-0.1997	-0.4453
lonhoj	-0.6955	0.2166	-0.1904
anmhoj	-0.8005	-0.0362	-0.1993
lonespth	-0.6506	-0.4137	-0.4926

loncanet	-0.8613	-0.2856	-0.1829
londen	-0.0611	-0.2365	-0.3693
lonbraes	-0.7917	0.2449	-0.1281
lonbra	0.1609	0.4169	-0.5192
ancbra	-0.5204	0.3906	-0.2872
loninf	-0.5289	-0.2721	0.1987
numrinf	-0.6917	-0.4797	0.2508
lonflo	-0.9311	0.0319	0.0142
loncuf	-0.6787	-0.5082	-0.0045
ancuf	-0.6458	-0.1201	0.5493
lontubp	-0.7823	0.0784	0.4039
lontef	-0.7163	0.5301	-0.1141
anteef	-0.1599	0.6351	0.2381
lonfile	-0.7121	0.4624	-0.2211
ancfile	-0.6189	-0.0009	0.5455
insfiltp	-0.6142	0.2748	0.5534
lonant	-0.8317	0.2577	-0.0593
ancant	-0.4030	0.3257	-0.0206
lonest	-0.6362	0.6193	0.0853
ancest	-0.4288	-0.3889	-0.0263
ancova	-0.7387	-0.2727	0.2512
lonfru	-0.6773	-0.4558	-0.1294
lonpedf	-0.4526	-0.6295	-0.1017
lonsem	-0.5249	-0.1282	-0.2876

La separación de las OTUs en los CP1 y CP3, se muestra en la Figura 5. En la parte superior del CP3, las poblaciones que presentan como característica una mayor distancia de inserción del filamento en el tubo del perigonio, están ordenadas en proporción al tamaño de la flor, lo cual corresponde con las secciones Ditepalae, Rigidiae y las especies de mayor tamaño de la sección Polycephalae.



**Fig. 5.** Representación bidimensional de los componentes CP1 y CP3 derivado del análisis de 29 poblaciones y 30 caracteres morfológicos cuantitativos de *Agave s.s.* en Veracruz y áreas aledañas de Puebla.

## DISCUSIÓN

El presente estudio permite reconocer claramente 17 especies en el estado de Veracruz y zonas adyacentes de Puebla, con la excepción de la población Agawen1 que fue determinada como *A. aff. wendtii*, sin embargo, es necesario llevar a cabo un estudio más detallado para confirmar la identidad taxonómica de estos individuos.

Los dos mayores grupos en el dendrograma (subgéneros *Agave* y *Littaea*) y sus subgrupos corresponden con la más aceptada clasificación morfológica tradicional (Gentry, 1982). Algunas características vegetativas tales como el tamaño y forma de las dentículas, espinas y hojas han sido usadas para la separación e identificación de especies dentro de complejos taxonómicos (Rodríguez-Garay *et al.*, 2009; Figueredo *et al.*, 2014).

Los análisis de agrupamiento y de componentes principales mostraron la formación de subgrupos en ambos subgéneros donde las especies pertenecientes a diferentes secciones están combinadas. En *Agave* los subconjuntos (Agaatr1-Agasal3) y (Agapot-Agasal1-Agasal2) comparten especies de las secciones Salmianae y Hiemiflorae y en *Littaea* se observa la disociación de *A. obscura* y *A. warelliana* del resto de las especies de la sección Polycephalae.

La sección Rigidae en Veracruz está claramente identificada y es representada por *A. angustifolia*. La variabilidad morfológica que presentan las poblaciones analizadas no fue suficiente para reconocer categorías infraespecíficas. Es necesario incrementar el número de poblaciones analizadas para verificar la existencia de algunas de las variedades descritas para esta especie, la cual tiene la mayor amplitud de variación morfológica y distribución geográfica en México (Gentry, 1982; García-Mendoza, 2011).

Las poblaciones de *A. salmiana* subsp. *salmiana* y *A. salmiana* subsp. *crassispina* son claramente reconocibles. La subsp. *crassispina* difiere de la variedad *salmiana*, en general, en el tamaño de la planta, forma y tamaño de las hojas y espinas, largo de la inflorescencia, tamaño de las brácteas del escapo y flores. La subespecie *crassispina* representa la forma silvestre de *A. salmiana*, mientras que la subsp. *salmiana* es un conjunto de formas cultivadas principalmente para la elaboración de aguamiel y “pulque”; esta subespecie presenta una gran plasticidad morfológica debido al proceso de domesticación al que ha estado sujeta (Gentry, 1982; Thiede, 2001; García-Mendoza, 2011; Mora-López *et al.*, 2011).

El subgénero *Littaea* contiene el mayor número de especies (12) de *Agave s.s.* en Veracruz. El análisis de agrupamiento indicó una alta diferenciación morfológica de *A. ellemeetiana* con respecto a los otros taxa. Thiede (2014) reconoció la subsp. *subdentata*, la cual está restringida a la Sierra Madre del Sur en el estado de Oaxaca, esta subespecie no fue registrada en Veracruz, sin embargo, debido a los pocos especímenes de *A. ellemeetiana* colectados en el estado, su presencia no puede ser descartada.

La sección Polycephalae concentra la mayor riqueza de especies en Veracruz. Las ocho especies de la sección Polycephalae están separadas de acuerdo al análisis de agrupamiento, por el tamaño de sus estructuras florales. La identidad de la población Agawen1 no fue satisfactoria; ésta difiere de la población Agawen2 por la presencia de tallo, margen córneo e inflorescencia hasta de 2 m de alto. Es necesario llevar a cabo un análisis más detallado para reconocer si *A. wendtii* presenta una mayor plasticidad morfológica de lo que ha sido registrado (Cházaro, 1997; Jimeno-Sevilla, 2010) o si las dos poblaciones estudiadas corresponden a entidades diferentes.

El análisis de ordenación por componentes principales reconoce la sección Marginatae formada por cuatro especies morfológicamente semejantes (Gentry, 1982). Sin embargo, Gil-Vega *et al.* (2007) sugieren que la semejanza morfológica de la sección Marginatae no representa necesariamente una relación genética entre sus miembros, por lo que quizá estudios adicionales de morfología y genética contribuyan a establecer la posición taxonómica de estas especies.

## CONCLUSIONES

Los análisis multivariados apoyan el reconocimiento de 17 especies de *Agave s.s.* registradas en Veracruz y zonas adyacentes de Puebla, México. Los altos porcentajes de variación observados en los caracteres florales cuantificados apoyan el empleo de las características de la flor como atributos importantes para establecer las semejanzas o diferencias morfológicas que contribuyan a la taxonomía de las especies de *Agave s.s.*

La morfología descrita para algunas especies como *A. jimenoii*, *A. ghiesbreghtii* y *A. gomezpompae* no pudo ser enteramente representada debido a los pocos individuos conocidos, en algunos casos solo se encontró la población localizada en la localidad tipo de la especie.

Es importante mencionar que, de acuerdo con el análisis de componentes principales, entre las características cuantitativas más relevantes en la diferenciación de los taxones, sobresalen la longitud de las flores, longitud de las anteras y el ancho medio de las hojas.



## AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México (número de beca 618338), otorgada al primer autor para estudios de Maestría en Ciencias.

## LITERATURA CITADA

- APG III, The Angiosperm Phylogeny Group. (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 122-127.
- APG IV, The Angiosperm Phylogeny Group. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1), 1-20. <http://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Arroyo-Consultchi, G., Terrazas, T., Arias, S., & López-Mata, L. (2010). Delimitación de *Neobuxbaumia mezcalensis* y *N. multiareolata* (Cactaceae) con base en análisis multivariados. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 86, 53-64.
- Avendaño-Arrazate, C., Iracheta-Donjuan, L., Godínez-Aguilar, J., López-Gómez, P., & Barrios-Ayala, A. (2015). Caracterización morfológica de *Agave cupreata*, especie endémica de México. *Phyton*, 84, 148-162.
- Barrientos-Rivera, G., Esparza, E., Segura, H., Talavera, O., Sampedro, M., & Hernández, E. (2019). Caracterización morfológica de *Agave angustifolia* y su conservación en Guerrero, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 10(3), 655-668. <http://doi.org/10.29312/remexca.v10i3.1554>
- Castro-Castro, A., Rodríguez, A., Vargas-Amado, G., & Ramírez-Delgadillo, R. (2010). Variación morfológica del género *Prochnyanthes* (Agavaceae). *Acta Botánica Mexicana*, 92, 29-49.
- Cházaro, M. (1997). Aclaración sobre *Agave wendtii*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 42(4), 95.
- Cházaro-Basáñez, M. (1989). Agavaceae del centro de Veracruz y zona limítrofe con Puebla. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 34(1), 3-16.
- Cházaro-Basáñez, M., Jimeno-Sevilla, D., Van der Meer, P., & Van Roosbroek, J. (2008). *Agave warelliana* (Agavaceae), a new record from Veracruz, Mexico. *International Cactus Adventures*, 78, 20-30.
- Chung, M., Jones, S., Hamrick, J., & Chung, H. (1991). Morphometric and isozyme analysis of the genus *Hosta* (Liliaceae) in Korea. *Plant Species Biology*, 6(1), 55-69. <http://doi.org/10.1111/j.1442-1984.1991.tb00210.x>
- Colunga-García Marín, P. (1998). Origen, variación y tendencias evolutivas del henequén (*Agave fourcroydes* Lem.). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 62, 109-128. <http://doi.org/10.17129/botsoci.1555>
- Cronquist, A., & Takhtajan, A. (1981). *An integrated System of Classification of Flowering Plants*. New York: Columbia University Press. <https://books.google.com.mx/books?id=EBqflbmcwC>
- Eguiarte, L., Souza, V., & Silva-Montellano, A. (2000). Evolución de la familia Agavaceae: Filogenia, biología reproductiva y genética de poblaciones. *Botanical Sciences*, 66, 131-151. <http://doi.org/10.17129/botsoci.1618>
- Figueredo, C., Casas, A., Colunga-García Marín, P., Nassar, J., & González-Rodríguez, A. (2014). Morphological variation, management and domestication of "maguey alto" (*Agave inaequidens*) and "maguey manso" (*A. hookeri*) in Michoacán, México. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 10(1), 1-12. <http://doi.org/10.1186/1746-4269-10-66>

- Figueredo-Urbina, C., Casas, A., & Torres-García, I. (2017). Morphological and genetic divergence between *Agave inaequidens*, *A. cupreata* and the domesticated *A. hookeri*. Analysis of their evolutionary relationships. *PLoS ONE*, 12(11), 1-24. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0187260>
- García-Mendoza, A. (2002). Distribution of *Agave* (Agavaceae) in Mexico. *Cactus and Succulent Journal*, 74(4), 177-187.
- García-Mendoza, A. (2011). Agavaceae. En A. García-Mendoza, *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán* (págs. 1-95). México, D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- García-Mendoza, A., Cházaro-Basáñez, M., Nieto-Sotelo, J., Sánchez Teyer, L., Tapia Campos, E., Gómez Leyva, J., et al. (2017). *Agave*. En A. Gschaedler, *Panorama del aprovechamiento de los Agaves en México* (págs. 15-68). Guadalajara, México: Centro de Investigación y Asistencia en Tecnología y Diseño del Estado de Jalisco, A.C.
- Gentry, H. (1982). *Agaves of Continental North America*. Tucson, AZ: The University of Arizona Press.
- Gil-Vega, K., Díaz-Quezada, C., Nava-Cedillo, A., García-Mendoza, A., & Simpson, J. (2007). Análisis AFLP del género *Agave* refleja la clasificación taxonómica basada en caracteres morfológicos y otros métodos moleculares. En A. Colunga-García Marín, A. Larqué, L. Eguiarte, & D. Zizumbo-Villarreal, *En lo ancestral hay futuro: del tequila, los mezcales y otros agaves* (págs. 23-40). Mérida, Yucatán: Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.
- Gonzalo, R., Aedo, C., Nickrent, D., & García, M. (2012). A numerical taxonomic investigation of *Stipa* Sect. *Smirnovia* and Sect. *Subsmirnovia* (Poaceae). *Systematic Botany*, 37(3), 655-670.
- Gutiérrez, J., Terrazas, T., & Luna-Vega, I. (2017). Morphometric analysis of *Milla biflora* (Asparagaceae: Brodiaeoideae), with and identification key for *Milla*. *Plant Ecology and Evolution*, 150(1), 76-86.
- INEGI. (2010). Compendio de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, 2010. Aguascalientes, Aguascalientes, México. Recuperado el 14 de Junio de 2023, de Compendio de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, 2010. [inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=702825293192](http://inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=702825293192)
- Jiménez-Pérez, N., & Lorea-Hernández, F. (2009). Identity and delimitation of the American species of *Litsea* Lam. (Lauraceae): a morphological approach. *Plant Systematics and Evolution*, 283, 19-32. <https://doi.org/10.1007/s00606-009-0218-0>
- Jimeno-Sevilla, D. (2010). Especies endémicas: *Agave wendtii* Cházaro. En A. Gómez-Pompa, T. Krömer, & Castro-Cortez, *Atlas de la flora de Veracruz: un patrimonio natural en peligro* (págs. 100-102). Veracruz: Gobierno del Estado de Veracruz, Comisión del estado de Veracruz para la Conmemoración de la Independencia Nacional.
- McCune, B., & Mefford, M. (2011). *PC-ORD, Multivariate Analysis of Ecological Data*. Oregon: MjM Software.
- Mora-López, J., Reyes-Agüero, J., Flores-Flores, J., Peña-Valdivia, C., & Aguirre-Rivera, J. (2011). Variación morfológica y humanización de la sección *Salmianae* del género *Agave*. *Agrociencia*, 45(4), 465-477.
- Palacio, F., Apodaca, M., & Crisci, J. (2020). *Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R*. Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Fundación de Historia Natural Félix de Azara.
- Parker, K., Trapnell, D., Hamrick, J., & Hodgson, W. (2014). Genetic and morphological contrasts between wild and anthropogenic populations of *Agave parryi* var. *huachucensis* in south-eastern Arizona. *Annals of Botany*, 113(6), 939-952. <http://doi.org/10.1093/aob/mcu016>

**Recibido:**  
2/febrero/2023

**Aceptado:**  
16/junio/2023

- Peirson, J., Cantino, P., & Ballard Jr, H. (2006). A taxonomic revision of *Collinsonia* (Lamiaceae) based on phenetic analyses of morphological variation. *Systematic Botany*, 31(2), 398-409.
- Poulsen, A., & Nordal, I. (2005). A phenetic analysis and revision of Guineo-Congolese rain forest taxa of *Chlorophytum* (Anthericaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 148, 1-20. <http://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2005.00386.x>
- Radford, A., Dickinson, W., Masey, J., & CR, B. (1974). *Vascular plant systematics*. New York: Harper & Row. <https://books.google.com.mx/books?id=fMcnAAAAYAAJ>
- Ritchie, W. (2012). *Taxonomy and DNA Barcoding in the Genus Manfreda (Salisb.) Asparagaceae*. [PhD thesis]. Little Rock: University of Arkansas.
- Rodríguez-Garay, B., Lomelí-Sención, J., Tapia-Campos, E., Gutiérrez-Mora, A., García-Galindo, J., Rodríguez-Domínguez, J., y otros. (2009). Morphological and molecular diversity of *Agave tequilana* Weber var. Azul and *Agave angustifolia* Haw. var Lineño. *Industrial Crops and Products*, 29(1), 220-228.
- Solano, E. (2000). *Sistemática del género Polianthes L. (Agavaceae)*. [Tesis de Doctor en Ciencias]. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Sosa, V., & Gómez-Pompa, A. (1994). Lista florística. En V. Sosa, *Flora de Veracruz Fascículo 82* (págs. 1-82). Xalapa, Veracruz: Instituto de Ecología, A.C., México y University of California, Riverside.
- Stevens, P. (2001). *Angiosperm Phylogeny Website, version 14*. Recuperado el 25 de Junio de 2018 <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- Thiede, J. (2001). Agavaceae. En U. Eggli, *Illustrated Handbook of Succulent Plants Monocotyledons* (págs. 5-102). Berlin: Springer.
- Thiede, J. (2014). A review of *Agave ellemetiana* K. Koch (Asparagaceae/ Agavaceae). *Bradleya*, 32(32), 146-163. <http://doi.org/10.25223/brad.n32.2014.a7>
- Trelease, W. (1920). Amaryllidaceae. En P. Standley, *Trees and Shrubs of Mexico* (págs. 105-142). Washington: Contributions from the United States National Herbarium. <http://doi.org/10.1038/Ejcn.2010.91>
- Villaseñor, J. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87, 559-902. <http://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>

**Apéndice 1.** Condiciones de clima, suelo y vegetación de las localidades de recolecta de las especies de *Agave* consideradas en el presente trabajo.

<b>Especie</b>	<b>Localidad, Municipio</b>	<b>Clima</b>	<b>T °C</b>	<b>Precipitación</b>	<b>Suelo</b>	<b>Vegetación</b>
<i>A. angustifolia</i> Haw.	Alvarado, Alvarado	Cálido subhúmedo	24-28	1400-2100	Gleysol	Pastizal
<i>A. angustifolia</i> Haw.	Villa Rica, Actopan	Cálido subhúmedo	20-26	1100-1300	Phaeozem y vertisol	Pastizal
<i>A. applanata</i> Hort. ex K.Koch	Los Humeros, Chignautla*	Templado subhúmedo	13-15	600-1600	Regosol, andosol	Pastizal, bosque
<i>A. applanata</i> Hort. ex K.Koch	Cerro del Vigía, Mastaloyan, Chignautla*	Templado subhúmedo	13-15	600-1600	Regosol, andosol	Pastizal, bosque
<i>A. applanata</i> Hort. ex K.Koch	Tepeyahualco, Tepeyahualco*	Semiseco templado	12-16	300-700	Regosol, leptosol	Pastizal, matorral
<i>A. atrovirens</i> var. <i>mirabilis</i> (Trel.) Gentry	Tepozteco, Villa Aldama	Templado subhúmedo	12-16	600-1100	Arenosol, andosol	Bosque
<i>A. ellemeetiana</i> K. Koch	El Precipicio, Zongolica	Semicálido húmedo	14-26	2400-3100	Luvisol, acrisol	Selva
<i>A. ghiesbreghtii</i> Hort. ex Jacobi	Maltrata, Maltrata	Templado subhúmedo	12-20	500-1100	Andosol	Bosque
<i>A. gomezpompae</i> Cházaro & Jimeno-Sevilla	Divino Rostro, Amatlán	Cálido húmedo	20-24	1900-2600	Vertisol, leptosol	Selva
<i>A. horrida</i> Lem. ex Jacobi subsp. <i>perotensis</i> B. Ulrich	Cerro del Vigía, Perote	Semiseco templado	02-14	300-1300	Arenosol, andosol	Bosque, matorral
<i>A. horrida</i> Lem. ex Jacobi subsp. <i>perotensis</i> B. Ulrich	Totalco, Perote	Semiseco templado	02-14	300-1300	Arenosol, andosol	Bosque, matorral
<i>A. jimenoii</i> Cházaro & A. Vázquez	El Encanto, Tlapacoyan	Cálido húmedo	22-24	1900-3600	Phaeozem	Pastizal
<i>A. lechuguilla</i> Torr.	Santiago, Huayacocotla	Templado húmedo	12-22	500-2600	Cambisol, regosol	Bosque, pastizal
<i>A. lechuguilla</i> Torr	El Zapote, Huayacocotla	Templado húmedo	12-22	500-2600	Cambisol, regosol	Bosque, pastizal
<i>A. lophantha</i> Schiede	Almolonga, Alto Lucero	Cálido subhúmedo	14-26	1100-1600	Phaeozem, vertisol	Pastizal, bosque
<i>A. maria-patriciae</i> Cházaro & Arzaba	Sierra de Monte de Oro,	Cálido subhúmedo	14-26	1100-1600	Phaeozem, vertisol	Bosque, pastizal

<i>A. obscura</i> Schiede	Alto Lucero La Joya, Acajete	Templado húmedo	10-18	1400-1600	Andosol	Bosque
<i>A. obscura</i> Schiede	Barranca Las Minas, Las Minas	Templado húmedo	12-20	1100-1600	Andosol	Bosque
<i>A. pendula</i> Schnittsp.	Trapiche de Rosario, Actopan	Cálido subhúmedo	20-26	1100-1300	Phaeozem, vertisol	Pastizal
<i>A. pendula</i> Schnittsp.	Cascada Xoltepec, E. Zapata	Cálido subhúmedo	20-26	900-1300	Phaeozem, vertisol	Pastizal
<i>A. potatorum</i> Zucc.	El Rincón, Maltrata	Templado subhúmedo	12-20	500-1100	Andosol	
<i>A. salmiana</i> Otto ex Salm- Dyck subsp. <i>salmiana</i>	Frijol Colorado, Perote	Semiseco templado	02-14	300-1300	Arenosol, andosol	Bosque, matorral
<i>A. salmiana</i> subsp. <i>crassispina</i> (Trel. ex L.H. Bailey) Gentry	Frijol Colorado, Perote	Semiseco templado	02-14	300-1300	Arenosol, andosol	Bosque, matorral
<i>A. salmiana</i> subsp. <i>crassispina</i> (Trel. ex L.H. Bailey) Gentry	Las Blancas, Huayacocotla	Templado húmedo	12-22	500-2600	Cambisol, regosol	Bosque, pastizal
<i>A. warelliana</i> Hort. ex Baker	Cañada río Ayohuxtla, Calchualco	Templado húmedo	1-19	900-1600	Andosol	Bosque
<i>A. warelliana</i> Hort. ex Baker	Piedra del águila, Camerino Mendoza	Templado húmedo	14-20	900-1600	Luvisol	Bosque
<i>A. warelliana</i> Hort. ex Baker	Petalcalca, San AndrésTenejapan	Templado húmedo	14-20	1900-2100	Luvisol	Bosque
<i>A. aff. wendtii</i>	Río Chalchijapa, Uxpanapa	Cálido húmedo	18-26	2900-3100	Luvisol, acrisol	Selva
<i>A. wendtii</i> Cházaro	El Encajonado, Uxpanapa	Cálido húmedo	18-26	2900-3100	Luvisol, acrisol	Selva

---