



Distribución geográfica y posible origen de las *Agavaceae*

Alberto Alvarez de Zayas. Jardín Botánico Nacional, Universidad de La Habana

RESUMEN

Sobre la base de varias obras consultadas se ofrece la distribución geográfica de las tribus de la familia *Agavaceae* y teniendo en cuenta los resultados de trabajos precedentes del autor se analizan el posible centro de origen y vías de migración de estas plantas en el continente americano.

ABSTRACT

The geographical distribution of the Tribes of *Agavaceae* family is presented on the basis of some works consulted. Taking into account the author's previous results, the possible center of origin and the migration pathways of these plants in the American continent are analyzed.

INTRODUCCIÓN

Como parte de una serie de investigaciones que el autor ha venido realizando en la familia *Agavaceae* (Alvarez, 1985, 1986, 1987, 1988) con el fin de contribuir en la medida de sus posibilidades a dilucidar la composición genérica y las relaciones filogenéticas entre los géneros de esta familia, la distribución geográfica constituye un aspecto importante en este sentido.

Las principales fuentes de conocimientos sobre la distribución de esta familia han sido tomadas de la bibliografía y entre ellos merecen destacarse en la tribu *Yuccaceae* a Trelease (1902), Mackelvey (1938-47), Gómez-Pompa y Valdés (1962), Piña (1974) y Matuda y Piña (1974); en *Agaveae* a

Trelease (1910, 1915), Berger (1915), Gentry, H. S. (1972, 1978, 1982); en *Poliantheae* a Rose (1922), Verhoek (1975) y Piña (1985-86) y en *Beschornerieae* a Trelease (1910) y Drumont (1907).

Ha sido tarea del autor analizar la distribución geográfica de cada género y tribu y tratar de encontrar un modo coherente de explicar la distribución y posible origen de las *Agavaceae* y las vías que hicieron posible su acceso a las Antillas y el norte de América del Sur.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Distribución general

La distribución geográfica de *Agavaceae*, si en ella se incluye a la tribu *Hosteae*, presenta una disyunción geográfica tan notable que resulta difícil de explicar, ya que la presencia de géneros concentrados en América del Norte y sólo *Hosta* en Japón y China, no es coincidente con las probabilidades de dispersión geográfica y hace remota la posible relación sobre bases geológicas.

En América, *Agavaceae* se encuentra distribuida entre los 40 grados de latitud norte y los 20 grados de latitud sur e incluye extensas áreas de centro y suroeste de los Estados Unidos de América, México, Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela, Guyana, Antillas Holandesas, Trinidad-Tobago, Antillas Menores, Antillas Mayores, Gran Caimán y Bahamas.

Las agaváceas muestran una especial tolerancia y habitan en diferentes altitudes, desde la costa hasta alturas cercanas a los 3 000 m de altura sobre el nivel del mar; prefieren los suelos esqueléticos o arenosos, principalmente calcáreos, aunque también los suelos derivados de rocas metamórficas o ígneas. Principalmente debido a sus excelentes adaptaciones para soportar prolongados periodos de sequía a través del control de la transpiración y las reservas de agua de sus tejidos foliares, caulinares y radicales, suelen habitar en vegetaciones xeromórficas que principalmente en el sur de los Estados Unidos de América y México están establecidas por factores climáticos y en otras áreas tropicales por factores edáficos. En cualquiera de estas condiciones suelen tener a su favor poca competencia para su implantación y desarrollo.

Si se excluyen algunas especies de *Yucca* del centro y este de los Estados Unidos de América y *Manfreda virginica*, puede considerarse a la familia *Agavaceae* como típica del Neotrópico y principalmente del subreino Mexicano o Madreño. En opinión de Rzedowski (1978), este subreino debe incluirse en el Neotropical y no en el Holártico, como estima Takhtajan (1969). La extensión de especies de *Agave* y *Furcraea* hacia regiones sureñas (región Caribeña) en el reino Neotropical, parece confirmar este criterio.

Yuceae (figura 1).

En *Yuceae* sólo *Yucca* tiene una distribución amplia, los otros géneros ocupan areales relativamente reducidos. Este género se extiende hacia el norte en tres grupos principales: el del Pacífico que alcanza los territorios de Nevada, el central que llega hasta Dakota del Sur (45 grados l.n.) y el atlántico que llega hasta Carolina del Norte. Hacia el sur *Yucca* alcanza el estado de Chiapas, en México.

Las *Yucca* parecen seguir una distribución condicionada por el modo de dispersión de sus diasporas; la sección *Sarcoyucca* con frutos bacciformes y semillas gruesas y pesadas, evidentemente zoocoras se distribuyen más hacia el sur desde Chiapas hasta California. La sección *Chaenoyucca* con frutos capsulares dehiscentes y semillas aplanadas, tiene una distribución principalmente nortea, llegando hasta el sur sólo al estado de Durango en México. La sección *Heteroyucca*, con frutos papiráceos, indehiscentes, ocupa regiones pequeñas de la costa del Atlántico y del Golfo de México de los Estados Unidos de América.

Hesperaloe posee una distribución fragmentaria; habita en Sonora, sur Texas, norte de Nuevo León y San Luis Potosí.

Clistoyucca y *Hesperoyucca* con géneros monotípicos que habitan el desierto de Mohave y Arizona el primero y en el sur de California y norte de la Península de Baja California, el segundo.

Samuela posee dos especies, una crece con alguna abundancia en San Luis Potosí y la otra en el suroeste de Texas.

Las especies de *Yucca* forman parte del matorral xeromorfo con cierta abundancia según Rzedowski (1978), sólo en apariencias; parecen dominante en algunas regiones, debido a su porte frecuentemente arborescente. Los otros géneros presentan especies comúnmente de densidad no muy alta.

Rzedowski (1962), siguiendo a Trelease en opinión de Matuda y Piña (1980), estimó que el centro de dispersión del género *Yucca* se localiza en la altiplanicie mexicana, aunque parece que la distribución del género fue mucho más amplia y se fue restringiendo a las áreas desérticas donde mejor podía competir con otros vegetales.

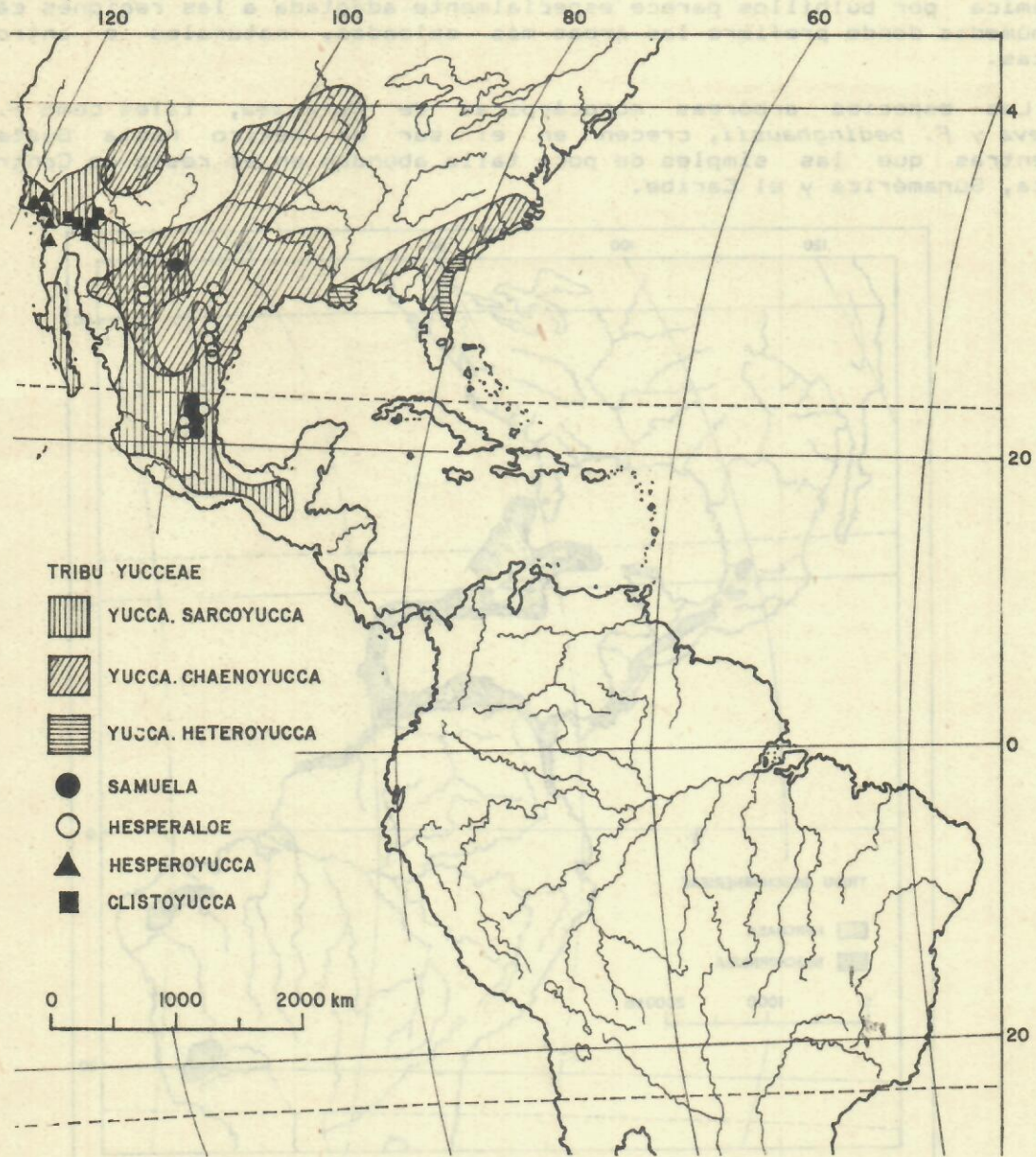


Figura 1. Distribución geográfica. Tribu Yuccaceae.

Beschornerieae (figura 2).

La distribución de los dos géneros de esta tribu es muy peculiar. *Beschorneria* habita en México principalmente desde el sur de San Luis Potosí hasta Chiapas y Veracruz. *Furcraea* posee una especie que crece desde el estado de México hasta Chiapas, *F. bedinghausii* y el resto se extiende a través de América Central de la costa oeste de Colombia y algunas en la precordillera andina, norte de Venezuela hasta las Guyanas y algunas regiones del noroeste y suroeste de Brasil según Drummond (1907). Son abundantes en Bahamas, Antillas Mayores y Antillas Menores incluyendo Antillas Holandesas.

Furcraea integra diversos tipos de vegetación y es el género más abundante en las regiones cálidas y húmedas. En Cuba habitan bosques semidecíduos mesófilos, siempreverdes micrófilos y de pinos y en el matorral xeromorfo sobre serpentina. También se le observa creciendo en lugares abiertos de la exuberante selva del Darién en Panamá ya que su propagación agámica por bulbillos parece especialmente adaptada a las regiones cálidas y húmedas donde prefiere las áreas más soleadas, naturales o antropogénicas.

Las especies arbóreas monocárpicas de *Furcraea*, tales como *F. ionjaeva* y *F. bedinghausii*, crecen en el sur de México hasta Guatemala, mientras que las simples de poca talla abundan en el resto de Centroamérica, Suramérica y el Caribe.

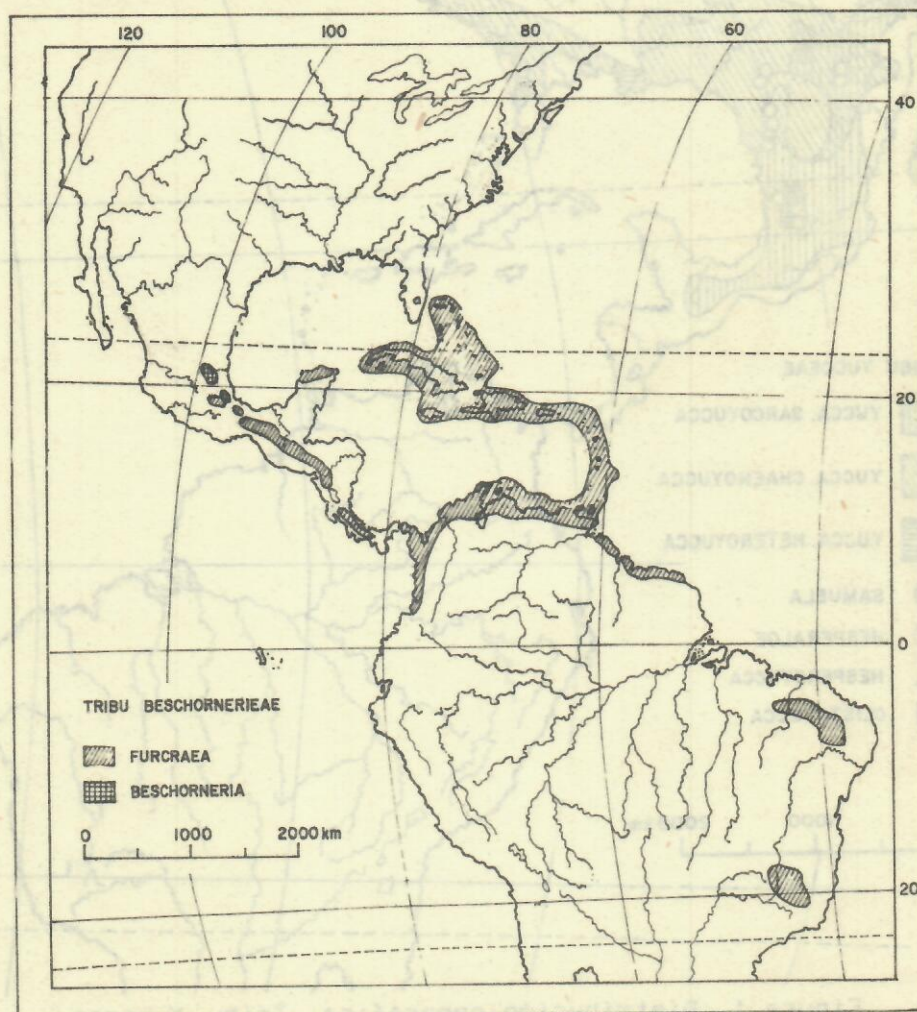


Figura 2. Distribución geográfica. Tribu *Beschornerieae*.

Agaveae (figura 3).

La tribu *Agaveae* es la de más amplia distribución pues alcanza los 43 grados de longitud norte en el oeste y centro-este de los Estados Unidos de América y los 8 grados de esa misma longitud en la faja caribeña de Suramérica. Incluye Centroamérica, Bahamas y las Antillas.

Agave-Agave se distribuye ampliamente desde el estado de Utah hasta Colombia, incluyendo Centroamérica y el Caribe y constituye un grupo de ecología muy amplia.

Agave-Litaea posee una distribución menos amplia, desde Arizona hasta Guatemala excluyendo Baja California.

Manfreda se distribuye principalmente en la porción central de México y asciende hacia el norte a través de la Sierra Madre Occidental y por el oriente, con una especie, alcanza los territorios del suroeste de los Estados Unidos de América hasta Virginia; por el sur llega hasta Honduras y el Salvador.

El grupo de *M. brachystachya*, que en opinión de Verhoek-Williams (1975) está cercano al antecesor común de la tribu, se distribuye en el centro y sur de México y precisamente, al centro de México, al norte del eje volcánico transversal, es el área de posible origen y distribución del género *Agave* y donde tiene mayor diversidad de especies, en opinión de A. Gentry (1982).

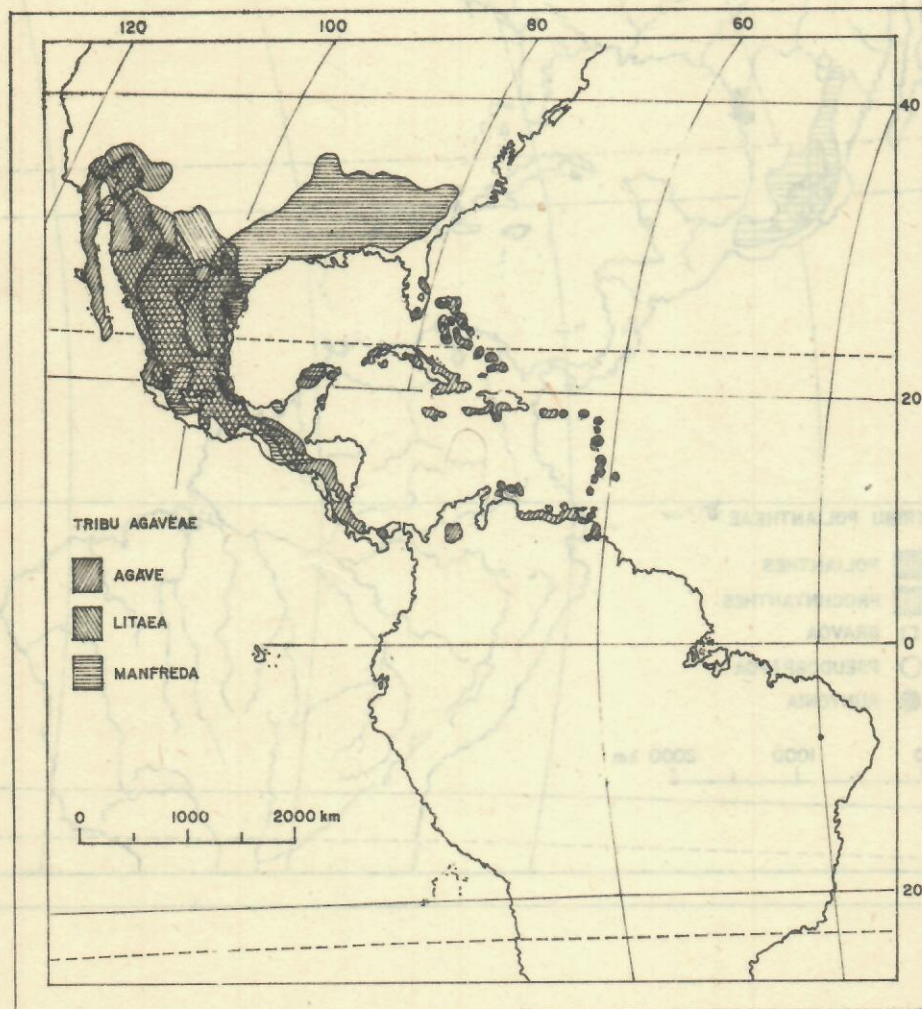


Figura 3. Distribución geográfica. Tribu *Agaveae*.

Poliantheae (figura 4).

La tribu *Poliantheae* posee una distribución geográfica más reducida que el resto de las tribus. Habita el centro y oeste de México y es especialmente abundante en Jalisco, Colima y Michoacán; algunas especies se extienden al sur por la Sierra Madre Occidental y hacia el norte se presentan en areales reducidos y aislados, *Pseudobravoa* en Chihuahua y *Runyonia* en el límite Tamaulipas-Texas.

Los representantes de esta tribu prefieren lugares con clima templado y por ello, son las agaváceas presentes en las montañas, frecuentes en los bosques de coníferas y de pino-encino en el centro de México; las especies más norteñas, pese a crecer a menor altitud, habitan lugares con clima similar.

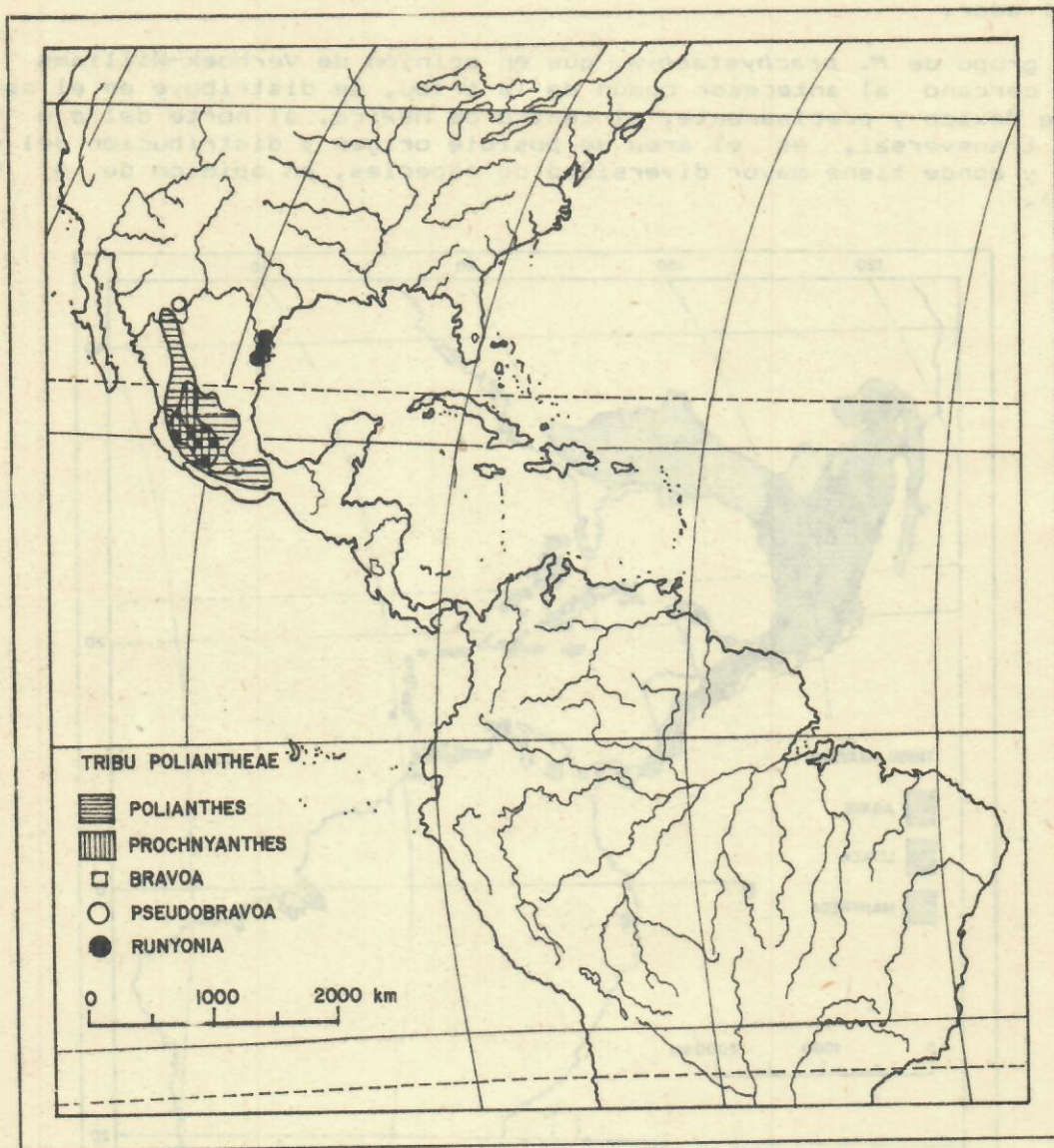


Figura 4. Distribución geográfica. Tribu *Poliantheae*.

En la figura 5 se muestra la distribución general de los géneros, en la cual el área de mayor concentración de género de *Agavaceae*, incluido el subgénero *Littaea*, se encuentra en el centro de México, estado de Jalisco, son 7 géneros, le sigue en concentración el área de México que va desde Oaxaca hasta Chihuahua por el centro y hasta Tamaulipas y el sureste de Texas con 5 a 6 géneros y a continuación un área menor en concentración que se extiende por la costa del Golfo de México, sur de Texas y alcanza hasta California, Arizona, Sonora por el oeste y Coahuila por el centro; hacia el sur esta área penetra en Guatemala y Honduras, siguiendo el eje montañoso del Pacífico.

Los areales con representación de uno o dos géneros, comprenden los extremos sur, este y norte de la distribución de la familia.

POSIBLE ORIGEN

La paleontología poco puede ayudar a dilucidar el origen y la distribución de *Agavaceae*, debido a que son limitados los registros fósiles atribuibles con certeza a esta familia. Se conoce, por ejemplo, un registro de polen fósil en los lignitos pliocénicos de Languedoc, Francia, reportado por Suc (1974) y asignado a *Agavaceae* sin poder aclarar si se trata de *Yucca* o *Dracaena*.

La distribución geográfica actual pese a no ser un elemento decisivo en este empeño, aclara sin embargo, algunas cuestiones para constituir una base hipotética del origen y la distribución de *Agavaceae*.

Con excepción de *Hosta*, *Agavaceae* es exclusivamente americana; las familias emparentadas con ella en mayor medida, como son: *Funkiaceae*, *Doryanthaceae*, *Dracaenaceae* y *Phormiaceae* (Takhtajan 1980 y Dahlgren et al., 1985) poseen su distribución en el paleotrópico, incluyendo Asia oriental, Australia, Africa y Tasmania, con sólo algunos elementos en América, como *Cordyline dracaenoides* en Brasil; *Dracaena cubensis* y *Dracaena americana* en Cuba y Centroamérica respectivamente y *Leucocrinum montanum* y *Hesperocallis undulata* en Norteamérica.

La distribución actual de *Agavaceae* se caracteriza por una fuerte concentración de géneros en el centro de México, a la cual le sigue la de las áreas norteñas de este país y algunas áreas hacia el sur hasta la porción norte de Centroamérica (figura 5). Es notable que sólo el género *Furcraea* y algunas especies de *Agave* alcanzan una distribución más hacia el sur.

Esta distribución no se puede explicar a través de un origen suramericano de la familia, como indica A. Gentry (1982) para otras familias endémicas de América como *Cactaceae*, *Bromeliaceae*, etcétera y menos aún cuando precisamente algunas áreas de Suramérica han permitido la especiación de numerosos grupos de *Cactaceae*, en las que las *Agavaceae* también pudiera haber encontrado nichos ecológicos adecuados. Todo esto conduce a suponer un origen más norteño de *Agavaceae*, probablemente en la península sur de la masa continental norteamericana (Centroamérica).

Las agaváceas como ya se ha indicado, muestran especialización en la adaptación a regiones áridas; esa especialización ha devenido por dos vías principales; una en la que la succulencia foliar se combina con el desarrollo de abundantes fibras duras, gruesa cutícula y a menudo abundancia de dientes marginales y mucrón, y otra en la que el desarrollo de hojas ligeramente succulentas o herbáceas, inermes de escasas fibras y cutícula poco desarrollada, pero con almacenamiento de reservas en raíces y base de los tallos a manera de un rizoma vertical. Estas dos líneas de desarrollo demuestran a su vez, dos extremos de adaptación, el primero la tenacidad a condiciones de clima seco casi constante y el segundo el descanso epigeo invernal. Mientras que el primero es típico de los semidesiertos y matorrales xerofíticos, el segundo es de climas templados y de montaña.

Teniendo en cuenta estas dos típicas tendencias adaptativas ya formuladas en parte por Verhoek (1975) y partiendo de la premisa planteada por Rzedowski (1978) de que probablemente los tipos climáticos en México hayan sido los mismos durante el Cenozoico, puede suponerse que la especialización de las agaváceas ocurrió en este territorio, lo que coincidiría con su actual centro de distribución y diversidad.

Según Verhoek (1975) y en coincidencia con los resultados obtenidos por el autor, las formas del género *Agave* y su subgénero *Littaea*, así como las de *Poliantaeae*, incluidas las formas espiciformes de *Manfreda*, son tipos altamente especializados que provienen de un antecesor común, cuyos caracteres están cercanos a los de las *Manfreda* del grupo *M. brachystachya*. Este grupo de *Manfreda* habita actualmente desde el centro y algo hacia el sur de México con penetración en Centroamérica, por lo que de haber ocurrido la diferenciación de ese grupo ancestral en esos territorios, la conquista gradual de los norteños pudo ocurrir en dos líneas principales, la de conquistar las zonas áridas y la de avanzar a través de las cadenas montañosas de la Sierra Madre Oriental que se elevaron a partir del Eoceno y Oligoceno-Mioceno, según Rzedowski (1978).

Es interesante que existiendo varias especies de *Agave-Agave* en la Península de Baja California, no se conozca ninguna de *Agave-Littaea* lo cual demuestra que la migración de *Agave-Agave* debió ser muy anterior a la de *Agave-Littaea* y pasaron a esos territorios antes del Mioceno, cuando se desarrolló el actual Golfo de Baja California.

La distribución hacia el sur en la antigua península centroamericana de *Agave-Agave* y de *Furcraea*, sólo pudo ocurrir a través de tierra firme ya que la dispersión de sus diasporas no resulta eficaz, ni siquiera para vencer distancias tan pequeñas como las que separan las islas de un archipiélago, lo que fue planteado por Trelease (1910) con toda razón. Según Zei (1979) citado por A. Gentry (1982), la porción baja de Centroamérica y la costa del Pacífico del norte de Suramérica constituían un arco de islas al final del Mesozoico y durante el Terciario temprano, la acrecencia de esas islas constituyeron las costas del norte de Suramérica; dichos territorios, en opinión de Mackenna (1981) citado por A. Gentry (1982), presentaban brechas sumergidas temporalmente.

Ciertamente tales condiciones pudieron permitir la migración de *Agave-Agave* y *Furcraea* por Centroamérica y el norte de Suramérica, pero esto sólo pudo ocurrir durante el Eoceno, pues precisamente es en esta época, según Coney (1982), se produjo la proyección de las protoantillas, formadas en el arco que unía a Norte y Suramérica hacia el nordeste, proyectando la placa caribeña contra la norte. Esta vía y sólo esta puede hasta ahora explicar la presencia de *Agave-Agave* y *Furcraea* en las Antillas Mayores, Bahamas, Antillas Menores y Antillas Holandesas, así como en los territorios implicados en estos importantes eventos geológicos del Caribe. (figura 6).

Más enigmática parece ser la distribución de *Yuccaeae*, grupo evidentemente más primitivo que el resto de *Agavaceae*. Esta tribu tiene una distribución norteña en los que prevalecen las formas capsulares más primitivas, mientras que las bacciformes alcanzan el centro de México y un poco más hacia el sur. Este grupo evidentemente bien adaptado a las duras condiciones de los semidesiertos, pudo haber iniciado la conquista del norte asentándose en los territorios al sureste de los Estados Unidos de América. Las formas capsulares de *Yucca* y *Hesperaloe* se distribuyen precisamente en esos territorios, mientras que las bacciformes de *Yucca* y *Samuela*, más hacia el centro de México; esto sugiere que las *Yuccaeae* originales tuvieron una distribución más amplia en la península centroamericana y que actualmente está reducida al norte de México y suroeste de los Estados Unidos de América. Sólo el desarrollo de frutos bacciformes, como especialización zoocora, permitió la reconquista de territorios más sureños en los que se asentaron sus derivados evolutivos, *Beschornerieae* y *Agaveae*.

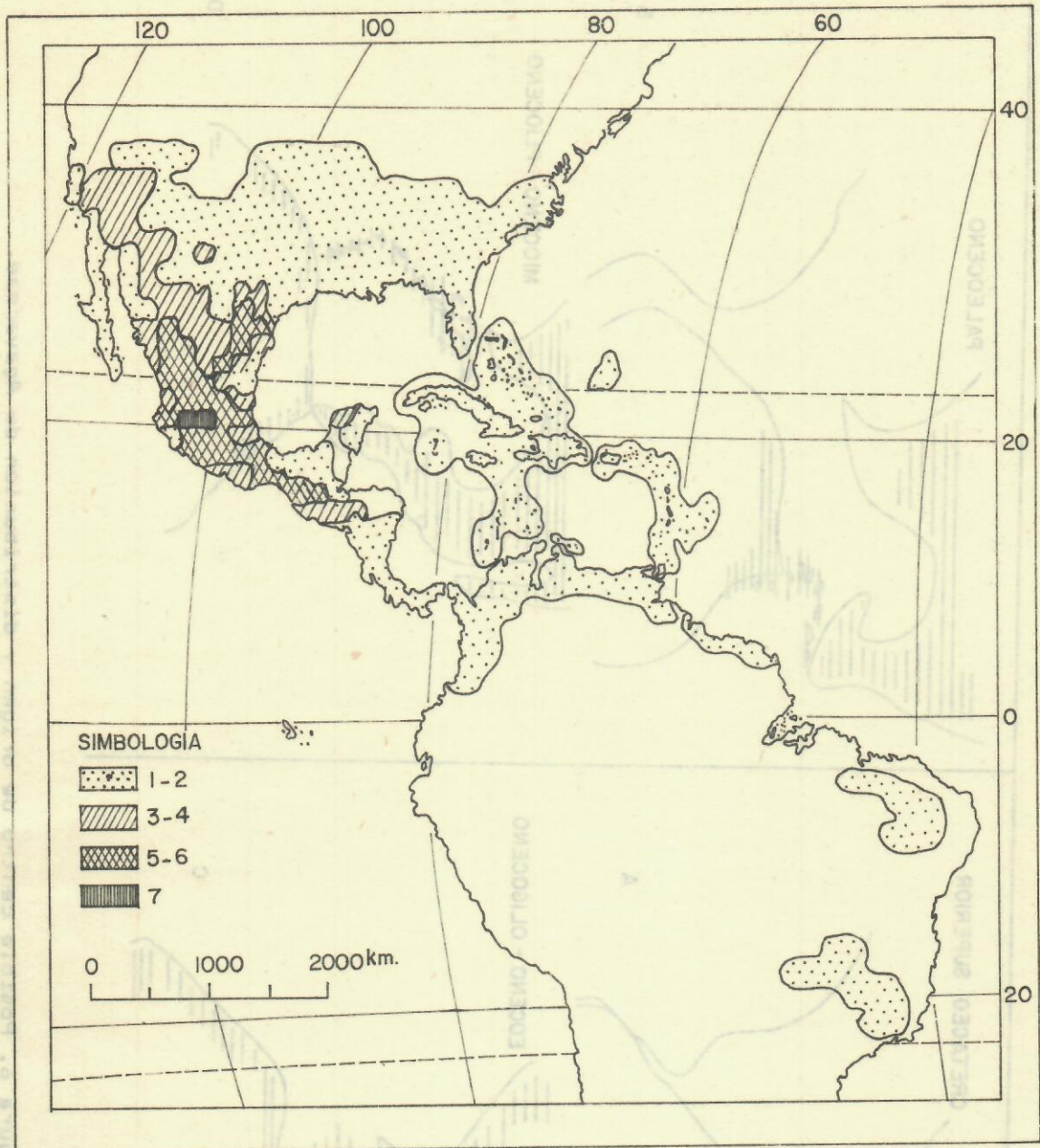


Figura 5. Concentración geográfica de los géneros de *Agavaceae*

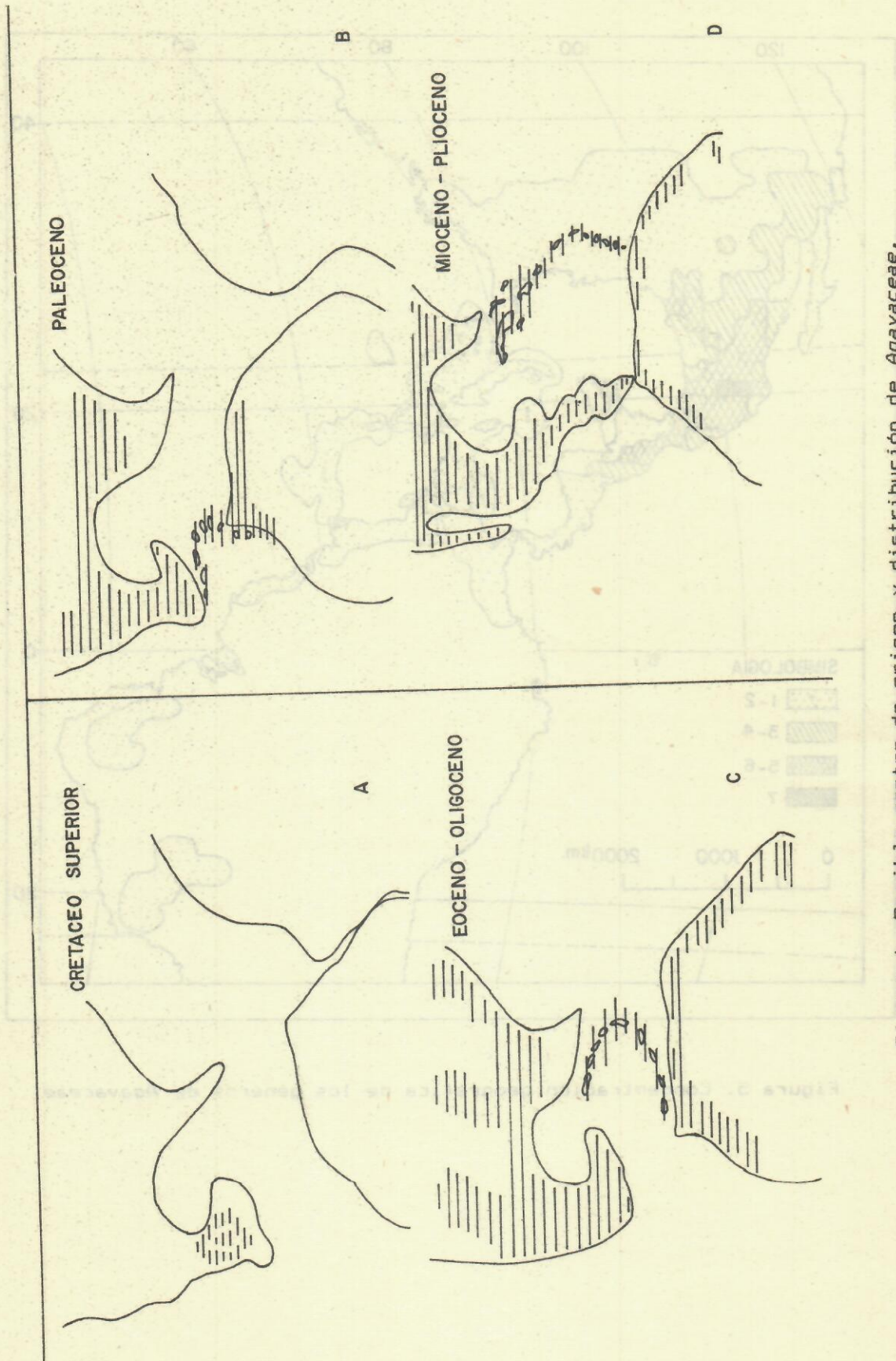


Figura 6. Posible centro de origen y distribución de Agavaceae.

BIBLIOGRAFÍA

- Alvarez, A. 1985
El complejo estomático en la familia *Agavaceae* I Desarrollo. Feddes Rep. 96: 693-704.
- _____ 1986
Las inflorescencias de *Agavaceae*. Rev. Jardín Bot. Nac. 7 (2): 3-14.
- Alvarez, A. y E. Köhler
Morfología del polen de las *Agavaceae* y algunos géneros afines. Grana 26: 25-46.
- Alvarez, A. 1988
Morfología y anatomía floral de las *Agavaceae*. Rev. Jardín Bot. Nac. (en prensa).
- _____ 1989
El complejo estomático en la familia *Agavaceae* II. Epidermis adulta. Feddes Rep. (en prensa).
- Berger, A. 1915
Die Agaven. Beiträge zu iner Monographie. Jena.
- Coney, P.J. 1982
Plate tectonic constraints on the biogeography of middle America and the caribbean region Ann. Missouri Bot. Gard. 69: 432-443.
- Dahlgren, R.N.T.; H.T. Clifford y P.F. Yeo 1985
The families of the Monocotyledons. New York.
- Drumont, J. R. 1907
The literature of *Furcraea* with a synopsis of the know species. Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 18: 25-75.
- Gentry, A. H. 1982
Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene. Climatic fluctuations, or an accident of andean orogeny? Ann. Missouri Bot. Gard. 69: 557-593.
- Gentry, H. S. 1972
The agave family in Sonora. Agriculture Hand book 399. Washinton.
- _____ 1978
The Agaves of Baja California. Occas. pap. Calif. Acad. Sci. 130: 1-119.
- _____ 1982
Agave of continental North America. Tucson.
- Gómez Pompa, A. y J. Valdés (1962)
Una nueva especie epifítica de *Yucca* de la Selva Lacandona. Bol. Soc. Bot. Méx. 25: 43-46.
- Gómez Pompa, A. 1963
El género *Agave*. Cact. Suc. Méx. 8 (1): 3-26.
- Matuda, E. e I. Piña 1980
Las plantas mexicanas del género *Yucca*. Toluca.
- Mckelvey, Susan. D. y K. Sax 1938-1947
Yuccas of the South wester United States I-II Jamaica Plain.
- Piña, I. 1974
Algunas especies del género *Yucca* del nordeste de México. Cact. Suc. Méx. 19: 3-11.

- Piña, I. 1985-86
 Consideraciones sobre el género *Manfreda* (I-IV) Cact. Suc. Méx. 30:
 27-32, 30:56-64, 30:84-90 y 31: 12-18.
- Rose, J. N. 1922
Runyonia longiflora Rose gen. et sp. nov. Addinsonia 7:39.
- Rzedowski, J. 1978
 Vegetación de México. México DF.
- Suc. J. P. 1974
 Pollen attribuables aux *Agavaceae* dans le Pliocene du Languadoc. Pollen
 et spores 16: 493-498.
- Takhtajan, A. L. 1969
 Flowering plants. Origen and dispersal. Edinburgh.
- _____ 1980
 Outline of the classification of flowering plant (Magnoliophyta). Bot.
 Rev. 46: 225-359.
- Trelease, W. 1902
 The *Yuccaeae*. Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 13: 27-113.
- _____ 1910
Agave in the West Indies, Mem. Nat. Acad. Sci. St. Louis. Vol. 11.
- _____ 1910
 Observations on *Furcraea*. Ann. Rep. Miss. Bot. Gard. 20: 906-911.
- _____ 1915
Agaveae of Guatemala. Transect. Acad. Sci. St. Louis 23 (3).
- Vernoek, Susan 1975
 A study of the Tribe *Poliantheae* (including *Manfreda*) and revisions of
Manfreda and *Prochnyanthes* (*Agavaceae*) Cornell Univ. Ph. D. Thesis.
 Xerox Univ. Microfilms. Arnold Arbor. Michigan. 48106: X, 405.

Recibido: 2 de julio de 1988.