

## Una nueva especie de *Agave* (Asparagaceae) de Colombia y una clave taxonómica para las especies sudamericanas

A new species of *Agave* (Asparagaceae) from Colombia and a taxonomic key for the South American species

DIEGO GIRALDO-CAÑAS

Herbario Nacional Colombiano (COL), Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá D. C., Colombia.  
[dagiraldoc@unal.edu.co](mailto:dagiraldoc@unal.edu.co)

### RESUMEN

Como resultado de recientes estudios en Asparagaceae sudamericanas, se describe y se ilustra una nueva especie del género *Agave*. Se siguió el concepto morfológico de especie y se tomaron fotografías de diferentes estructuras vegetativas y reproductivas, por medio del microscopio electrónico de barrido (MEB). La nueva especie es endémica de una pequeña área de un bosque seco tropical del cañón del río Cauca (Antioquia, Colombia) y pertenece al subgénero *Agave*, grupo *Sisalanae*. La nueva especie está morfológicamente relacionada con *Agave sisalana* de México, pero difiere claramente de ésta por varias características vegetativas y reproductivas, las cuales se discuten. De acuerdo con los lineamientos de la UICN, la nueva especie se ubica en la categoría “en peligro”. Así, el género queda representado en la flora sudamericana por seis especies –cinco nativas y una naturalizada–. Se presenta una clave para reconocer las especies presentes en Sudamérica.

**Palabras clave.** Agavaceae, bosques secos, especies vegetales en peligro, Flora de Colombia, Flora neotropical.

### ABSTRACT

As result of recent studies of South American Asparagaceae, one new species of *Agave* is described and illustrated. The morphological species concept was followed and SEM photographs of different vegetative and reproductive structures were taken. The new species inhabits a narrow endemic area of dry tropical forest of the Río Cauca Canyon (Antioquia, Colombia) and it belongs to subgenus *Agave*, group *Sisalanae*. It is morphologically related to *Agave sisalana* from Mexico, but clearly differs from it in various vegetative and reproductive characteristics, which are discussed. Based on IUCN criteria, the new species is categorized as endangered (EN). Thus, a total of six species of *Agave* are currently known in South America –five are native and one is naturalized–. A key to the South American species of *Agave* is presented.

**Key words.** Agavaceae, dry forests, endangered plant species, Flora of Colombia, Neotropical flora.

### INTRODUCCIÓN

*Agave* L. es un género americano, distribuido desde los Estados Unidos de América hasta Venezuela, Colombia y Ecuador, así como en el Caribe (Gentry 1982, Verhoek 1998, Gereau 1999, Eguiarte *et al.* 2000,

Good-Ávila *et al.* 2006, García-Mendoza 2007, 2008, 2011), del cual se conocen entre 159 y 200 especies (Gentry 1982, Verhoek 1998, Eguiarte *et al.* 2000, Good-Ávila *et al.* 2006, García-Mendoza 2007, 2011, Reynoso-Santos *et al.* 2012). La mayoría de estas especies son endémicas

de diferentes regiones de México (Gentry 1982, García-Mendoza 2007, 2011). Este género se distribuye principalmente en zonas semiáridas, áridas y templadas, desde el nivel del mar hasta los 3400 m de altitud (Gentry 1982, Verhoek 1998, García-Mendoza 2007, 2011, Giraldo-Cañas, obs. pers.), y muchas de sus especies son cultivadas en varios continentes, en donde además, pueden encontrarse naturalizadas (Gentry 1982, García-Mendoza 2011).

*Agave* produce una de las inflorescencias más grandes conocidas del reino vegetal y la mayoría de sus especies son monocárpicas (Good-Ávila *et al.* 2006), también denominadas hapaxánticas (Dahlgren *et al.* 1985) o menos frecuentemente, semélparas (Arizaga & Ezcurra 1995, Eguiarte *et al.* 2000, García-Mendoza 2011). Sus flores son visitadas, y quizás polinizadas, por abejas, abejorros, avispas, colibríes, esfingidos, murciélagos y pájaros percheros (Gentry 1982, Eguiarte *et al.* 2000, García-Mendoza 2007, Radding 2012, Trejo-Salazar *et al.* 2015). Adicionalmente, las flores, las semillas y los bulbilos constituyen una importante fuente de alimento para muchos animales silvestres (García-Mendoza 2007).

Los agaves son generalmente plantas xerófilas –aunque hay algunas especies de hábitats húmedos, principalmente del grupo Polycephalae (Gentry 1982)–, adaptadas a vivir en condiciones climáticas desfavorables, con largos periodos de sequía y con fuertes fluctuaciones de temperatura entre el día y la noche (García-Mendoza 2007). Así, los agaves xerófilos exhiben varias características en respuesta a estas condiciones ambientales, tales como el desarrollo de hojas suculentas, raíces superficiales y numerosas, hojas largas –las cuales generalmente son muy densas–, dispuestas en rosetas, lo que aumenta la captación y el direccionamiento del agua lluvia hacia el centro de la roseta, desarrollo

de fuertes fibras en los tejidos de las hojas, las cuales mantienen su rigidez durante los periodos de pérdida de agua, con lo cual, se permite que no se deformen los tejidos foliares (Verhoek 1998, García-Mendoza 2007); adicionalmente, estas plantas exhiben el desarrollo de una gruesa cutícula en la epidermis foliar, acumulación de cera en la superficie, así como aparatos estomáticos de naturaleza compleja (Verhoek 1998, García-Mendoza 2007); a esto se le suma la presencia de dientes, agujones y espinas y además, el direccionamiento de las hojas permite que unas le brinden sombra a las otras (García-Mendoza 2007). A las anteriores características, se les adiciona la hibridación, la poliplodía y la reproducción vegetativa como estrategias evolutivas importantes en los agaves (García-Mendoza 2007).

Entre las aplicaciones más importantes de los agaves por los grupos humanos está su uso como fuente de fibras duras, medicinas, alimentación, elaboración de papel, elaboración de bebidas alcohólicas fermentadas y destiladas (Gentry 1982, Dahlgren *et al.* 1985, Verhoek 1998, García-Mendoza 2007, Radding 2012, Reynoso-Santos *et al.* 2012, González Tirado & Cruz Chagoyán 2013, Espinosa Barrera 2015), tales como el mezcal, el pulque y el tequila (Gentry 1982, Rogers 2000), construcción de viviendas y elaboración de implementos agrícolas (García-Mendoza 2007), así como su amplio uso como plantas ornamentales en ciudades y campos (Rogers 2000) y combustible (García-Mendoza 2007), principalmente se usa el gran pedúnculo y las ramificaciones de su inflorescencia, ya que éstos son un magnífico iniciador del fuego (Giraldo-Cañas, obs. pers.). A continuación se describe una interesante nueva especie de *Agave*, producto de la preparación de la monografía de los géneros *Agave* y *Furcraea* Vent. para la Flora de Colombia, y de recientes exploraciones en áreas y bosques secos de Colombia. Este

trabajo es un aporte al conocimiento de los agaves sudamericanos, ya que éstos no han sido objeto de estudio.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El análisis morfológico y la descripción de la nueva especie se llevaron a cabo mediante los métodos convencionales de la taxonomía y la sistemática biológicas. Se siguió el concepto morfológico de especie, con base en los postulados expuestos en Crisci (1994), Uribe Meléndez (2008) y Giraldo-Cañas *et al.* (2012). Se revisó la literatura concerniente al género *Agave*, haciendo énfasis en las descripciones, las ilustraciones y los protólogos de todos los binomios de este género, así como numerosos materiales tipo, principalmente Gentry (1982), Thiede (2001), Smith & Figueiredo (2014), Hochstätter (2015) y Govaerts *et al.* (2017). Se siguieron los lineamientos de la UICN para la categorización de riesgo de la especie (Calderón Sáenz 2007). La clave para reconocer las especies nativas y naturalizadas de Sudamérica se confeccionó con base en las colecciones personales del autor y las colecciones depositadas en el Herbario Nacional Colombiano (COL). Por otro lado, es necesario destacar que *Agave cordillerensis* Lodé & Pino corresponde, según Govaerts *et al.* (2017), a un sinónimo de *A. americana* L. y por lo tanto, dicho binomio no se incluye en la clave.

Las muestras para las observaciones con el microscopio electrónico de barrido (MEB) se obtuvieron de material seco de herbario, luego se montaron en microdiscos metálicos dispuestos con una cinta adhesiva para facilitar la adherencia de las muestras. Finalmente, estas discos se recubrieron con una lluvia de oro en un metalizador QUORUM Q150 R, modelo SC-500. Las observaciones se realizaron en un microscopio ambiental electrónico de barrido FEI, referencia QUANTA 200, del

sistema de laboratorios de la Universidad Nacional de Colombia (sede Bogotá).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

***Agave pax* Giraldo-Cañas, sp. nov.** TIPO: **Colombia.** Antioquia: Municipio de Olaya, cañón del río Cauca, carretera Olaya-Sucre, a dos km del casco urbano de Sucre; suelos superficiales y pedregoso-arenosos, fácilmente erosionables, de materiales parentales correspondientes a coluviones, pendientes de 40–60°; bosques secos, 1156 mm/año, 6°59'90" N, 75°80'04" O, 550 m de altitud, 13–15 de enero de 2017, D. Giraldo-Cañas & D. F. Giraldo-Osorio 6139 (holotipo COL, isotipos COL). Figs. 1–8.

**Diagnosis.** *Robust rosettes, 1,8–2,2 m in diameter; 32–43 leaved. Leaves lanceolate, papillose, 142–154 × 6,5–12 cm; margins with irregularly spaced teeth, teeth 0,02–0,03 cm long; spine 1,8–2,2 cm long, conic, firm, dark brown. Inflorescence 8–10 m tall, elliptic, with few bulbils; shaft 12–14 cm in diameter at base, with 21–24 primary flowering branches in the upper half of the shaft, spirally arranged; basal bracts 35–67 × 1,1–1,6 cm, lanceolate. Flowers 5,2–5,8 (–6,1) cm long, green-yellow to light green; ovary 2,3–3,0 (–3,2) × (0,4–) 0,5–0,8 cm; tube (0,5–) 0,8–1,6 × (0,5–) 0,7–1,0 (–1,2) cm; tepals equal, triangular, united at base, 2,5–3,0 cm long; stamens inserted 0,30–0,32 cm above tube, filaments 4,5–5,5 × 0,08–0,12 cm, anthers versatile, yellow, 1,4–1,5 (–1,6) × 0,08–0,10 cm.*

**Descripción.** Roseta robusta, gregaria, rizomatosa, xerófila, hapaxántica, 1,8–2,2 m de diámetro, con hijuelos originados a partir de rizomas, cortamente caulirrósula; **raíces** fibrosas, delgadas, fuertes, numerosas. **Tallo** simple, 50 cm de alto × 18 cm de diámetro, sin hijuelos intrafoliares o infrafoliares. **Hojas** alternas en espiral dispuestas en

rosetas densas, simples, con la base dilatada, inermes a denticuladas (los denticillos marginales, escasos, irregularmente distribuidos, dispuestos en pequeñas mamilas, castaño-claros a oscuros y brillantes, de 0,02–0,03 cm long.), sésiles, gruesas, coriáceas, rígidas, fibrosas, glabras (lisas cuando frescas y conspicuamente nervadas en ambas caras cuando secas), papilosas en ambas caras, aunque más frecuentemente en la haz [las papilas 0,6–0,8 (–0,9) × ca. 0,4 mm, elipsoides a ovoides, elevadas con respecto a la epidermis, simples, blanquecinas, brillantes y distribuidas irregularmente, más numerosas en el extremo distal de las hojas; las papilas del envés con aparatos estomáticos], lanceoladas-subuladas, concávas, numerosas (32–43 hojas en un única planta), dispuestas en ángulos de 45–60°, verde opacas, más oscuras en la haz, con matices blanquecino-grisáceos en ambas caras (matices producidos por la pruina presente en las hojas), 142–154 × 6,5–12 cm; hojas siempre con una **espina terminal** cónica, rígida, endurecida, 1,8–2,2 cm long., marrón en casi toda su extensión, crema en su porción proximal, brillante, ligeramente rugosa, con numerosos puntos (a gran aumento se puede advertir que se trata de aparatos estomáticos) principalmente en su porciones media y proximal; venación inconspicua cuando las hojas están hidratadas, estriadas longitudinalmente cuando han sido deshidratadas; el envés generalmente exhibe las huellas de la hoja que la antecedía; hojas senescentes proximales persistentes. **Inflorescencia** terminal, en panículas laxas elípticas, bracteada y bracteolada, florífera y bulbilífera, 8–10 m de alto (incluido el pedúnculo); **pedúnculo** 12–14 cm de diámetro (diámetro medido en su porción proximal no florífera), verde oscuro, opaco, con matices blanquecino-grisáceos, de corteza dura y estriada longitudinalmente que desprende en largas tiras; pedúnculo y ramificaciones primarias con tejido interno central esponjoso, blanque-

cino y opaco a ligeramente nacarado; porción fértil del pedúnculo a partir de la mitad de éste, así que desde la mitad hacia abajo es sólo bracteado; pedúnculo con 21–24 ramificaciones primarias fértiles y espiraladas, dispuestas en ángulos de 0–45° con respecto del pedúnculo; **brácteas** proximales así como las primeras brácteas de la porción media del pedúnculo sin ramificaciones floríferas ni bulbilíferas, ni siquiera en estado vestigial, brácteas de 35–67 × 1,1–1,6 cm, largamente lanceoladas-subuladas, estriadas longitudinalmente cuando secas, lisas antes de su secado, fibrosas, inermes o con 1–8 denticillos marginales por bráctea, éstos castaño-claros de ca. 0,25 mm long., verde opacas, glabras, papilosas en ambas caras (las papilas 0,6–0,8 × ca. 0,4 mm, elipsoides a ovoides, elevadas con respecto a la epidermis, blanquecinas, brillantes, distribuidas irregularmente y presentes sólo en la porción distal), estas brácteas siempre con una **espina terminal** cónica, rígida, endurecida, marrón, brillante, ligeramente rugosa, con numerosos puntos principalmente en sus porciones media y proximal (a gran aumento se puede advertir que se trata de aparatos estomáticos), 1–1,2 (–1,3) cm long.; brácteas de las ramificaciones primarias floríferas y bulbilíferas deltoides a triangulares, café oscuras, opacas, disminuyendo en longitud desde las porciones proximales a las porciones distales de la inflorescencia; brácteas de las ramificaciones primarias proximales de hasta 5 cm long.; brácteas de las ramificaciones primarias medias de hasta 1,9 cm long.; brácteas de las ramificaciones primarias distales de hasta 1 cm long.; **ramificaciones primarias** alternas, estriadas longitudinalmente, lenticeladas, verde oscuras, opacas, las proximales de 45–59 cm long., las medias de 34–68 cm long., las distales de 14–37 cm long.; **ramificaciones secundarias** umbeladas a subumbeladas, muy raramente alternas, 3–6 por cada ramificación primaria, 9–14 cm long.; **ramificaciones terciarias** alternas a

umbeladas, 2–6 (–7) por cada ramificación secundaria; 1–9 cm long.; **ramificaciones cuaternarias** alternas a umbeladas, 3–4 por cada ramificación terciaria, 0,5–2 cm long., cada ramificación cuaternaria con 1–7 flores, las flores dispuestas sólo en las porciones distales de cada ramificación cuaternaria; **bractéolas** rugosas, café oscuras, opacas, generalmente deltoides, raras veces cortamente ensiformes o ligeramente falcadas, reduciéndose en longitud a medida que avanza el orden de ramificación, siempre más cortas que las flores, de hasta 0,9 cm long.; desarrollo acrópeto de las flores en el pedúnculo, esto es, las ramificaciones proximales aunque tuvieron flores, éstas ya se han perdido y entonces se desarrollan bulbilos; mientras que en las ramificaciones medias todas las flores se encuentran en anthesis y simultáneamente, en todas las ramificaciones distales sólo aparecen botones florales, los cuales son carnosos, verde-claros y opacos; **bulbilos** foliosos, erectos, fácilmente caducos, raquíuticos, de color verde-azuloso o verde-grisáceo, escasos, los más pequeños de 0,8–3,5 cm long., los más grandes de 8–12 cm long.; **pedicelos** verde claros y opacos, 0,2–0,8 (–1) cm long. **Flores** actinomorfas, hipocrateriformes, perfectas, gamopétalas, epíginas, protándricas, numerosas, densas, erectas, lisas, sin fragancias, subsésiles a cortamente pediceladas, constreñidas sobre el ovario (algunas veces la constricción no es evidente), 5,2–5,8 (–6,1) cm long. (incluidos el ovario, el cuello, el tubo y los tépalos); **ovario** ínfero, tricarpelar, trilobular, suculento, 2,3–3,0 (–3,2) × (0,4–) 0,5–0,8 cm, prolongado en un cuello de 0,30–0,40 × (0,25–) 0,35–0,45 cm, verde-claro, opaco, con su extremo distal verde claro a crema-amarillento, placentación axilar; **óvulos** numerosos, anátropos, en dos series por lóculo; **tépalos** 6, basalmente fusionados, similares, triangulares, longitudinalmente estriados (10–12 líneas por tépalo, éstas más o menos equidistantes y de

color castaño), sin ornamentos notorios, glabros en ambas caras, raras veces corta e irregularmente glabrescentes en una pequeña porción cerca del tubo (los tricomas sinuosos, hialinos y brillantes), 2-verticilados, amarillo-verdosos a más comúnmente verde-claros, opacos, translúcidos, 2,5–3,0 cm long. (incluidos los lóbulos); **tubo** (0,5–) 0,8–1,6 × (0,5–) 0,7–1,0 (–1,2) cm; **lóbulos** de los tépalos rectos a ligeramente arqueados, ensanchados en la base, largamente acuminados en su porción distal, delgados a escariosos, sin ornamentos notorios, glabros, salvo en su extremo distal en donde son rala, corta e irregularmente pilosos (los tricomas sinuosos, hialinos y brillantes), amarillo-verdosos a crema; **estilo** filiforme, estriado longitudinalmente, largamente exerto, cuando maduro crema y ligeramente nacarado, algunos estilos con matices de color rosado muy tenue, 5,0–5,5 × 0,10–0,12 cm; **estigma** 3-lobado, papiloso, 0,25–0,30 (–0,35) cm de diámetro, de color crema a castaño oscuro, dispuesto al mismo nivel de los estambres maduros o ligeramente sobrepasados por éstos; **estambres** 6, adnatos a la porción proximal de los lóbulos de los tépalos a 0,30–0,32 cm del tubo; **estambres inmaduros** con filamentos filiformes, café claro con matices cobrizos, anteras amarillo-verdosas con matices cobrizos; **estambres maduros** largamente exertos, con **filamentos** filiformes café claro y ligeramente nacarados cuando frescos, cobrizos al deshidratarse, filamentos 4,5–5,5 × 0,08–0,12 cm, ligeramente más anchos y aplanados en su punto de unión a los tépalos; **anteras** dorsifijas, versátiles, cuando frescas 2,0–2,2 × 0,19–0,21 cm, cuando secas de 1,4–1,5 (–1,6) × 0,08–0,10 cm, lineares, rectas a ligeramente curvas cuando están hidratadas y arqueadas cuando están deshidratadas, amarillas cuando frescas, verduzcas cuando están deshidratadas, opacas, de dehiscencia longitudinal; **polen** de color amarillo intenso, abundante. **Frutos** no vistos.

**Etimología.** El epíteto específico hace referencia a la tan anhelada paz de Colombia, gracias al tratado de paz firmado por el gobierno del señor presidente Juan Manuel Santos y la guerrilla de las Farc. Esta nueva especie también es un tributo a este majestuoso y megadiverso país.

**Nombre popular.** Penca (informantes: campesinos de la región del cañón del río Cauca).

**Distribución y ecología.** Esta especie sólo se conoce del cañón del río Cauca en el departamento de Antioquia (Colombia), un cañón que representa la separación entre las cordilleras Central y Occidental andinas, correspondiente a los municipios de Santa Fe de Antioquia, San Jerónimo, Sopetrán, Olaya, Liborina y Sabanalarga. *Agave pax* es una especie muy frecuente, la cual constituye subpoblaciones distribuidas en todo el cañón del río Cauca en los municipios mencionados, desde los 500 hasta los 800 m de altitud, con una marcada estacionalidad pluviométrica, comprendida entre los 1100 y los 1400 mm/año, donde sus suelos son superficiales y pedregosos-arenosos, fácilmente erosionables, de materiales parentales correspondientes a coluviones, y sus pendientes son de 40–60° (Giraldo-Cañas, obs. pers.). Esta área corresponde a bosques secos en diferentes estados sucesionales, los cuales están caracterizados en su componente arbóreo, principalmente, por representantes de *Astronium*, *Bursera*, *Cecropia*, *Cedrela*, *Clusia*, *Enterolobium*, *Ficus*, *Guazuma*, *Gyrocarpus*, *Hura*, *Maclura*, *Melicoccus*, *Muntingia*, *Ochroma*, *Platymiscium*, *Pseudosamanea*, *Triplaris* y *Zanthoxylum*; mientras que los arbolitos y los arbustos más frecuentes eran *Cnidioscolus*, *Cordia*, *Croton*, *Heliotropium*, *Jatropha*, *Physalis*, *Piper*, *Salvia*, *Solanum*, *Trixis*, *Turnera*, *Vachellia*, *Vernonanthura* y *Xanthium*, y su componente herbáceo estaba caracterizado por *Agave*, *Anthurium*,

*Aristida*, *Arundinella*, *Bouteloua*, *Bromelia*, *Digitaria*, *Elleanthus*, *Epidendrum*, *Furcraea* (primer registro del género para la Flora de Antioquia), *Hyparrhenia* y *Pitcairnia*; con una alta frecuencia de lianas y bejucos, principalmente referidos a *Ipomoea*, *Merremia*, *Cissus* y varias Bignoniaceae, Faboideae y Sapindaceae, así como una destacada presencia de varias Cactaceae (*Hylocereus*, *Opuntia* y *Stenocereus*) y de la palmera *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Mart. (Giraldo-Cañas, obs. pers.). Por otra parte, esta nueva especie también constituye el primer registro del género para la Flora de Antioquia (véase Callejas Posada & Idárraga Piedrahíta 2011).

**Comentarios.** *Agave pax* debe ser ubicada en *Agave* subgénero *Agave*, toda vez que posee inflorescencias paniculadas versus *Agave* subgénero *Littaea* (Tagl.) Baker, el cual presenta inflorescencias espiciformes (véanse Gentry 1982, Verhoek 1998, Eguiarte *et al.* 2000, García-Mendoza 2007, 2011, Vázquez-García *et al.* 2013) y por las características expuestas en la diagnosis, esta especie debe ser incluida en el grupo *Sisalanae* Trelease (Gentry 1982: 619). Cabe resaltar que todas las especies nativas y naturalizadas en Sudamérica pertenecen a *Agave* subgénero *Agave*. No obstante, la nueva especie aquí descrita es la única entre las especies sudamericanas nativas, que presenta flores amarillo-verdosas a más comúnmente verde-claras, mientras que las demás especies nativas presentan flores de color amarillo intenso.

Por la forma de sus rosetas, por el color, la forma, las dimensiones y el ornamento de sus hojas, por la forma y las dimensiones de su inflorescencia y el color de sus flores (Figs. 1–2), *A. pax* es similar a *A. sisalana* Perrine ex Engelm., una especie nativa de México y cultivada en muchos países por sus fibras de uso textil (Gentry 1982, Proctor & Acevedo-Rodríguez 2005). No obstante, éstas se

pueden separar y reconocer fácilmente por varias características vegetativas y reproductivas, como sus hojas lanceoladas-subuladas y papilosas versus ensiformes a linear-lanceoladas y lisas en *A. sisalana*, su espina terminal de las hojas ligeramente rugosa y con numerosos puntos versus espina terminal lisa y estriado-acanalada en la base en *A. sisalana*, por la mayores dimensiones de la inflorescencia y sus ejes, por su ovario más grande, por la presencia de cuello, el cual no se desarrolla en *A. sisalana*, por el tubo más corto, por los tépalos largamente acuminados, 2,5–3,0 cm long. y rala e irregularmente pilosos en su extremo distal versus linear-lanceolados, 1,7–1,8 cm long. y glabros en *A. sisalana*, por el estilo más corto, por los estambres adnatos a la porción proximal de los lóbulos de los tépalos versus

adnatos al extremo distal del tubo en *A. sisalana*, por sus filamentos filiformes, café claros y ligeramente nacarados o cobrizos y más cortos versus filamentos lineares, rojos o rojizos y maculados en *A. sisalana* y por sus anteras amarillas y más cortas versus café o amarillas, maculadas y más largas en *A. sisalana*, entre otras diferencias (Tabla 1).

A pesar de haber analizado numerosos individuos en la región, nunca se encontraron frutos ni siquiera en las inflorescencias más maduras e incluso, en las más secas. Por lo tanto, se podría inferir que el único mecanismo de propagación de esta especie es vegetativo, a partir de los bulbilos presentes en todas las inflorescencias examinadas y el desarrollo de hijuelos originados a partir de rizomas. Esta situación

**Tabla 1.** Principales diferencias entre las especies *Agave pax* Giraldo-Cañas y *Agave sisalana* Perrine ex Engelm. 1: Este estudio; 2: Berger (1915), Gentry (1982), Thiede (2001) y Proctor & Acevedo-Rodríguez (2005). Las medidas están basadas en material seco de herbario.

Característica	<i>Agave pax</i> Giraldo-Cañas (1)	<i>Agave sisalana</i> Perrine ex Engelm. (2)
Hojas	Lanceoladas-subuladas, papilosas	Ensiformes a linear-lanceoladas, lisas
Espina terminal de las hojas	Ligeramente rugosa, con numerosos puntos principalmente en su porción proximal	Lisa, estriado-acanalada en la base, las estrías poco profundas
Inflorescencia	8–10 m de alto	5–6 m de alto
Número de ramificaciones primarias por inflorescencia	21–24	10–15 (–25)
Número de flores por cada ramificación de último orden	1–7	2–3
Ovario	2,3–3,2 × 0,4–0,8 cm	1,5–2,5 × 0,8–0,9 cm
Cuello	0,30–0,40 × 0,25–0,45 cm	Inexistente
Tubo	(0,5–) 0,8–1,6 cm long.	1,5–1,8 cm long.
Tépalos	Largamente acuminados, 2,5–3,0 cm long., rala e irregularmente pilosos en su extremo distal	Linear-lanceolados, 1,7–1,8 cm long., glabros
Estilo	5,0–5,5 cm long.	7–8 cm long.
Estambres	Adnatos a la porción proximal de los lóbulos de los tépalos, a 0,30–0,32 cm del tubo	Adnatos al extremo distal del tubo
Filamentos	Filiformes, café claros y ligeramente nacarados o cobrizos, 4,5–5,5 cm long.	Lineares, rojos o rojizos, maculados, las máculas oscuras, 7,5–8,0 cm long.
Anteras	Amarillas, 1,4–1,6 cm long.	Café o amarillas, maculadas, 2,3–2,7 cm long.
Bulbilos por inflorescencia	Escasos, raquíuticos	Numerosos, vigorosos

concuera con las afirmaciones de Gentry (1982), Verhoek (1998), Eguiarte *et al.* (2000) y García-Mendoza (2007), en el sentido de que varias especies de *Agave* no presentan reproducción sexual, sólo propagación vegetativa y muchas de éstas, son poliploides (Verhoek 1998, Eguiarte *et al.* 2000, García-Mendoza 2007). Cabe destacar que la producción de bulbilos por inflorescencia es muy baja (menos de 45), muchos de los cuales son raquíuticos, a diferencia de las grandes cantidades de bulbilos vigorosos por inflorescencia en numerosas especies del género cercano *Furcraea* Vent. (Giraldo-Cañas, obs. pers.). Así, sus bulbilos serían muy vulnerables, lo que sumado al no desarrollo de frutos y semillas, indicaría que la propagación y el mantenimiento de la especie en la región tendría que expresarse por medio de clones y al respecto, los más probables serían los hijuelos originados a partir de rizomas (obs. pers.), situación que ya ha sido documentada para algunas especies mexicanas (García-Mendoza 2007, 2011). Estos hijuelos han sido reconocidos como una de las estrategias de propagación más exitosas en el género *Agave* (Radding 2012).

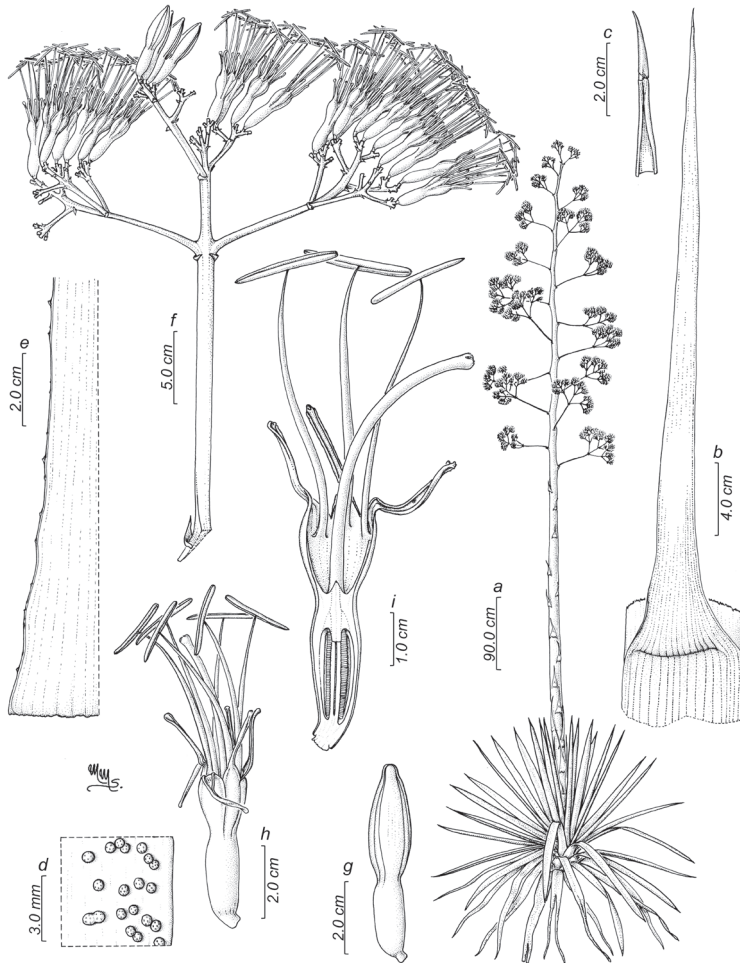
**Características morfológicas, micromorfológicas y anatómicas.** Como es propio del género, *Agave pax* representa hierbas monocaules en rosetas de gran porte, con hojas simples, alternas y dispuestas en espiral, con una gran inflorescencia central (Figs. 1–2) y de naturaleza monocárpica o hapaxántica, lo que corresponde al modelo arquitectural de Holttum (Hallé & Oldeman 1970). En esta especie son frecuentes los hijuelos, los cuales se originan en rizomas y no en estolones como lo comenta García-Mendoza (2011) para la especie *Agave americana* L.

Las hojas cuando están vivas se muestran lisas, pero cuando éstas se someten a deshidratación se hacen evidentes en ambas

superficies numerosos nervios, los cuales están elevados con respecto a la epidermis (Figs. 3a–b). Los aparatos estomáticos son numerosos, tetracíticos –lo que concuerda con las observaciones de Verhoek (1998: 61)–, hundidos y se encuentran distribuidos en el envés (Fig. 3); éstos se disponen tanto en los espacios internervales como en los nervios y no están protegidos por papilas ni tricomas, salvo por ceras epicuticulares densas y cuatro lóbulos epidérmicos, los cuales se encuentran ligeramente elevados con respecto a la epidermis (Figs. 3c–d); dichos lóbulos, denominados así en el sentido de Cutler (1987), están diferenciados uno del otro y constituyen formas cuadradas o rectangulares, condición similar a la que se presenta en el género *Aloe* L. (Cutler 1987).

Las hojas, así como las brácteas, son papilosas en ambas caras, aunque más frecuentemente en la haz; en éstas las papilas son elipsoides a ovoides y sus dimensiones son 0,6–0,8 (–0,9) × *ca.* 0,4 mm; las papilas se hallan elevadas con respecto al nivel de la epidermis, éstas son simples, es decir, no verrucosas, blanquecinas, brillantes y se encuentran distribuidas irregularmente, aunque son más numerosas en el extremo distal de las hojas y de las brácteas (Fig. 1d). La presencia de papilas en la epidermis foliar es una condición muy rara en el género *Agave* y sólo se había documentado para dos especies, *A. marmorata* Roehl y *A. scabra* Salm-Dyck (Gentry 1982), ambas del subgénero *Agave*. En cuanto a la espina terminal de la hoja y de las brácteas se refiere, ésta presenta numerosos aparatos estomáticos, los cuales están levemente hundidos y acompañados por dos lóbulos independientes, uno a cada lado del aparato estomático; éstos se hallan principalmente distribuidos en las porciones media y proximal de la espina terminal (Figs. 4a–d). Las células epidérmicas de la espina terminal son largas, de paredes anticlinales levemente onduladas y con revestimiento de



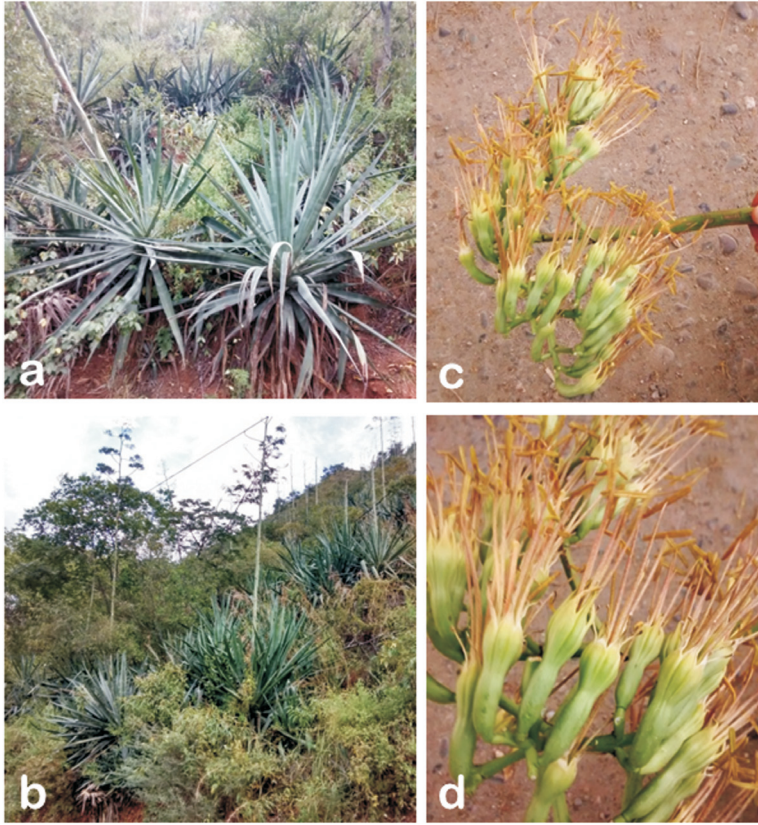


**Figura 1.** *Agave pax* Giraldo-Cañas. **a.** Hábito, **b.** Bráctea proximal completa, **c.** Espina terminal de una hoja distal, **d.** Papilas de la porción media de una hoja distal (haz), **e.** Detalle de la margen de una hoja distal (porción media desde la haz), **f.** Detalle de una ramificación primaria, **g.** Botón floral, **h.** Flor en anthesis, **i.** Corte longitudinal de una flor en anthesis [todo de *D. Giraldo-Cañas* & *D. F. Giraldo-Osorio* 6139 (holotipo COL)].

ceras epicuticulares. Es necesario resaltar que en ninguna de las muestras analizadas se observaron fitolitos.

El ovario es ínfero, tricarpelar, trilocular, succulento, el cual se prolonga en un pequeño cuello; la placentación es axilar y los óvulos son numerosos, anátropos y se disponen en dos series por lóculo (Figs. 5a–b). El estigma es 3-lobado y papiloso

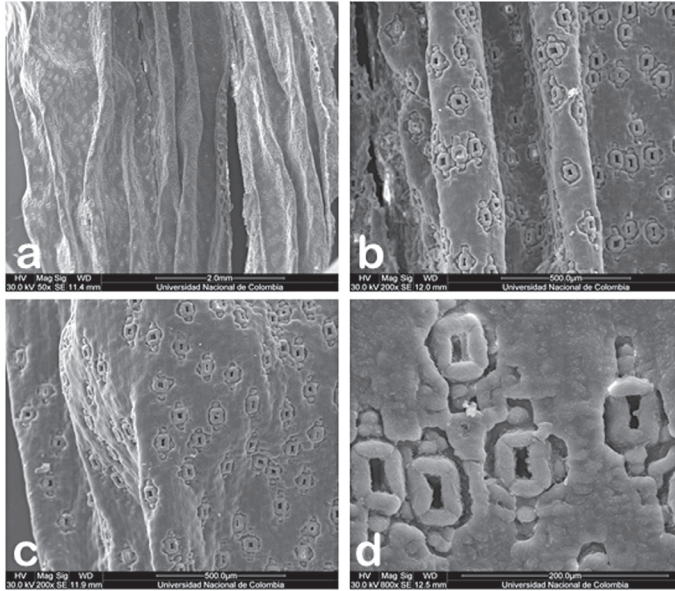
(Figs. 5c–d), mientras que el estilo es filiforme y longitudinal y paralelamente estriado en casi toda su extensión, sus células son largas (Figs. 6a–c), salvo en su porción distal en donde las células se acortan y sus paredes se pliegan y se hacen más sinuosas (Fig. 6d). La corola no tiene ornamentos llamativos, se limita a una disposición longitudinal y paralela de las células largas, con escasos y pequeños



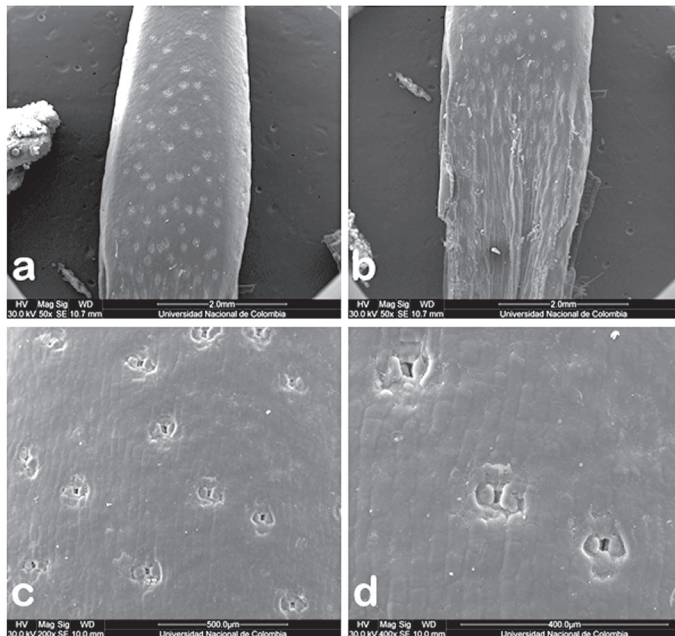
**Figura 2.** *Agave pax* Giraldo-Cañas. **a.** Hábito, **b.** Hábitat, **c** y **d.** Flores en antesis correspondientes a ramificaciones primarias medias [todo de D. Giraldo-Cañas & D. F. Giraldo-Osorio 6139 (holotipo COL)].

poros elipsoides ( $2,7-4,0 \times 1,3-1,7 \mu\text{m}$ ), los cuales se distribuyen irregularmente en los tépalos; estos poros podrían ser aparatos estomáticos modificados (Endress 1996). Por otra parte, es curiosa la presencia de aparatos estomáticos en los filamentos de los estambres (Figs. 7d-f), en los cuales los dos lóbulos que circundan los aparatos estomáticos se encuentran levemente elevados con respecto a la superficie del filamento, mientras que las células oclusivas están hundidas (Figs. 7e-f), lo que concuerda con la disposición de los aparatos estomáticos hundidos en muchas plantas xerófitas (Cutler 1987). A diferencia de los aparatos estomáticos foliares, en los cuales

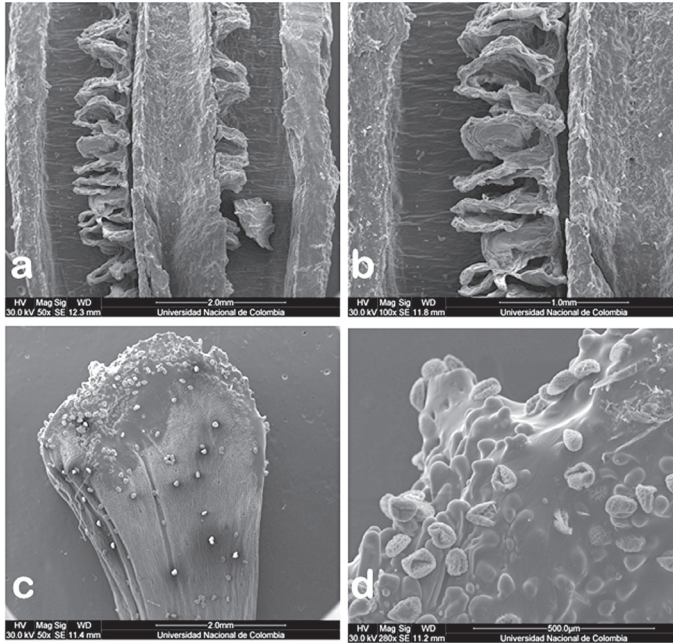
hay cuatro lóbulos unidos en sus bordes, en los aparatos estomáticos de los filamentos los dos lóbulos se encuentran separados. La presencia de aparatos estomáticos en los estambres es muy rara (véanse Eames & MacDaniels 1953 y Endress 1996) y se da, según Eames & MacDaniels (1953: 360), sólo cuando los filamentos son planos, situación que no se encuentra en *Agave*. En cuanto a las anteras (Figs. 1h-i y 8a-b), éstas son dorsifijas, versátiles, muy grandes (cuando están frescas miden  $2,0-2,2 \times 0,19-0,21 \text{ cm}$ ), lineares, rectas a ligeramente arqueadas y presentan dehiscencia longitudinal.



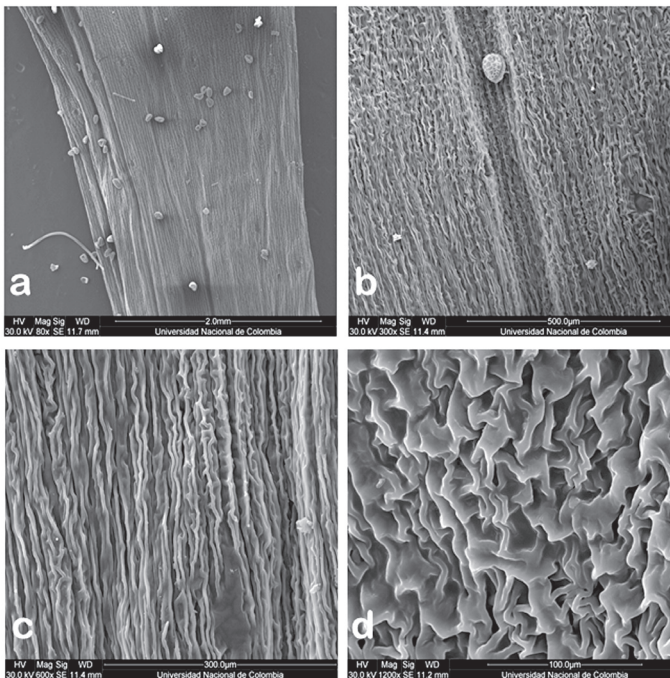
**Figura 3.** *Agave pax* Giraldo-Cañas. Cara abaxial de una hoja distal (área marginal de una porción media). **a.** Nerviación, **b, c y d.** Aparatos estomáticos tetracíticos [imágenes de microscopio electrónico de barrido; todo de *D. Giraldo-Cañas & D. F. Giraldo-Osorio 6139* (holotipo COL)].



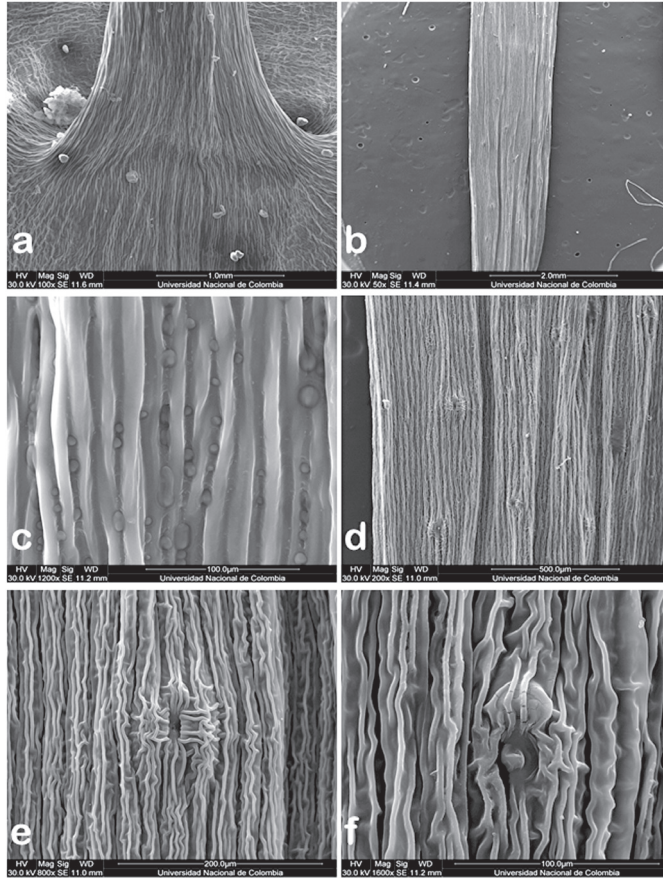
**Figura 4.** *Agave pax* Giraldo-Cañas. Espina terminal de una hoja distal. **a.** Porción media, **b.** Porción proximal, **c y d.** Aparatos estomáticos de la porción media [imágenes de microscopio electrónico de barrido; todo de *D. Giraldo-Cañas & D. F. Giraldo-Osorio 6139* (holotipo COL)].



**Figura 5.** *Agave pax* Giraldo-Cañas. **a** y **b**. Corte longitudinal de un ovario, **c**. Estigma, **d**. Extremo distal de un estigma [imágenes de microscopio electrónico de barrido; todo de *D. Giraldo-Cañas* & *D. F. Giraldo-Osorio* 6139 (holotipo COL)].



**Figura 6.** *Agave pax* Giraldo-Cañas. **a**, **b**, **c** y **d**. Diferentes vistas de un estilo [imágenes de microscopio electrónico de barrido; todo de *D. Giraldo-Cañas* & *D. F. Giraldo-Osorio* 6139 (holotipo COL)].

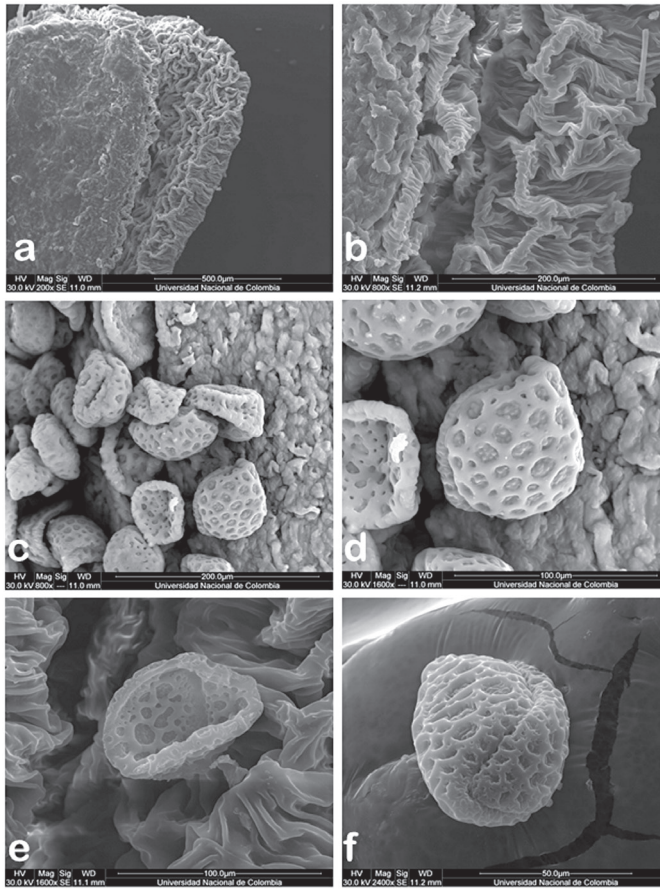


**Figura 7.** *Agave pax* Giraldo-Cañas. **a.** Inserción de un estambre a un tépalo, **b.** Porción media de un filamento, **c.** Porción distal de un filamento, **d, e y f.** Porción proximal de un filamento (nótese en e y f los aparatos estomáticos hundidos) [imágenes de microscopio electrónico de barrido; todo de *D. Giraldo-Cañas & D. F. Giraldo-Osorio 6139* (holotipo COL)].

El polen es monocolpado, reticulado, heterobrocado, las brocas situadas alrededor del sulco son de menor tamaño, mientras que las brocas que se extienden hacia el resto del grano son de mayor tamaño; por su parte, los muros del retículo son amplios (Figs. 8c–f). Finalmente, el polen es sulcado, cuyo sulco es largo y éste se extiende de polo a polo; los granos son elípticos a subsféricos y de  $69\text{--}92 \times 50\text{--}73 \mu\text{m}$  (Figs. 8c–f).

**Conservación.** *Agave pax* sólo se conoce del cañón del río Cauca, en jurisdicción de los municipios antioqueños de Santa

Fe de Antioquia, San Jerónimo, Sopetrán, Olaya, Liborina y Sabanalarga, un área que no supera los 280 km<sup>2</sup>, en donde constituye varias subpoblaciones de pocos individuos –generalmente menos de 80 por subpoblación–, aisladas y dispersas en medio de diversas matrices de bosque seco en diferentes estados sucesionales (Giraldo-Cañas, obs. pers.). Esta área está sujeta a variadas y fuertes presiones, tanto antrópicas como talas, quemas y establecimiento de cultivos y potreros para la ganadería, explotación de maderas y leña, construcción de zonas residenciales,



**Figura 8.** *Agave pax* Giraldo-Cañas. **a** y **b.** Vistas de la porción distal de una antera madura, **c**, **d**, **e** y **f.** Granos de polen en diferentes vistas [imágenes de microscopio electrónico de barrido; todo de *D. Giraldo-Cañas* & *D. F. Giraldo-Osorio 6139* (holotipo COL)].

fincas de recreo, piscinas públicas, entre otras, como naturales, dentro de las cuales están suelos muy frágiles de pendientes pronunciadas y sustratos inestables, así como torrenciales aguaceros (*Giraldo-Cañas*, obs. pers.). Por otra parte, al parecer, esta especie no desarrolla frutos y produce por inflorescencia una mínima cantidad de bulbilos, los cuales constituirían uno de los dos medios de propagación de la especie como se anotó anteriormente. Las anteriores características exhiben un alto riesgo para numerosas plantas, entre éstas las Asparagaceae del cañón del río Cauca.

Así y con base en esta información, a esta especie se le puede catalogar como “en peligro” (EN).

**Paratipos.** COLOMBIA. **Antioquia:** Municipio de Sopetrán, cañón del río Cauca, carretera Sopetrán-Sucre, a un kilómetro del casco urbano del corregimiento de Córdoba; suelos superficiales y pedregoso-arenosos, fácilmente erosionables, de materiales parentales correspondientes a coluviones, pendientes de 40–60°; bosques secos, 730 m de altitud, 1400 mm/año, 13–15 de enero de 2017, *D. Giraldo-Cañas*

& D. F. Giraldo-Osorio 6135 (COL). Municipio de Liborina, cañón del río Cauca, carretera Liborina-Sabanalarga, a 2,5 kilómetros del casco urbano de Liborina; suelos superficiales y pedregoso-arenosos, fácilmente erosionables, de materiales parentales correspondientes a coluviones, pendientes de 40–65°; bosques secos, 700 m de altitud, 1200 mm/año, 13–15 de enero de 2017, D. Giraldo-Cañas & D. F. Giraldo-Osorio 6137 (COL). Municipio de San Jerónimo, cañón del río Cauca, carretera Medellín-Santa Fe de Antioquia, a 1,5 kilómetro del casco urbano San Jerónimo; suelos superficiales y pedregoso-arenosos, fácilmente erosionables, de materiales parentales correspondientes a coluviones, pendientes de 35–50°; bosques secos, 550 m de altitud, 1390 mm/año, 13–15 de enero de 2017, D. Giraldo-Cañas & D. F. Giraldo-Osorio 6141 (COL).

**Especies nativas y naturalizadas de *Agave* de Sudamérica.** Con esta nueva especie, se eleva a seis el número de especies de *Agave* nativas y naturalizadas en Sudamérica, así: *Agave americana* L., especie originaria de los Estados Unidos de América y México y naturalizada en Colombia, Ecuador, Bolivia y Perú (Gereau 1999, Thiede 2001, García-Mendoza 2011, Ortuño & Galarza 2014, Govaerts *et al.* 2017, Giraldo-Cañas, inventarios personales), *A. boldinghiana* Trel., registrada en Colombia (Bernal & Gradstein 2016, Govaerts *et al.* 2017), *A. cocui* Trel., distribuida en Colombia y Venezuela (Berger 1915, García-Mendoza 2008, Bernal & Gradstein 2016, Govaerts *et al.* 2017, Giraldo-Cañas, inventarios personales), *A. cundinamarcaensis* A. Berger, endémica de Colombia (Berger 1915, Bernal & Gradstein 2016, Govaerts *et al.* 2017, Giraldo-Cañas, inventarios personales), *A. pax* Giraldo-Cañas, endémica de Colombia y *A. wallisii* Jacobi, endémica de Colombia (Berger 1915, Bernal & Gradstein 2016, Govaerts *et al.* 2017), las cuales se reconocen

por la siguiente clave. Se excluyen las especies cultivadas.

**Clave para reconocer las especies nativas y naturalizadas de *Agave* de Sudamérica**

1. Flores de color amarillo-verdoso a verde claro; tépalos 2,5–3,5 cm long.; filamentos 4,5–8,9 cm long.; anteras 1,4–3,4 cm long. 2
- 1'. Flores de color amarillo intenso; tépalos 1,6–2,0 cm long.; filamentos 2,2–3,8 cm long.; anteras 1,0–1,3 cm long. .... 3
2. Hojas con espina terminal acanalada de 3–4 cm long.; márgenes de las hojas armados, los agujones numerosos, 0,7–1,0 cm long.; tépalos desiguales, oblongos, rectos; ovario 3–4 cm long.; estilo 8,9–9,1 cm long.; estambres adnatos a la parte media del tubo; filamentos 7,3–8,9 cm long.; anteras 3,1–3,4 cm long. .... *Agave americana* L.
- 2'. Hojas con espina de 1,8–2,2 cm long., sin canales; márgenes de las hojas inermes o escasa e irregularmente denticulados, los denticillos escasos, 0,02–0,03 cm long.; tépalos iguales, largamente acuminados, rectos a arquedados; ovario 2,3–3,2 cm long.; estilo 5–5,5 cm long.; estambres adnatos a la porción proximal de los lóbulos de los tépalos; filamentos 4,5–5,5 cm long.; anteras 1,4–1,6 cm long. .... *Agave pax* Giraldo-Cañas
3. Hojas con márgenes denticulados; espina terminal de 0,6–0,8 cm long. .... *Agave wallisii* Jacobi
- 3'. Hojas con márgenes armados con agujones; espina terminal de 1,4–3,0 cm long. .... 4
4. Tépalos oblongos; ovario 1,5–1,9 cm long.; estambres adnatos a la parte media del tubo; filamentos 2,2–2,6 cm long.; hojas con agujones marginales de 0,05–0,09 cm long. .... *Agave cocui* Trel.
- 4'. Tépalos lanceolados o largamente acuminados; ovario 2,2–3,5 cm long.; estambres adnatos al extremo distal del tubo; filamentos 3,3–3,7 cm long.; hojas con agujones marginales de 0,10–0,25 cm long. .... 5

5. Tépalos largamente acuminados; ovario 2,2–3,0 cm long.; tubo 0,4–0,7 cm long. ....  
..... *Agave boldinghiana* Trel.  
5'. Tépalos lanceolados; ovario 3,0–3,5 cm long.; tubo 0,2–0,3 cm long. ....  
..... *Agave cundinamarcensis* A. Berger

## AGRADECIMIENTOS

Al Instituto de Ciencias Naturales y a la Universidad Nacional de Colombia por las facilidades brindadas para la preparación de este trabajo. A mi sobrino Daniel Fernando Giraldo-Osorio por su ayuda en campo y por la toma de las fotografías que acompañan este trabajo. A Yennifer García (COL) por su ayuda con la descripción de la morfología polínica. A Juan Camilo Ospina González (SI) por el obsequio de valiosa bibliografía y material vegetal. A Marcela Morales (COL) por la elaboración de la ilustración. A Claudia Avendaño (Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido, Universidad Nacional de Colombia) por su ayuda con el MEB. A los evaluadores por sus valiosos comentarios. Al Comité Editorial de Caldasia por su valiosa ayuda y valiosos comentarios. Este artículo es una contribución derivada de los proyectos “Estudios taxonómicos y morfológicos en los géneros *Agave* y *Furcraea* (Asparagaceae) en Sudamérica” (código Hermes 37417) y “Estudios florísticos en comunidades xerófilas de la Cordillera Oriental andina (Boyacá, Colombia)” (código Hermes 26215), de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá D. C.

## CONFLICT OF INTEREST

The author declares that he has no conflict of interest.

## LITERATURA CITADA

ARIZAGA, S. & E. EZCURRA. 1995. Insurance against reproductive failure in a semelparous

- plant: bulbil formation in *Agave macroacantha* flowering stalks. *Oecologia* 101: 329–334.
- BERGER, A. 1915. *Die Agaven, Beiträge zu einer Monographie*. Mit 79 Abbildungen im Text und 2 Karten. G. Fisher, Jena. 288 pp.
- BERNAL, R. & S. R. GRADSTEIN. 2016. Asparagaceae. En: R. Bernal, S. R. Gradstein & M. Celis (eds.). *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia* I: 794–795. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C. 1497 pp.
- CALDERÓN SÁENZ, E. 2007. Métodos y plan de la obra. En: E. Calderón Sáenz (ed.). *Libro rojo de plantas de Colombia, volumen 6 Orquídeas, primera parte*: 41–56. Serie Libros Rojos de especies amenazadas de Colombia, Instituto Alexander von Humboldt-Ministerio del Medio Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, Bogotá D. C. 828 pp.
- CALLEJAS POSADA, R. & Á. IDÁRRAGA PIEDRAHÍTA (eds.). 2011. *Flora de Antioquia: catálogo de las plantas vasculares*; volúmenes I y II. Universidad de Antioquia, Missouri Botanical Garden y Oficina de planeación departamental de la gobernación de Antioquia. Editorial D’Vinni, Bogotá D. C. 1265 pp.
- CRISCI, J. 1994. La especie: realidad y conceptos. En: J. Llorente Bousquets & I. Luna (eds.). *Taxonomía biológica*: 53–64. Universidad Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México D. F. 626 pp.
- CUTLER, D. F. 1987. *Anatomía vegetal aplicada*. Librería Agopecuaria S. A., Buenos Aires. 220 pp.
- DAHLGREN, R.M.T., H.T. CLIFFORD & P.F. YEO. 1985. *The families of the monocotyledons. Structure, evolution, and taxonomy*. Springer-Verlag, Berlín. 520 pp.
- EAMES, A.J. & L.H. MACDANIELS. 1953. *An introduction to plant anatomy*. McGraw-Hill Book Company, Tokio. 427 pp.
- EGUIARTE, L.E., V. SOUZA & A. SILVA-MONTELLANO. 2000. Evolución de la familia Agavaceae: Filogenia, biología reproductiva y genética de poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66: 131–150.
- ENDRESS, P.K. 1996. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge. 511 pp.
- ESPINOSA BARRERA, L.A. 2015. Generalidades e importancia de los agaves en México. Desde el Herbario CICY 7: 161–164.
- GARCÍA-MENDOZA, A.J. 2007. Los agaves de México. *Ciencias* 87: 14–23.



- GARCÍA-MENDOZA, A.J. 2008. Agavaceae. En: O. Hokche, P. E. Berry & O. Huber (eds.). *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela*: 673. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser, Caracas. 859 pp.
- GARCÍA-MENDOZA, A.J. 2011. Agavaceae. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán 88: 1–95.
- GENTRY, S. H. 1982. *Agaves of Continental North America*. The University of Arizona Press, Tucson. 670 pp.
- GEREAU, R.E. 1999. Agavaceae. En: P. M. Jørgensen & S. León-Yáñez (eds.). Catalogue of the vascular plants of Ecuador. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 75: 200–201.
- GIRALDO-CAÑAS, D., P.M. PETERSON & I. SÁNCHEZ VEGA. 2012. The genus *Eragrostis* (Poaceae: Chloridoideae) in northwestern South America (Colombia, Ecuador, and Peru): Morphological and taxonomic studies. *Biblioteca José Jerónimo Triana* 24: 1–195. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.
- GOVAERTS, R., B.J. M. ZONNEVELD & S.A. ZONA. 2017. World checklist of Asparagaceae. Royal Botanic Gardens, Kew. <http://apps.kew.org/wesp/> (consultado: 26 de enero de 2017).
- GONZÁLEZ TIRADO, C. & G. CRUZ CHAGOYÁN. 2013. El papel de maguey como soporte documental: estudio de un códice Huexotzinca del período colonial. *Conserva* 18: 5–19.
- GOOD-ÁVILA, S. V., V. SOUZA, B. S. GAUT & L. E. EGUIARTE. 2006. Timing and rate of speciation in *Agave* (Agavaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 9124–9129.
- HALLÉ, F. & R. A. A. OLDEMAN. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson et Cie Éditeurs, París. 178 pp.
- HOCHSTÄTTER, F. 2015. *Agave* Linné (Agavaceae). Publicado por el autor, Mannheim. 432 pp.
- ORTUÑO, T. & I. GALARZA. 2014. *Agave*. En: P. M. Jørgensen, M. H. Nee & S. G. Beck (eds.). Catálogo de las plantas vasculares de Bolivia. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 127: 288–289.
- PROCTOR, G. R. & P. ACEVEDO-RODRÍGUEZ. 2005. Agavaceae. En: P. Acevedo-Rodríguez & M. T. Strong (eds.). *Monocotyledons and gymnosperms of Puerto Rico and the Virgin Islands*. Contributions from the United States National Herbarium 52: 116–121.
- RADDING, C. 2012. The children of Mayahuel: Agaves, human cultures, and desert landscapes in Northern Mexico. *Environmental History* 17: 84–115.
- REYNOSO-SANTOS, R., A.J. GARCÍA-MENDOZA, W. LÓPEZ-BÁEZ, A. LÓPEZ-LUNA, P. CADENA INÍGUEZ, M.A. PÉREZ-FARRERA & M.H. DOMÍNGUEZ GUTIÉRREZ. 2012. Identificación taxonómica de agaves (*Agave* spp.) utilizados para la elaboración del licor comiteco en Chiapas, México. *Agroproductividad* 5: 9–17.
- ROGERS, G. K. 2000. A taxonomic revision of the genus *Agave* (Agavaceae) in the Lesser Antilles, with an ethnobotanical hypothesis. *Brittonia* 52: 218–233.
- SMITH, G.F. & E. FIGUEROA. 2014. State of our knowledge of online resources of the types of names of *Agave* L. (Agavaceae / Asparagaceae) with a list of names attributed to William Trelease, with notes on types, online resources and etymology. *Phytotaxa* 170: 221–249.
- THIEDE, J. 2001. Agavaceae. En: U. Egli (ed.). *Illustrated Handbook of Succulent Plants: Monocotyledons*: 5–102. Springer-Verlag, Berlín. 354 pp.
- TREJO-SALAZAR, R. M., E. SCHEINVAR & L.E. EGUIARTE. 2015. ¿Quién poliniza realmente los agaves? Diversidad de visitantes florales en 3 especies de *Agave* (Agavoideae: Asparagaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 358–369.
- URIBE MELÉNDEZ, J. 2008. Monografía de *Frullania* subgénero *Meteoriopsis* (Frullaniaceae, Marchantiophyta). *Caldasia* 30: 49–94.
- VÁZQUEZ-GARCÍA, J.A., M.Á. MUÑOZ-CASTRO, E. SAHAGÚN-GODÍNEZ, M. DE J. CHÁZARO-BASÁÑEZ, E. DE CASTRO-ARCE, G. NIEVES-HERNÁNDEZ & J. PADILLA-LEPE. 2013. Four new species of *Agave* (Agavaceae) of the *Marmoratae* group. *Systematic Botany* 38: 320–331.
- VERHOEK, S. 1998. Agavaceae. En: K. Kubitzki (ed.). *The families and genera of vascular plants III. Monocotyledons*: 60–70. Springer-Verlag, Berlín. 478 pp.

Recibido: 14/03/2017

Aceptado: 2/05/2017