

VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y HUMANIZACIÓN DE LA SECCIÓN SALMIANAE DEL GÉNERO *Agave*

MORPHOLOGICAL VARIATION AND HUMANIZATION OF *Agave* GENUS, SALMIANAE SECTION

J. Luis Mora-López¹, J. Antonio Reyes-Agüero^{2,3*}, J. Luis Flores-Flores², C. Beatriz Peña-Valdivia⁴, J. Rogelio Aguirre-Rivera^{2,3}

¹Programa Multidisciplinario de Posgrado en Ciencias Ambientales, Universidad Autónoma de San Luis Potosí. (jorgemora43@gmail.com). ²Instituto de Investigación de Zonas Desérticas. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. Altair Núm. 200, Fraccionamiento del Llano. 78377. San Luis Potosí, San Luis Potosí. (reyesaguero@uaslp.mx), (joseluis.flores@uaslp.mx), (iizd@uaslp.mx). ³Cologne University of Applied Sciences, Center for Natural Resources and Development, Betzdorfer Straße 2, Cologne, Germany. ⁴Botánica. Campus Montecillo. Colegio de Posgraduados. 56230. Montecillo, Estado de México. (cecilia@colpos.mx).

RESUMEN

Aunque los magueyes pulqueros (género *Agave*) tienen una función importante en el desarrollo de las poblaciones humanas en Mesoamérica, el estudio de su humanización es incipiente. El objetivo de este estudio fue conocer la variabilidad morfológica, en relación con su humanización, de los magueyes pulqueros de la sección Salmianae del género *Agave*. Se realizaron exploraciones botánicas y se registraron 62 variantes en las que se midieron 48 atributos morfológicos. Los análisis de ordenación y clasificación aplicados revelan, en el proceso de humanización, tendencias de domesticación hacia mayor tamaño de la roseta y reducción de las estructuras de protección mecánica. La especie con mayor grado de humanización fue *Agave mapisaga*, con dientes pequeños y rosetas grandes, encontrada sólo bajo cultivo en plantaciones o en linderos de parcelas agrícolas. Por el contrario, la menos humanizada fue *A. macroculmis*, con plantas pequeñas, espinas y dientes grandes y escasamente cultivada. En cambio, *A. salmiana* presentó la variabilidad morfológica más amplia, y la mayor diversidad de ambientes y de usos.

Palabras clave: *Agave macroculmis*, *Agave mapisaga*, *Agave salmiana*, variación morfológica, domesticación.

INTRODUCCIÓN

El género *Agave* tiene una gran importancia económica y varias especies de magueyes han estado ligadas a los habitantes de Mesoamérica

ABSTRACT

Although the pulque magueys (genus *Agave*) have an important function in the development of the human populations of Mesoamerica, the study of their humanization is incipient. The objective of the present study was to know the morphological variability of the pulque magueys of the Salmianae section of the genus *Agave* with respect to their humanization. Botanical explorations were carried out, and 62 variants were registered, in which 48 morphological attributes were measured. The applied analyses of ordination and classification reveal, in the humanization process, tendencies of domestication toward larger size of the rosette and reduction of the mechanical protection structures. The species with highest degree of humanization was *Agave mapisaga*, with small teeth and large rosettes, found under cultivation only in plantations or edges of agricultural plots. In contrast, the least humanized or wild species was *A. macroculmis*, with small plants, large thorns and teeth, and scantily cultivated. On the other hand, *A. salmiana* presented the widest morphological variability and the greatest diversity of environments and uses.

Key words: *Agave macroculmis*, *Agave mapisaga*, *Agave salmiana*, morphological variation, domestication.

INTRODUCTION

The genus *Agave* has great economic importance, and various species of magueys have been linked to the inhabitants of Mesoamerica for more than 10 000 years (Callen, 1967; González, 1978; Gentry, 1982). In the cultural areas of Tula, Tulancingo and Teotihuacan there is

* Autor responsable ♦ Author for correspondence.

Recibido: Octubre, 2010. Aprobado: Mayo, 2011.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 45: 465-477. 2011.

desde hace unos 10 000 años (Callen, 1967; González, 1978; Gentry, 1982). En las áreas culturales de Tula, Tulancingo y Teotihuacán existe evidencia de que desde hace más de 3500 años, los magueyes se aprovechaban para obtener pulque (Parsons y Parsons, 1990). En el museo de sitio de Apan, estado de Hidalgo, se muestran raspadores líticos probablemente usados para recolectar aguamiel y obtener fibra. Ciertos rodales de maguey en el sur de Arizona, con una antigüedad de unos 1000 años, se localizaron fuera de su distribución natural y asociados a montículos de piedras usados para su cultivo, así como a hornos de pozo y herramientas líticas usadas para su proceso como alimento (Fish *et al.*, 1985). Al parecer, la relación entre los recolectores primitivos y los magueyes de la altiplanicie se inició con el consumo del conspicuo escapo floral (Aguirre *et al.*, 2001) o al descubrirse, después de un incendio natural, que las pencas y tallos de maguey cocidos podían consumirse. Luego continuó con formas más refinadas de alimentos y bebidas elaboradas. En Mesoamérica, muchas variantes notables de maguey se conservaron y evolucionaron al ser transplantadas de su medio natural a zonas cercanas a los campamentos de los recolectores, así como a solares y parcelas de los agricultores, donde probablemente ocurrieron nuevas combinaciones genéticas, con mejores rendimientos y calidad de fibra, alimento, bebida u otros productos especiales (Gentry, 1982; Parsons y Parsons, 1990; Colunga *et al.*, 1996).

Lo anterior es un ejemplo del proceso de humanización de la biota que presenta tres fases selectivas críticas: la recolección (de especies abundantes, persistentes, útiles y reactivas en forma positiva a la humanización), el cultivo incipiente (de especies con los mejores resultados en la recolección y que son funcionales en ambientes humanizados); y la diferenciación genética (las especies más exitosas en el cultivo, se empiezan a distinguir morfológica, fisiológica y ecológicamente de sus conespecíficas silvestres). En los vegetales, los extremos del gradiente de humanización corresponden a las especies silvestres ocasionalmente recolectadas y a las especies producidas exclusivamente en campos agrícolas, es decir, domesticadas. Así, la humanización de la biota es un proceso con al menos tres fases y la domesticación es la última de ellas; por tanto, no todas las especies humanizadas son domesticadas, muchas se mantienen en condiciones silvestres y se siguen recolectando (Perales y Aguirre, 2008).

evidence that for more than 3500 years the magueys have been used to obtain pulque (Parsons and Parsons, 1990). In the site museum of Apan, state of Hidalgo, lithic scrapers are exhibited, probably used in the process to obtain maguey sap (*aguamiel*) and to obtain fiber. Certain stands of maguey in the south of Arizona, with an age of approximately 1000 years, were located outside of the plant's natural distribution and are associated with mounds of stones used for its cultivation, along with pit ovens and lithic tools used for its processing as food (Fish *et al.*, 1985). Apparently, the relationship between the primitive gathers and the magueys of the High Plateau began with the consumption of the conspicuous inflorescences (Aguirre *et al.*, 2001), or the discovery after a natural fire, that the cooked leaves and stems of maguey could be consumed. Later, it continued with more refined forms of elaborated foods and beverages. In Mesoamerica, many notable variants of maguey were conserved and evolved when transplanted from their natural environment to zones close to the encampments of the gathers, as well as home gardens and plots of the farmers, where new genetic combinations probably occurred, with better yields and quality of fiber, food, beverages or other special products (Gentry, 1982; Parsons and Parsons, 1990; Colunga *et al.*, 1996).

The above is an example of the humanization process of the biota that presents three critical selective phases: collection (of species that are abundant, persistent, useful and positively reactive to humanization); incipient cultivation (of species with the best results in collection and that are functional in humanized environments); and genetic differentiation (the most successful species in the cultivation begin to distinguish themselves morphologically, physiologically and ecologically from their wild conspecifics). In plants, the extremes of the gradient of humanization correspond to the wild species occasionally gathered and to the species produced exclusively in agricultural plots, which is domesticated. Thus, the humanization of the biota is a process with at least three phases and domestication is the last of them, therefore, not all of the humanized species are domesticated, many are maintained under wild conditions and continue to be collected (Perales and Aguirre, 2008).

In México are found 75 % of the continental species of *Agave* (Gentry, 1982). Furthermore, due to this antiquity and intense relationship between

En México está el 75 % de las especies continentales de *Agave* (Gentry, 1982). Además, debido a esta antigua e intensa relación entre los humanos y *Agave* hay variantes con importancia regional, nacional e internacional, de las cuales hay un conocimiento tradicional considerable y una variación morfológica alta (Colunga *et al.*, 1996), como en las especies de la sección Salmianae. Los táxones que Gentry (1982) reconoció para formar dicha sección son: *Agave macroculmis*, *A. mapisaga*, *A. mapisaga* var. *lisa*, *A. salmiana* var. *salmiana*, *A. salmiana* var. *angustifolia*, *A. salmiana* var. *ferox*, *A. salmiana* ssp. *crassispina* y *A. tecta*. Estos táxones se usan principalmente para la producción de aguamiel, mezcal y fibra, pero el reconocimiento de que los magueyes almacenan fructanos y la importancia creciente de estos polisacáridos en la alimentación saludable justifica el estudio de estos recursos fitogenéticos. Hay poblaciones silvestres y cultivadas de las especies de la sección Salmianae distribuidas principalmente en las zonas áridas y semiáridas del centro-norte de México, desde Hidalgo hasta Coahuila, y del centro-sur, en Puebla y su extensión semiárida hacia el noroeste de Oaxaca; una especie se localiza en el suroeste de Guatemala (Gentry, 1982). Así, el gradiente de humanización va desde poblaciones espontáneas de maguey con atributos de plantas silvestres, hasta poblaciones con historial prolongado de cultivo, con atributos que pueden revelar su mayor grado de humanización, esto es, cierta domesticación. Con base en lo anterior, el objetivo del presente estudio fue analizar la variación morfológica de las especies de la sección Salmianae del género *Agave* en relación con su humanización.

MATERIALES Y MÉTODOS

Durante 2008 y 2009 se realizaron exploraciones botánicas en 26 localidades del Altiplano Meridional (Tamayo, 1990) de la región centro-norte de México y una en Guatemala (Cuadro 1). Se buscaron variantes de maguey de la sección Salmianae, cultivadas o espontáneas en agostaderos, pero reconocidas y nombradas inequívocamente por informantes campesinos. Así se obtuvieron 62 muestras de posibles variantes de maguey, con seis individuos cada una. Se evaluaron 48 atributos morfológicos por planta, seleccionados de acuerdo con Gentry (1982), Colunga y May-Pat (1997), Aguirre *et al.* (2001) y Alfaro *et al.* (2007). El grupo de variables fue depurado mediante un análisis multivariable de ordenación preliminar y sólo se consideraron 13 atributos para el análisis final (Cuadro 2). Los atributos morfológicos foliares

humans and *Agave*, there are variants with regional, national and international importance, of which there is considerable traditional knowledge and high morphological variation (Colunga *et al.*, 1996), such as in the species of the Salmianae section. The taxa that Gentry (1982) recognized to include in this section are: *Agave macroculmis*, *A. mapisaga*, *A. mapisaga* var. *lisa*, *A. salmiana* var. *salmiana*, *A. salmiana* var. *angustifolia*, *A. salmiana* var. *ferox*, *A. salmiana* ssp. *crassispina* and *A. tecta*. These taxa are principally used for the production of fiber, sweet sap (*aguamiel*) and mescal. Recently the recognition that the magueys contain fructans and the growing importance of these polysaccharides in healthy diet justifies the study of these phylogenetic resources. There are wild and cultivated populations of the species of the Salmianae section distributed mainly in the arid and semiarid zones of the north-central portion of México, from Hidalgo to Coahuila, and of the south-central area, in Puebla and its semiarid extension toward the northwest of Oaxaca; one species is located in the southwest of Guatemala (Gentry, 1982). Thus, the gradient of humanization goes from spontaneous populations of maguey with attributes of wild plants, to populations with a prolonged history of cultivation, with attributes that can reveal their higher degree of humanization, that is, domestication. Based on the above, the objective of the present study was to analyze the morphological variation of the species of the Salmianae section of the genus *Agave* with respect to its humanization.

MATERIALS AND METHODS

During 2008 and 2009, botanical explorations were carried out in 26 localities of the Southern High Plateau (Tamayo, 1990) of the North-central region of México and one in Guatemala (Table 1). Variants of maguey of the Salmianae section were sought, cultivated in crop lands or spontaneous in rangelands, but recognized and unequivocally named by farmers. Thus, 62 samples with six replicates of possible variants of maguey were obtained and evaluated. Forty-eight morphological attributes were evaluated per plant, according to Gentry (1982), Colunga and May-Pat (1997), Aguirre *et al.* (2001) and Alfaro *et al.* (2007). The group of attributes was screened through a multivariable analysis by preliminary ordination and only 13 variables were considered for the final analysis (Table 2). The foliar morphological attributes were evaluated in the third leaf from the shoot of the plant. The measurements were made with

**Cuadro 1. Localidades de recolecta de las variantes estudiadas de la sección Salmianae del género *Agave*.
Table 1. Localities of collection of the variants studied of the Salmianae section of the genus *Agave*.**

Núm.	Localidad, municipio, estado o país	Latitud N	Longitud O	Altitud (m)	Cantidad de variantes recolectadas
1	Guajardo, Ramos Arizpe, Coahuila	25° 28' 22.4"	101° 17' 18.3"	1554	2
2	Sierra de Zapalinamé, Saltillo, Coahuila	25° 14' 44.5"	100° 53' 05.3"	2387	1
3	Aquiles Serdán, Charcas, SLP	23° 16' 35.2"	100° 54' 26.8"	1986	3
4	Tierra Blanca, Venado, SLP	22° 57' 57.3"	101° 03' 40.6"	1782	2
5	El Jardín del Llano, Ipiña, Ahualulco, SLP	22° 31' 03.6"	101° 16' 23.0"	2186	3
6	Ipiña, Ahualulco, SLP	22° 27' 41.8"	101° 15' 09.7"	2145	1
7	Rancho La Soledad, Ahualulco, SLP	22° 24' 50.4"	101° 09' 25.5"	1850	2
8	Rancho El Arenal, Ahualulco, SLP	22° 21' 58.3"	101° 11' 41.4"	1894	1
9	El Venadito, Mexquitic, SLP	22° 20' 47.3"	101° 05' 08.5"	1920	4
10	Las Moras, Mexquitic, SLP	22° 16' 16.1"	101° 06' 25.6"	2036	1
11	Los Pollitos, Mexquitic, SLP	22° 14' 19.2"	101° 10' 04.0"	2185	2
12	Cieneguillas, Pinos, Zacatecas	22° 09' 55.2"	101° 24' 47.4"	2133	1
13	Carranco, Villa de Reyes, SLP	21° 50' 01.8"	101° 05' 30.0"	2014	1
14	San Miguel Tlazintla, Cardonal, Hidalgo	20° 38' 06.3"	99° 05' 08.1"	2095	8
15	El Nandho, Ixmiquilpan, Hidalgo	20° 37' 22.3"	99° 12' 46.2"	2186	1
16	Boxhuada, Ixmiquilpan, Hidalgo	20° 37' 11.4"	99° 13' 15.3"	2177	1
17	Orizabita, Ixmiquilpan, Hidalgo	20° 34' 19.2"	99° 12' 29.0"	1860	2
18	San Andrés Daboxtha, Cardonal, Hidalgo	20° 32' 19.3"	99° 03' 55.2"	2020	7
19	Emiliano Zapata, Ajacuba, Hidalgo	20° 09' 13.3"	99° 02' 15.8"	2145	2
20	San Lorenzo Nenamicoya, Jilotepec, Estado de México	20° 08' 39.9"	99° 37' 55.9"	2759	5
21	Hacienda Xochuca, Tlaxco, Tlaxcala	19° 37' 31.9"	98° 11' 51.4"	2583	1
22	San Mateo, Calpulalpan, Tlaxcala	19° 35' 37.8"	98° 35' 48.7"	2612	1
23	Totalco, Perote, Veracruz	19° 30' 03.1"	97° 21' 23.1"	2363	1
24	Tequexquinahuac, Texcoco, Estado de México	19° 28' 54.3"	98° 50' 16.9"	2408	2
25	Rancho San Isidro, Nanacamilpa, Tlaxcala	19° 28' 53.0"	98° 33' 55.2"	2816	5
26	La Constancia, Españita, Tlaxcala	19° 25' 29.3"	98° 24' 54.9"	2597	1
27	Barrio La Reforma, Totonicapán, Guatemala	14° 54' 36.4"	91° 26' 24.0"	2344	1

**Cuadro 2. Atributos morfológicos evaluados en las 62 variantes de la sección Salmianae del género *Agave*.
Table 2. Morphological attributes evaluated in the 62 variants of the Salmianae section of the genus *Agave*.**

Atributos	Promedio (cm)	Amplitud (cm)	Coefficiente de variación (%)
Roseta			
Altura	210.97	80.0 - 430.0	30.10
Diámetro	307.32	100.0 - 610.0	34.28
Diámetro del tallo	65.97	28.0 - 115.0	24.03
Hoja			
Longitud	153.52	51.0 - 298.0	34.57
Anchura de la base foliar	34.69	18.5 - 61.0	23.96
Anchura de la parte media de la hoja	29.66	15.5 - 47.0	22.19
Número de dientes (espinas marginales)	50.06	11.0 - 151.0	47.01
Longitud de los dientes	0.80	0.16 - 1.88	40.99
Anchura de los dientes	1.35	0.67 - 2.77	23.87
Distancia entre los dientes	2.76	0.55 - 5.84	39.06
Longitud de la espina apical	5.40	2.28 - 10.65	27.60
Anchura de la base de la espina apical	0.77	0.39 - 1.33	24.23
Grosor de la cutícula	0.01	0.004 - 0.093	55.38

se evaluaron en la tercera hoja a partir del cogollo de la planta. Las medidas se hicieron con cinta métrica metálica (Pretul®, México) y calibrador (Mitutoyo®, USA). El grosor de la cutícula se midió con un micrómetro (Mitutoyo®, USA). El diámetro del tallo se registró en la base de la planta con forcípulas (Mantax®, España). Los ejemplares de herbario se prepararon con base en lo descrito por Gentry (1982) y se depositaron en el herbario de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí. Para la determinación botánica de las especies de maguey se usaron las claves de Gentry (1982). Debe señalarse que, como otras especies que se han domesticado por sus órganos vegetativos, las flores y frutos han sido poco transformados por la humanización (Correll, 1962; Ugent, 1967); por ello, estos órganos fueron descartados para el presente estudio.

La matriz de datos consistió de valores promedio (n=6) de los 13 atributos morfológicos (columnas) para las 62 variantes (hileras) de *Agave*. La matriz se ordenó por componentes principales (ACP) con el programa CANOCO versión 4.5 (Ter Braak y Šmilauer, 2002), y luego se clasificó jerárquica, divisiva y políticamente con el programa TWINSpan, incluido en el software PC-ORD versión 4.2 (McCune y Mefford, 1999).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El mayor número de variantes (47) correspondió a *A. salmiana*; además, esta especie mostró la variabilidad morfológica más amplia y sus variantes se encontraron en ambientes con distinto grado de humanización, desde agostaderos de uso múltiple hasta plantaciones y áreas agrícolas. En esta especie destacó *A. salmiana* var. *salmiana* por su abundancia de variantes (31) y distribución (17 localidades) (Cuadro 3), desde Tlaxcala hasta Coahuila (Cuadro 1). Las 13 variantes de *A. mapisaga* presentaron menor variación morfológica que *A. salmiana*; aunque también es una especie ampliamente distribuida en la región analizada, sólo se le encontró cultivada en ambientes muy humanizados. En contraste, sólo se localizó una variante de *A. tecta* y una de *A. macroculmis*.

Gentry (1982) describe *A. mapisaga* var. *lisa* con base en ejemplares cultivados en el Huntington Botanical Garden (San Marino, California, USA) debido a que, al parecer, el autor no la localizó en México. Durante la exploración botánica para el presente estudio, este taxon se recolectó en el Rancho San Isidro, Municipio de Nanacamilpa, estado de Tlaxcala, a donde fue llevado desde Apan, Hidalgo, hace dos décadas.

Las variantes con rosetas más grandes fueron Ayoteco Nanacamilpa, Chalqueño, Manso Tlaxco

metallic metric tape (Pretul®, México) and calibrator (Mitutoyo®, USA). The thickness of the cuticle was measured with a micrometer (Mitutoyo®, USA). The diameter of the stem was registered in the base of the plant with calipers (Mantax®, Spain). The samples of herbaria were prepared based on the description of Gentry (1982) and were deposited in the herbarium of the Universidad Autónoma de San Luis Potosí. For the botanical determination of the maguey species, the key of Gentry were used (1982). It should be pointed out that, like other species that have been domesticated for their vegetative organs, the flowers and fruits have been scarcely transformed by humanization (Correll, 1962; Ugent, 1967); therefore, these organs were discarded for the present study.

The data matrix consisted of average values (n=6) of the 13 morphological attributes (columns) for the 62 variants (rows) of *Agave*. The matrix was analyzed by an ordination procedure of principal components (PCA) using CANOCO software version 4.5 (Ter Braak and Šmilauer, 2002), and then a hierarchic, divisive and polythetic classification using the TWINSpan procedure, included in the software PC-ORD version 4.2 (McCune and Mefford, 1999).

RESULTS AND DISCUSSION

The highest number of variants (47) corresponded to *A. salmiana*; furthermore, this species showed the widest morphological variation, and its variants were found in environments with different degree of humanization, from rangelands of multiple uses to plantations and agricultural areas. In this species *A. salmiana* var. *salmiana* was outstanding for its abundance of variants (31) and distribution (17 localities) (Table 3), from Tlaxcala to Coahuila (Table 1). The 13 variants of *A. mapisaga* presented less morphological variation than *A. salmiana*; although it is also a widely distributed species in the analyzed region, it was only cultivated in highly humanized environments. In contrast, only one variant of *A. tecta* was located, and one of *A. macroculmis*.

Gentry (1982) describes *A. mapisaga* var. *lisa* based on examples cultivated in the Huntington Botanical Garden (San Marino, California, USA) due to the fact that the author was not able to locate it in México. During the botanical exploration for the present study, this taxon was collected in the Rancho San Isidro, Municipality of Nanacamilpa, state of Tlaxcala, where two decades ago it was taken from Apan, Hidalgo.

The variants with largest rosettes were Ayoteco Nanacamilpa, Chalqueño, Manso Tlaxco (all of *A.*

Cuadro 3. Especies, variantes evaluadas y localidades de recolecta de la sección Salmianae del género *Agave*.
Table 3. Species, variants evaluated and localities of collection of the Salmianae section of the genus *Agave*.

Especie	Nombres comunes de las variantes (localidad, ver Cuadro 1)
<i>A. macroculmis</i>	Serrano (2)
<i>A. mapisaga</i>	Carrizo (24), Liso Charcas (3), Manso Ahualulco (7), Mayé (18), Mexicano (19), Penca larga Cardonal (14), Penca larga Ixmiquilpan (17), Penca larga Jilotepec (20), Penca larga Las Moras (10), Penca larga Pollitos (11), Penca larga Venadito (9) y Sabililla (26)
<i>A. mapisaga</i> var. <i>lisa</i>	Morado (25)
<i>A. salmiana</i> ssp. <i>crassispina</i>	Bronco (8), Chino Ipiña (7), Chino verde (3), I'tui manga chica (18), Liso Ahualulco (5), Pico de gorrión (20), Verde Ahualulco (7), Verde Cardonal (14), Verde Carranco (13), Verde Ipiña (6), Verde Jilotepec (20), Verde Mexquitic (9) y Xhi'ñu (18)
<i>A. salmiana</i> var. <i>ferox</i>	Blanco Ipiña (5), Chino cenizo Charcas (3) y Chino Venadito (9)
<i>A. salmiana</i> var. <i>salmiana</i>	Amapola (20), Amarillo (23), Ayoteco Calpulalpan (22), Ayoteco Nanacamilpa (25), Ayoteco Texcoco (24), Blanco cenizo (1), Blanco Pollitos (11), Chalqueño (25), Chino Cardonal (14), Chino cenizo Cardonal (14), Chino Pinos (12), Cuernavaca (4), Cuerno (9), Doo'mini (16), Gash'mini (14), I'tui manga larga (18), Jok'uada Cardonal (18), Jok'uada San Miguel (14), Kan'kuada (15), Manso Nanacamilpa (25), Manso San Andrés (18), Manso San Miguel (14), Manso Tlaxco (21), Manso Venado (9), Mudha (20), Mutha (14), Púa larga (25), Sha'mini Ajacuba (19), Sha'mini Cardonal (18), Sha'mini Ixmiquilpan (17) y Verde cuerudo (1)
<i>A. tecta</i>	Grande (27)

(todas de *A. salmiana* var. *salmiana*) y Morado (de *A. mapisaga* var. *lisa*), con altura igual o mayor a 3.0 m. Estas cuatro variantes son las más usadas para la producción de aguamiel y se encuentran en los ambientes más humanizados (plantaciones comerciales). Las variantes con tamaño menor fueron Serrano de *A. macroculmis*, y Verde Carranco, Verde Jilotepec y Verde Mexquitic de *A. salmiana* ssp. *crassispina*. La variante Serrano es silvestre y las variantes Verde son de las más comunes y menos humanizadas de la región estudiada. Uno de los elementos del síndrome de domesticación documentados para *Agave* es el gigantismo (Colunga *et al.*, 1996; Colunga y May-Pat, 1997), y estos resultados para la sección Salmianae muestran que en efecto las variantes más humanizadas son las más grandes (Figura 1).

Patrones de variación entre las variantes

De acuerdo con el ACP, 76.9 % de la variación total es explicada por los tres primeros componentes y los atributos que hicieron la mayor aportación fueron: 1) al CP1, altura y diámetro de la roseta, diámetro del tallo, longitud de la hoja, anchura de la base de hoja y número de dientes (espinas laterales); 2) al CP2, número, longitud y anchura de los dientes (Cuadro 4). Las variantes se ordenaron en un gradiente continuo en los dos ejes (Figura 1). En el primero (CP1) lo hicieron según un gradiente de

salmiana var. *salmiana*) and Morado (*A. mapisaga* var. *lisa*) with heights equal to or greater than 3.0 m. These four variants are the most used for the production of *aguamiel* and are found in the most humanized environments (commercial plantations). The variants with smaller size were Serrano of *A. macroculmis*, and Verde Carranco, Verde Jilotepec and Verde Mexquitic of *A. salmiana* ssp. *crassispina*. The Serrano variant is wild and the Verde variants are the most common and least humanized of the region under study. One of the elements of the domestication syndrome documented for *Agave* is gigantism (Colunga *et al.*, 1996; Colunga and May-Pat, 1997), and these results for the Salmianae section show that the most humanized variants are the largest (Figure 1).

Patterns of variation among the variants

According to the PCA, 76.9 % of the total variation is explained by the first three components and the attributes with the highest contribution were: 1) to CP1, height and diameter of the rosette, diameter of the stem, length of the leaf, width of the base of the leaf and number of teeth (lateral spines); 2) to CP2, number, length and width of the teeth (Table 4). The variants were ordered in a continuous gradient in the two PCA axes (Figure 1). In the first (CP1), they were positioned according to a gradient

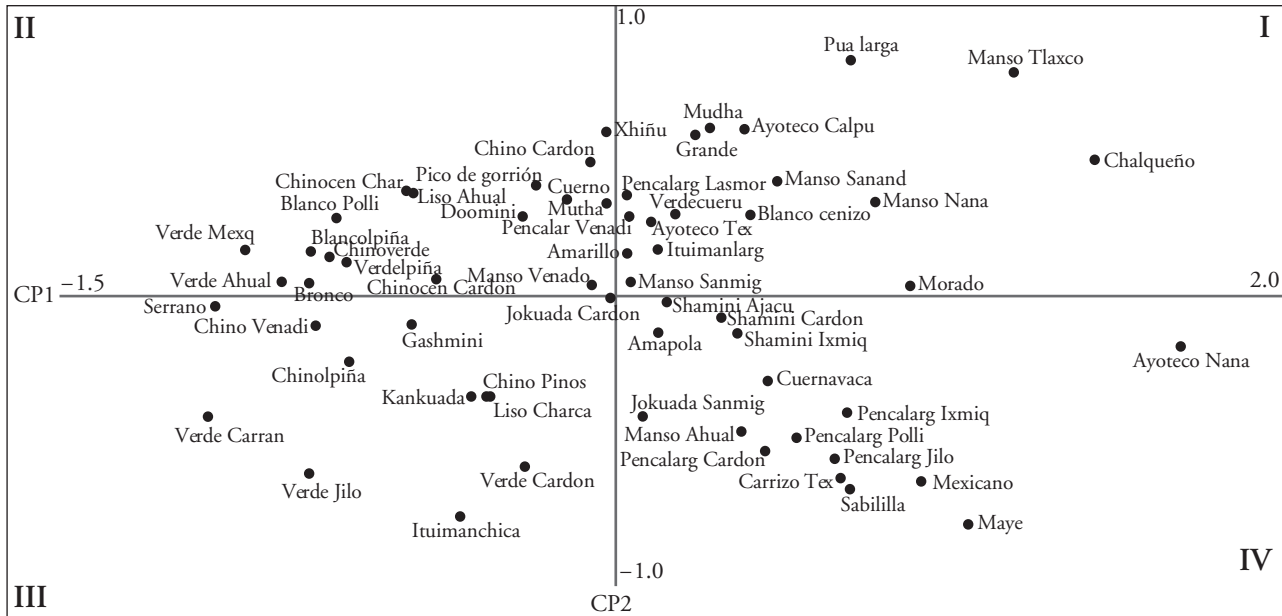


Figura 1. Proyección de las variantes de la sección Salmianae del género *Agave* sobre el primero (CP1) y segundo (CP2) ejes principales del análisis de componentes principales. Los nombres de las variantes corresponden a las mencionadas en el Cuadro 3.

Figure 1. Projection of the variants of the Salmianae section of the genus *Agave* over the first (CP1) and second (CP2) principal axes of the analysis of principal components. The names of the variants correspond to those mentioned in Table 3.

Cuadro 4. Vectores y valores propios de los tres primeros componentes del ACP obtenidos de los atributos morfológicos de las variantes estudiadas de la sección Salmianae del género *Agave*.

Table 4. Vectors and proper values of the first three components of the PCA obtained of the morphological attributes of the variants studied of the Salmianae section of the genus *Agave*.

Atributos	Acónimo	CP1	CP2	CP3
Valores propios		0.475	0.200	0.099
Longitud de la hoja	HOLO	0.9671	0.0627	0.1453
Altura de la roseta	ROSA	0.9587	0.1483	0.0616
Diámetro de la roseta	ROSD	0.9525	0.1644	0.1069
Anchura de la base de la hoja	HOAB	0.8753	0.2052	-0.0291
Número de dientes	DINU	0.8372	-0.4444	-0.2732
Diámetro del tallo	TALD	0.8307	0.4263	-0.1064
Anchura de la parte media de la hoja	HOAM	0.6128	0.5619	-0.2991
Grosor de la cutícula	CUGR	0.1589	0.0346	-0.0104
Distancia entre los dientes	DIDD	0.0712	0.7292	-0.1014
Anchura de la base de la espina	ESAB	-0.1086	0.514	-0.4206
Longitud de los dientes	DILO	-0.1204	0.1501	-0.3423
Anchura de los dientes	DIAN	-0.3026	0.5322	-0.4181
Longitud de la espina	ESLO	-0.5112	0.4019	-0.5536

tamaño de la planta. La mayoría de las variantes de tamaño pequeño y con dientes grandes se ubicaron

of size of the plant. Most of the variants of small size and with large teeth were located in the extreme left

en el extremo izquierdo del gráfico, donde coinciden los cuadrantes II y III y corresponden a la variante Serrano de *A. macroculmis* y las variantes Verde Ahualulco, Verde Carranco y Verde Mexquitic de *A. salmiana* ssp. *crassispina*. Las variantes más grandes y con dientes pequeños se ubicaron en el cuadrante IV (Figura 1) y corresponden a *A. mapisaga* (Carrizo, Mayé, Mexicano, Sabililla y cuatro variantes Penca larga: de Cardonal, Ixmiquilpan, Jilotepec y Pollitos). Las variantes con rosetas más grandes, todas de *A. salmiana* var. *salmiana* (Ayoteco Nanacamilpa, Chalqueño y Manso Tlaxco), se ubican donde coinciden los cuadrantes I y IV. Gradientes similares se han obtenido para *A. fourcroydes* y *A. angustifolia* (Colunga *et al.*, 1996; Colunga y May-Pat, 1997), y *A. angustifolia* ssp. *tequilana* (Vargas-Ponce *et al.*, 2007). Así, esta ordenación indica una primera tendencia de la selección cultural de estas variantes hacia plantas más grandes y hojas con dientes pequeños. Esto es deseable pues la producción de aguamiel se correlaciona directamente con el tamaño de la planta (Nobel y Meyer, 1985; José-Jacinto y García-Moya, 2000). A la vez, los mayores riesgos de heridas al trabajar en los magueyes se presentan con las espinas laterales o dientes.

En el segundo eje principal (CP2) las variantes se ordenaron en un gradiente referente al tamaño y el número de dientes. Los atributos con los mayores pesos en este eje fueron la distancia entre los dientes, su anchura y número de los mismos, anchura de la parte media de la hoja y anchura de la base de la espina. Por ello, las variantes con dientes grandes y hojas anchas, Xhí'ñu de la especie *A. salmiana* ssp. *crassispina* y Ayoteco Calpulalpan, Chino Cardonal, Manso Tlaxco, Mudha y Púa larga de la especie *A. salmiana* var. *salmiana*, así como la variante Grande (*A. tecta*) de Guatemala se ubicaron en el extremo de los cuadrantes I y II (Figura 1). Las variantes con mayor número de dientes y dientes menores (Carrizo, Mayé, Mexicano y Sabililla de *A. mapisaga*) se ubicaron en el extremo del cuadrante IV. Las variantes con mayor amplitud de variación morfológica pero con niveles intermedios en las tendencias de humanización se ubicaron en el centro de la gráfica.

Con base en los resultados obtenidos en este estudio y en otros similares con variantes de henequén (*A. fourcroydes*) (Colunga *et al.*, 1996; Colunga y May-Pat, 1997) en Yucatán, de mescal (*A. angustifolia* y *A. rhodocanta*) (Vargas-Ponce *et al.*, 2007) del sur de

of the graph, where quadrants II and III coincide and correspond to the variant Serrano of *A. macroculmis* and the variants Verde Ahualulco, Verde Carranco and Verde Mexquitic of *A. salmiana* ssp. *crassispina*. The largest variants and with small teeth were located in quadrant IV (Figure 1) and correspond to *A. mapisaga* (Carrizo, Mayé, Mexicano, Sabililla and four Penca larga variants: Cardonal, Ixmiquilpan, Jilotepec and Pollitos). The variants with largest rosette, all of *A. salmiana* var. *salmiana* (Ayoteco Nanacamilpa, Chalqueño and Manso Tlaxco) are located where quadrants I and IV coincide. Similar gradients have been obtained for *A. fourcroydes* and *A. angustifolia* (Colunga *et al.*, 1996; Colunga and May-Pat, 1997), and *A. angustifolia* ssp. *tequilana* (Vargas-Ponce *et al.*, 2007). Thus, this ordination indicates a first tendency of the cultural selection of these variants towards larger plants and leaves with smaller teeth. This is desirable, as the production of *aguamiel* is directly correlated with the size (Nobel and Meyer, 1985; José-Jacinto and García-Moya, 2000). Also, the greatest risks of wounds from working with the magueys occur from the lateral spines or teeth.

In the second principal axis (CP2), the variants were placed in a gradient referring to the size and the number of teeth. The attributes with the highest weights in this axis were the distance between teeth, their width and their number, width of the middle part of the leaf and width of the base of the spine. Therefore, the variants with large teeth and wide leaves, Xhí'ñu of the species *A. salmiana* ssp. *crassispina* and Ayoteco Calpulalpan, Chino Cardonal, Manso Tlaxco, Mudha and Púa larga of the species *A. salmiana* var. *salmiana*, as well as the variant Grande (*A. tecta*) of Guatemala, are located at the extreme of quadrants I and II (Figure 1). The variants with highest number of teeth and smallest teeth (Carrizo, Mayé, Mexicano and Sabililla of *A. mapisaga*) were located in the extreme of quadrant IV. The variants with greatest amplitude of morphological variation but with intermediate levels in the tendencies of humanization were placed in the center of the graph.

Based on the results obtained in this study and in other similar studies with variants of henequén (*A. fourcroydes*) (Colunga *et al.*, 1996; Colunga and May-Pat, 1997) in Yucatán, of mescal (*A. angustifolia* and *A. rhodocanta*) (Vargas-Ponce *et al.*, 2007) of the south of Jalisco and of pulque magueys (*A. salmiana*) (Alfaro *et al.*, 2007) of the northeast of the State of

Jalisco y de magueyes pulqueros (*A. salmiana*) (Alfaro *et al.*, 2007) del nororiente del Estado de México, se confirma que la corpulencia (gigantismo) es una tendencia relacionada directamente con el proceso de humanización de varias especies de *Agave* (gigantismo), junto con la disminución de las estructuras de protección mecánica (Harlan, 1992), específicamente la reducción del tamaño de los dientes y de la espina (Colunga y May-Pat, 1997).

Clasificación

La clasificación se resume en la Figura 2. Los atributos indicadores más frecuentes de las divisiones fueron altura de la roseta y longitud de la hoja (ambos en el nivel de clasificación 1), longitud de los dientes (niveles 2 y 3), diámetro de la roseta (nivel 2), grosor de la cutícula (niveles 3 y 4), número de dientes (nivel 3) y distancia entre los dientes (nivel 3). Estos atributos tuvieron los coeficientes de variación más altos (Cuadro 2). Los atributos indicadores menos frecuentes para la clasificación fueron longitud de la espina, anchura de la base de la espina, anchura de los dientes, diámetro del tallo y anchura de la base de la hoja. Las 62 variantes se clasificaron en 10 grupos compuestos por tres a 15 variantes. Los primeros seis grupos se conformaron hasta el nivel 4 de clasificación; los grupos 7, 8 y 9 se integraron en el nivel 3; y el grupo 10 se formó desde el nivel 2 de clasificación (Figura 2).

En el dendrograma (Figura 2) se aprecia la conformación de tres conjuntos desde el nivel 2 de clasificación, correspondientes a las variantes de ambientes más humanizados (plantaciones pulqueras empresariales), medianamente humanizados (linderos de parcelas, crestas de terrazas y cercos vivos) y menos humanizados (montes y agostaderos).

El primer conjunto se conformó con los grupos 1 y 2, integrado sólo por variantes de *A. mapisaga*, y los grupos 3 y 4 compuesto por algunas variantes de dicha especie, predominio de variantes de *A. salmiana* var. *salmiana* y la única variante de *A. tecta*. Las variantes de este conjunto fueron las más corpulentas, lo cual se relaciona directamente con su mayor volumen de savia usada para elaborar pulque. Pero como las prácticas de cultivo intensivo (Macedo, 1950) y la recolección diaria de dicha savia durante varios meses, implica maniobrar prácticamente en el interior de la roseta, se explica que estas variantes presentaran

México, it is confirmed that corpulence is a tendency directly related to the humanization process of various species of *Agave* (gigantism), along with the reduction of the mechanical protection structures (Harlan, 1992), specifically the reduction in size of the teeth and of the spine (Colunga and May-Pat, 1997).

Classification

The classification is summarized in Figure 2. The most frequent indicator attributes of the divisions were height of the rosette and length of the leaf (both in the level 1 of classification), length of the teeth (levels 2 and 3), diameter of the rosette (level 2), thickness of the cuticle (levels 3 and 4), number of teeth (level 3) and distance between teeth (level 3). These attributes had the highest coefficients of variation (Table 2). The least frequent indicator attributes for the classification were length of the spine, width of the base of the spine, width of the teeth, diameter of the stem and width of the leaf base. The 62 variants were classified in 10 groups formed from three to 15 variants. The first six groups were conformed up to classification level 4; groups 7, 8 and 9 were integrated in level 3; and group 10 was formed from classification level 2 (Figure 2).

In the dendrogram (Figure 2) three groups are clearly formed since the level 2 of classification, corresponding to the variants of more humanized environments (commercial plantations), intermediate (borders of agricultural plots, crests of terraces and live fences) and less humanized environments (hills and rangelands).

The first set was conformed by groups 1 and 2, integrated only by variants of *A. mapisaga*, and groups 3 and 4 comprised of some variants of this species, predominance of variants of *A. salmiana* var. *salmiana* and the only variant of *A. tecta*. The variants of this set were the most corpulent, which is directly related to their higher volume of sap used to make pulque. However, as the practices of intensive cultivation (Macedo, 1950) and the daily collection of this sap during various months implies maneuvering practically in the interior of the rosette, it is explained that these variants presented at the same time the shortest and weakest teeth (narrow base), along with shorter and less tenacious terminal

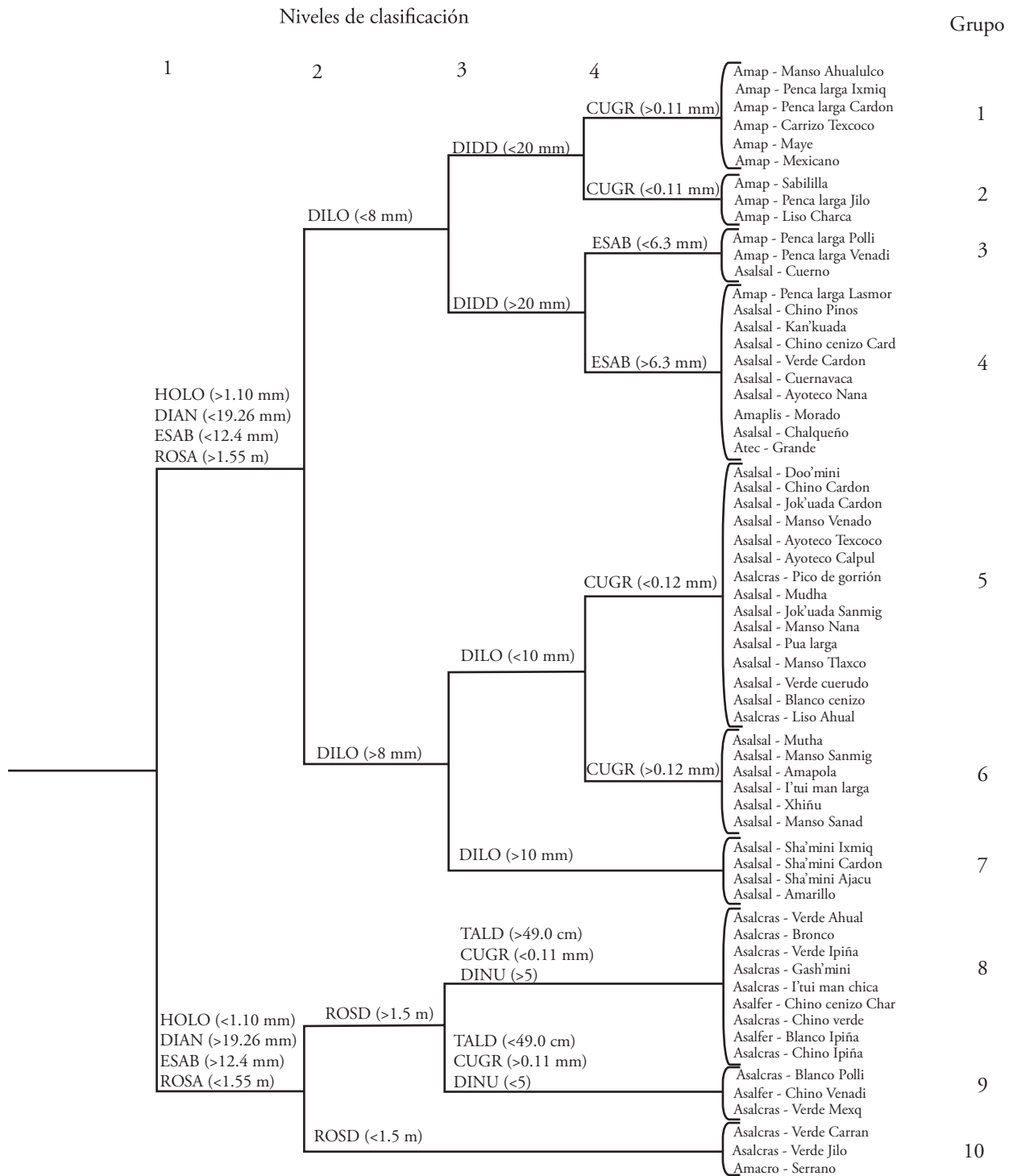


Figura 2. Clasificación de 62 variantes de la sección Salmianae del género *Agave* con base en 13 atributos morfológicos. Amap = *A. mapisaga*; Asalsal = *A. salmiana* var. *salmiana*; Asalcras = *A. salmiana* spp. *crassispina*; Amaplis = *A. mapisaga* var. *lisa*; Atec = *A. tecta*; Asalfer = *A. salmiana* var. *ferox*; Amacro = *A. macroculmis*. CUGR= grosor de la cutícula; DIAN= anchura de los dientes; DIDD= distancia entre los dientes; DILO= longitud de los dientes; DINU= número de dientes; ESAB= anchura de la base de la espina; HOLO= longitud de la hoja; ROSA= altura de la roseta; ROSD= diámetro de la roseta; TALD= diámetro del tallo.

Figure 2. Classification of 62 variants of the Salmianae section of the genus *Agave* based on 13 morphological attributes. Amap = *A. mapisaga*; Asalsal = *A. salmiana* var. *salmiana*; Asalcras = *A. salmiana* ssp. *crassispina*; Amaplis = *A. mapisaga* var. *lisa*; Atec = *A. tecta*; Asalfer = *A. salmiana* var. *ferox*; Amacro = *A. macroculmis*. CUGR = thickness of the cuticle; DIAN = width of the teeth; DIDD = distance between the teeth; DILO = length of the teeth; DINU = number of teeth; ESAB = width of the base of the spine; HOLO = length of the leaf; ROSA = height of the rosette; ROSD = diameter of the rosette; TALD = diameter of the stem.

a la vez los dientes más cortos y débiles (base angosta), así como espinas terminales o apicales menos largas y tenaces. Estas variantes también se caracterizaron por sus pencas muy largas y el mayor grosor de la cutícula foliar (mesiote o mixiote), material prehispánico de envoltura, particularmente usado para cocinar al vapor. El pulque de estas variantes se comercializa y consume principalmente en las ciudades.

El conjunto medio (grupos 5, 6 y 7) se integró por variantes cultivadas de corpulencia mediana a grande, de hojas anchas, con características intermedias en sus dientes y apicales, casi todas correspondientes a *A. salmiana* var. *salmiana*. El pulque de estas variantes es para autoconsumo y comercio local principalmente porque su gusto y composición es, al parecer, más fuerte que el generado con *A. mapisaga* (Ruvalcaba, 1983).

El conjunto tercero caracterizado por las variantes de menor corpulencia y mayor rusticidad, espontáneas y con dientes y espinas prominentes y tenaces, se conformó con representantes de *A. salmiana* ssp. *crassispina* y *A. salmiana* var. *ferox*, y la única variante de *A. macroculmis*. Con estos magueyes se ha mantenido la tradición mesoamericana de ser cocidos para consumirse como alimento y bebida fermentada, y luego como bebida destilada (mezcal) (Aguirre *et al.*, 2001). A partir del inicio del siglo XX se usaron como forraje (Cerde, 1912) y después aumentó el uso de sus pencas para envolver la carne en barbacoa, así como la recolección de las larvas que los parasitan (gusanos de maguey, *Aegile hesperiaris* y *Comadia redtenbacheri*) y las pupas de hormigas o escamoles (*Limeotopum* spp.) asociadas a ellos.

Así, de acuerdo con la propuesta de Perales y Aguirre (2008), el gradiente de humanización de la sección Salmianae quedaría acotado por las variantes de *A. mapisaga*, las únicas encontradas exclusivamente como cultivadas y por ello con indicios más claros de domesticación (Harlan, 1992); y en el otro extremo por *A. macroculmis*, existente sólo como silvestre. En posición intermedia, con la variabilidad morfológica y ecológica más amplia se puede ubicar a *A. salmiana*, pero también con extremos de variación que cubren todo el gradiente reconocido, desde las variantes pulqueras de gran tamaño (*A. salmiana* var. *salmiana*) y cultivo intenso (Macedo, 1950) hasta las magueyes silvestres de escaso tamaño y espinas prominentes (*A. salmiana* var. *ferox*).

or apical spines. These variants are also characterized by very long leaves and greater thickness of the foliar cuticle (mesiote or mixiote), prehispanic wrapping material, used particularly for steam cooking. The pulque of these variants is commercialized and consumed mainly in the cities.

The middle set (groups 5, 6 and 7) was integrated by cultivated variants of medium to large corpulence, of wide leaves, with intermediate characteristics in their teeth and apical spines, nearly all corresponding to *A. salmiana* var. *salmiana*. The pulque of these variants is mainly for self-consumption and local commerce, because their flavor and composition is stronger than that obtained from *A. mapisaga* (Ruvalcaba, 1983).

The third set was characterized by the variants of least corpulence and greater rusticity, spontaneous and with prominent and tenacious teeth and spines. It was conformed with representatives of *A. salmiana* ssp. *crassispina* and *A. salmiana* var. *ferox*, and the only variant of *A. macroculmis*. The Mesoamerican tradition has been maintained with these magueys, which are cooked for consumption as food and fermented beverage, and then as distilled beverage (mezcal) (Aguirre *et al.*, 2001). Since the beginning of the twentieth century they were used as forage (Cerde, 1912) and afterward the use of its leaves increased to wrap meat in barbeque, as well as the collection of the insect larvae which are its parasites (maguey worms, *Aegile hesperiaris* and *Comadia redtenbacheri*) and the pupae of ants or *escamoles* (*Limeotopum* sp.) associated with them.

Thus, according to the proposal of Perales and Aguirre (2008), the gradient of humanization of the Salmianae section would be marked by the variants of *A. mapisaga*, the only ones found exclusively as cultivated, and thus with clearer indications of domestication (Harlan, 1992); and at the other extreme by *A. macroculmis*, only existing as a wild specie. In the intermediate position, with the most ample morphological and ecological variability, *A. salmiana* can be applied, but also with extremes of variation that cover all of the recognized gradient, from the pulque variants of great size (*A. salmiana* var. *salmiana*) and intensive cultivation (Macedo, 1950), to the wild magueys of small size and prominent spines (*A. salmiana* var. *ferox*).

CONCLUSIONES

Las 62 variantes analizadas de la sección Salmianae correspondieron a cuatro especies, una subespecie y tres variedades. De las 13 características morfológicas de la planta, las hojas y los dientes, resultaron adecuadas y suficientes para identificar y reconocer un gradiente de humanización en la sección Salmianae del género *Agave*. Los atributos relacionados directamente con la clasificación y con los coeficientes de variación más altos fueron altura de la roseta, longitud de la hoja, longitud de los dientes, diámetro de la roseta, grosor de la cutícula, número de dientes y distancia entre los dientes. La ordenación también mostró un gradiente de humanización, en el que las variantes silvestres con tamaño menor y con dientes grandes, vinculadas con los ambientes menos humanizados o silvestres se ubicaron en un extremo, en contraparte con las variantes más grandes y con dientes pequeños en el lado opuesto. Los atributos del síndrome de domesticación de las especies de la sección Salmianae del género *Agave*, identificados mediante la clasificación, fueron altura y diámetro de la roseta, y longitud, número y distancia entre los dientes.

El gradiente de humanización de la sección Salmianae del género *Agave* está representado por *A. macroculmis* como especie silvestre, *A. salmiana* y sus variantes cubriendo la parte intermedia del gradiente y *A. mapisaga* como la especie domesticada.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio contó con el financiamiento del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (proyecto de Ciencia Básica 85073). El primer autor tuvo una beca CONACYT durante sus estudios de doctorado. La revisión crítica del editor y los árbitros mejoró sustancialmente la comprensión del texto.

LITERATURA CITADA

- Aguirre R., J. R., H. Charcas, y J. L. Flores. 2001. El maguey mezcalero potosino. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. México. 87 p.
- Alfaro R., G., J. P. Legaria, y J. E. Rodríguez P. 2007. Diversidad genética en poblaciones de agaves pulqueros (*Agave* spp.) del nororiente del estado de México. *Fitotec. Mex.* 30: 1-12.
- Callen, E. O. 1967. Analysis of the Tehuacán coprolites. In: Byers, D. S. (ed). *The Prehistory of the Tehuacán Valley. Environment and Subsistence.* University of Texas. Austin, Texas. pp: 261-289.

CONCLUSIONS

The 62 variants analyzed of the Salmianae section corresponded to four species, one subspecies and three varieties. Of the 13 morphological plant characteristics, the leaves and the teeth were adequate and sufficient to identify and recognize a gradient of humanization in the Salmianae section of the genus *Agave*. The attributes directly related to the classification and with the highest coefficients of variation were height of the rosette, length of the leaf, length of the teeth, diameter of the rosette, thickness of the cuticle, number of teeth and distance between teeth. The ordination also showed a gradient of humanization, in which the wild variants with smaller size and large teeth, linked to the least humanized or wild environments, were placed at one extreme, in contrast to with the largest variants and with small teeth on the opposite side. The attributes of the domestication syndrome of the species of the Salmianae section of the genus *Agave*, identified through classification, were height and diameter of the rosette, and length, number and distance between teeth.

The gradient of humanization of the Salmianae section of the genus *Agave* is represented by *A. macroculmis* as wild species, *A. salmiana* and its variants covering the intermediate part of the gradient and *A. mapisaga* as the domesticated species.

—End of the English version—



- Cerda, H. 1912. Informe del Sr. Higinio Cerda, agente de información y propaganda agrícola en Venado. *Boletín de la Dirección General de Agricultura* 2:79-83.
- Colunga G., M. P., and F. May-Pat. 1997. Morphological variation of henequen (*Agave fourcroydes*, Agavaceae) germplasm and its wild ancestor (*A. angustifolia*) under uniform growth conditions: diversity and domestication. *Am. J. Bot.* 84: 1449-1465.
- Colunga G., M. P., E. Estrada-Loera, and F. May-Pat. 1996. Patterns of morphological variation, diversity, and domestication of wild and cultivated populations of *Agave* in Yucatan, Mexico. *Am. J. Bot.* 83:1069-1082.
- Correll, D.S. 1962. *The Potato and its Wild Relatives.* Texas Research Foundation, Renner, Texas. 606 p.
- Fish, S.K., P.R. Fish, C. Miksicek, and J. Madsen. 1985. Prehistoric agave cultivation in southern Arizona. *Desert Plants* 7:107-112.

- Gentry, H. S. 1982. *Agaves of Continental North America*. The University of Arizona Press. Tucson, Arizona. 670 p.
- González Q., L. 1978. Origen de la domesticación de los vegetales en México. *In*: Lorenzo L., J. (coord). *Historia de México*. Tomo 1. Medio Ambiente y Primeras Etapas. Salvat. México, D.F. pp: 77-92
- Harlan, J. R. 1992. *Crops and Man*. 2nd. ed. ASA and CSSA. Madison, Wisconsin. 284 p.
- José-Jacinto, R., y E. García-Moya. 2000. Remoción cuticular (mixiote) y desarrollo foliar en los agaves pulqueros (*Agave salmiana* y *A. mapisaga*). *Bol. Soc. Bot. Méx.* 66:73-79.
- Macedo, E. M. 1950. *Manual del Magueyero*. Ediciones Agrícolas Trucco. México. 160 p.
- McCune, B., and M. J. Mefford 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, version 4. MjM Software Design. Glenden Beach, Oregon. 237 p.
- Nobel, P. S., and E. S. Meyer. 1985. Field productivity of CAM plant, *Agave salmiana* estimated using daily acidity changes under various environmental conditions. *Physiologia Plantarum* 65: 397-404.
- Parsons, J. R., and A. H. Parsons. 1990. *Maguey Utilization in Highland central México: An Archaeological Ethnography*. University of Michigan. Ann Arbor, Illinois. 388 p.
- Perales, H., y J. R. Aguirre R., 2008. Biodiversidad humanizada. *In*: Sarukhán, J. (coord), Dirzo, R., R. González y I. March. (eds). *Capital Natural de México*. Tomo 1. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. pp: 565-603.
- Ruvalcaba, M. J. 1983. *El Maguey Manso: Historia y Presente en Epazoyucan, Hidalgo*. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 85 p.
- Tamayo, J., L. 1990. *Geografía Moderna de México*. 9a ed. Trillas. México. 400 p.
- Ter Braak, C. J. F., and P. Šmilauer. 2002. CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, NY. 40 p.
- Ugent, D. 1967. Morphological variation in *Solanum x edinense* a hybrid of the common potato. *Evolution* 21:696-712.
- Vargas-Ponce, O., D. Zizumbo-Villareal, and P. Colunga-García_Marín. 2007. *In situ* diversity and maintenance of traditional *Agave* landraces used in spirits production in West-Central México. *Econ. Bot.* 61: 362-375.