

TAXONOMÍA, DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *CALLIANDRA CALOTHYRSUS* (LEGUMINOSAE, MIMOSOIDEAE), UNA ESPECIE CON POTENCIAL AGROFORESTAL

HÉCTOR M. HERNÁNDEZ*

RESUMEN

Calliandra calothyrsus es un arbusto con un enorme potencial para una variedad de propósitos en sistemas agroforestales. Dentro del género *Calliandra*, la especie parece ser afín a un complejo taxonómico pobremente entendido, que se distribuye en una porción de la vertiente del Pacífico mexicano. Las poblaciones naturales de *C. calothyrsus* se distribuyen en altitudes bajas y moderadas desde el sureste de México hasta Panamá. Se describen varios de sus rasgos reproductivos, tales como las características florales y del polen, la producción del néctar y la expresión de los sexos, y se presentan evidencias de que las flores son polinizadas por esfingidos y murciélagos. Algunas poblaciones son simpátricas con *C. houstoniana*, y se discuten evidencias que sugieren que estas dos especies se hibridizan.

Palabras clave: taxonomía, distribución, biología reproductiva, hibridación, agrosilvicultura, *Calliandra calothyrsus*, Leguminosae.

ABSTRACT

Calliandra calothyrsus is a multipurpose shrub with great agroforestry potential. Its affinities seem to be with a poorly understood taxonomic complex, occurring in a portion of the Pacific slope in Mexico. Natural populations of *C. calothyrsus* occur at low and middle altitudes, ranging from southeastern Mexico to Panama. Floral and pollen characters, nectar production and sex expression are described, and evidence that the flowers are pollinated by sphingids and bats is presented. Some of the populations occur sympatrically with *C. houstoniana*, and evidence that these two species hybridize is discussed.

Key words: taxonomy, distribution, reproductive biology, hybridization, agroforestry, *Calliandra calothyrsus*, Leguminosae.

INTRODUCCIÓN

Existe una gran cantidad de especies de leguminosas con excelentes posibilidades para la agrosilvicultura, debido a sus usos económicos y a su amplia adaptabilidad ecológica (NRC, 1979; Nair *et al.*, 1984). *Calliandra calothyrsus* Meissn. (Leguminosae, Mimosoideae) es un arbusto o pequeño árbol de distribución básicamente centroamericana, cuyo potencial como especie de uso múltiple ya ha sido probado. En 1936 fueron introducidas a Indonesia semillas de esa especie prove-

* Departamento de Botánica, Instituto de Biología, UNAM, Apartado postal 70-367, Del. Coyoacán, 04510 México, D.F.

nientes de Guatemala, y para principios de la década de 1980 las plantaciones de la especie en la Isla de Java cubrían una superficie de más de 170,000 hectáreas (NRC, 1983).

En condiciones naturales, *C. calothyrsus* rara vez alcanza una altura mayor de 8 m y tallos de más de 10 cm de diámetro basal. Posee una extraordinaria capacidad de rebrote y rápido crecimiento y su madera es relativamente densa (gravedad específica = 0.5-0.8), con un valor calórico de 4,600 kcal/kg (NRC, 1983). *Calliandra calothyrsus* ha sido adoptada extensamente por campesinos de Java para satisfacer sus necesidades de leña para uso doméstico y, en menor medida, como combustible en industrias rurales (por ej., hornos de ladrillo, caleras, secadoras de tabaco y copra, etc.). La utilidad de esta especie como combustible adquiere un significado especial si se considera que más de un tercio de la población mundial depende de leña para cocinar y para calefacción, y que el 86% de la madera que se consume en países en desarrollo se utiliza como combustible, especialmente para cocinar (NAS, 1980). *Calliandra calothyrsus* posee además varias otras virtudes que la hacen un buen candidato para su incorporación en programas agroforestales. Así por ejemplo, su rápido crecimiento, su denso follaje, su profundo sistema radical y su capacidad de nodulación son características que la hacen una especie muy apropiada para el control de erosión y para restablecer suelos degradados (NRC, 1983). Además, su follaje, con un contenido proteico de hasta 22% del peso seco, ya ha sido utilizado con éxito como forraje para ganado (NRC, 1983; Baggio y Heuvelodp, 1984).

El género *Calliandra* ha sido tratado recientemente en numerosos trabajos taxonómicos y sistemáticos (Renvoize, 1981; Forero, 1984; Hernández, 1984, 1986; Hernández y Sousa, 1988; Guinet y Hernández, 1989; Romeo, 1984, 1986). Particularmente, *C. calothyrsus* ha sido sujeto de numerosas investigaciones sobre su potencial como especie útil en sistemas agroforestales (por ej., NRC, 1983; Ugalde, 1982; Baggio y Heuvelodp, 1984; Vázquez, 1987; Gichuru y Kang, 1989). Sin embargo, existe una carencia casi total de información básica sobre esta especie. Así, el objetivo de este artículo es proporcionar un recuento del conocimiento disponible sobre sus relaciones taxonómicas, su distribución natural, su comportamiento reproductivo en condiciones naturales y sobre su capacidad de hibridación.

TAXONOMÍA

Historia taxonómica. *Calliandra calothyrsus* fue descrita por Meissner (1848), con base en una colección hecha por Kegel en Surinam en 1846 (*Kegel 1465, GOET*), presumiblemente de individuos introducidos. Esta especie, sin embargo, ha sido tratada como *C. confusa* Sprague et Riley en varios tratamientos florísticos (Woodson y Schery, 1950; Standley y Steyermark, 1946; Breedlove, 1986). *Calliandra confusa* y *C. similis* Sprague et Riley fueron descritas simultáneamente (Kew Bull. 371-372. 1923) con base en plantas colectadas en Guatemala y Costa Rica respectivamente. El estudio del material tipo asociado con estos tres nombres no deja duda de que todos representan a la misma especie. Por tanto,

como fue sugerido recientemente por Breteler (1989), *C. calothyrsus* es el nombre correcto.

El género *Calliandra*, del cual se estima que incluye 120 especies, fue subdividido por Benthham (1844, 1875) en cinco series, con base en caracteres de las hojas y de las inflorescencias. Por sus inflorescencias paniculiformes y sus hojas con varios pares de pinnas y folíolos, *C. calothyrsus* pertenece claramente a la Serie *Racemosae* Benth. En un concepto taxonómico estrecho la Ser. *Racemosae* está conformada por cerca de una docena de especies distribuidas desde el norte de México hasta Panamá, aunque la mayoría de ellas se concentran en las porciones sur, occidente y noroccidente de México.

Afinidades. Taxonómicamente, *C. calothyrsus* parece estar íntimamente relacionada con *C. acapulcensis* (Britton et Rose) Standley. *Calliandra acapulcensis* conforma un complejo taxonómico altamente variable morfológicamente y pobremente entendido desde el punto de vista taxonómico, que a su vez está relacionado con *C. grandiflora*. Sus poblaciones se distribuyen en altitudes bajas o medias (0-1900 m) en la vertiente del Océano Pacífico, desde la porción occidental del Istmo de Tehuantepec en Oaxaca hasta Colima. Los individuos de *C. calothyrsus* difieren de los miembros de este complejo por tener generalmente raquis más largos y un mayor número de pares de pinnas por hoja. Los filamentos de las flores de *C. calothyrsus* son generalmente rojos, en cambio en los miembros de este complejo parecen ser consistentemente blancos en la mitad basal y rojos o rosados en la mitad apical. Sin embargo, existen variantes de color de los filamentos en varias poblaciones de *C. calothyrsus* de Nicaragua, en donde las flores tienen filamentos blanco/rojos o blanco/rosados (por ej., Hernández et al., 632, 672; Stevens 3343, 10094). Además, en Chiapas se han encontrado ocasionalmente individuos que tienen flores con los filamentos rosa pálido (Hernández 1681).

Los frutos maduros de *C. calothyrsus* son típicamente glabros o casi glabros, contrastando con los frutos pilosos o densamente pilosos, con tricomas blancos de *C. acapulcensis*. Sin embargo, en algunas poblaciones de *C. calothyrsus* se han colectado plantas con frutos densamente piloso-ferrugíneos. Como será discutido en otra sección de este trabajo, esta es una evidencia posible de hibridación entre *C. calothyrsus* y *C. houstoniana* (Mill.) Benth.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y HÁBITAT

La figura 1 muestra el área de distribución natural de *C. calothyrsus*, la cual se construyó con base en ejemplares de herbario. Una lista completa de los ejemplares consultados se puede obtener del autor. Su límite norte de distribución está ubicado en el Municipio de Dos Ríos, en el centro de Veracruz. De ese punto hay una gran disyunción hasta la región centro-occidental de Chiapas de donde su distribución se extiende a lo largo de los países centroamericanos hasta la Comarca de San Blas, Panamá (Fig. 1). Tal parece que el Istmo de Tehuantepec ha actuado como una barrera efectiva a la dispersión de las poblaciones de Chiapas hacia el oeste, por lo que la colección hecha en Veracruz despierta dudas sobre si esa aparente disyunción es real, o si más bien se trata de una introducción. Fuera del área mostrada

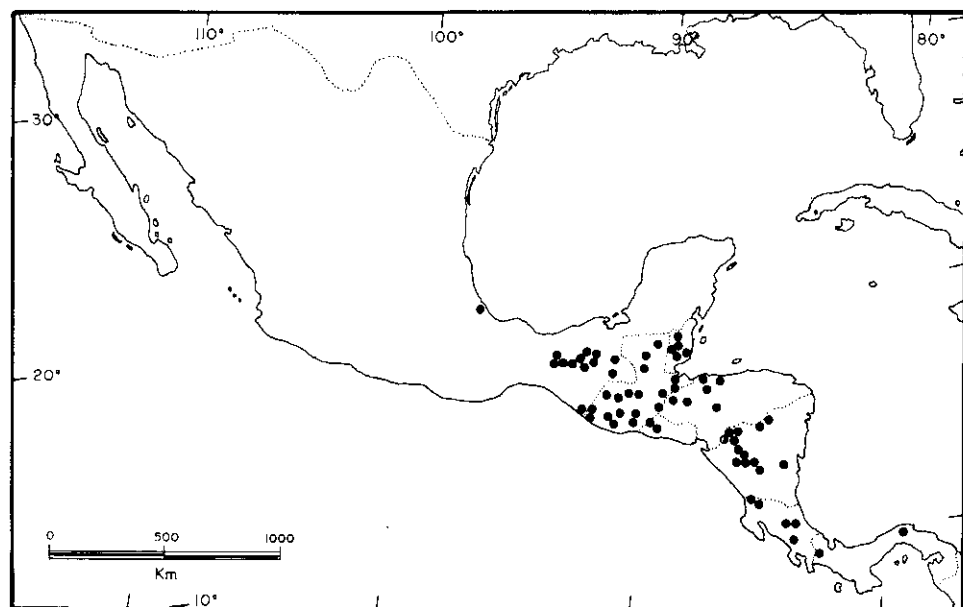


Fig. 1. Área de distribución natural de *Calliandra calothyrsus*.

(Fig. 1), *C. calothyrsus* ha sido introducida aparentemente, incluyendo el tipo. Altitudinalmente se distribuye desde cerca del nivel del mar hasta los 1860 m (Fig. 2).

Calliandra calothyrsus tiene la capacidad de tolerar una amplia gama de condiciones ambientales. Las poblaciones naturales parecen prosperar con mayor frecuencia en claros o en bordes de una variedad de tipos de vegetación, desde bosques de pino o de encino o bosques mesófilos de montaña, hasta bosques tropical caducifolio o tropical perennifolio, y en bancos arenosos de ríos o corrientes estacionales. Sin embargo, a diferencia de otras especies de *Calliandra* que se comportan como especies pioneras (por ej., *C. houstoniana*), *C. calothyrsus* tolera solamente un cierto grado de perturbación.

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

La mayoría de los resultados que se describen a continuación son producto de observaciones realizadas a fines de julio de 1988 y en agosto de 1990 durante un total de seis noches, en una población de *C. calothyrsus* localizada en el Cañón del Sumidero, Chiapas (Hernández 1043 y 1682).

Características florales. Las flores de *C. calothyrsus* están organizadas en inflorescencias paniculiformes, formadas por agregaciones umbeliformes, fasciculadas, las que actúan como unidades de atracción de los polinizadores (Fig. 3). Las flores son de antesis nocturna y permanecen funcionales por una sola noche. Cada noche, un número variable de flores de cada inflorescencia llevan a cabo una

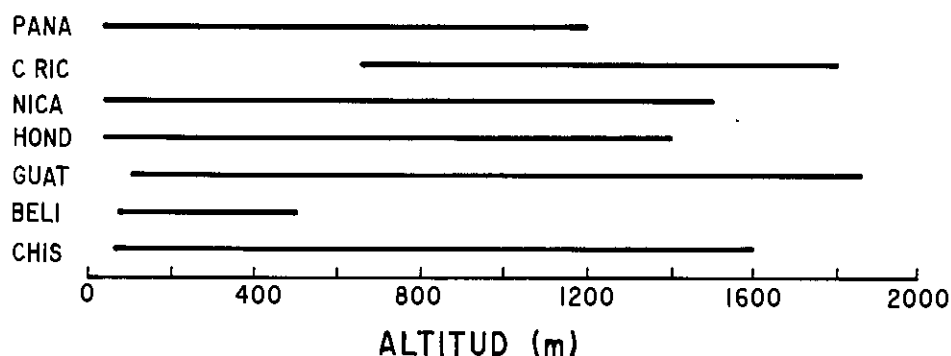


Fig. 2. Intervalos altitudinales de *Calliandra calothyrsus* por unidades geográficas. PANA= Panamá, CRIC= Costa Rica, NICA= Nicaragua, HOND= Honduras, GUAT= Guatemala, BELI= Belice, CHIS= Chiapas.

secuencia de eventos notablemente sincrónica y ordenada. Poco antes del crepúsculo los filamentos comienzan a extenderse y más o menos simultáneamente se inicia la producción de néctar, el cual se deposita dentro del tubo estaminal. Una vez que los filamentos están totalmente extendidos las anteras hacen dehiscencia. Las flores, que son ligeramente aromáticas, permanecen en estado funcional hasta las primeras horas del día siguiente, cuando los estambres y otras partes florales se marchitan y posteriormente se secan.

Producción de néctar. La cuantificación del néctar producido en flores protegidas de la actividad de los visitantes con bolsas de papel, mostró que al cabo de aproximadamente dos horas después del inicio de antesis, cada flor acumula un promedio de $62.9 \mu\text{l}$ (± 12.9 , $N=19$) de néctar en el tubo estaminal, con una densidad de azúcares de 13.1% (peso por peso total, ± 1.0 , $N=19$). Esta cantidad de néctar equivale o excede la capacidad total del tubo estaminal y, una vez que el néctar es extraído, se lleva a cabo un proceso de reposición de éste en la flor. En consecuencia, aunque los polinizadores de *C. calothyrsus* son capaces de agotar el néctar contenido en una flor después de un solo contacto, cada flor puede ser visitada varias veces durante la noche dado que la producción de néctar es continua. Evidentemente este hecho aumenta la frecuencia de flores polinizadas en la población.

Polen. Como todas las especies del género (Guinet y Hernández, 1989), los granos de polen de *C. calothyrsus* están organizados en políades, las cuales actúan como unidades permanentes de dispersión (Fig. 4). En efecto, cada antera contiene un total de ocho políades ovadas y aplanadas, compuestas por ocho granos cada una. El grano localizado en el lado angosto de la políade contiene un apéndice viscoso, cuya función está asociada con procesos de transferencia al cuerpo del polinizador (Guinet y Hernández, 1989). La longitud media de las políades es de 183.7μ (± 8.2 , $N=25$, Hernández 1982).

Expresión sexual. Un rasgo reproductivo común en varios géneros de mimoideas es la andromonoecia (Arroyo, 1981; Hernández, 1989), la cual se expresa mediante el aborto del gineceo en algunas flores de la inflorescencia. Este fenómeno

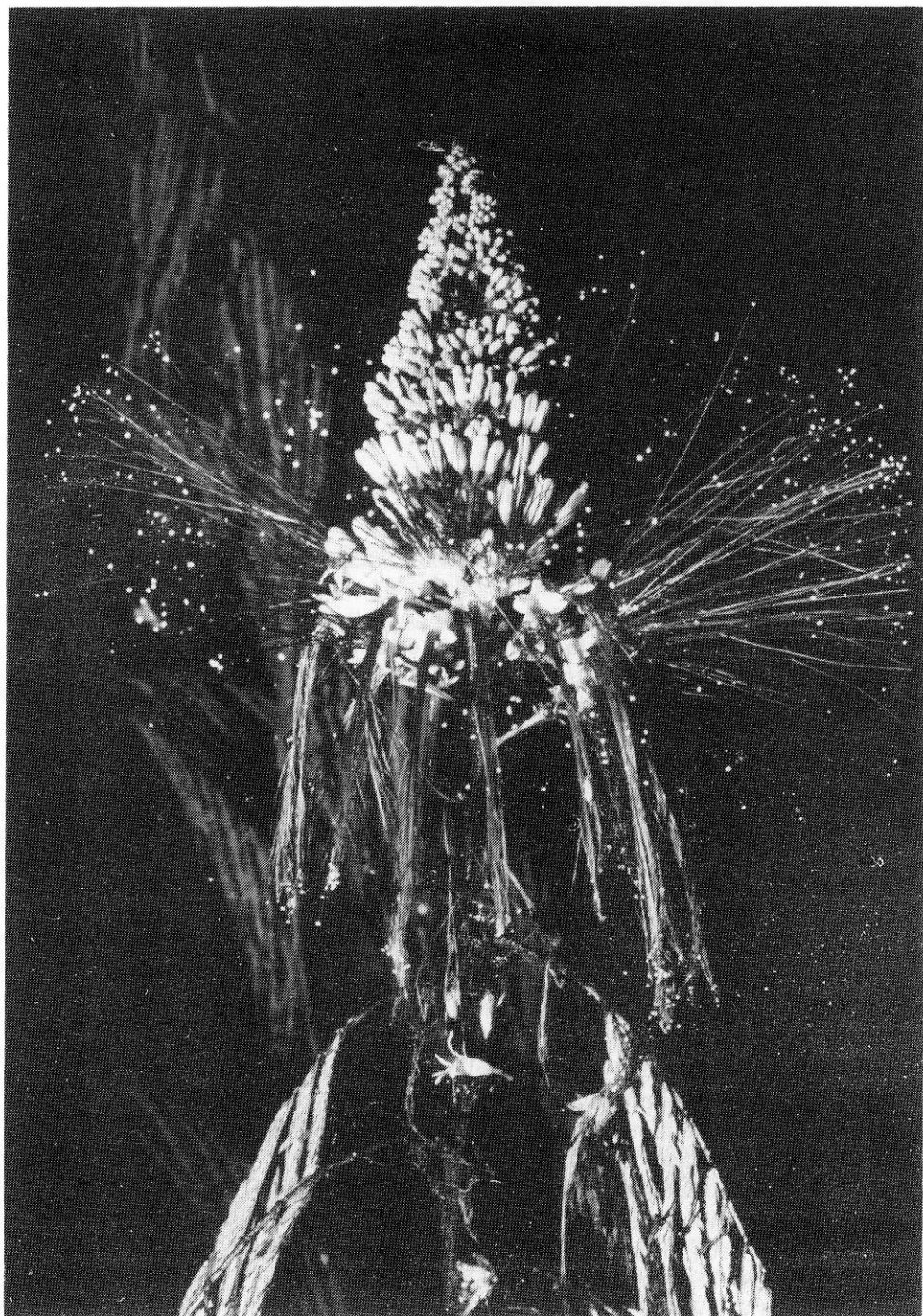


Fig. 3. Inflorescencia de *Calliandra calothyrsus* (Hernández 1682).

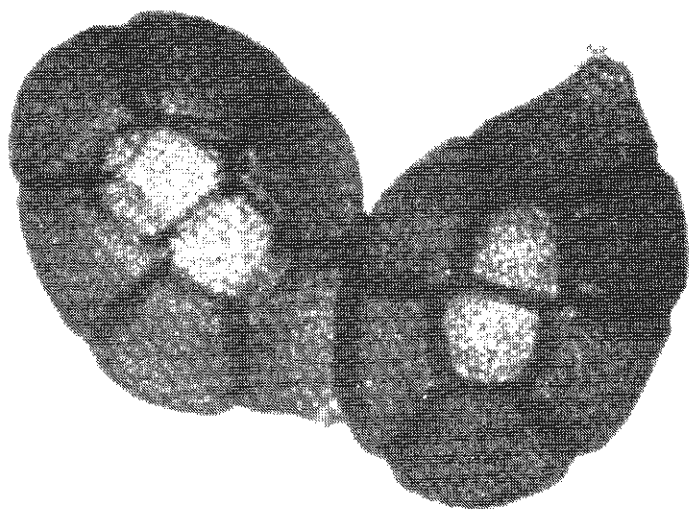


Fig. 4. Poliades de *Calliandra calothyrsus* (Lent 2228).

no ocurre en varias especies de *Calliandra*, incluyendo algunas comprendidas dentro de la Ser. *Racemosae* (por ej., *C. grandiflora*). Sin embargo, la andromonoecia parece no expresarse en *C. calothyrsus*, puesto que en varias poblaciones de Chiapas en donde se examinó la expresión de los sexos, los individuos resultaron ser enteramente hermafroditas. Algunas otras especies de la serie *Racemosae*, como *C. houstoniana* y *C. juzepczukii*, son también puramente hermafroditas (Hernández, obs. pers.).

Relación polen/óvulo. El examen de los ovarios en una población de *C. calothyrsus* en Chiapas (Hernández 1982) indicó que cada uno de éstos contiene un promedio de 8.7 óvulos (± 0.8 , $N = 25$). Cabe destacar aquí la notable correspondencia numérica entre el número de óvulos por ovario con el de granos por políade, resultando en una relación de casi uno a uno. Así, una sola políade es capaz de fertilizar todos los óvulos contenidos en el ovario después de un evento de polinización. Esta relación, la cual confiere a *C. calothyrsus* una enorme ventaja reproductiva, ha sido descrita antes para *Calliandra* y otros géneros de mimosoideas (Kenrick y Knox, 1982; Hernández, 1984, 1989).

Visitantes florales. Los visitantes de las flores se agrupan en dos categorías: 1) los visitantes ilegítimos, que explotan el néctar sin proporcionar un beneficio reproductivo directo a la planta y 2) los legítimos, cuyo cuerpo establece contacto con las anteras y la superficie estigmática, efectuando la polinización.

Dentro de la primera categoría se encuentra *Palpita flegia* Cramer (Pyralidae). En 1988 se observaron cantidades relativamente altas de estas palomillas en la población bajo estudio; éstas se posaban en la parte inferior o lateral de las flores, introducían sus proboscis y permanecían por tiempo prolongado extrayendo néctar. Antes del crepúsculo, se observaron también algunos individuos de "abejas miele-ras" (*Apis mellifera*, Hymenoptera) adoptando una conducta de forrajeo similar a la

de *P. flegia*. En 1990, los individuos de *P. flegia* fueron observados muy ocasionalmente; en cambio, se observaron varios ejemplares de *Letis vultura* Druce robando el néctar.

En 1988 se colectaron dos especies de esfíngidos, *Eumorpha vitis* L. y *Erinnyis ello* L. (Fig. 5), los cuales visitaban legítimamente las flores de *C. calothyrsus*. Los esfíngidos explotan el néctar introduciendo sus largas proboscis en el tubo estaminal, y en esta acción la parte inferior de su abdomen y sus alas entran en contacto con las estructuras sexuales de la planta. Además de los esfíngidos, una, o quizá más especies de murciélagos no identificados fueron observados visitando recurrentemente las flores, y al igual que los esfíngidos, éstos parecen ser muy eficientes explotando el néctar. La actividad de ambos tipos de visitantes se inició a las 19:00 aproximadamente. Tanto los esfíngidos como los murciélagos son muy activos, y seguramente eficientes efectuando polinizaciones cruzadas, ya que se desplazan de un individuo a otro tomando el néctar de grandes cantidades de flores con una rapidez sorprendente.

En 1988 la frecuencia de visitas de los polinizadores fue alta, aunque fuertemente variable de una parte de la población a otra. En contraste, en las tres noches de observación en 1990 la actividad de los polinizadores fue francamente baja, aunque fue posible confirmar que los únicos visitantes legítimos son esfíngidos y murciélagos. En este período de observaciones sólo se colectó un individuo del esfíngido *Eumorpha satellitia* L., el cual se encontraba en posición de descanso. Aunque este esfíngido no fue colectado visitando las flores de *C. calothyrsus*, en la parte ventral de sus alas se encontraron grandes cantidades de políades claramente identificables con las de *C. calothyrsus* (Fig. 4). Las políades de *C. calothyrsus* son fácilmente distinguibles de las de *C. houstoniana* (longitud promedio = 247.8μ , ± 10.9 , $N = 25$, Hernández 1983) por sus diferencias en tamaño.

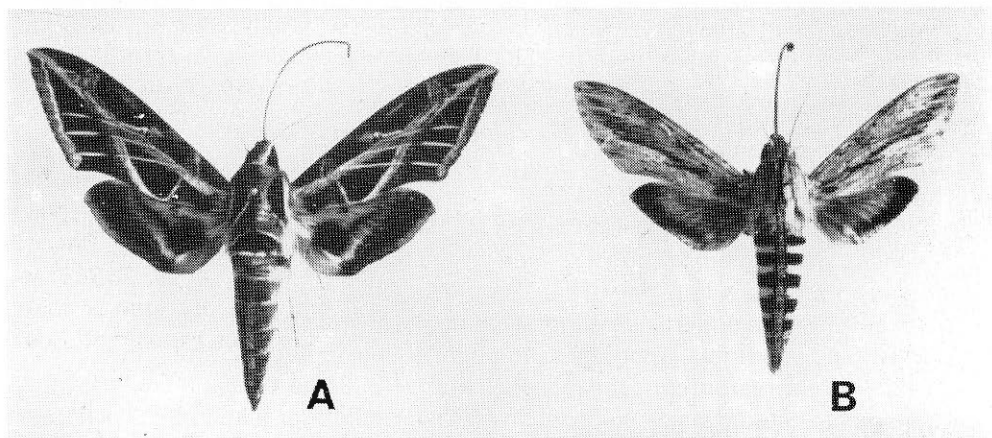


Fig. 5. Polinizadores conocidos de *Calliandra calothyrsus*. A. *Eumorpha vitis*, B. *Erinnyis ello*.

HIBRIDACIÓN

Calliandra acapulcensis, la especie que parece estar más cercanamente relacionada taxonómicamente con *C. calothyrsus*, tiene una distribución geográfica contigua a la de ésta, y no existe evidencia de simpatría. Sin embargo, se conocen varias regiones en donde *C. calothyrsus* cohabita con otras especies de la Ser. *Racemosae*. Así por ejemplo, en varias localidades de los Municipios de Ocozacoautla y Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, es simpátrica con *C. houstoniana* (Hernández 886-887, 914-915, 1682-1683) y en ocasiones con *C. juzepczukii* Standley (Hernández 518-519, 913-915). De igual forma, cohabita con *C. houstoniana* en el Departamento de Izabal, Guatemala (Hughes 1271-1272). No hay pruebas directas de hibridación natural entre *C. calothyrsus* y *C. houstoniana*; sin embargo, existen ciertos indicios de que la hibridación podría estar ocurriendo entre ellas.

Varias características morfológicas y funcionales de las flores de *C. calothyrsus* y de *C. houstoniana* son esencialmente iguales (por ej., flores relativamente grandes, filamentos largos y de color rojo, producción de grandes cantidades de néctar, antesis nocturna, etc.) y, como ha sido observado en poblaciones de Chiapas, sus períodos de floración son virtualmente simultáneos. Estos hechos nos hacen sospechar que estas especies están siendo polinizadas por el mismo tipo de vectores. Así, aunque no sabemos si *C. calothyrsus* y *C. houstoniana* son genéticamente intercompatibles y, por tanto, capaces de producir híbridos, algunas observaciones sugieren que, en áreas de simpatría, podría estar habiendo flujo de polen entre las dos especies.

Los caracteres de los frutos de varias poblaciones de *C. calothyrsus* en Guatemala (Hughes 253, 725), Honduras (Midance 43), El Salvador (Standley 20396) y Nicaragua (Moreno 13653, Stevens 9356, 10094, 15816; Bunting y Licht 1112, etc.) representan una condición intermedia entre los típicos de esta especie y los de *C. houstoniana*. Típicamente, los frutos de *C. calothyrsus* son pilosos en las primeras etapas de su desarrollo, tornándose glabros o casi glabros cuando maduran; en cambio los de *C. houstoniana* generalmente son densamente hispido-ferrugíneos a densamente piloso-ferrugíneos. Es posible que los casos mencionados de intergradación morfológica en los caracteres del fruto sean una consecuencia de procesos de hibridación. Observaciones de campo han mostrado que estos casos de intergradación morfológica son relativamente comunes cuando especies de las Ser. *Racemosae* entran en contacto.

Otra variante local en la vestidura de los frutos de *C. calothyrsus* se observa en varias poblaciones dentro de su área de distribución, por ejemplo en Chiapas (Cabrera et al., 1884; Méndez Ton 3679), Guatemala (Standley 70710), Belice (Hughes 482), Honduras (Bangham 359), Costa Rica (Williams et al. 28368) y Panamá (Johnson 929-79; Woodson y Schery 757); sin embargo, el origen de este patrón de variación es difícil de explicar. En estas poblaciones los frutos maduros son vilosos con tricomas largos, de color blanco o amarillento.

CONSIDERACIONES FINALES

Resulta irónico que especies con un potencial tan alto como el de *C. calothyrsus* no hayan sido incorporadas a programas agroforestales en los países en donde se

distribuye en forma natural. Fuera de los estudios de carácter experimental que se han realizado en el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Costa Rica, la atención que se le ha prestado a esta especie en México y Centroamérica ha sido nula. Es necesario que especies nativas como *C. calothyrsus*, así como otras cuyo potencial ya ha sido probado o que esté por probarse (p. ej., *Leucaena leucocephala*, *Gliricidia sepium*, *Pithecellobium dulce*, *Dalbergia* spp., *Acacia* spp., *Prosopis* spp., etc.), sean sometidas a estudios detallados con miras a su incorporación en programas integrales de control de erosión, rehabilitación de suelos, producción de biomasa para forraje y fertilizante orgánico, producción de madera para leña y otros usos, etc. En este sentido, el uso indiscriminado en reforestación de especies exóticas de poco valor ecológico y económico (p. ej., *Eucalyptus* spp.) es muy criticable. La reforestación no debería de ser concebida como un fin en sí mismo, sino idealmente como una fase inicial de un proceso de obtención de beneficios ecológicos y económicos.

En el renglón de producción de madera para leña, el uso extensivo de *C. calothyrsus* probablemente sería de gran utilidad en varias regiones de América tropical, en donde se reducirían las presiones de extracción sobre las especies nativas. Un reflejo de la dimensión de este problema es el hecho de que solamente en México existen 21 millones de personas que dependen de leña para combustible (García-Aguirre, 1986).

En teoría, las poblaciones de *C. calothyrsus* introducidas en Asia o Africa, o en cualquier región tropical o subtropical, fuera de su área de distribución natural, no deberían estar limitadas por la disponibilidad de polinizadores, ya que la Familia Sphingidae tiene una distribución casi cosmopolita, y la diversidad de especies se incrementa marcadamente hacia las regiones tropicales (Schreiber, 1978). Igualmente, es bien sabido (Faegri y van der Pijl, 1979) que en América Tropical, así como en las regiones tropicales del Viejo Mundo, existen especies de murciélagos con adaptaciones que les permiten la utilización de néctar y polen en sus dietas.

Es necesario que se estudien los sistemas de compatibilidad genética de *C. calothyrsus*, así como su potencial de producción de frutos y semillas en condiciones naturales y controladas. Aunque la hibridación entre *C. calothyrsus* y *C. houstoniana*, y la subsecuente viabilidad de los híbridos, están en espera de ser demostradas experimentalmente las observaciones descritas parecen indicar que la hibridación es un importante fenómeno generador de variabilidad en *C. calothyrsus*, y un factor significativo en la evolución de las especies comprendidas en la Ser. *Racemosae*.

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer a los biólogos Isidro Méndez-Larios y Alvaro Campos su valiosa ayuda en el campo, al Dr. Carlos Beutelspacher la determinación de los lepidópteros, a la M. en C. Josefina Barajas por las facilidades brindadas en su laboratorio para las observaciones del polen. Asimismo, doy las gracias a los curadores de los herbarios A, CAS, DS, F, GH, K, MICH, MO, NY, S, US, y WIS por haber hecho accesibles las colecciones para este estudio.

LITERATURA CITADA

- ARROYO, M. T. K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. En: R. M. Polhill y P. H. Raven (eds.) *Advances in legume systematics*. Part 2. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, Inglaterra.
- BAGGIO, A. Y. J. HEUVELDOP. 1984. Initial performance of *Calliandra calothyrsus* Meissn. in live fences for the production of biomass. *Agrofor. Syst.* 2: 19-29.
- BENTHAM, G. 1844. Notes in Mimoseae, with a synopsis of the species. *London J. Bot.* 3: 82-112.
- . 1875. Revision of the suborder Mimoseae. *Trans Linn. Soc. London J. Bot.* 30: 335-664.
- BREEDLOVE, D. E. 1986. *Listados florísticos de México. IV. Flora de Chiapas*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- BRETELER, F. J. 1989. The origin and identity of *Calliandra calothyrsus* Meissn. and its synonym *C. confusa* Sprague & Riley, *Acta Bot. Neerl.* 38: 79-80.
- FAEGRI, K. Y L. VAN DER PIJL. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, London, 3a ed.
- FORERO, E. 1984. Revision of *Calliandra*. a multidisciplinary approach. *Bull. Groupe Int. Etude Mimos.* 12: 14-15.
- GARCÍA-AGUIRRE, M. A. 1986. *La participación social en la actividad forestal convencional*. Dirección Nacional de Normatividad Forestal, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, México, D.F.
- GICHURU, M. P. Y B. T. KANG. 1989. *Calliandra calothyrsus* (Meissn.) in an alley cropping system with sequentially cropped maize and cowpea in southwestern Nigeria *Agrofor. Syst.* 9: 191-203.
- GUINET, PH. Y H. M. HERNÁNDEZ. 1989. Pollen characters in the genera *Zapoteca* and *Calliandra* (Leguminosae, Mimosoideae). Their systematic and phylogenetic relevance. *Pollen et Spores* 31: 5-22.
- HERNÁNDEZ, H. M. 1984. Contribution to the systematics of *Calliandra*, with particular reference to its infrageneric relationships. *Bull. Groupe Int. Etude Mimos.* 12: 16-18.
- . 1986. *Zapoteca*: a new genus of neotropical Mimosoideae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 755-763.
- . 1989. Systematics of *Zapoteca* (Leguminosae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76: 781-862.
- y M. SOUSA. 1988. Two new species of *Calliandra* (Leguminosae: Mimosoideae) from southern Mexico. *Syst. Bot.* 13: 519-524.
- KENRICH, J. Y R. B. KNOX. 1982. Function of the polyad in reproduction of *Acacia*. *Ann. Bot.* 50: 721-727.
- MEISSNER, C. F. 1848. Leguminosae in Plantae Kegelianae. *Linnaea* 21: 251-252.
- NAIR, P. K. R., E. C. M. FERNÁNDEZ Y P. N. WAMBUGU. 1984. Multipurpose leguminous trees and shrubs for agroforestry. *Agrofor. Syst.* 2: 145-163.
- NAS (National Academy of Sciences). 1980. *Firewood crops. Shrubs and tree species for energy production*. National Academy Press, Washington, D.C.
- NRC (National Research Council). 1979. *Tropical legumes: resources for the future*. National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- . 1983. *Calliandra: a versatile small tree for the humid tropics*. National Academy Press. Washington, D.C.
- RENOUVE, S. A. 1981. The genus *Calliandra* in Bahia, Brazil. *Kew Bull.* 36: 63-83.
- ROMEO, J. 1984. Preliminary chemotaxonomic investigations of Colombian *Calliandra* species based on nonprotein imino acids. *Bull. Groupe Int. Etude Mimos.* 12: 19-23.
- . 1986. Distribution of nonprotein imino and sulphur amino acids in *Zapoteca*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 764-767.
- SCHREIBER, H. 1978. Dispersal centres of Sphingidae (Lepidoptera) in the Neotropical Region. *Biogeographica* 10: 1-195.
- STANDLEY, P. C. Y J. A. STEYERMARK. 1946. *Calliandra*. En: P. C. Standley y J. A. Steyermark (eds.). *Flora of Guatemala. Fieldiana Bot.* 2: 22.
- UGALDE, L. A. 1982. Comportamiento inicial de *Acacia auriculiformis*, *Calliandra calothyrsus*, *Sesbania grandiflora*, *Albizia falcata* y *Leucaena leucocephala*, en dos sitios de Costa Rica. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica.
- VAZQUEZ, W. 1987. *Efecto de Calliandra calothyrsus sobre las características físicas del suelo*. Proyecto Cultivo de Arboles de uso Múltiple. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica.
- WOODSON, R. E. Y R. N. SCHERY. 1950. *Calliandra*. En: R. E. Woodson y R. N. Shery (eds.). *Flora of Panama. Ann. Missouri Bot. Gard.* 37: 256-266.