

REVISIÓN DEL GÉNERO *LEUCAENA* EN MÉXICO

SERGIO ZÁRATE PEDROCHE*

RESUMEN

Se presenta la revisión taxonómica de las poblaciones mexicanas del género *Leucaena* Benth. (Mimosoideae; Fabaceae), arbustos y árboles nativos de América, cuyo centro de diversidad es México. Con base en el estudio de la bibliografía, la morfología, y la distribución geográfica, se describieron taxa nuevos para la ciencia [*L. confertiflora* subsp. *confertiflora*, *L. c.* subsp. *adenotheloidea*, *L. cuspidata* (Standley) subsp. *jacalensis*, *L. involucrata*, *L. esculenta* (Moc. et Sessé ex A.DC.) Benth. subsp. *matudae*, *L. lanceolata* S. Watson subsp. *sousae*]; se hicieron nuevas combinaciones [*L. macrophylla* Benth. subsp. *nelsonii* (Britton et Rose), *L. diversifolia* (Schlecht.) Benth. subsp. *stenocarpa* (Urban), *L. esculenta* subsp. *paniculata* (Britton et Rose)]; se reconoció formalmente un híbrido interespecífico [*Leucaena* x *brachycarpa*], se designaron dos lectotipos y se estableció la sinonimia. Todo ello, para expresar, mediante la nomenclatura adecuada, la diversidad biológica conocida del género dentro del área delimitada. Se incluyen 22 taxa en total (14 especies y 18 subespecies), de los cuales se presenta una clave dicotómica, y -para cada uno de ellos- la distribución, el hábitat, la fenología, los nombres comunes, su utilización, y una discusión breve.

Palabras clave: *Leucaena*, Fabaceae, Mimosoideae, México.

ABSTRACT

The revision of the Mexican populations of the mimosaceous genus *Leucaena* Benth. (Mimosoideae; Fabaceae) is presented. This genus of shrubs and trees is native to America, its diversity center lying across Mexico. On the basis of the existing literature and the study of morphology and geographic distribution, new taxa were described [*L. confertiflora* subsp. *confertiflora*, *L. c.* subsp. *adenotheloidea*, *L. cuspidata* (Standley) subsp. *jacalensis*, *L. involucrata*, *L. esculenta* (Moc. et Sessé ex A.DC.) Benth. subsp. *matudae*, *L. lanceolata* S. Watson subsp. *sousae*] two lectotypes were designated, an interspecific hybrid was recognized [*Leucaena* x

*Instituto de Biología, UNAM. Apartado postal 70-233, 04510, México, D.F.

brachycarpa], and nomenclature and synonyms were established -including new combinations [*L. macrophylla* Benth. subsp. *nelsonii* (Britton et Rose), *L. diversifolia* (Schlecht.) Benth. subsp. *stenocarpa* (Urban), *L. esculenta* subsp. *paniculata* (Britton et Rose)], so to express the known biological diversity of the genus within this area. A total of 22 taxa are included (14 species, 18 subspecies). A key, distribution, habitat, phenology, common names and uses, as well as a brief discussion is included for each one.

Key words: *Leucaena*, Fabaceae, Mimosoideae, Mexico.

INTRODUCCIÓN

Objetivos

El objetivo de este trabajo es presentar la diversidad biológica conocida del género *Leucaena* en México, con los nombres botánicos que se aplican en cada caso y su sinonimia. El centro de máxima diversidad de estos arbustos y árboles es México, lo cual puede comprobarse al comparar la distribución global del género, la cual incluye Centroamérica y la parte norte de Sudamérica. Se describen algunos taxa nuevos.

Antecedentes

La presente revisión surgió como parte del proyecto de estudio de las leguminosas del estado de Oaxaca, dirigido por Mario Sousa S., curador del Herbario Nacional de México (MEXU). En el estado de Oaxaca hay ocho de las 12 especies para el país. El nombre de Oaxaca se deriva de la misma raíz mexicana que "guaje", nombre usado para denominar los frutos y árboles de este género. La revisión de las especies de *Leucaena* en Oaxaca se inició como tesis de licenciatura en febrero de 1978 (Zárate, 1982). Debido a la alta proporción de taxa representados en Oaxaca, y con el objeto de comprender mejor la variación en general, se incluyeron en este estudio las poblaciones de todo el país. Posteriormente, a partir del estudio de la variación biológica, se inició el de la etnobotánica, el cual resultó de gran interés tanto histórico como por su relevancia y potencial económico. Mediante la información etnobotánica y etnohistórica fue resaltada la considerable importancia del género en México, además de que en algunos casos la definición de taxa fue apoyada por los propios informes de campo y de la literatura etnográfica.

Sin duda, el trabajo de fitomejoramiento y el uso de *Leucaena* spp. se enriquecerán considerablemente con el panorama de la diversidad biológica que se presenta en México, donde abarca un amplio espectro de ambientes. Así también esta diversidad puede ayudar a evitar la difusión indiscriminada de un número limitado de cultivares, especialmente en donde éstos podrían competir con las poblaciones na-

tivas, con peligro de provocar erosión genética. Por otra parte, es deseable que se despierte el interés en hacer trabajos dirigidos a la alimentación humana (actualmente *L. leucocephala* está considerada principalmente como especie forrajera), a la producción agrícola-forestal y a la producción de leña (Hughes, 1993; Pound y Martínez, 1984).

Importancia económica y cultural

La importancia económica que hoy tiene a nivel pantropical *Leucaena leucocephala* se dio a partir de su dispersión a las Filipinas después de la conquista de México, pero, desde mucho tiempo antes, en el área de distribución nativa del género, sobre todo en México, se practican diversos usos tradicionales de los llamados "guajes" -este término se deriva de *oaxin*, que significa en mexicano vaina y árbol de *Leucaena* spp.; es también un término genérico para *Leucaena*, y otros árboles de la misma subfamilia. El conocimiento empírico de *Leucaena* es antiguo, como lo demuestran los documentos etnohistóricos (Sahagún, 1979; Hernández, 1960); los informes de campo atestiguan la conservación de los nombres y algunos usos descritos por Francisco Hernández hace más de 400 años, según las identificaciones hechas en este trabajo. Asimismo, existe evidencia arqueológica (Smith, Jr., 1967; 1986), revisada por Zárate, que sugiere que el uso de *Leucaena* fue el producto de un proceso de selección que involucraba a otras leguminosas arbóreas productoras de semillas nutritivas; quizá la toxicidad, la abundancia en la vegetación y la predecibilidad de la producción de vainas, han sido los factores que influyeron en la elección. Los escasos estudios disponibles sugieren que, posteriormente, algunos taxa fueron incorporados en sistemas de cultivo, muy probablemente cada uno en un sitio diferente y diseminados ampliamente (Zárate, 1984, 1987b; Casas, 1992).

En la actualidad, existen en México diversos nombres comunes y usos tradicionales; destaca la utilización en la alimentación y en medicina de las hojas tiernas, los botones florales, y las semillas. En algunos casos, la importancia de este género para la alimentación en las zonas indígenas de México es considerable, como lo evidencian los estudios de Vázquez (1986) y Casas *et al.* (1987); de hacerse una evaluación de la magnitud y extensión de la venta de las vainas de varias especies del género en los mercados del país, se mediría su importancia como alimento y la distribución de su producción y consumo, que son aún desconocidos. Puede observarse el empleo de las semillas de varias especies del género que pueden comerse crudas, solas o en tortillas, guisadas con carnes y en salsas, y de las semillas secas que se comen después de tostarse en el comal (Zárate, 1982). Vázquez (1986), y Casas y Viveros (comunicación personal) encontraron en uso las "tortitas" de guaje, elaboradas con las semillas tiernas y frescas de *L. esculenta* subsp. *esculenta*, molidas y amasadas en porciones, que son luego secadas al sol; esta preparación es, quizás, la misma descrita por Hernández (1960) en relación al "oaxin" (véase

adelante). El papel en la dieta de las semillas de *Leucaena* spp. (que son la parte más frecuentemente utilizada como alimento) está determinado por el contenido de proteína y la alta concentración de tiamina que contienen, comparado con los alimentos de origen vegetal más comunes en la alimentación tradicional en México (Vázquez, 1986; Casas *et al.*, 1987). Kelly y Palerm (1952) asignan un papel de suplemento alimenticio a *Leucaena* spp. entre los totonacas de Tajín, Veracruz, aportando a la dieta minerales y tiamina.

Las especies comestibles de *Leucaena* han sido tradicionalmente usadas y sometidas a diversas formas de manejo durante milenios, sin que hasta hoy se haya estudiado este proceso, excepto en forma inicial. Existen diversos sistemas de producción agrícola que utilizan los arbustos y árboles de este género en solares, terrazas, bordos y apantles (canales de riego) (Zárate, 1984; Casas, 1992; Medellín, 1990).

El uso medicinal es también frecuente; se utiliza como antiparasitario, antiséptico, como tónico y de otras formas. Asimismo, la madera es usada en construcciones (Jäcklein, 1974), para fabricación de utensilios (Zizumbo y Colunga, 1980) y como leña; lo más común es que se le dé uso múltiple (Alcorn, 1984). En general, estos usos han sido poco estudiados en México (Zárate, 1982), y son prácticamente desconocidos en Centro y Sudamérica.

De hecho, existe un marcado contraste entre la escasez de conocimiento etnobotánico y taxonómico del género en su área nativa, y la extensiva utilización e investigación de la aplicación, mejoramiento e industrialización de *L. leucocephala* en muchos países, no siempre con el éxito esperado (Dijkman, 1950; Anónimo, 1977; Hughes, 1993). Es deseable que las especies de mayor utilidad fueran las que recibieran mayor atención; tal es, desde luego, el caso de los taxa bajo cultivo tradicional.

Historia de la taxonomía

Una reseña detallada de la historia de la sistemática de *Leucaena* puede verse en Zárate (1982). El género fue establecido por George Bentham en 1842, mediante combinaciones nuevas de *Acacia* a *Leucaena* (Bentham, 1842a), en ese mismo año publica la primera descripción del género (Bentham, 1842b), definido dentro del orden Mimosae, tribu Eumimosae, como árboles y arbustos inermes, con 10 estambres libres, albúmen en las semillas (endospermo) y anteras desprovistas de glándulas (con la excepción de *L. forsterii* Benth., hoy en el género *Schleinitzia* Warb. ex Harms [Burkart, 1976; Verdcourt, 1977], distribuido en el Pacífico sur, mientras que el resto de las especies son americanas).

La revisión definitiva de *Leucaena* hecha por Bentham (1875), incluyó nueve especies distribuidas en dos grupos, uno con folíolos numerosos y pequeños y otro con folíolos mayores y en menor número; en cierto modo equivalentes a las secciones establecidas en este trabajo.

Urban (1900) describe tres especies nuevas además de una nueva combinación para las Antillas.

Dos revisiones más fueron publicadas subsecuentemente, la primera contenida en *Trees and Shrubs of Mexico* por Standley (1922). En esta revisión se incluyeron los binomios publicados entre 1875 y la fecha de su publicación, dos de los cuales son del propio Standley (uno de ellos resultó ser *Albizia*). Esta revisión incluye un total de 15 especies y dos binomios inciertos.

La segunda revisión se encuentra en *North American Flora*, en el volumen 23, publicado en 1928. Fue realizada por Britton y Rose en el Jardín Botánico de la ciudad de Nueva York (Rose era entonces curador del herbario de esta institución [NY]). Esta revisión se caracteriza por su prolijidad en número de especies (39), y por la segregación de dos géneros de *Leucaena*, considerados hoy como sinónimos. Los géneros *Rhyncholeucaena* Britton et Rose (1928) y *Caudoleucaena* Britton et Rose (1928), ambos monotípicos, se distinguieron por la forma de las bractéolas y la disposición de las semillas en el fruto (Britton y Rose, 1928).

Más recientemente se publicaron algunos binomios nuevos y se retipificó a *Leucaena glauca* (L.) Benth., hoy *L. leucocephala* (Lam.) De Wit (1961; Gillis y Stearn, 1974; Shaw y Schubert, 1976; Isely, 1986). Zárate publicó un resumen del género (Zárate, 1985).

En el contexto de la investigación agronómica de *L. leucocephala*, principalmente, los problemas de nomenclatura y la necesidad de ampliar el conocimiento del género en su totalidad con la finalidad de su selección y mejoramiento genético, llevaron a James Brewbaker (1978; 1982; 1987; e Ito, 1980) a reconocer como válidos 12 taxa de entre más de cincuenta binomios publicados. El más reciente agrupamiento de Brewbaker (1987) intenta centralizar el caos taxonómico de la revisión de Britton y Rose, pero no expresa adecuadamente la diversidad biológica conocida en México.

Zárate (1987a) reconoce mediante una nueva combinación a *L. salvadorensis* Standley ex Britton et Rose como subespecie de *L. shannonii* J. D. Smith, distribuida en Centroamérica. El mismo Zárate (1987b) define mediante una combinación nueva las subespecies de *L. leucocephala*.

Hughes (1991) publica el descubrimiento de dos subespecies nuevas de Guatemala, describiéndolas como *L. collinsii* subsp. *zacapana*, y *L. shannonii* subsp. *magnifica*. Recientemente, el mismo Hughes (1993) ha publicado un resumen de la información acerca del género visto como un recurso genético. Si bien hay acuerdo acerca del reconocimiento de taxa, las categorías nomenclaturales (especie, subespecie) son debatidos. Hasta ahora muy poco se ha hecho para determinar la relación sistemática entre los taxa mediante técnicas adecuadas para cada caso. De cualquier modo, la presente revisión debe considerarse como una serie de hipótesis sistemáticas por comprobar. Es de esperar que la ampliación del área de exploración al sur de México (límite de esta revisión), produzca nuevas entidades taxonómicas en el género.

Categorías taxonómicas

La utilización de categorías subespecíficas (Zárate, 1982) ha motivado desacuerdos acerca del status de los taxa (cf. Hughes, 1993); la propia dificultad para definir los taxa en forma tajante es, quizá en la mayor parte de los casos, causada por la misma "indefinición" genética: es decir, revelaría la acción de evolución reticulada. Por otra parte, se intentará mostrar que las particularidades de la biología de *Leucaena* por lo tanto de su evolución, conducen al uso de categorías subespecíficas. Esto quizás, sobre todo, se debe a la frecuencia de casos de especiación incipiente de tipo alopátrica y a la hibridación entre taxa.

Los casos de simpatria de los taxa subespecíficos son poco frecuentes y aparentemente son más el producto de factores históricos, como la apertura de rutas de migración, y no debidos a mecanismos de aislamiento simpátrico o la evolución de poblaciones aisladas de manera local. Esto sugiere un hecho ya notado por Bentham (1875): *Leucaena* se ha diversificado siempre que a su paso ha encontrado diferencias en las condiciones ambientales, y como consecuencia de ello, su distribución es claramente fisiográfica, es decir, cada taxa crece en una altitud promedio, un clima y un área geográfica que le son característicos. Es evidente la cercana correspondencia entre la distribución de taxa y las regiones geomorfológicas (Ferrusquía, 1993), asimismo, los casos de ejemplares difíciles de identificar pertenecen a poblaciones que tienen historias biogeográficas complejas (i.e., formadas a partir de migración en el pasado o por dispersión humana).

En consecuencia, la aplicación de nombres con un criterio muy amplio de variabilidad dentro de los taxa produce pérdida de precisión en la clasificación, disminuyendo la utilidad de ésta; por otra parte, adoptar una clasificación exclusivamente de especies independientes no beneficia ni al científico interesado ni a la comunicación de ese conocimiento a las comunidades que las utilizan. Las molestias que ocasiona un sistema de trinomios en aspectos triviales como el etiquetado o el enlistado, son compensadas por la mayor laxitud en las posibilidades de identificación. Por ejemplo, si un ejemplar resulta difícil de ubicar en un trinomio terminal, siempre quedará ubicado al menos en un binomio; que es más honesto que reconocer nuestra impotencia para ubicarlo entre dos binomios terminales.

Biología reproductiva

La biología de *Leucaena* no ha sido estudiada como tal; sin embargo, se conocen algunas características de la dispersión, reproducción y algunas interrelaciones biológicas, que nos permiten ver, en general, las formas, o modelos de evolución de los taxa que integran el género; se presenta a continuación, la información y observaciones disponibles, así como la discusión de estos modelos.

Dispersión

Los frutos de *Leucaena* presentan una dehiscencia casi inelástica (véase morfología general), por lo cual las semillas terminan por caer al suelo por acción de la gravedad (barocoria), en general a corta distancia de su progenitor. El funículo puede retener las semillas suspendidas durante algún tiempo antes de desprenderse. Algunas de las semillas quedan a veces retenidas en el fruto después de la dehiscencia, particularmente aquellas más cercanas a la base. Esto se debe a que en la parte basal del fruto la dehiscencia se retarda, siendo incompleta, dejando lóculos con semillas dentro. La legumbre con las valvas abiertas parcialmente pero reteniendo semillas es una unidad de dispersión que puede ser transportada por el viento. Al arrojar estos frutos, se comportan como ciertas sámaras que giran al caer. Estas legumbres reteniendo parte de las semillas de un año para otro se han observado en *L. confertiflora*; sin embargo, no se conoce si este tipo de dispersión tiene importancia, o si es frecuente que ocurra en otros casos.

Sin duda la acción de la gravedad se complementa con el arrastre del agua de escurrimiento, particularmente en sitios rocosos y con pendientes pronunciadas, lugares donde es común observar una clara distribución riparia en cauces de temporal.

Este tipo de dispersión lenta, favorece el aislamiento de subpoblaciones en cuencas endorréicas, y la separación de estas subpoblaciones por acción de barreras geográficas, tales como formaciones montañosas.

Polinización y biología floral

Aun cuando no existen estudios de la biología de la polinización de *Leucaena*, existe información en plantas afines a tomarse en cuenta al proponer un modelo biológico hipotético de los patrones evolutivos de la polinización en este género.

El modelo que puede considerarse primitivo en las mimosoideas, especialmente en *Acacia* spp. de Australia, es la polinización por coleópteros (cantarofilia) (Bernhardt, 1982; Kenrick *et al.*, 1987). Bawa y Beach (1981) han señalado que este "síndrome" de polinización se presenta con dicogamia de corta duración y del tipo protogino (es decir, que en una misma flor la maduración de las fases pistilada y estaminada no es simultánea, sino que ocurre separada por un tiempo corto, y que el primero en madurar es el gineceo). Es característico también de este tipo de flores polinizadas por coleópteros la ausencia de néctar floral (*Leucaena*, al igual que otras mimosoideas presenta néctar en glándulas foliares cuya función principal parece ser la atracción de hormigas), así como de pigmentos en la flor. El aroma que caracteriza a las especies cantarofilas de Australia ha sido comparado al de los frutos de ciertas cucurbitáceas como el melón, pepino o sandía, y este es justamente el tipo de aroma característico de las inflorescencias de *Leucaena*.

Las flores de *Leucaena* se presentan en inflorescencias capituladas esféricas o ligeramente elípticas (véase morfología general). Este tipo de inflorescencias es

considerado avanzado respecto a las inflorescencias en espiga. La antesis de los flósculos (las florecillas individuales), ocurre de modo sincrónico y es del tipo protoginia, es decir, el estigma emerge y madura antes que las anteras. Si bien los flósculos del género han sido descritos como "perfectos" (es decir, que tienen ambos sexos en cada uno), se han observado flores que funcionan como estaminadas, dado que su gineceo se encuentra reducido y en apariencia infuncional. Esta condición se ha visto en *L. cuspidata*, *L. confertiflora* y en *L. leucocephala*, y es conocida como andromonoginia. Antes de la antesis los flósculos están cubiertos por una bractéola impar peltada subyacente. Esta bractéola no es caediza, sino que es empujada a un lado por la emergencia de los flósculos. Puesto que no existe néctar en las flores, la recompensa para los posibles polinizadores es el polen, y a éste se debe la presencia de numerosos visitantes de varias clases de insectos. Si bien la mayoría de las especies del género *Leucaena* tienen flores blancas, también pueden ser amarillentas y las hay con anteras y estilos rojizos. En este carácter existe un patrón ecológico y geográfico ya que las especies con flores rojizas se distribuyen mayormente en el sur de la distribución mexicana del género, y en altitudes elevadas (*L. diversifolia* subsp. *stenocarpa*, *L. confertiflora* y *L. esculenta* subsp. *paniculata*), mientras que las especies con inflorescencias amarillentas son endémicas del altiplano norte de México (*L. greggii*, *L. involucreta* y *L. retusa*). El género fue nombrado por Bentham pensando en flores blancas (del griego *leucos* que significa blanco), aun cuando conoció al menos a una de las especies de flores amarillentas después de describirlo por primera vez.

El aroma de las inflorescencias es de dos tipos, "amelonado", suave y no muy dulce, que se presenta en la mayoría de las especies, y otro más intenso y dulce, que ha sido comparado con una mezcla de frutas, incluyendo papaya (*Carica papaya*) y plátano (*Musa paradisiaca*), este último es propio de *L. lanceolata*.

Modelo propuesto de polinización

Es muy probable que de todos los posibles tipos de visitantes de las inflorescencias de *Leucaena* un número considerable sean "robadores" de polen. Por otra parte es lógico pensar que los insectos que más probabilidades tengan de ser polinizadores efectivos deberán reunir ciertas características. La dependencia del polen como alimento, la presencia constante durante el periodo de antesis pistilar (la duración de la protoginia), y la capacidad física de hacer llegar el polen efectivamente hasta el interior del estigma; esta última condición es quizás la más crítica. Es altamente probable que la micro perturbación eólica del batir de las alas de algunos coleópteros, dípteros e himenópteros, de tamaño reducido, resulte más adecuada para depositar el polen en los estigmas (que son simplemente pequeñas hoquedades cóncavas en la terminación del estilo). No conocemos aún de qué tipo -o tipos- sean los polinizadores de *Leucaena* más frecuentes, pero, lo anterior da bases teóricas para

suponer que sean probablemente algunos coleópteros de tamaño reducido los polinizadores originales de estas plantas, aun cuando pueda estar ocurriendo un sesgo en el modo de polinización dadas la presencia de coloración en los flósculos de algunos taxa y la presencia de corolas con los pétalos parcialmente unidos; un carácter que se describe aquí por primera vez para el género. De entre los posibles candidatos a ser los polinizadores más "genuinos", en mi opinión y a modo de hipótesis, están los brúquidos y algunos himenópteros pequeños. Por otro lado, la interacción de estos insectos con las semillas de las mimosoideas ha sido estudiada antes (Johnson, 1983; Janzen, 1969; 1975; 1976), y es común a todas las especies del género.

Compatibilidad genética

La interfertilidad de las especies del género es considerablemente alta (Sorensson, 1987; Sorensson y Brewbaker, 1994), comparable a la de otros géneros de árboles. Previamente, Brewbaker (1982; 1986) postuló que la autocompatibilidad en el género estaba ligada al nivel de ploidía, debido a la interacción competitiva de los alelos "s" (alelos de genes que se expresan en los estilos y/o estigmas cuya acción es la de inhibir el crecimiento de los tubos polínicos que tengan el mismo alelo, pero no uno distinto), de modo que sólo los taxa poliploides serán autocompatibles. Esta hipótesis es consecuente con la observación de que en condiciones de aislamiento los individuos de las especies poliploides producen gran cantidad de frutos, pero también se ha observado que individuos aislados de las especies diploides llegan en ocasiones a producir frutos, aunque en poca cantidad.

En *Leucaena leucocephala* se describió un factor químico localizado en el estigma que actúa como un inhibidor de la germinación del polen depositado en éste, sólo cuando la cantidad presente en el estigma es menor a cierto número de granos, (Ganeshiah *et al.*, 1986). Este factor no ha sido identificado, ni se conoce su relación con los alelos de incompatibilidad.

Mis observaciones personales en plantas cultivadas en campos experimentales e invernaderos indican que las plantas de algunos taxa, aún en aislamiento, producen una abundante cosecha de frutos maduros (p. ej., ambas subespecies de *L. leucocephala*, *L. esculenta* subsp. *paniculata*, *L. confertiflora*) mientras que otros taxa, aun cuando florezcan regularmente, nunca o rara vez producen frutos, y de hacerlo, éstos siempre son escasos (la mayoría de los taxa están en este caso). Esto está de acuerdo con la información anteriormente mencionada, excepto que es obvio que existe variación y que la distinción "compatible/auto-incompatible" es algo flexible.

La evidencia proporcionada por la electroforesis de aloenzimas e isoenzimas da una apreciación más cercana al problema del entrecruzamiento o su ausencia, porque permite verificar la paternidad de la progenie. En general, se ha encontrado que en la mayoría de los taxa estudiados hay segregación génica en los loci

polimórficos; estos taxa son diploides, las excepciones son todos taxa de niveles de ploidía alto. Esto sugiere que la autoincompatibilidad de los poliploides pudiera tratarse de algún otro fenómeno genético tal como la apomixis o la "heterocigocidad fija". Esta última es compatible con el origen aloploiploide (híbrido en alguna medida); en el mismo sentido, no se ha encontrado evidencia electroforética de herencia tetrasómica que respalde la existencia de autoploiploidía.

Citogenética

El número cromosómico básico del género ha sido citado como de 13 y 14. Se ha sugerido la presencia de cromosomas B. Goldblatt (1981) propone un origen poliploide para el género, se desconoce si es el producto de hibridación u otro mecanismo. Por último los números cromosómicos publicados muestran variación y debido a que son reducidos en tamaño no se han efectuado estudios del cariotipo. En este trabajo se consideran "diploides" los taxa con los números más bajos conocidos (véase adelante) y, similarmente, "tetraploides" a los que tienen los niveles más altos, a pesar de que estos números no son múltiplos de dos y cuatro, respectivamente, del número básico, sino múltiplos de cuatro y ocho.

Algunos autores están de acuerdo en los números $2n = 52$ para *Leucaena diversifolia* (subsp. *stenocarpa*), *L. esculenta* subsp. *esculenta*, *L. lanceolata* subsp. *lanceolata*, y *L. trichodes*, $2n = 104$ para *L. leucocephala* (ambas subespecies) y $2n = 56$ para *L. pulverulenta* (Brewbaker, 1978; Frahm-Leliveld, 1960; González *et al.*, 1967; Tjio, 1948; Turner y Fearing, 1960). Pan (1984; 1985) confirma lo anterior, añadiendo los números $2n = 52$ para *L. collinsii*, *L. lanceolata* subsp. *sousae* y *L. shannonii* subsp. *shannonii*, $2n = 56$ en *L. retusa* y $2n = 104$ en *L. diversifolia* subsp. *diversifolia* y *L. pallida* (*L. esculenta* subsp. *paniculata*). El mismo autor observó cromosomas adicionales en ambas subespecies reconocidas aquí de *L. diversifolia* y en *L. esculenta* subsp. *paniculata*, sugiriendo que son cromosomas B, los cuales no se aparean excepto algunas veces. Gloria Romo (comunicación personal), halló variación a nivel de individuo y descubrió el número $2n = 112$ en *L. confertiflora* subsp. *adenotheloidea*, además de $2n = 56$ en varias especies previamente descritas como $2n = 52$. Sorensson (1987) encontró ciertos individuos de *L. collinsii* con $2n = 56$. El mismo Sorensson (comunicación personal) observó $2n = 112$ en *L. confertiflora* subsp. *confertiflora*. Zárate determinó, sin conteo exacto, a *L. cuspidata* subsp. *cuspidata*, *L. shannonii* subsp. *salvadorensis* y *L. esculenta* subsp. *matudae* como diploides ($2n = 4x$).

Cardoso de Freitas, Schifino-Wittmann y Hutton (1988) registraron variación en los números de cromosomas (intraespecífica), tanto en diploides (*L. diversifolia*, $2n = 48-76$, media 56), como en tetraploides (*L. leucocephala*, $2n = 54-104$, media 90). En los híbridos que analizaron, encontraron una tendencia al aumento del número cromosómico en generaciones sucesivas. Esta variación pudiera explicarse como producto de la retrocruza. Sin embargo, la razón de la variación observada en los

números cromosómicos (Cardoso de Freitas *et al.*, 1988) -no obstante los conteos conocidos descritos sin variación- permanece sin conocerse. Es importante estudiar más la citogenética y la historia de la poliploidía en el género. El apareamiento en meiosis es regular, existiendo predominancia de bivalentes, aún en los híbridos. La ausencia de acoplamiento meiótico múltiple ha llevado a postular la regulación genética del apareamiento cromosómico en *Leucaena* (Cardoso de Freitas *et al.*, 1988).

Fitogeografía y evolución de *Leucaena*

En conjunto, la distribución geográfica y la variación morfológica, sobre las que se basó esta revisión, junto con el escaso conocimiento general de la biología de las especies de *Leucaena* descrito arriba, permiten esbozar las formas o patrones que presenta su evolución. La dispersión lenta, la alta probabilidad de hibridación, así como los eventos históricos que han afectado la dispersión (ya sea interrumpiéndola o favoreciéndola donde no existía), se suman a los efectos del ambiente cambiante en respuesta a las condiciones fisiográficas, para conformar los mecanismos evolutivos cuyos resultados pueden verse en este género.

La dispersión de un linaje (taxon) hacia áreas previamente ocupadas por otro linaje más o menos relacionado, genera una distribución simpátrica y puede resultar en alta probabilidad de hibridación. La hibridación repetida, una vez estabilizada, resulta en la eventual diferenciación. Este proceso culminaría en el aislamiento de la nueva población diferenciada. Un cambio en las condiciones fitogeográficas puede causar nueva dispersión e hibridación, o bien, diferenciación por efecto de cambios ambientales en ausencia de barreras fisiográficas. Así los ciclos de aislamiento (diferenciación alopátrica), migración e hibridización (confluencia simpátrica), y nuevamente aislamiento, son determinados por la historia geográfica, la hibridación de poblaciones emparentadas y la diferenciación causada por efectos genético-ambientales. Esto significa que es posible interpretar los patrones de distribución en términos históricos y correlacionar así la variación biológica con los eventos geomorfológicos que conformaron el paisaje ocupado por las poblaciones de *Leucaena*.

Ejemplos de patrones fitogeográficos

Como ejemplo de estos patrones de distribución históricamente determinados está el caso del grupo de especies (en sentido amplio) que incluye a *Leucaena lanceolata*, *L. macrophylla*, y *L. trichodes*. La afinidad morfológica de estas especies es evidente en las características de los flósculos, así como en sus hojas (véase adelante), sin embargo, existe discontinuidad en las dimensiones de las inflorescencias, mayores en las especies mexicanas *L. lanceolata* y *L. macrophylla*, menores en *L. trichodes*. *Leucaena*

lanceolata es endémica de la costa occidental de México la cual parece haber ocupado su distribución extrema septentrional con anterioridad al surgimiento de la faja volcánica transmexicana, que dividió en dos mitades al territorio de México durante el Pleistoceno. Esta observación se apoya en que dicha especie se distribuye hacia el norte y sur de dicha formación montañosa. Los capítulos de *L. lanceolata* son los mayores dentro de este grupo de especies. En contraste, la especie relacionada *L. macrophylla*, con capítulos de dimensiones intermedias, está actualmente limitada al norte precisamente por la faja volcánica transmexicana. El resultado parece ser que en el área común a ambos taxa, y donde es de esperarse una máxima probabilidad de interacción genética entre ellos, existe en efecto un taxon que tiene características intermedias; éstas son folíolos grandes y pequeños en un mismo individuo, pero inflorescencias grandes con el aroma típico de *L. lanceolata*, y frutos con dimensiones características de *L. macrophylla*, pero con pelosidad variable (véanse descripciones). Así, la evolución de *L. lanceolata* subsp. *sousae* en dicha área es probablemente el producto de la hibridación. Es evidente que en principio, ambos taxa en sentido amplio tienen ancestro común, aun cuando desconocemos si la diferenciación de *L. lanceolata* y *L. macrophylla* se debió únicamente al aislamiento (interrupción del "puente" centroamericano), o además a eventos de hibridación.

Leucaena trichodes es una especie que se distribuye en Sudamérica y que está relacionada con las dos especies anteriormente mencionadas. Sus capítulos son los menores de este conjunto de especies. En el sur de México hay un taxon (*L. macrophylla* subsp. *nelsonii*) que es intermedio entre *L. macrophylla* y *L. trichodes*, otra vez esta distribución se relaciona con la historia del llamado "puente" centroamericano, y marca una migración que debió ser posterior al aislamiento de *L. macrophylla* (véase descripción de *L. m.* subsp. *nelsonii*).

En resumen, este caso, apoyado por evidencia morfológica y fitogeográfica, es un ejemplo de ciclos de aislamiento-diferenciación, y la remigración que ocasionó hibridación de subpoblaciones previamente diferenciadas, resultando en la diferenciación de nuevos taxa. Este ejemplo, además, muestra que los eventos geomorfológicos que limitan la dispersión se relacionan con los eventos de diferenciación, cuyo resultado puede estimarse en términos de la distancia morfológica.

Otra forma observada de diferenciación fitogeográfica puede ejemplificarse con *Leucaena leucocephala*. Esta especie incluye a dos subespecies que difieren en su morfología, destacando la presencia de pelosidad abundante en una de ellas (*L. leucocephala* subsp. *leucocephala*, que ocupa las partes con mayor humedad relativa en la península de Yucatán e istmo de Tehuantepec). La existencia de formas intermedias entre una subespecie y la otra en la zona limítrofe son evidencia de este tipo de diferenciación alopátrica en ausencia de barreras fisiográficas (Zárate, 1987b).

Otro caso de este tipo es el de *Leucaena cuspidata* subsp. *jacalensis*, endémica a los alrededores de Jacala, Hidalgo; se piensa que el levantamiento de la sierra de Zimapán provocó un cambio en el régimen pluvial en donde probablemente ya existía una población afín a la actual *L. cuspidata* (subespecie típica), misma que hoy rodea esta

zona más húmeda (este taxon, como en el caso anterior, también es más peloso donde la humedad relativa es mayor).

Definida de esta forma, la evolución de *Leucaena* se caracteriza por ser reticulada, debido a los ciclos de aislamiento, diferenciación, remigración e hibridación; de hecho, existe evidencia de la aparente facilidad de hibridación en el género (Sorensson y Brewbaker, 1994). En general, podemos separar el género en dos grandes linajes (véanse las descripciones de las secciones), y podemos ver que las especies morfológicamente intermedias entre las secciones son también intermedias geográficamente. Aun cuando estas especulaciones hasta ahora sólo se basan en la evidencia morfológica y fitogeográfica presentada aquí, las hipótesis actuales acerca del origen de la flora tropical norteamericana no las descartan (Lavin y Luckow, 1993; Wendt, 1993). La posible existencia de contacto Norte-Sudamérica en una fecha anterior a la conocida para el puente centroamericano (Mioceno o Plioceno, hace ca. 3 millones de años); quizás, tan temprano como el Cretáceo (Aptiano-Albiano), o durante el Terciario (Wendt, 1993; Coney, 1982), pudieron producir la disyunción observada entre las especies de la sección *Macrophylla* de Norte y Centroamérica de las sudamericanas. Así también, la existencia de una disyunción entre el oriente y el occidente de Norteamérica durante el Cretáceo Medio al Superior, provocada por un mar epicontinental extendiéndose de norte a sur (Wendt, 1993), pero sin definir con claridad para lo que ahora es México (Ferrusquía, 1993), pudo ser la que generó la vicarianza reflejada en las secciones. Otro factor importante en esta historia de vicarianza es que las especies de la sección *Leucaena* crecen en suelos cársticos, mientras que la sección *Macrophylla* prefiere suelos más ácidos. La distribución de los suelos cársticos se centra en Centroamérica y el centro-oriente de México, mientras que en Sudamérica predominan los suelos más ácidos y profundos; este factor edáfico se considera importante en la historia fitogeográfica de las selvas húmedas de México (Wendt, 1993). Esto puede reforzar la hipótesis de que las especies de la sección *Leucaena* evolucionaron en aislamiento de las de la sección *Macrophylla*, y de que este aislamiento fue tanto geográfico como edáfico.

Morfología general

Hábito

Todas las especies del género son arbustos o árboles (plantas leñosas) con tallas desde 1 m hasta mayores de 20 m. El tronco puede ser recto y sin ramificaciones o presentar ramificación desde la base, esto último es más común entre los arbustos o árboles pequeños. En general se ha observado que el hábito tiene alta heredabilidad, especialmente entre las formas de *L. leucocephala*, lo cual ha servido para distinguir cultivares (Gray, 1967; Hutton y Gray, 1959; Brewbaker *et al.*, 1972; Pérez Guerrero, 1979; Zárate, 1987b). Se han reconocido varios tipos: "hawaiano", arbustos peque-

ños (típico de la subespecie *leucocephala*); "salvadoreño", con ramificación esparcida en la base; "peruano", muy ramificados en la base (estos dos en la subespecie *glabrata*). El tipo llamado por Brewbaker (1975) "gigante hawaiano" es notable por crecer hasta 15 m en seis años. La nomenclatura de estos tipos agronómicos fue discutida por Zárate (1987b).

Asimismo, la capacidad de reiteración puede producir arbustos o arbolitos ramificados profusamente en la base, típicamente esto ocurre en zonas de perturbación frecuente como en pastizales o en vegetación arvense.

La combinación de la heredabilidad en la ramificación basal con el efecto ambiental pudo constatarse al comparar individuos de *Leucaena confertiflora* silvestres, cultivados y previamente cultivados pero después abandonados en Chapulco, Puebla (S. Zárate, inédito). Se encontró una distribución bimodal del número de ramas basales, "troncos". Los 20 individuos silvestres estudiados tuvieron entre una y seis ramas basales, los cultivados abandonados (11 individuos) entre una y tres, y los cultivados activamente (ocho individuos) entre seis y 18 ramas basales. Esta distribución se interpretó como producto del riego en los sitios de cultivo lo cual, en apariencia, permite la sobrevivencia de mayor número de ramas basales, mientras que en la población en condiciones silvestres la mortalidad de ramas basales es alta (como lo sugiere la forma de la distribución de frecuencias en la que nueve de 20 individuos tuvieron sólo una rama basal, cuatro de 20 individuos, dos y tres ramas basales, y un solo individuo en cada clase, cuatro, cinco y seis ramas basales); así, los individuos en la población abandonada reversionaron a un hábito con pocas ramas basales. Es decir, aun cuando el hábito parece tener un fuerte componente genético es una característica adaptativa y tiene cierta plasticidad.

En comunidades arbóreas con cobertura densa (selva baja caducifolia) los arbolitos de *Leucaena* por lo general presentan troncos rectos y esbeltos que ascienden hacia la luz, pero al alcanzar el estrato medio o superior sus troncos se engrosan, llegando a ser dominantes (*L. esculenta* y *L. macrophylla*). En cambio, el hábito arbustivo es típico de especies que viven en matorrales de porte bajo en condiciones de aridez, aun cuando en sitios protegidos estas mismas plantas pueden alcanzar tallas de cuatro a seis metros (*L. cuspidata* y *L. diversifolia* subsp. *stenocarpa*).

Corteza

La corteza del tronco puede ser lisa (ambas subespecies de *Leucaena esculenta*) o estriada (*L. cuspidata*, *L. confertiflora*) y el color varía desde gris claro con aspecto y brillos metálicos (*L. esculenta* subsp. *esculenta*), gris-pardo con lenticelas amarillas (*L. e.* subsp. *paniculata*) a pardo-moreno. Puede ser un carácter útil para distinguir algunos taxa en el campo, así como para reconocer algunos géneros cercanos como *Lysiloma*, cuya corteza es placoide.

Su apariencia puede variar con la edad de la planta; por ejemplo, la corteza de formas juveniles de *L. esculenta* subsp. *esculenta* se asemeja a la de *L. e.* subsp. *paniculata*,

semejanza que, como se mencionó, desaparece en los árboles maduros. La estriación, cuando se presenta, aparece con la edad de las ramas y tronco.

La presencia de súber es una característica de *L. esculenta* subsp. *esculenta* y de *L. e.* subsp. *matudae*. En ambos casos el corcho es de color intensamente rojo, y es este tejido el que tiene uso medicinal en el último taxon mencionado.

Ramillas

Las ramillas en *Leucaena* son generalmente cilíndricas, con excepción de *L. esculenta* subsp. *esculenta* en que son angulares a ligeramente aladas; esto se aplica, sobre todo, a las ramas maduras, pues en general las juveniles del género tienen sección subterada o hasta subcarinada. En la sección *Macrophylla* esta tendencia es menos notable, pues las ramillas por lo general son cilíndricas.

La pelosidad es variable; desde glabras o glabrescentes, velutinosas hasta seríceas o con otros tipos de pelosidad corta, no endurecida, de persistencia variable.

Se presentan abundantes lenticelas elípticas y de color amarillento, más claro que el de la corteza, ligeramente realzadas.

Se han observado hormigas del género *Pseudomyrmex* (identificación de D. Janzen, comunicación personal) anidando dentro de las ramillas, horadadas por estos insectos para tal fin (*L. esculenta* subsp. *esculenta*, *L. lanceolata* subsp. *lanceolata*). Algunos árboles grandes son patrullados activamente por estas hormigas (*L. macrophylla* subsp. *nelsonii*).

Estípulas

Las estípulas de *Leucaena* son persistentes, inequiláteras en la base, subuladas y apiculadas, de 2-7 mm de largo, generalmente son erectas ascendentes, pudiendo ser inconspícuas (*L. macrophylla*, *L. lanceolata*) o setáceas y evidentes (*L. pulverulenta*, *L. cuspidata*).

Las estípulas en las plántulas de *Leucaena* se pueden distinguir de otros géneros como *Albizia* y *Lysiloma* en que son auriculares o flabeliformes.

Hojas

Las hojas de *Leucaena* son siempre bipinnadas y pecioladas, aun cuando el pecíolo puede ser corto como en algunas *L. esculenta* subsp. *esculenta*.

Tanto el pecíolo como el raquis tienen un surco en su cara abaxial y son redondeadas en la cara adaxial. El surco puede estar ausente.

El tamaño de la hoja varía desde unos 5 cm hasta 30 cm, las hojas más largas se presentan en *L. esculenta* subsp. *esculenta*.

La forma es oblonga, siendo elíptica o redondeada, obovada o anchamente oblonga; en general si los folíolos son pequeños la hoja tiende a ser elíptica, y a mayores folíolos es mayor el ancho en relación al largo.

Glándulas foliares (nectarios extraflorales)

Todas las especies presentan al menos una glándula foliar sobre el pecíolo (adaxialmente) entre el primer par de pinnas, o varias entre el primero y los últimos pares de pinnas o entre cada par de pinnas. Excepcionalmente, en *Leucaena confertiflora* subsp. *adenotheloidea* se pueden presentar dos glándulas en vez de una sola entre el primer par de pinnas. Algunos individuos en varios taxa pueden carecer por completo de glándulas.

La glándula puede ser cónica, más o menos truncada, con o sin un pequeño orificio (foramen) en el centro (típico de la sección *Macrophylla*) o de contorno elíptico, obovado u orbicular y más o menos aplanada, generalmente cóncavas (sección *Leucaena*), como excepción son erectas cilíndricas o estrechamente cónicas (*L. greggii*, *L. esculenta* subsp. *matudae* y *L. confertiflora* subsp. *adenotheloidea*).

Por lo regular las glándulas son funcionales en la vernación y en estadios juveniles, segregando activamente "néctar" que es buscado por algunos insectos, en particular hormigas. En ocasiones se encuentran mordisqueadas o totalmente faltantes por acción de los insectos.

En general, a menor humedad ambiental es mayor el número de glándulas por hoja.

Las glándulas pueden ser funcionales como nectarios extraflorales en hojas reducidas subyaciendo a las inflorescencias, varias de estas inflorescencias con hojas reducidas forman una panícula.

Número de pinnas

El número de pinnas varía desde dos hasta más de 60, existiendo dos ámbitos más o menos bien delimitados en esta variación. En un extremo están las especies de la sección *Macrophylla*, con pocas pinnas, en el otro la sección *Leucaena* con numerosas pinnas por hoja. Es interesante que existan especies intermedias en este carácter (*L. shannonii* y *L. leucocephala*) que bien pueden ser intermedias en otros aspectos (véanse discusiones de los taxa). Esta variación fue notada por Bentham (1842, 1875) y la usó para dividir a las especies en su clave para el género, según el número de pinnas y el tamaño de los folíolos. De hecho, existe una relación entre estos dos caracteres. Al graficar los datos de descripciones originales para el género (longitud de los folíolos contra número de pinnas) se obtiene una relación doble inversa que resuel-

ve nítidamente dos grupos, como se mencionó, con especies intermedias. La transformación doble logarítmica genera una recta con pendiente negativa con un valor aproximado de -0.5. Este tipo de relación también se obtiene con la longitud de los folíolos contra el número de éstos. Esto sugiere que existe una constante foliar, quizás relacionada con restricciones energéticas.

Folíolos

El tamaño de los folíolos, en particular el ancho, distingue a las secciones establecidas aquí. Otra vez, los taxa intermedios de *L. shannonii* requieren a veces de usar la forma de la glándula para ser colocados en su sección (secc. *Macrophylla*), ya que hay formas (algunas *L. shannonii* subsp. *shannonii*, todas las *L. s.* subsp. *salvadorensis*) que tienen dimensiones de los folíolos similares a las de la sección *Leucaena* (véanse las discusiones de estos taxa).

Los folíolos de la sección *Leucaena* son en general oblongos, pudiendo ser lineares o elípticos. Miden 2-12 mm de largo, siempre menores a 1 cm de ancho; la base es más o menos inequilátera y oblícua, a veces truncada en un lado; el ápice puede ser redondeado o agudo, a veces mucronato. En ocasiones son falcados. Con frecuencia los folíolos son ciliados, el margen está engrosado y a veces es revoluto; presentan ornamentaciones diversas como papilas arregladas en estrías diminutas y tienen alguna pelosidad o son glabros. La venación puede oscurecerse por las ornamentaciones, por lo regular se observa una vena central, algo inequilátera, pero existen tres venas basales.

En la sección *Macrophylla* los folíolos son mayores, miden 1-7 cm de largo y, excepto en las formas de folíolos pequeños de *L. shannonii*, más de 1 cm de ancho. El contorno es lanceolado u ovado, a veces obovado, algo falcados, la base es inequilátera oblícua, cuneada o redondeada y el ápice agudo, apiculado o redondeado o retuso. La venación también tiene tres venas basales pero es más evidente y con mayor número de venaciones secundarias, pudiéndose apreciar las terciarias tenuemente.

Inflorescencias

Las inflorescencias son capítulos más o menos esféricos, a veces ligeramente alargados. Los capítulos tienen un pedúnculo con longitud de una a varias veces el diámetro del capítulo. Si bien ésta es la condición encontrada en general, en un híbrido (recibido de C.T. Sorensson como *L. leucocephala* X *L. diversifolia*) se observaron inflorescencias con desarrollo apical de inflorescencias de segundo orden. Estas inflorescencias secundarias sólo se observaron en parte de las inflorescencias y en forma variable; la antesis de las inflorescencias primarias precede a la de las secundarias, frecuentemente esta última ocurre después de la senescencia de los flósculos

primarios. Las formas adoptadas por estas inflorescencias van desde obturbinadas hasta pediceladas. Estas inflorescencias recuerdan las de algunas parquias.

El tamaño de los capítulos varía desde menores de 1 cm (*L. trichodes*) hasta 1 cm en botón, aparentemente este carácter es clinal y obedece a algún factor ambiental relacionado con la latitud, variación que también ocurre en el caso del pedúnculo (véase abajo).

El tamaño de los capítulos en botón es útil en la identificación de los taxa del género. Para ello se ha definido un "tamaño máximo antes de la antesis", estadio terminal del desarrollo de los botones en el cual las brácteolas comienzan a quedar ocultas o cubrir los botones parcialmente. Una vez que los botones son prominentes, comienza la antesis.

La disposición de las inflorescencias es en fascículos axilares, aun cuando por reducción de las hojas que los subyacen pueden semejar panículas, en ocasiones birramificadas y hasta trirramificadas como en *L. multicapitula* (Schery, 1950). Como se mencionó, estas hojas reducidas pueden tener glándulas funcionando como nectarios extraflorales.

Pedúnculos

Los pedúnculos miden 0.7-3.7 cm de largo, presentando variación clinal relacionada a la latitud (y altitud); a mayor latitud/altitud mayores pedúnculos. Esto es válido tanto a nivel intraespecífico como a nivel genérico. Asimismo, se observa variación del grosor del pedúnculo; en un mismo tamaño de capítulo, los pedúnculos más cortos tendrán mayor grosor, lo que se interpreta como compensación alométrica (Zárate y Sousa, 1978). Suelen tener un surco longitudinal y a veces son glandulares en la base.

Involucro

Hay un involucro subtendiendo los capítulos, más o menos adpreso a éstos. El involucro puede tener dos a cuatro dientecillos, aparentemente el producto de la fusión de varias brácteas involucrales, en un caso se observó un involucro con disposición espiralada a lo largo del pedúnculo (*L. esculenta* subsp. *esculenta*, Langlasse s.n., [MEXU]), en vez de en la disposición verticilada normal. En *L. involucrata*, el involucro envuelve los botones cuando muy jóvenes y carece de indentación, formando una lámina de forma sagitada o hastada.

Bractéolas florales

Cada florecilla (que por formar parte de un capítulo se llaman flósculos) está acompa-

ñada de una bractéola única cuyo pedicelo es axilar al flósculo. Las brácteolas son pel-tadas, de forma orbicular, apiculada o caudadas (*L. retusa*). Por lo general son pelosos o al menos ciliadas. Cuando los flósculos están en botón la bractéola cubre los boto-nes, al alargarse éstos la bractéola queda obliterada pero persiste.

Cáliz

El cáliz es tubular campanulado 5 dentado variando en tamaño y en su dimensión relativa a la de la corola. En la sección *Macrophylla* es mayor y la relación con la longitud de la corola es menor. Mide 2.5-4 mm de largo y la relación cáliz/corola es de 1:3 a 4:5.

En ambas secciones hay dos ámbitos del tamaño del cáliz y corola relacionados con el tamaño de la inflorescencia. Sin embargo, la relación cáliz corola es caracte-rística de algunos grupos. Por ejemplo, en la sección *Macrophylla* esta relación se aproxima a 4:5, en *L. pulverulenta* es de 1:3 y en *L. leucocephala* y *L. X brachycarpa* es de 1:2.

En general, presenta pelosidad corta en el margen (barbado) hacia los dientes y a lo largo de los surcos longitudinales paralelos a la venación.

Corola

Anteriormente se consideraba que la corola de *Leucaena* siempre tenía cinco péta-los libres desde la base (Bentham, 1875); sin embargo, en este estudio se ha encon-trado que las corolas de *L. pulverulenta* y, algunas veces, las de *L. leucocephala*, y *L. cuspidata* se forman de pétalos unidos a lo largo del margen, generalmente por la parte media, pero a veces desde la base (véanse biología floral y descripciones de taxa). Este tipo de corola relaciona a los dos taxa mencionados que la poseen pero también tiene significado evolutivo en cuanto a la biología floral. La ultraestructura de la unión sugiere que ésta es una derivación secundaria y, en apariencia, es poco firme, rasgándose con facilidad. En apariencia, el tejido esponjoso del margen se fusiona con su vecino formando una sutura.

Los pétalos (o lóbulos de la corola en su caso) son incoloros a tenuemente ver-dosos, o amarillentos, hialinos, translúcidos, de forma unguiculada (espatáceos en *L. retusa*), glabros o con pelosidad corta, con venación central dicotómica en el ápice, el cual tiene los bordes recurvados que, junto con el tejido esponjoso del margen, lo hace aparecer como engrosado.

La corola siempre es prominente respecto al cáliz (véase éste). Su longitud es de 3-5 mm.

Androceo

Está formado por 10 estambres que siempre son libres desde la base, los filamentos generalmente no sobrepasan 1 cm de longitud. Las anteras miden cerca de 1 mm y son dorsifijas; frecuentemente son pilosas.

El desarrollo de los estambres es gradual durante la anthesis, pero siempre su anthesis es posterior a la del estigma (protoginia).

Como se mencionó, el color varía de incoloro o cremoso a amarillo, rojizo o guinda; también ya se mencionó que hay formas florales funcionalmente estaminadas (véase polinización y biología floral).

Polen

Aun cuando en las especies mexicanas el polen se libera en forma de mónadas, en Centro y Sudamérica se presenta como políadas (*L. multicapitula* y *L. trichodes* respectivamente) de 16-28 unidades. Guinet (1966, 1981) estableció tres tipos polínicos: 1) el de mónadas verdaderas (eumónadas) característico de las especies mexicanas; 2) uno intermedio, en el cual el polen se libera como unidades unipolínicas pero interpretado por el autor como derivado de políadas disociadas, distribuido en Centoamérica, y 3) el tipo compuesto, presente en Sudamérica. Si bien las observaciones de Guinet no han sido corroboradas por el presente autor, es obvio que la nomenclatura de su trabajo de 1966 refleja la confusión taxonómica entonces prevaeciente. Sin embargo, se observaron políadas en *L. multicapitula* y, consistentemente, mónadas en todos los taxa mexicanos.

Otros géneros tienen polen en políadas en tres de las siete tribus de Bentham. El polen compuesto caracteriza a la familia, generalmente los grupos de polen tienen cuatro, o múltiplos de cuatro unidades (tétradas, bitétradas, políadas). *Leucaena* presenta ambos tipos de polen compuesto reconocidos por Guinet (1981) en cuanto a la simetría y disposición de la exina: 1) el más frecuente, sin tecto común, llamado "acalimado", se presenta en una especie del género pero con tecto (otras excepciones similares son: *Calliandra*, *Dichrostachys* y la mayoría de las especies de *Parkia*), y 2) el tipo con células de asociación laxa, asimetría ligera en la forma y distribución de la ectexina, ésta bien desarrollada lateral y proximalmente (también presente en *Dinizia*, *Schleinitzia*, las especies africanas de *Dichrostachys* y *Fillaeopsis*) se presenta en algunas especies del género. Un tercer tipo es el de polen simple (eumónadas) -además de en las especies mexicanas de *Leucaena*, se presenta constantemente en 14 géneros y unas 125 especies; en los géneros *Newtonia*, *Entada*, *Dichrostachys* y *Dinizia*, como en *Leucaena*, se presenta tanto polen compuesto como simple.

Gineceo

En general, en los flósculos de *Leucaena* los gineceos se desarrollan hasta su tamaño normal, y al parecer son funcionales, sin embargo se encontraron flores en las que el gineceo está drásticamente reducido. Esta modalidad de sexualidad floral no había sido descrita antes para el género y las observaciones hechas provienen principalmente de pocos individuos cultivados en invernadero; el encontrar gineceos reducidos en ejemplares de herbario colectados en el campo (*L. confertiflora*), indica que quizás esta característica sea más común de lo esperado. Estos flósculos funcionan como estaminados y parecen presentarse consistentemente; en *L. cuspidata* se encontraron en todas las inflorescencias de dos individuos —ésta limitada en número a lo largo de tres años, pues estas plantas tienen crecimiento muy lento, y desarrollan poca talla— obtenidos de semillas procedentes de la localidad tipo de este taxon. En cambio, en un arbolito recibido como *L. leucocephala*, de origen híbrido, tendían a presentarse sólo en ciertas inflorescencias, pero siempre a lo largo de varios años de abundante floración.

El ovario es sésil o subsésil, elipsoide y frecuentemente piloso pudiendo ser glabro. Es de color verde y su forma es atenuada hacia el estilo tubular, rematando en un estigma cóncavo.

El estilo es exerto de hasta 12 mm y consiste en una terminación tubular —la proyección subulada del ovario—, rematada en un estigma, que es una concavidad protegida por la terminación membranacea del estilo, la cual regula el diámetro de la apertura en forma de un poro de amplitud variable. La ejerción del estilo precede a la del androceo y al comienzo de la anthesis el estigma se encuentra parcialmente ocluido, una vez completa la polinización vuelve a cerrarse.

En un ejemplar aislado se observó un caso de ovario con dos pistilos unidos casi desde la base, ambos con estilo propio (*L. leucocephala*, colectada en Michoacán como cultivada, *Soto N. y Zárate 59* [MEXU]).

Fruto

La legumbre de *Leucaena* es muy homogénea en sus características generales, variable en tamaño y textura. Es aplanada y lisa, excepto por la venación reticulada que resalta desde el margen hacia el centro del fruto. En algunos taxa (p.ej., *L. esculenta*) se presenta una estructura formada por la anastomosis de las venas cercanas al margen; a esta característica se le ha llamado plexo del margen, y puede ser de valor diagnóstico.

El margen en sí es ligeramente más grueso que las valvas y, en general, abre por ambas suturas con poca o ninguna elasticidad que impulse a las semillas. Hughes (1993) observó que en *L. cuspidata* y *L. confertiflora* la dehiscencia de los frutos comienza por uno solo de los márgenes.

Se presenta un estúpite más o menos reducido. La forma es, en general, oblonga, a veces falcada; el ápice es atenuado y agudo o redondeado y apiculado, con frecuencia, rostrado.

El color varía desde moreno claro a amarillento a rojo-escarlata, que al secarse puede virar a moreno oscuro. Cuando tiernos son verdes y, en ocasiones, son concoloras, *i.e.* un lado de la legumbre es verde, el otro rojizo u oscuro.

La pelosidad varía desde glabro totalmente hasta velutino, pudiendo ser glabrescente, en cuyo caso es frecuente que la pelosidad persista más tiempo a lo largo de los márgenes.

La textura va desde papirácea o cartácea hasta subcoriácea, a veces son casi lígneos, observándose una correlación entre la textura y el clima: a menor humedad ambiental, mayor endurecimiento.

Con frecuencia, el interior del fruto presenta falsos septos de consistencia esponjosa, entre las semillas.

Puede haber varios frutos por inflorescencia; en *L. leucocephala* suele haber más de 20 frutos en una inflorescencia.

La disposición transversal de las semillas en el fruto es una característica diagnóstica en la descripción de Bentham (1842b); y asimismo en las de los dos géneros segregados de *Leucaena* por Britton y Rose (1928), ambos con semillas de disposición oblícua, casi longitudinal. Se ha interpretado que la disposición mencionada puede ser producto secundario del angostamiento del fruto -muy probablemente esto último es una respuesta a las condiciones de baja humedad, tal vez, en combinación con temperaturas extremas, condiciones en las que crecen las especies de semillas longitudinales u oblícuas: *L. greggii*, *L. involucrata* y *L. retusa*. La tendencia a la oblicuidad de las semillas en el fruto en respuesta al angostamiento de éste se observa en *L. confertiflora*, *L. cuspidata* y en *L. esculenta* (varios taxa), en condiciones de aridez.

Semillas

Las semillas son casi planas, ligeramente biconvexas, de contorno oval a orbicular, siempre apiculadas hacia el extremo del micrópilo. Miden 0.5-1 cm de largo y alrededor de 0.5 cm de ancho. La línea fisural es en forma de herradura.

La testa es dura, a veces muy endurecida y gruesa, con aspecto seroso; el color va de amarillento a moreno oscuro rojizo. Siempre presentan una capa de albumen mucilaginoso transparente entre la testa y los cotiledones, correspondiendo al endospermo. Para la germinación rápida es necesario escarificar la testa de algún modo.

La producción de semillas es elevada (ya se mencionó la depredación por brúquidos), la viabilidad es alta y no se conoce latencia. Es probable, además de la escarificación por insectos -de dudosa ventaja- que lo normal sea la escarificación por arrastre en cauces de temporal.

Plántulas

Las plántulas de *Leucaena* tienen germinación epigea, los eófilos son siempre alternos, los primeros son pinnados y subsecuentemente bipinnados, aumentando gradualmente el número de pinnas, desde una o más.

La filotaxia de las plántulas -como la de las plantas adultas- es dística, excepto en *L. pulverulenta* en que tanto las plántulas como las plantas adultas son de filotaxia espiralada.

METODOLOGÍA

El presente estudio se basó en la revisión de la literatura taxonómica y el examen de ejemplares de herbario, principalmente en MEXU donde se realizó la mayor parte del trabajo. Además de material tipo en éste y otros herbarios mediante préstamo de ejemplares y de fotografías de: BM, BR, F, GH, K, M, MO, NY, OXF, P-LA y US. Para definir la variación presente, el examen de las poblaciones mediante colectas de campo resultó indispensable, tanto como el apoyo de los informes etnobotánicos.

En la mayoría de los casos, se obtuvieron plantas a partir de semillas, las cuales en general mostraron poca plasticidad en los caracteres diagnósticos (incluyendo aquellos aparentemente de poca importancia como la pelosidad). Se incluye muy poca evidencia bioquímica, citogenética y genética. Este tipo de evidencia es importante para la clasificación de *Leucaena*, debido a ciertas particularidades de la biología del género, que lo hacen difícil para la taxonomía basada en ejemplares de herbario.

Geográficamente, se limitó el área de estudio a México, aun cuando algunas especies extienden sus límites naturales más allá de las fronteras, tanto al norte (*L. retusa*) como al sur (*L. collinsii*, *L. diversifolia* subsp. *stenocarpay L. shannonii*). Se mencionan los ejemplares examinados de taxa conocidos fuera del país. La única especie, en sentido amplio, del género que se excluyó es *L. trichodes* s.a., representada en Centro y Sudamérica, la cual sólo es discutida brevemente (véanse las discusiones de *L. lanceolata* y de *L. macrophylla*).

Abreviaturas

Las abreviaturas empleadas son fl., para flor, fr., para fruto, e inm., para inmaduro. Estas abreviaturas se emplean en los casos de taxa nuevos en la descripción detallada de las etiquetas de herbario de los ejemplares examinados. La altitud sobre el nivel del mar se abrevia como msnm.

El resto de las abreviaturas, incluyendo las de referencias de la literatura, los autores y las designaciones latinas usadas en taxonomía, son las aceptadas

internacionalmente (Stalleu y Cowan, 1976-1988; Anónimo, 1980; Lawrence *et al.*, 1968; Bridson y Smith, 1991).

Exsiccata

Excepto en las descripciones de taxa nuevos, las exsiccata son resumidas, conteniendo la entidad política (estado en todos los casos, estado y distrito para el caso de Oaxaca, país y departamento para Centroamérica), el colector, o colectores, y el número de colecta, seguidos de las siglas del herbario donde se examinó. Cuando hubo más de dos colectores, ello se indicó mediante la abreviatura *et al.* Para los tipos de vegetación se respeta la descripción del colector en las etiquetas de herbario. En ningún caso se acreditan individualmente las descripciones de hábitat, fenología, nombres y usos, excepto cuando fueron tomados de la literatura o comunicados personalmente, pero provienen de las etiquetas de herbario de los ejemplares mencionados.

Descripciones

Las descripciones de los taxa se ordenaron en forma arbitraria en cada sección. En los casos de taxa subespecíficos, la descripción inicial es la de la subespecie típica, y a ésta le siguen -en orden arbitrario- la(s) subsecuentes.

En las descripciones que siguen se anota en cada caso si son diploides ($2n = 4x$), o tetraploides ($2n = 8x$), sin precisar un número de cromosomas.

TAXONOMÍA

Leucaena Benth.

Referencias: Bentham, G. 1875. Revision of the suborder Mimosae. *Trans. Linn. Soc. London* 30(3):335-668; Urban, I. 1900. *Symb. Ant.* 2:265-267; Britton, N. L. y J. N. Rose. 1928. Mimosaceae, *Leucaena*. *N. Amer. Fl.* 23(2):121-131; Standley, P. 1922. Trees and Shrubs of Mexico. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 23:366-369.

Árboles o arbustos, perennifolios a caducifolios; corteza generalmente cinérea o blanquecina, lisa, a veces verrucosa, brillante o estriada, con lenticelas abundantes; ramas jóvenes cilíndricas, carinuladas a angostamente aladas. Hojas bipinnadas, filotaxia la mayoría dística, o espiralada (*L. pulverulenta*); estípulas subuladas, por lo general persistentes; raquis glandular entre el primer par de pinnas, rara vez dos glándulas entre el primer par de pinnas (*L. confertiflora* subsp. *adenotheloidea*), algunas veces con otras glándulas en el raquis entre las pinnas, glándulas orbiculares,

oblongas u ovadas, aplanadas, hemiovoides, caliptriformes a cilíndricas; folíolos linear a oblongo o lanceolados, inequiláteros, oblicuos, ligeramente falcados. Inflorescencias en forma de capítulos pedunculados, globosos a veces ovoides, con flósculos inconspicuos, excepto por los estambres y estilos, dispuestos laxa o densamente, blanquecinos, amarillos o rojizos; involucre persistente, más o menos adpreso al capítulo, 2-4 dentado o sin indentaciones y sagitado a hastado (*L. involucrata*); flósculos sésiles o subsésiles, con una bractéola impar, peltada, orbicular, apiculada o largamente subulada, por lo general ciliada, persistente; cáliz tubular, ligeramente turbinado, 5 dentado; corola con 5 pétalos libres, unguiculados o espatulados, o connatos marginalmente por la parte media, hialinos, verdes a incoloros; estambres 10, libres, anteras dorsifijas, blancas, amarillas o rojizas a purpúreas, exertas, filamentos generalmente tan largos como el estigma o menores que éste, a veces más largos; ovario sésil a subsésil, a veces reducido y no funcional. Fruto dehiscente en ambas suturas, a veces comenzando por una sola, comprimido, recto o ligeramente falcado, de membranáceo a cartáceo, liso excepto por la venación reticulada abierta que se hace prominente desde el margen hacia el centro, estipitado, estípites subulado algo oblicuo, ápice acuminado o con un rostelo u obtuso, margen ligeramente más grueso que las valvas, con septos falsos de consistencia esponjosa. Semillas obovadas a orbiculares, apiculadas, planas a biconvexas, castaño-rojizas o amarillentas; testa a veces endurecida y engrosada, línea fisural en forma de herradura, siempre con un endospermo de albumen mucilaginoso transparente, que subtiende la testa. Plántulas de germinación epígea, cotiledones orbiculares a obovados, sésiles, eófilos alternos, el primero pinnado, los siguientes bipinnados, entrenudos bien desarrollados desde el primero, el número de pinnas aumentando, a veces desde una o varias, glándula presente o no desde el primer eófilo; eófilos dísticos o espiralados.

CLAVE PARA SECCIONES, ESPECIES Y SUBESPECIES

1. Pinnas menos de 10 pares; glándulas del peciolo de contorno elíptico a obovado, cónico truncadas o cónico apiculadas, cilíndricas en *L. retusa*, con un foramen pequeño o sin él; folíolos mayores a 1 cm de ancho. *Sección Macrophylla*
2. Capítulos con pedúnculos de 1.5 cm de largo o menores, en antesis, alrededor de 1.5 cm de diámetro o menores. Receptáculo en fruto, menor a 8 mm, medido desde la inserción del involucre hasta el ápice.
3. Pinnas 4-5 pares; folíolos 9-15 pares, oblongo-elípticos, falcados, la base oblicuo truncada, el ápice redondeado o cuneado inequilátero, mucronato.
 - 4a. *L. shannonii* subsp. *shannonii*
3. Pinnas 2-3 pares; folíolos 1-6 pares, lanceolados y ovado-lanceolados, la base cuneada inequilátera, el ápice agudo a veces mucronato.
4. Folíolos 2-4 pares, 2.7-8 cm de largo, hasta 3.5 cm de ancho, ovado-lanceolados. Pedúnculos 0.8-1.6 cm; capítulos en antesis 1-1.6 cm de diámetro. Pedúnculos de la infrutescencia 1.3-1.6 cm; fruto 12.5-21.5 cm de largo, 1-2.2 cm de ancho,

glabro. Semillas (6.6-) 7.4 (-8.0) mm de largo, (4.0-) 4.8 (-5.7) mm de ancho, castaño-rojizas.

1a. *L. macrophylla* subsp. *macrophylla*

4. Folíolos (1-) 3-6 pares, (1.2-) 2-6 (-7) cm de largo, (0.4-) 0.9-3.2 cm de ancho, lanceolados. Pedúnculos 0.7-1.2 cm; capítulos en antesis 0.8-1.1 cm de diámetro. Pedúnculo de la infrutescencia 0.6- 1.5 cm; fruto 8.7-14 cm de largo, 1-1.6 cm de ancho, velutino, glabrescente a glabro. Semillas (5.3-)5.8 (-6.6) mm de largo, (3.5-) 3.9 (-4.3) mm de ancho, castaño claro amarillento, a veces rojizo y más oscuro.

1.b. *L. macrophylla* subsp. *nelsonii*

2. Capítulos con pedúnculos mayores que 1.5 cm de largo, en antesis mayores que 1.5 cm de diámetro. Receptáculo en fruto mayor que 8 mm de largo, medido desde la inserción del involucre hasta su ápice.

5. Glándulas subcónicas, cuando mucho tan altas como largas. Folíolos lanceolados, ápice agudo a veces mucronato. Capítulos blanco a color crema, moreno ocre cuando secos; bractéolas orbiculares o apiculadas. Fruto de 1.4-2.5 cm de ancho, con las semillas dispuestas transversalmente o algo oblicuas.

6. Pinnas (3-) 4-5 pares; folíolos (2-) 4-6 (-7) pares. Fruto 12-19.5 cm de largo, 1.5-1.7 cm de ancho. Semillas (5.2-) 6-8 (-8.7) mm de largo, (2.7-) 3.2-5.0 (-5.7) mm de ancho, obovadas, oblongo a elípticas.

2a. *L. lanceolata* subsp. *lanceolata*

6. Pinnas (1-) 2-3 (-4) pares; folíolos (2-) 3-4 (-6) pares. Fruto (12-) 18-23.5 (-40.0) cm de largo, (1.8-) 2-2.7 cm de ancho. Semillas (7-) 9-10 (-10.7) mm de largo, (4.8-) 5-7.8 (-8.0) mm de ancho, obovadas, anchamente oblongas a cordadas.

2b. *L. lanceolata* subsp. *sousae*

5. Glándulas cilíndricas, más altas que largas. Folíolos obovados y oblongos, ápice obtuso, retuso. Capítulos amarillo ocre cuando secos; bractéolas largamente subuladas. Fruto 1.2 cm de ancho, las semillas dispuestas oblicuamente, casi longitudinalmente.

3. *L. retusa*

1. Pinnas 5-15 pares o más; glándulas del pecíolo (excepto ciertas formas de *L. shannonii*, de la sección *Macrophylla*, que las tienen cónico truncadas, hemiovoides, con un orificio pequeño o una ranura o cóncavas) de contorno variable, aplanadas o cilíndricas, cóncavas o asurcadas; folíolos menores a 1 cm de ancho.

Sección *Leucaena*

(excepto algunas formas de *L. shannonii* subsp. *shannonii*)

7. Folíolos menores a 2 mm de ancho, lineares, agudos.

8. Capítulos menores a 1.5 cm de diámetro en antesis. Receptáculo en fruto, medido desde la inserción del involucre, menor a 5-7 mm de largo.

9. Capítulos en antesis 5-8 mm de diámetro, en botón hasta 4-6 mm de diámetro. Yemas foliares y florales con pelosidad variable, no seríceas y canescentes.

10. Pinnas (3-)4-17 pares; folíolos (18-)20-60 pares, 4-6 mm de largo, 1.5 mm de ancho. Colectadas en bosque caducifolio o bosque tropical caducifolio de transición a bosque caducifolio y en acahuales. (En las cercanías de Jalapa, Ver.).

12a. *L. diversifolia* subsp. *diversifolia*

10. Pinnas 4-40 pares; folíolos 6-43 pares, 1.5- 5.9 mm de largo, 1-1.9 mm de ancho. Colectada en bosque tropical caducifolio, encinares alterados, encinares con *Juniperus*, pinar encinar. (Desde Jalisco hasta Centroamérica).

12b. *L. diversifolia* subsp. *stenocarpa*

9. Capítulos en antesis 9-14 mm de diámetro, en botón hasta 5-7 mm de diámetro.
Yemas foliares y florales seríceas y canescentes.
11. Cáliz de 1/4 del largo de la corola. Fruto glabro. 13. *L. pulverulenta*
11. Cáliz 1/2 del largo de la corola. Fruto velutino. 14. *L. x brachycarpa*
8. Capítulos mayores a 1.5 cm de diámetro en antesis. Receptáculo en fruto, medido desde la inserción del involucre mayor a 5-7 mm de largo.
12. Ramas angulosas o ligeramente aladas. Pinnas 18-65 pares; folíolos 39-85 pares.
Fruto 14-30 cm de largo, 1.4-2.5 cm de ancho. 7a. *L. esculenta* subsp. *esculenta*
12. Ramas cilíndricas o subcarinadas cuando jóvenes. Pinnas 7-30 pares; folíolos 17-62 pares. Fruto 6-18 cm de largo, 8-20 mm de ancho.
13. Glándulas del pecíolo cilíndricas patentes, hasta aleznadas, más altas que anchas o al menos tan altas como anchas. 7c. *L. esculenta* subsp. *matudae*
13. Glándulas del pecíolo aplanadas, más anchas que altas.
14. Involucro prominente envolviendo al botón, sin indentación.
Capítulos amarillentos, amarillo-ocre cuando secos. Frutos cartáceos, endurecidos, 16 cm de largo máximo, 1.1 cm de ancho máximo, con estúpido corto, abrupto, alrededor de 0.5 cm de largo. Plantas de Sonora.
8. *L. involucrata*
14. Involucro no prominente ni envolviendo al botón de la inflorescencia, por lo regular, dentado. Capítulos no amarillentos, a veces moreno-ocre cuando secos. Frutos membranáceos, si cartáceos, no muy endurecidos, 15-18 cm de largo, 0.8-1.9 cm de ancho máximo, estúpido atenuado a subulado, por lo general, mayor a 0.5 cm de largo. Plantas de otros estados (no de Sonora).
15. Pecíolos 2.5-3 cm de largo; folíolos 6-9 mm de largo. Frutos 15-18 cm de largo, 1.6-1.8 cm de ancho, rojizo oscuro y liso, margen ligeramente prominente. 9. *L. collinsii* subsp. *collinsii*
15. Pecíolos 0.8-2.5 cm de largo; folíolos 2.5-7 mm de largo. Frutos 6.2-16 cm de largo, 0.8-1.9 cm de ancho, moreno amarillento o rojizos, venación y margen prominentes. 7b. *L. esculenta* subsp. *paniculata*
7. Folíolos 2-6 mm de ancho, oblongos, mucronatos o apiculados.
16. Folíolos de 2 mm de ancho o un poco mayores, elíptico-oblongos, cuspidados o mucronatos, endurecidos ligeramente.
17. Folíolos (15-)24-36(-45) pares, 4-6 mm de largo, 1.8-2.3 mm de ancho. Pedúnculo de la inflorescencia 1.4-3.8 cm de largo.
18. Plantas glabras incluyendo el fruto. 10a. *L. cuspidata* subsp. *cuspidata*
18. Plantas velutinas incluyendo el fruto. 10b. *L. cuspidata* subsp. *jacalensis*
17. Folíolos 12-27 pares, 5-10 mm de largo, 2 mm de ancho. Pedúnculo de la inflorescencia 4-9 mm de largo.
19. Glándulas del pecíolo orbiculares, más anchas que altas. Pinnas alrededor de 5 pares; folíolos 19 pares en promedio, 7.5 mm de largo, 2 mm de ancho.
11a. *L. confertiflora* subsp. *confertiflora*
19. Glándulas del pecíolo cilíndricas patentes, más altas que anchas, hasta aleznadas, a veces 2 glándulas entre algún par de pinnas. Pinnas alrededor de 7 pares; folíolos 23 pares en promedio, 9 mm de largo, 3 (-3.4) mm de ancho.
11b. *L. confertiflora* subsp. *adenotheloidea*

16. Folíolos de 2-6 mm de ancho, linear-lanceolados a linear-oblongos, agudos u apiculados, membranáceos o ligeramente endurecidos.
20. Glándulas del pecíolo cilíndricas patentes, hasta aleznadas; folíolos linear-elípticos, la base atenuada, agudos o acuminados, endurecidos. Capítulos amarillos, amarillo ocre cuando secos. Fruto linear oblongo de 1.2 cm de ancho máximo; las semillas dispuestas longitudinalmente en el fruto o casi. 6. *L. greggii*
20. Glándulas del pecíolo orbiculares, ovadas, hemiovoides o aplanadas, nunca más altas que anchas; folíolos elípticos, membranáceos. Capítulos no amarillos, a veces moreno-ocre cuando secos. Fruto oblongo o si linear-oblongo de más de 1.2 cm de ancho; semillas dispuestas transversalmente en el fruto o ligeramente oblicuas.
21. Glándulas del pecíolo cónico truncadas, hemiovoides, con un pequeño orificio o ranura, o cóncavas. Folíolos angostamente ovado-oblongos, la base redondeada a truncada, ápice obtuso o redondeado, mucronulato.
- 4a. *L. shannonii* subsp. *shannonii*
21. Glándulas del pecíolo frecuentemente obovadas o elípticas, cóncavas o aplanadas. Folíolos elípticos, la base cuneada, el ápice agudo.
22. Arbustos de 1-5 m de altura. Renuevos foliares y florales canescentes; folíolos ciliados, glabrescentes. Fruto glabrescente a velutino.
- 5a. *L. leucocephala* subsp. *leucocephala*
22. Arbustos a árboles de 3-6(-10) m de altura. Renuevos foliares y florales no canescentes; folíolos glabros. Frutos glabros.
- 5b. *L. leucocephala* subsp. *glabrata*

Leucaena Benth. Sect. *Macrophylla* S. Zárate, sect. nov. ESPECIE TIPO: *Leucaena macrophylla* Benth.

Caudoleucaena Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):130, 131. 1928.

Glandulae petiolares obovatae vel ellipticae, conico-truncatae, semiovoideae ad calyptriformes vel cylindricae ad subulatas, foramine instructae vel sine foramine, aliquando concavae. Pinnae 1-5 paria; foliola 1-8 cm longa, 0.5-3.8 cm lata.

Glándulas peciolares obovadas a elípticas, cónico truncadas, hemiovoides a calyptriformes o cilíndricas a aleznadas, con o sin foramen, a veces cóncavas. Pinnas 1-5 pares; folíolos 1-8 cm de largo, 0.5-3.8 cm de ancho.

1. *Leucaena macrophylla* Benth. *Bot. Voy. Sulphur* 90. 1844. TIPO: MÉXICO. GUERRERO: Acapulco. *Hinds s.n.* (holotipo, K!; foto, MEXU!)

1a. *Leucaena macrophylla* Benth. subsp. *macrophylla*
Leucaena macrocarpa Rose, *Contr. U.S. Natl. Herb.* 1:327, 338. Fig. 6. 1895. TIPO: MÉXICO. JALISCO: Río Blanco. *Palmer 320* (holotipo, US!; microficha núm. 367, MEXU!; isotipo, GH!)

Leucaena houghii Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2): 123. 1928. TIPO: MÉXICO. MORELOS: Cuernavaca. *Rose y Hough 4362* (holotipo, NY!; isotipo US!, microficha núm. 367, MEXU!).

Árboles o arbustos 1.5-12 m de alto; ramas glabras. Pecíolo (0.3-) 1.5-2.4 (-3.6) cm, glándula una entre o debajo del primer par de pinnas, elíptica a obovada, hemiovoides a aplanadas, 2-5 mm de largo, con o sin un pequeño foramen; raquis 1.8-5 (-12) cm, pinnas (1-) 2-3 (-4) pares, 2-11 cm de largo, con o sin glándula en las raquillas entre el último par de folíolos; folíolos (1-) 2-4 pares, 2.7-8 cm de largo, 0.8-3.5 cm de ancho, ovado lanceolados, la base cuneada, el ápice agudo, a veces mucronatos, glabrescentes. Pedúnculo de la inflorescencia 0.8-1.6 cm; capítulos en antesis 1-1.6 cm de diámetro, en botón de máximo tamaño hasta 6-8 mm; flósculos hasta 3 mm de largo, la corola 1/3 mayor que el cáliz. Pedúnculo de la infrutescencia 1.3-1.6 cm; fruto (10-) 12.5-21.5 (-25) cm de largo, 1-2.2 (-3.7) cm de ancho, estípite 1.5-2 (-2.5) cm, glabro. Semillas (6.6-) 7.4 (-8.0) mm de largo, (4.0-) 4.8 (-5.7) mm de ancho, obovadas a oblongas, castaño rojizo. Plántulas de filotaxia dística. Diploide.

Distribución hábitat y fenología. Conocida desde Nayarit hasta Oaxaca (Fig. 1). Crece en: selva baja caducifolia; matorral subtropical; encinar; bosque de pino encino; selva mediana subperennifolia asociada a *Sabal* sp. En altitudes de (100-) 500-1900 msnm. Suelo: derivado de rocas ígneas, ígneo metamórficas o de cenizas volcánicas. Floración y fructificación de diciembre a febrero.

Nombres. "Guaje blanco", Morelos; "guajillo", "zacaguaje" (guaje silvestre ?, mexicano-español), Guerrero (Martínez, 1979); "guaje de venado", Oaxaca.

Usos. La subespecie *macrophylla* se come como semilla seca "hoaxizquitl" (esquite o grano de guaje, mexicano), y como hojas tiernas "hoaxquilitl" (quelite o hierba comestible de guaje, mexicano), Morelos. Este uso es citado por Francisco Hernández (1960) como Pepetoaxin, capítulo CXXV (en parte). Vendida en algunos mercados del estado de México como legumbre fresca (Bye y Linares, com. pers.).

Material representativo. MÉXICO. NAYARIT: *Grether y Quero 804* (MEXU); *Tenorio L. y Flores F. 16042* (MEXU). JALISCO: *Delgado S. y Hernández M. 284* (MEXU), *S. Magallanes y García P. 414* (CHAPA, MEXU); *Díaz Luna 674, 2591, 3674, 9015* (MEXU); *L. M. González y Guzmán 940* (MEXU); *Johnson 64-73* (MEXU); *S. Magallanes 1052, 1605, 1624, 2734, 3221, 3265, 3289, 3351, 3434* (MEXU); *McVaugh 14333* (MEXU); *Miranda 9061* (MEXU); *Pringle 3846* (MEXU); *Soto N. y Torres C. 2887* (MEXU); *Soto N. et al. 3860* (MEXU). MICHOACÁN: *Moore et al. 5652, 5704* (MEXU); *Soto N. 553, 582, 721, 1898, 2141, 2520, 2530* (MEXU). MÉXICO: *Hinton et al. 2256, 7493* (MEXU); *Matuda et al. 29728, 31922, 32080, 32121* (MEXU); *G. Medrano 5033* (MEXU). MORELOS: *Dorado R. 16, 577, 703, 1076, 1079, 1079b, 1913* (MEXU); *Matuda 38249* (MEXU); *Miranda 938, 1544* (MEXU); *J. Vázquez 1017, 1928* (MEXU); *Zárate 59, 65, 74, 89* (MEXU). GUERRERO: *Catalán H. y Terán C. 456, 474* (MEXU); *Croat 45707* (MO), *45720* (MEXU); *Freeland y Spetzman 202* (MEXU); *Hughes 644, 647, 876, 885* (MEXU); *Matuda et al. 29728, 38250* (MEXU); *Miller y Tenorio L. 549* (MEXU); *Soto N. y Ramos T. 664, et al. 4938, 8608* (MEXU); *Soto N. y S. Zárate 16, 37, 165* (MEXU). PUEBLA: *Guízar 1488, 1543* (MEXU); *Miranda 2593* (MEXU). OAXACA: *Putla: Tenorio L. y Torres C. 196* (MEXU). Huajuapán de León: *Sousa y Zárate 9826* (MEXU).

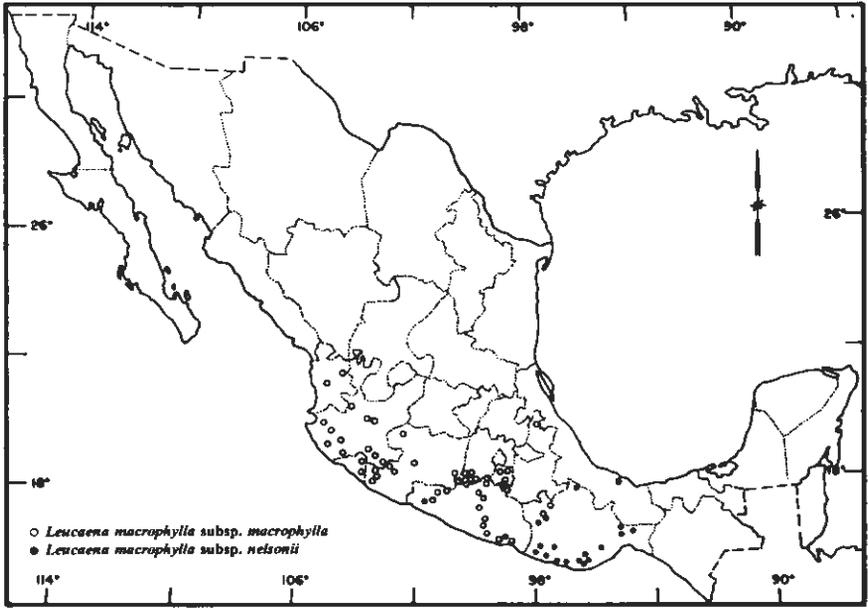


Fig. 1. Distribución conocida de *Leucaena macrophylla* subsp. *macrophylla* y *L. m.* subsp. *nelsonii*.

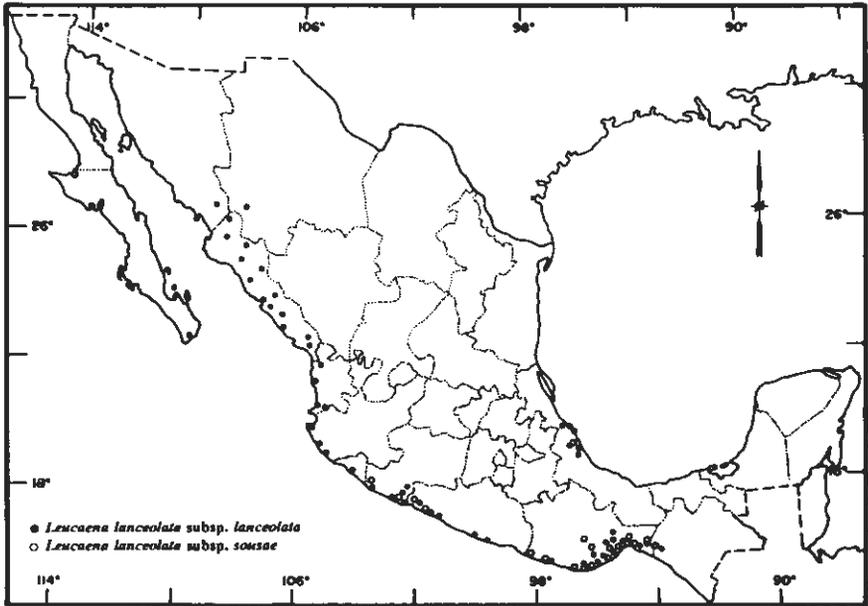


Fig. 2. Distribución conocida de *Leucaena lanceolata* subsp. *lanceolata* y *L. l.* subsp. *sousae*.

- 1b. *Leucaena macrophylla* Benth. subsp. *nelsonii* (Britton et Rose) S. Zárate, comb. et stat. nov. Basiónimo: *Leucaena nelsonii* Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):124. 1928. TIPO: MÉXICO. GUERRERO: "Between San Marcos and Copala". *Nelson 2286* (holotipo, NY!; isotipos, GH!, US!, microficha núm. 367, MEXU!)

Árboles o arbustos de 1.5-12 m de alto; ramas densamente villosas. Pecíolo (0.3) 1.5-2.4 (3.6) cm, glándula una entre o debajo del primer par de pinnas, elíptica a obovada, hemiovoides a aplanadas, 2-5 mm de largo, con o sin un pequeño foramen; raquis 1.8-5 (-12) cm, pinnas (1-) 2-3 (-4) pares, 2-11 cm de largo, con o sin glándula en las raquillas entre el último par de folíolos; folíolos (1-) 3-6 pares, (1.2-) 2.7-7 cm de largo, (0.4-) 0.9-3.2 cm de ancho, lanceolados, la base cuneada, el ápice agudo, a veces mucronatos, pilosos a villosos por ambos lados. Pedúnculo de la inflorescencia 0.7-1.2 cm de largo; capítulos en anthesis 0.8-1.1 cm de diámetro, en botón de máximo tamaño, 4-10 mm; flósculos hasta 3 mm de largo, la corola 1/3 mayor que el cáliz. Pedúnculo de la infrutescencia 0.8-1.5 cm de largo; fruto 8.7-14 cm de largo, 1-1.6 cm de ancho, estúpide 1-2 cm, velutino, glabrescente o glabro. Semillas (5.3-) 5.8 (-6.6) mm de largo, (3.5-) 3.9 (-4.3) mm de ancho, castaño claro amarillento, a veces rojizas y más oscuras. Diploide.

Distribución, hábitat y fenología. Colectada en Veracruz, únicamente cerca de San Andrés Tuxtla, también en Guerrero y Oaxaca (Fig. 1). Crece en vegetación secundaria de selva baja caducifolia y borde de potreros. Altitudes de 0-320 msnm, hasta 1500 msnm en sierras expuestas a la influencia de los vientos marinos. Suelo: derivado de rocas ígneas, ígneo metamórficas o de cenizas volcánicas. Floración y fructificación de octubre a diciembre, tal vez antes, y de diciembre a abril.

Nombres. "Guaje risa", "chicaoaxin" (*tzicaoaxin*, guaje de hormiga, mexicano), Guerrero; "marinero", Veracruz; "tepeguaje rojo", "duva de cerro" (guaje de cerro, mixteco), "da-tin" (guaje de cerro, chatino), "yuanda ta cu", (guaje de cerro, mixteco de la costa), Oaxaca.

Usos. La subespecie *nelsonii* se come como semilla tierna o guisada en moles, aun cuando no en todas las localidades investigadas. Ocasionalmente se le ve bordeando canales, probablemente espontánea tolerada o favorecida, no se informó de su siembra, aun cuando se conoce el uso de las semillas maduras para tal fin.

Material representativo. MÉXICO. VERACRUZ: *Calzada 1682* (MEXU); *Sousa et al. 3007* (MEXU); *S. Zárate y Reid 452* (MEXU). GUERRERO: *Hughes 875* (MEXU); *Soto N. et al. 11653* (MEXU). OAXACA: *Jamiltepec: Hughes 873* (MEXU); *Sousa et al. 5507* (ENCB, MEXU), *et al. 5518, 9920, y Zárate 9928* (MEXU); *Tenorio L. y Torres C. 234, et al. 1637* (MEXU); *Torres C. et al. 2810* (MEXU); *Zárate 640, 641, 643* (MEXU). *Juquila: Hughes 580, 650* (MEXU); *Sousa et al. 5569, y Basurto 9933* (MEXU). *Pochutla: Hughes 846, 854, 855, 865, 870* (MEXU). *Putla: Solano 70* (MEXU); *Sousa et al. 5470* (MEXU). *Sola de Vega: Hughes 386* (MEXU); *Sousa y Basurto 9986* (MEXU). *Zimatlán: Sousa et al. 5306* (MEXU). *Yautepec: Sousa y Téllez 8613* (MEXU). *Tuxtepec: Sousa et al. 10306* (MEXU). *Juchitán: Hernández G. 589* (MEXU); *Hughes 1304* (MEXU); *Sousa et al. 9225, 9240, 10254* (MEXU).

Discusión. El límite norte de la distribución conocida de *L. macrophylla* subsp. *macrophylla* se sitúa en las cercanías de Tepic, Nayarit, ocupando una zona latitudinal intermedia entre *L. trichodes*, especie de Centro (*L. multicapitula*) y Sudamérica, y *L. lanceolata*, también del occidente de México, pero distribuida hasta más al norte. Existe un cline latitudinal intraespecífico en el tamaño de las inflorescencias, particularmente en el largo del pedúnculo; las tres especies mencionadas se distinguen por el tamaño de la cabezuela, con algún traslape en sus distribuciones. Asimismo, hay poblaciones intermedias, geográfica y morfológicamente, como las de *L. m. nelsonii* con capítulos de aproximadamente 1 cm de diámetro (en antesis). Esta cifra está entre 1.5 cm, correspondiente a *L. m. macrophylla*, y 0.5 cm, que es el extremo observado en ejemplares de *L. trichodes*. La subespecie *L. m. nelsonii* ocupa la parte sur de la distribución de la especie en México, sugiriendo que puede estar más relacionada a *L. trichodes* que la subespecie *L. m. macrophylla*. De hecho, *L. trichodes* misma no es uniforme a lo largo de su distribución y *L. multicapitula* es, en cierto modo, intermedia entre las poblaciones mexicanas de *L. m. nelsonii* y las sudamericanas de *L. trichodes*. Esto sugiere que tal vez sería conveniente considerar al taxon de Panamá (*L. multicapitula*) como subespecie de *L. trichodes*. Hacia el norte, este patrón aparentemente clinal se complementa con *L. lanceolata*, con capítulos de 2 cm de diámetro aproximadamente, llegando aún más al norte que *L. m. macrophylla*. Hay también una distribución altitudinal relacionada, *L. m. macrophylla* ocupa la parte alta, 500-1900 msnm, *L. m. nelsonii* la parte baja, 0-320 msnm, rara vez más alto. En altitudes intermedias, en Michoacán, entre 600 y 1000 msnm existen formas de esta especie pelosas en el fruto: *Delgado S. 284* (MEXU); *McVaugh 22636* (MEXU); *Soto N. y Boom 2076* (plántulas) (MEXU); *Soto N. y Zárate 135, 136, 138* (MEXU); *Sousa et al. 8030* (MEXU), cuya ubicación sistemática deberá obtenerse mediante trabajo biosistemático; en principio, se desconoce si estas poblaciones son afines (parentesco más o menos directo) a la subespecie *nelsonii*, o si forman una unidad genética independiente (paralelismo). La distribución y variación de estas especies puede explicarse en términos fitogeográficos mediante aislamiento y migración de poblaciones entre Sudamérica y Norteamérica. Asimismo, es muy probable que también intervenga la hibridación entre poblaciones. Hughes (1993) menciona que *L. multicapitula* es uno de los mayores árboles del género, también anota que *L. m. subsp. nelsonii* crece casi dos veces más rápido que la subespecie típica; éstas observaciones pueden coincidir en señalar el origen híbrido de ambos taxa. La presencia en Veracruz de las dos subespecies plantea un problema fitogeográfico interesante.

2. *Leucaena lanceolata* S. Watson, *Proc. Amer. Acad. Arts* 21:472. 1886. TIPO: MÉXICO. CHIHUAHUA: Batopilas, Hacienda San Miguel. *Palmer 6* (bolotipo, GH!, foto, MEXU!; isotipo US!, microficha núm. 367, MEXU!)

2a. *Leucaena lanceolata* S. Watson subsp. *lanceolata*
Leucaena microcarpa Rose, *Contr. U.S. Natl. Herb.* 5:141. 1897. TIPO: MÉXICO. BAJA

CALIFORNIA SUR: "Miraflores, found among bushes between the mountains and the sea". *Brandegee 186* (holotipo, US!, microficha núm. 367, MEXU!; isotipo, GH!). El isotipo en GH está anotado: "*L. macrocarpa*, B.C., Miraflores-La Mesa".

Leucaena brandegeei Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):122. 1928. TIPO: MÉXICO. BAJA CALIFORNIA SUR: "La Mesa, Cape region". *Brandegee s. n.* (holotipo, NY!; isotipo US!, microficha núm. 366, MEXU!)

Leucaena pubescens Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23 (2):122. 1928. TIPO: MÉXICO. SINALOA: Mazatlán. *González Ortega 5988* (holotipo, US!, microficha núm. 367, MEXU!; isotipos, GH!, NY!)

Leucaena sonorensis Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):122. 1928. TIPO: MÉXICO. SONORA: Sierra de Alamos. *Rose, Standley y Russell 12821* (holotipo, NY!; isotipo US!, microficha núm. 367, MEXU!)

Leucaena cruziana Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):123. 1928. TIPO: MÉXICO. VERACRUZ: Barranca de Panoaya. *Purpus 8387* (holotipo, NY!; isotipo, GH!)

Leucaena palmeri Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):123.

1928. MÉXICO. SONORA: "near Alamos". *Palmer 718* (holotipo, NY!; isotipo US!, microficha núm. 367, MEXU!)

Leucaena purpusii Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):123. 1928. TIPO: MÉXICO. VERACRUZ: "Río Remudadero, rim of the barranca". *Purpus 10607* (holotipo, NY!; isotipos, GH!, US!, foto, MEXU!, microficha núm. 367, MEXU!)

Leucaena sinaloensis Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):124. 1928. TIPO: MÉXICO. SINALOA: "Palmar, vicinity of". *Rose, Standley y Russell 14650* (holotipo, NY!, foto, MEXU!; isotipo US!, microficha núm. 367, MEXU!)

Leucaena nitens M.E. Jones, *Contr. W. Bot.* 15:136. 1929. TIPO: MÉXICO. SINALOA: "Mazatlan, on hillsides" *M.E. Jones 22465* (holotipo, POM; isotipo, US!, foto, MEXU!)

Árboles o arbustos de (1.5-) 2-6 m de alto; ramas flexuosas, de glabras a densamente pelosas. Pecíolo 1.2-4 cm asurcado o liso; glándula una entre el primer par de pinnas o un poco debajo de éste, 2-4 mm de largo, elíptica a obovada, hemiovoide o aplanada, con o sin un pequeño foramen, ausente o no entre el último par de pinnas; raquis (3.8-) 5-8 (-12) cm de largo, asurcado o liso; pinnas (2-) 3-5 (-6) pares, 3.5-10.8 cm de largo, con glandulitas en la raquilla entre el o los últimos pares de folíolos; folíolos (2-) 4-6 (-7) pares, (1-) 2.2-4 (-5) cm de largo, (0.5-) 1.1-1.8 (-2.1) cm de ancho, lanceolados y ovado lanceolados a obovados, la base cuneada a redondeada, el ápice agudo a veces con mucrón, ciliados, villosos a lanosos en el envés sobre todo en el pulvínulo, a veces en el haz o glabrescentes. Pedúnculo de la inflorescencia 1.3-4 cm de largo; capítulos en antesis 1.5-2.5 cm de diámetro, en botón de máximo tamaño 4-12 mm; flósculos de 4-5 mm de largo, subsésiles, la corola 1/4 mas larga que el cáliz, estambres más largos que el estilo. Pedúnculo de la infrutescencia 1.5-4.2 cm de largo; fruto (7.5-) 12-20 cm de largo, (1.0-) 1.5-1.8 (-2.0) cm de ancho, linear oblongo, el estúpite alrededor de 2 cm. Semillas (5.2-) 6-8 (-8.7) mm de largo, (2.7-) 3.2-5.0 (-5.7) mm de ancho, obovadas oblongo a elípticas, casta-

ño rojizas, con apícula prominente de casi 2 mm. Plántulas de filotaxia dística. Diploide.

Distribución, hábitat y fenología. Crece a lo largo de la costa del Pacífico, desde Sonora hasta Chiapas; también en Veracruz (Fig. 2). Habita en vegetación de selva baja caducifolia, bosque espinoso; bosque tropical sonorenses, encinar, orilla de manglar, bosque secundario de *Brosimum* sp. Altitudes de 0-750 msnm. Suelo derivado de rocas ígneas o ígneo metamórficas. Floración y fructificación de septiembre a junio y de junio a diciembre.

Nombres. La subespecie *L. l. lanceolata* es mencionada por Martínez (1979) como: "guajillo", Sinaloa, Michoacán, Guerrero; "bolillo", "huajillo", Sinaloa; "guaje", Chihuahua; "nasiva", "vasina" (lengua guarigía), Sonora. "Bolillo", Sinaloa (González-Ortega, 1929). "Napajteam" (huave de San Mateo del Mar), Oaxaca (Zizumbo y Colunga, 1980). En el istmo de Tehuantepec la especie en sentido amplio se conoce como "yaga la sha xi", (probablemente significa, guaje silvestre de tiempo de lluvias, zapoteco del istmo) y como "angelito"; en la región de Llano Grande como "guaje de zopilote", "da yuuh" (probablemente significa, guaje silvestre, chatino); en la región de Pochutla se distingue a *L. l. lanceolata* como "guaje sabanero", mientras que a ambas subespecies se les llama "guaje" o "ejote". La distinción hecha entre ambas subespecies en esta región se basa en el hábito, monopódico ("espigado") en *L. l. lanceolata* y con un fruto menor, peloso y más precoz que el de *L. l. sousae*, la cual ramifica desde la base, tiene con frutos mayores, glabros en esta localidad, y más tardíos en su maduración (Oaxaca).

Usos. Zizumbo y Colunga (1980) mencionan los siguientes usos entre los huaves: cerca viva; cultivada en el monte para material de construcción; leña; en la elaboración de instrumentos como horcón, timo, garabato, agujas para tejer redes de pesca; cortada de las cercas vivas es dada como forraje a bovinos, caprinos, ovinos y puercos; en la construcción de casas para vigas, travesaños, tijeras y otras. En el istmo (entre Tehuantepec y San Mateo del Mar) se planta extensivamente a lo largo de canales de irrigación; en la región en general, utilizada como leña para brasa. En Pochutla, como quelites, es decir se come la hoja tierna cruda como ensalada y las semillas tiernas, crudas; se reconoce un sabor más dulce en las semillas de *L. l. sousae*, contrastando con el sabor descrito como pungente ("picosito") de las de *L. l. lanceolata*. Los frutos son recolectados de diciembre a febrero. El uso como quelite y el de la semilla cruda se da en comunidades chatinas de la región de Llano Grande, Oaxaca, donde se recolecta. Usado en sistemas de pastoreo como arbusto forrajero en la Costa Grande de Guerrero. En la región de Pochutla se informó de su uso medicinal en infecciones de los pulmones y otras en general.

Material representativo. MÉXICO. SONORA: *Gentry 1632, 4819 (MEXU)*. SINALOA: *Aguilar et al. 123 (MEXU)*; *Armenta et al. 116 (MEXU)*; *Beltrán et al. 10331 (MEXU)*; *Espino 4 (MEXU)*; *Gentry 5756 (MEXU)*; *González-Ortega 676, 825, 1094, 1101 (MEXU)*, *10774 (F)*; *F. Hernández y J. A. Gutiérrez 106 (MEXU)*; *Hughes 603, 1521 (MEXU)*; *Ozment 115 (MO)*; *Tenorio L. et al. 3030 (MEXU, MO)*, *10288 (MEXU)*; *Vega A. 1272 (MEXU)*. NAYARIT: *L. M. González y J. Castellanos 540 (MEXU)*;

Johnson 480-73 (MEXU); S. Magallanes 2595 (MEXU); Rudd et al. 3026, 3027 (MEXU); Téllez 11187 (MEXU). JALISCO: *Bullock 1006 (MEXU); Johnson 8-73 (MEXU); León 55 (MEXU); Pérez J. 788, 1261 (MEXU); Macías R. 145 (MEXU); S. Magallanes 326, 800, 868, 1521, 1991, 2698, 3142 (MEXU), y Bustamante 2665 (MEXU); Zárte 83 (MEXU).* VERACRUZ: *Barradas s. n. (MEXU); Calzada 2201 (XAL), 5685 (MEXU); Castillo C. y Tapia 938 (MEXU); Dorantes et al. 1011, 1315, 1644, 1712, 1814, 4296, 5175, 5368 (MEXU); Hughes 913 (MEXU); Nee 23064 (MEXU); Sousa et al. 4370 (MEXU); Ventura et al. 7288, 10624, 18007 (MEXU); Villanueva G. 246 (MEXU).* COLIMA: *Hill Funk y Campbell 1835 (MEXU).* MICHOACÁN: *Granados S. 22 (MEXU); Hughes 631, 633, 634, 637, 638, 640 (MEXU); King y Soderstrom 4974 (MEXU); Ladd et al. 332 (MEXU); Martínez R. et al. 4504 (MEXU); Soto N. y Boom 2076 (MEXU), 2702, y Torres C. 2718 (MEXU); Soto N. y Zárte 132 (MEXU).* GUERRERO: *Ladd et al. 223 (MEXU); MacQueen 165 (MEXU); Soto N. et al. 6001 (MEXU); Soto N. y Zárte 151 (MEXU).* OAXACA: *Juquila: Sousa et al. 5554 (MEXU). Pochutla: Illescas y Huerta C. 11 (MEXU); Zárte 657 (MEXU). Yautepec: Zárte 669 (MEXU). Tehuantepec: Cedillo T. y Torres C. 1979 (MEXU); García M. et al. 2810 (MEXU); Hughes 546, 569, 831 (MEXU); López G. y Saynes 227 (MEXU); Martínez R. 822 (MEXU); G. Medrano y Villaseñor 11948 bis (MEXU); Sousa et al. 6591, 8662, 9539 (MEXU); Téllez y S. Magallanes 153 (MEXU); Tenorio L. et al. 11117 (MEXU); Torres C. y Martínez R. 10493 (MEXU); Zárte 661, 664, 668 (MEXU); Zizumbo y Golunga 62 (MEXU). Juchitán: Cedillo T. y Lorence 508 (MEXU); Hughes 540 (MEXU); C. Ramos y Funk 491 (MEXU); Sousa et al. 9161, 9666, 10166, 11303 (MEXU).* CHIAPAS: *Hughes 523, 827 (MEXU).*

2b. *Leucaena lanceolata* S. Watson subsp. *sousae* S. Zárte, subsp. nov. TIPO: MÉXICO.

OAXACA: 17 km al O-NO de Puerto Escondido, distrito de Juquila. 21 de octubre de 1976; flor y fruto. *M. Sousa S., A. Delgado S., O. Téllez y A. Solís Magallanes 6390* (holotipo, MEXU). "Arbolito de 4-6 m de alto, flor con estambres blancos, las flores huelen a papaya y plátano. Abundante, la cabezuela de 2.5 cm de diámetro. Vegetación secundaria." Fig. 3.

Arbor 3-12 m alta. Pinnae 1-4-jugae; foliola 2-6-juga, amplitudine etiam in eadem planta admodum variabili 2.3-8 cm longa. Capitula per anthesin odorati (aroma admixtionem fructuum *Musae* sp. et *Caricae papayae* simulantú) 2-2.5 cm diametro. Legumen (1.8-) 2-2.7 cm latum saepe rufum (nitidum) glabrum vel ferrugineo-velutinum; semina (7-) 9-10 (-10.7) mm longa (4.8-) 5-7.8 (-8) mm lata, oblongo-ellipíca vel obovata, apiculata.

Árboles o arbustos de 3-6 (-12) m de alto; ramas flexuosas, glabras a densamente pelosas. Pecíolo (0.5-) 0.9-3.9 cm de largo; glándula ausente entre el último par de pinnas; raquis (2.3-) 3-7.7 (-9.2) cm de largo, asurcado o liso, pubérulo o glabro; pinnas (1-) 2-3 (-4) pares, 3.5-10.8 cm de largo, con glandulitas en la raquilla entre el o los últimos pares de folíolos; folíolos (2) 3-4 (6) pares, (2.3-) 3-7.4 (-8) cm de largo, (1.1-) 2-3 (-3.8) cm de ancho, lanceolados y ovado lanceolados a obovados, la base cuneada a redondeada, el ápice agudo a veces mucronato, ciliados, villosos a lanosos en el envés sobre todo en el pulvínulo, a veces en el haz, con frecuencia glabrescentes, a veces muy variables de tamaño en un mismo individuo. Pedúnculo de la inflorescencia (1.8-) 2-3.4 cm de largo; capítulos en anthesis 2-2.5 (-4.0) cm de diámetro, en botón de máximo tamaño 10-12 mm; flósculos subsésiles, la corola 1/4 más



Fig. 3. *Leucaena lanceolata* subsp. *sousae*. a. Rama con inflorescencias y frutos; b. Anteras; c. Flósculo; d. Cáliz extendido; e. Corola con pétalos extendidos; f. Gineceo. Tomado de Sousa et al. 6390.

larga que el cáliz, estambres de mayor longitud que el estilo. Pedúnculo de la infrutescencia (1.8-) 2-3 (-4.2) cm de largo; fruto (12-) 18-23.5 (-40.0) cm de largo, (1.8-) 2-2.8 cm de ancho, oblongo, el estípite (1.3-) 1.8-3 cm de largo, el fruto con frecuencia rojizo brillante glabro, a veces moreno claro y villosos. Semillas (7-) 9-10 (-10.7) mm de largo, (4.8-) 5-7.8 (-8) mm de ancho, ampliamente oblongas a cordadas u obovadas, moreno-rojizas, apiculadas. Plántulas de filotaxia dística. Diploide.

Distribución, hábitat y fenología. Conocida sólo de zonas cercanas a la costa del Pacífico, desde Michoacán hasta Chiapas (Fig. 2). En vegetación de selva mediana subperennifolia, selva baja caducifolia con cactáceas columnares, selva baja caducifolia espinosa, vegetación riparia en arroyos de temporal y en vegetación secundaria; a veces en riscos o en sitios con pendiente pronunciada. Altitudes de 0-950 msnm. Suelo derivado de granito. Floración y fructificación, en Oaxaca, más tardía que la de *L. l. lanceolata*.

Nombres y usos. Sus nombres y usos son poco conocidos, excepto lo mencionado para ambas subespecies en la región de Pochutla, Oaxaca. Véanse los apartados correspondientes en la subespecie *lanceolata*.

Paratipos. MÉXICO. MICHOACÁN: La Ticla, Municipio de Aguila, 200 msnm, 10 dic. 1979, fl. y fr., primaria en selva baja caducifolia, Guerrero et al. 621 (MEXU); carretera Playa Azul a Nueva Italia, 10 km al N de Playa Azul, 23 de octubre de 1977, fl., selva baja caducifolia, Ladd, Soto N. y C. Ramos 285 (MEXU). GUERRERO: cerro frente al Hotel Sotavento, Zihuatanejo, 76 msnm, 1° de enero de 1977, fl., Germán, Scheinvar y Benavid 251 (MEXU, MO); 9 km al N de La Unión camino a Coahuayutla, 200 msnm, 24 de octubre de 1983, fl., selva mediana subcaducifolia, Soto N., Martínez R. y Silva 6001 (MEXU); torre repetidora de T.V., 5 km al NO de la desviación a Zihuatanejo, 27 de marzo de 1979, fl. y fr., selva baja caducifolia, Soto N. y Zárate 162 (MEXU). OAXACA: Jamiltepec: 7 km al N de Pinotepa Nacional, 100 msnm, 28 de octubre de 1977, fl., secundaria en selva mediana, Boege 3342 (MEXU); 3.5 km al NO de Jamiltepec, 3 de marzo de 1982, fr., Zárate 644 (MEXU). Juquila: 16.3° N 97.21° O, 5 km al E de Cacalote, camino Río Grande a San Isidro Llano Grande, al O de Puerto Escondido, 20 msnm, 19 de febrero de 1987, fl., selva baja caducifolia, Hughes 867 (MEXU); laguna Bajos de Chila, 30 msnm, 21 de octubre de 1977, fl., selva mediana subperennifolia, Sousa, Téllez, S. Magallanes y Grether 8426 (MEXU); 11 km al O de Isidro Llano Grande, 32 km O-NO de Puerto Escondido, 30 msnm, 23 de septiembre de 1985, fl., Sousa, Téllez, Schubert y Sousa P. 12554 (MEXU). Pochutla: al O de Puerto Ángel, 30 msnm, 10 de diciembre de 1968, fr., selva baja caducifolia, Blanco 110 (MEXU); 7 km al S de Pochutla, carretera Pochutla-Salina Cruz, 180 msnm, 23 de noviembre de 1977, fr. inm., Delgado S., García P. y Hernández M. 669 (MEXU); 42 km al NE de Santa Cruz, carretera Pochutla a Salina Cruz, 4 de octubre de 1980, González O. 684 (MEXU); 10 km al E de Puerto Ángel, en lomeríos cerca de la costa del Pacífico, 35 msnm, 13 de noviembre de 1983, fl., fr. inm., Hughes 389 (MEXU); 40 km al E de Pochutla, carretera a Salina Cruz, 40 msnm, 9 de marzo de 1985, fr. inm., Hughes 587 (MEXU); 15.41° N 96.33° O, a 1 km de Playa Cipolite, en la brecha a Puerto Ángel, 4 km al O de Puerto Ángel, 10 msnm, 15 de febrero de 1987, fr., fr. inm. Hughes 857 (MEXU); Playa Cipolite, 2 km al SO de Puerto Ángel, sobre el nivel del mar, 14 de febrero de 1976, fr., en riscos de roca intrusiva paleozoica, Sousa, Martínez A., Téllez y S. Magallanes 5359 (MEXU); Puerto Ángel, en terreno baldío frente

al muelle, 4 de marzo de 1982, fl., fr., *Zárate 653* (MEXU). Tlacolula: 14 km al E-NE de Totolapan, 1050 msnm, 13 de diciembre de 1978, fl. fr., selva baja caducifolia con cactáceas columnares, *Sousa, Rico y Basurto 10072* (MEXU). Yautepec: 12.5 km adelante de San José Viejo rumbo a Santo Domingo Tehuacán, 900 msnm, 21 de octubre de 1984, fl., *Dorado R. y Spooner 1242* (MEXU); 1 km al NO de Río Hondo, 700 msnm, 18 de noviembre 1978, fl., vegetación riparia en arroyo de temporal, *Sousa, Téllez, Basurto, Purata y H. Hernández 9472* (MEXU); 10 km al NO de Río Hondo, 800 msnm, 26 de octubre de 1977, fl. fr. inm., selva baja caducifolia, *Sousa y Téllez 8613* (MEXU). Tehuantepec: ensenada Chipehua 48 km al O de Salina Cruz, carretera a Pochutla, 3 de mayo de 1980, *González O. 340* (MEXU); 16.4° N 95.32° O, cerca de la carretera al N de la presa Benito Juárez y Santa María, carretera Jalapa del Marqués a Santiago Lachiguiri, en pendientes pronunciadas de montaña, cerca de 55 km al NO de Tehuantepec, 750 msnm, 29 de marzo de 1989, fr., selva baja espinosa caducifolia, *Hughes, Lewis y Contreras 1345* (MEXU); Rincón Bamba, al N camino a Carnero, 22 de enero de 1986, fr. inm., selva baja caducifolia, *Martínez R. 398* (MEXU); 10 km al SO de El Coyul, carretera Salina Cruz a Pochutla, 30 de mayo de 1984, fr., vegetación secundaria, *Torres C., Avendaño y J. Martínez 5214* (MEXU); 11.4 km al SO de Morro Mazatlán, carretera a Pochutla, por la entrada a Rincón Bamba, 20 de febrero de 1987, fr., selva baja caducifolia, *Torres C. y Cortés A. 9268* (MEXU); 16° 21' 16" 30' N 95° 19' 95" 24' O, subida a las ruinas del cerro Guingola, 26 de noviembre de 1986, fr., selva baja caducifolia secundaria, *L. Torres, García M. y Cortés A. 491* (MEXU); 12 km al SO de El Coyul, 82 Km al E-NE de Pochutla, carretera Pochutla a Salina Cruz, 5 de marzo de 1982, fr., selva baja caducifolia con cactáceas columnares, *Zárate 663* (MEXU). Juchitán: orilla del camino en montañas entre San Pedro Tepanatepec y Cinco Cerros, 1000 msnm, 1° de noviembre de 1977, fl., *Brenan y Greenwood 14473* (MEXU); 3 km al E de la torre repetedora del Canal 13, Palma Sola, 24 de septiembre de 1984, fl. inm., fl., *Cabrera y Torres C. 7308* (MEXU); Anonas de Chimalapa, 4 km al SO de San Miguel Chimalapa, 100 msnm, 28 oct. 1977, fl., selva mediana subperennifolia, *Sousa y Téllez 8693* (MEXU); 31 km al N de Juchitán, carretera a Matías Romero, 220 msnm, 14 de marzo de 1983, fr., selva baja caducifolia, *Tenorio L., Torres C. y Romero de T. 3432* (MEXU); 16° 29' N 95° 03' O, Río Los Perros a la altura de El Espinal, 250 msnm, 15 de febrero de 1984, fl., fr. inm., riparia, *Tenorio L. y Torres C. 5462* (MEXU). VERACRUZ: cerro al S del cerro Los Metates, 23 de junio de 1972, fr., encinar, *Dorantes et al. 941* (MEXU); ladera N del cerro Los Metates, 25 de junio de 1972, fr., selva baja caducifolia, *Dorantes et al. 1011* (MEXU). CHIAPAS: 16° 32' N 93° 55' O, orilla del camino a 69 km de Cintalapa carretera a Tehuantepec, 580 m, 2 de noviembre de 1991, fl., *MacQueen 138* (MEXU); al NE del límite entre Oaxaca y Chiapas, cerca del río Cintalapa, 650 msnm, fr., selva baja caducifolia, *Sousa 2695* (MEXU).

Discusión. Las dos subespecies de *Leucaena lanceolata* se caracterizan por sus florescencias mayores que las de *L. macrophylla*, especies ambas muy relacionadas. Su límite norte se conoce en Batopilas, Chihuahua, localidad tipo en la sierra Madre Occidental, y en la península de Baja California; crece en las partes bajas hacia la vertiente del Pacífico, desde Sinaloa hasta Chiapas, y en una porción del estado de Veracruz (esto último, al igual que en la especie anterior, requiere de una explicación fitogeográfica). Al sur de esta área se halla *L. l. sousae*, subespecie que quizás sea un híbrido entre las dos especies mencionadas, debido a que muestra características intermedias. Éstas son: hojas con pocas pinnas, folíolos grandes, frutos anchos

frecuentemente brillantes glabros (características similares a los de *L. macrophylla*), capítulos grandes con aroma distintivo similar al de la papaya y el plátano y flores grandes (características similares a las de *L. lanceolata*). Alrededor de la localidad tipo, la subespecie *L. l. sousae* se distingue claramente por las dimensiones foliares, el tamaño y la ausencia de pelosidad de los frutos y por las dimensiones de las semillas; en otras áreas, puede mostrar otras combinaciones de estos caracteres, siendo el ancho del fruto y las dimensiones de las semillas las características más confiables para su identificación. Esto refuerza la hipótesis de su origen híbrido, reflejando que su estabilización genética está en proceso activo. Esta subespecie está dedicada a Mario Sousa, autor e impulsor de estudios sobre las leguminosas de México y asesor de este trabajo.

3. *Leucaena retusa* Benth. ex A. Gray. *Pl. Wright. 1:64*. 1852. TIPO: ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA. TEXAS: "Rio Nueces, bottom of; and Pass of the Limpia". *Wright 171* (holotipo, GH; isotipos, OXF!, foto, MEXU!; US!, microficha núm. 367, MEXU!). *Caudoleucaena retusa* (Benth. ex A. Gray) Britton et Rose, *N. Amer. Fl. 23* (2):130,131. 1928.

Arbustos o arbolitos de 2-5 m de alto; ramas glabrescentes. Pecíolo 7.5-10 cm; glándula cilíndrica a alezpada; pinnas 2-5 pares; folíolos 6-8 pares, 1.6-2.0 cm de largo, 0.8-1.2 cm de ancho, oblicuos, obovados o ampliamente oblongos, base oblicua, ápice obtuso retuso, glabrescentes, pelosidad amarillenta. Pedúnculos de la inflorescencia 2.5 cm o mayores; capítulos en anthesis alrededor de 2.5 cm de diámetro, de color amarillo; bractéola aovada, largamente subulado acuminada, villosa, prominentes en botón; flósculo 4-5 mm, cáliz 2.5 mm; pétalos espatulados. Pedúnculos de la infrutescencia 5 cm o más de largo; fruto 15-22.5 cm de largo, 1.2 cm de ancho, linear oblongo, con las semillas dispuestas oblicuamente, glabro a velutino. Semillas (8.8-) 8.3 (-9.4) mm de largo, (6-) 6.7 (-7.8) mm de ancho, obovadas castaño rojizo oscuro. Plántulas de filotaxia dística. Diploide.

Distribución y hábitat. Distribuida en el sur de Estados Unidos de América (EUA), en los estados de Nuevo México y Texas (Turner, 1959; Vines, 1960); en el norte de México, en Chihuahua y Coahuila, la provincia morfotectónica de las mesetas y cordilleras de Chihuahua y Coahuila, en ambas subprovincias reconocidas (Ferrusquía, 1993) (Fig. 4). En matorral espinoso con *Yucca*; Izotal con *Y. carnemosana*, *Dasyliirion leiophyllum*, *Senna orcutii* y *Quercus* sp.; vegetación de crasi-rosulifolias espinosas y matorral. Altitudes 600-1700 msnm. A diferencia de las dos anteriores especies, ésta crece en suelos calcáreos, bien drenados (Vines, 1960).

Nombres y usos. No se tiene información etnobotánica de esta especie en México. Para EUA, Vines (1960) cita que el ganado ramonea estos arbustos, y el nombre "golden-ball lead tree" (árbol de plomo de bolas doradas, aludiendo al color amarillo de los capítulos, y a la alta densidad de la madera, inglés).

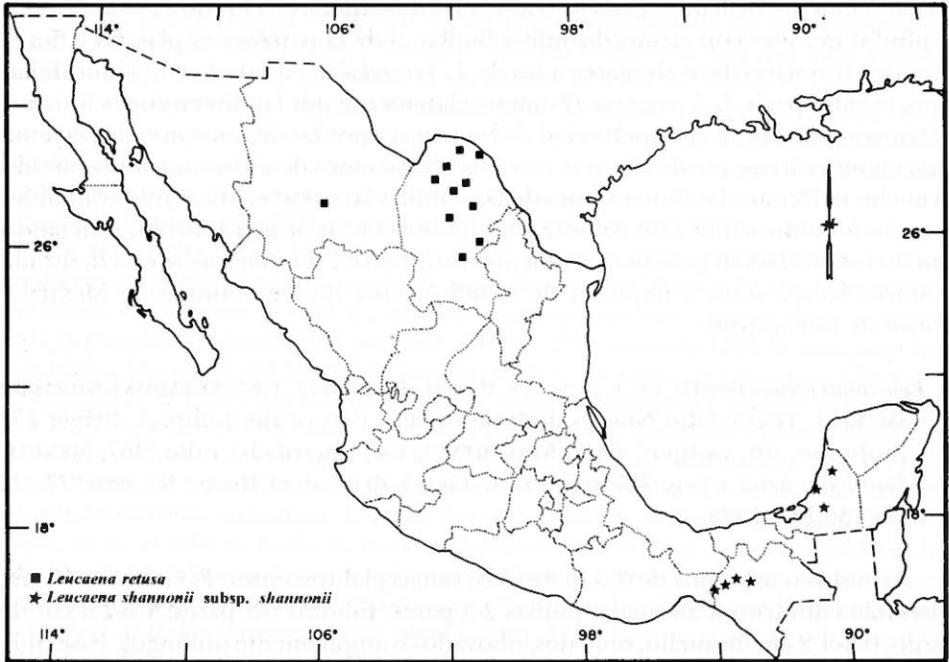


Fig. 4. Distribución conocida en México de *Leucaena retusa* y *L. shannonii* subsp. *shannonii*.

Material representativo. ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA. TEXAS: O. M. Clark 4756 (MO); D. Demaree 50883 (MO); D. Isley 10737 (MO); Palmer 10161, 10905, 11064, 11067, 13333, 32203 (MO); Reverchon 1262 (MO); Siegler 9957, 11414, 11454 (MO); Tracy 301 (MO); Wright 170, 1044 (MO). MÉXICO. CHIHUAHUA: D. S. Correll e I. M. Johnston 21602 (MEXU). COAHUILA: Chiang et al. 7543C, 9228 (MEXU); Gentry y R.G. Engard 23115 (MEXU); Grether y Quero 630 (MEXU); Johnston et al. 10986, 11907A (MEXU); Marsh, Jr. 325 (MEXU); Wehbe 93 (MEXU); Wendt et al. 145A (MEXU); Zárate y Reid 379 (MEXU).

Discusión. Esta es la especie más septentrional del género y tiene los mayores pedúnculos; se asemeja a *L. lanceolata* por sus capítulos grandes y folíolos de tamaño medio, pero difiere en los folíolos, endurecidos y con el ápice retuso; las bractéolas, largamente subulado acuminadas y prominentes en botón; las flores, amarillas, y el fruto, angosto y con las semillas dispuestas oblicuamente. Las características del hábitat de esta especie, además de las diferencias morfológicas con respecto al resto del género, sugieren aislamiento geográfico y ecológico prolongado. La distribución de *L. retusa* es similar a la de *L. greggii*, con la que también comparte caracteres morfológicos (véase discusión sobre ésta), quizás debido a convergencia histórica. La distribución relicta de esta especie sugiere relación con el grupo de *L. lanceolata*, y aislamiento muy antiguo.

4. *Leucaena shannonii* J.D. Smith. *Bot. Gaz. (Crawfordsville)* 57(5):419. 1914. TIPO: EL SALVADOR. Cuscatlán: Cojutepeque. *Shannon 5032* (holotipo, US!, microficha núm. 367, MEXU!)
- 4a. *Leucaena shannonii* J.D. Smith subsp. *shannonii*.

Árbol o arbusto 2-6 (-9) m de alto; ramas velutinas; pecíolo 6-8.5 mm; glándulas suborbiculares a oblongas, hemiovoides, cóncavas o con un foramen, hasta 3 mm de largo; raquis (3-) 6-10 cm de largo, peloso, pinnas 4-5 (-8) pares, (3-) 6-10 cm de largo; folíolos 9-15 (-22) pares, (1.0-) 1.5-2.2 cm de largo, (3-) 5-8 mm de ancho, ovado oblongos, a angostamente oblongos base inequilátera, redondeada a oblicuo truncada, ápice obtuso o redondeado, mucronulato, pelosos o glabrescentes. Pedúnculo de la inflorescencia (1.2-) 1.5-2.2 cm de largo; capítulos en antesis ca. 1.5 cm de diámetro, en botón 6-9 mm de diámetro; bractéola orbicular a apiculada; flores ca. 4 mm de largo, cáliz 2.5 mm. Pedúnculos del fruto 1.5-2.5 (-4) cm; fruto (10-) 15-18 cm de largo, 1.2-2.0 cm de ancho, oblongos, estúpido 0.8-1.3 cm. Semillas (6.0-) 6.8-8.5 (-9.3) mm de largo, (4.4-) 4.8-5.7 (-6.5) mm de ancho, obovadas a oblongo elípticas, castaño oscuro rojizo a amarillento. Plántulas de filotaxia dística. Diploide.

Distribución, hábitat y fenología. Esta subespecie se distribuye en Campeche, Chiapas (Fig. 4), Guatemala, El Salvador, Honduras y Nicaragua. Habita en selva baja caducifolia con *Bursera*, *Acacia* y *Heliocarpus*. Altitudes de 600-1100 msnm. Al igual que *L. retusa*, esta especie se distingue de las demás en la sección por ocupar suelos kársticos. Floración y fructificación de junio a octubre y de octubre a marzo.

Nombres. "Cascahuite", El Salvador; "guaje", Chiapas, Guatemala, Honduras, El Salvador y Nicaragua; "guajillo", Guatemala; "frijolillo", Honduras y Nicaragua; "vaina", Honduras y Nicaragua.

Usos. Se la ve como cerca viva en Chiapas. La madera es dura, pesada y atractiva pero no se explota comercialmente (Allen y Allen, 1981).

Material representativo. MÉXICO. CAMPECHE: *Cabrera et al. 2050*, y *H. de Cabrera 15204* (MEXU); *Hughes 506, 507, 933-935* (MEXU); *Johnson 1621-80* (MEXU). CHIAPAS: *Breedlove 28353, 29020, 36595, 48967, 49088* (MEXU); *Escudero y Carrillo s. n.* (MEXU); *Grether y Quero 1210* (MEXU); *Hughes 524, 1352, 1492* (MEXU); *McCarter y Hughes 67* (MEXU); *Miranda 5533, 6493* (MEXU); *Sousa et al. 6637, 6850, 11633* (MEXU); *Zárate 448, 449* (MEXU). En Centroamérica: GUATEMALA. Jutiapa: *Hughes 408* (MEXU). Chiquimula: *Sytteymark 30314* (MEXU). HONDURAS. Comayagua: *Hughes 239, 282, 310, 311* (MEXU); Corte: *C. D. Johnson 2018* (MEXU). Francisco Morazán: *Hughes 332, 334* (MEXU); *Molina 581* (MEXU); *Williams y Molina 11284* (MEXU). Jinotega: *Araquistain y Moreno 1586* (MEXU). Olancho: *McCarter y Hughes 3, 11* (MEXU). Paraíso: *Hughes 280* (MEXU), y *Styler 127* (MEXU). NICARAGUA. Boaco: *Atwood 5404* (MEXU); *Moreno 10658, 18601* (MEXU); *Seymour 3528* (MEXU). Chontales: *Neill 437* (MEXU, MO). Estelí: *Hughes y Styler 37* (MO); *Laguna 427* (HNMN); *Moreno 22699* (MO). Jinotega: *Araquistain y Moreno 1552*, (MO), *1586* (MEXU). Managua: *Guzmán y Castro 27* (MO); *Soza y O. Venegas* (MO). Matagalpa: *Moreno 4537, 4889, 4926* (MEXU). León: *Moreno 2487, 10454* (MEXU).

Discusión. Esta especie ocupa un lugar intermedio entre las secciones establecidas para el género por sus folíolos a veces pequeños, y en cierto modo también es intermedia geográficamente. El trabajo de exploración y colecta de Hughes (1993) ha revelado la existencia de una disyunción marcada entre las poblaciones centroamericanas y las del sur de México; esta disyunción (común a la misma presentada por *L. collinsii* [véase ésta]) pudo originarse por causas edáficas asociadas a vulcanismo. Las glándulas cónicas la ubican en la sección *Macrophylla*. En Centroamérica se conocen dos taxa más relacionados con esta especie, *L. shannonii* J. D. Smith subsp. *salvadorensis* (Standley ex Britton et Rose) Zárate (1987a) de El Salvador, Honduras y Nicaragua, y *L. shannonii* subsp. *magnifica* C. Hughes (1991) de Guatemala. Un tercer taxon asociado a este grupo ha sido registrado por Hughes (1993). Si bien las distancias entre estos taxa son distintas en cada caso, es innegable la unidad del grupo de *L. shannonii* en sentido amplio. Esta unidad es tanto morfológica como fitogeográfica, reflejando, sin duda, una historia común. La distribución alopatrica (y marginal respecto a la de la subespecie típica) de los taxa centroamericanos en este complejo de subespecies señala su aislamiento a lo largo de la historia geológica del área. Por este hecho, y a pesar de la mencionada diferencia en las distancias relativas entre taxa (cf. Hughes, 1993), se prefiere retener estos taxa como subespecies.

Leucaena Benth. Sect. *Leucaena*. ESPECIE TIPO: *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit
Rhyncholeucaena Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):130. 1928.

Glándulas peciolares orbiculares, oblongas o elípticas, más o menos aplanadas, frecuentemente cóncavas o asurcadas, a veces más anchas que el raquis. Pinnas más de 5 pares, rara vez algunas hojas con menos pares de pinnas; folíolos 5-7 mm de largo, 1-3 mm de ancho.

5. *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, *Taxon* 10:54. 1961. *Mimosa leucocephala* Lam. *Encycl.* 1(1):12. 1783. TIPO: MÉXICO. Herbario Lamarck, sin datos (holotipo, P-LA!, microfichas LM-204-13 y LM-204-14, MEXU!)

5a. *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit subsp. *leucocephala*
Mimosa glauca L. *Sp. Pl.* 1:520. 1753 (en cuanto al nombre).
Mimosa glauca L. *Sp. Pl.* (2a. ed.) 2:1504. 1763. nom. illeg. non *Sp. Pl.* 520. 1753.
Mimosa glauca Mill. *Gard. Dict.* (8a. ed.) *Mimosa* 18. 1768. non *Mimosa glauca* L. *Sp. Pl.* 1:520. 1753. (holotipo BM!, foto MEXU!)
Acacia glauca (L.) Willd. *Sp. Pl.* (5a. ed.) 4(2):1075. 1806.
Acacia leucocephala (Lam.) Link, *Enum. Hort. Alt. Berol.* 2:444. 1822.
Leucaena glauca (L.) Benth. *J. Bot. (Hooker)* 4(32):416, 417. 1842.

Arbolitos o arbustos glabrescentes, renuevos con pelosidad serícea, canescentes, de 1-4.5 (-6) m de alto; ramas cilíndricas. Estípulas apiculadas a subuladas, 1.5-3 mm

de largo, 2 mm de ancho en la base; pecíolos 1-3.7 cm; glándulas una entre el primero y último pares de pinnas, obovadas o elípticas, cóncavas, 1.5-2.5 mm de largo; raquis 4-16.5 cm, escasamente peloso o glabro, pinnas 6-9 pares, 3-10.5 cm de largo; folíolos 9-18 pares, 9-12 mm de largo, 2-3 mm de ancho, elípticos, algo oblicuos, la base cuneada inequilátera, el ápice agudo, ciliados, glabrescentes, cuando jóvenes pelosos canescentes. Pedúnculos de la inflorescencia 1.8-3 cm de largo; capítulos en antesis 1.7-2.3 cm de diámetro, en botón hasta 0.9-1.8 cm de diámetro, los botones dispuestos laxamente en el capítulo, inflorescencias jóvenes con pelosidad canescente; bráctea apiculada; flores de (4-) 4.5 (-5.1) mm de largo, los pétalos connatos marginalmente por la parte media, o libres, pelosos, cáliz aproximadamente la mitad del largo de la corola (2.2-) 2.5 (-2.8) mm, densamente barbado. Pedúnculos de la infrutescencia 1.8-2.8 cm de largo; fruto 13-16 cm de largo, 1.2-1.5 cm de ancho, oblongo, estúpido, el estúpido 0.7-1 cm, apiculado, densamente peloso. Semillas (5.3-) 7.0 (-8.2) mm de largo, (3.8-) 4.5 (-5.0) mm de ancho, obovadas, elíptico oblongas u oblongas, apiculadas, moreno-rojizo claro a oscuro. Plántulas de filotaxia dística. Tetraploide.

Distribución, hábitat y fenología. Distribuida como planta nativa, sobre todo, en la península de Yucatán, el istmo de Tehuantepec, a lo largo del golfo de México (Fig. 5) (desde Florida, EUA), el Caribe y la costa atlántica a lo largo de Centroamérica, posiblemente llegando hasta Sudamérica. En algunas localidades de México, aparentemente como planta cultivada. También en localidades aisladas como en Baja California Sur. Naturalizada pantropical. En vegetación secundaria de selva mediana subperennifolia; orilla de manglares; ruderal; semi-cultivada. Altitudes de 0-200 msnm. Suelo: Calizo. Floración y fructificación a lo largo del año dependiendo de la precipitación, o disponibilidad de agua.

Nombres. "Liliaque", "liliak" (significado desconocido, totonaca), en la región totonaca; "guash" (guaje), en el norte de Puebla y zonas aledañas de Veracruz; "huaxi", "xaxim" (guaje), en la península de Yucatán.

Usos. Aparentemente poco utilizada como alimento en la península de Yucatán, donde se conoce como medicinal (Díaz, 1976; Barrera *et al.*, 1976). Utilizada como cerca viva en Veracruz. En el Totonacapan de Veracruz y Puebla, cultivada o semi-cultivada y comestible, probablemente bajo domesticación desde mucho tiempo atrás, sugiriendo que el lugar de origen del cultígeno es la península de Yucatán, o bien, que antes tenía una distribución más amplia a lo largo del golfo de México; tal vez asociada a tipos de vegetación que han desaparecido con rapidez.

Material representativo. ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA. FLORIDA: *Caldwell* 8796 (MO); *Curtiss* 716b (MO); *Lakela y Pardue* 31589 (MEXU); *Lansing Jr.* 204b (F); *Moldenke* 769, 990 (MO); *Seigler y Young* 10260 (MEXU); *Small* 5459 (MO); HAWAII: *Heller* 2048 (F); *Millsbaugh* 2593 (F). MÉXICO. BAJA CALIFORNIA SUR: *Hughes y Styles* 160 (MEXU). TAMAULIPAS: *G. Medrano* 12206 (MEXU); *M. Martínez et al.* 583 (MEXU). SAN LUIS POTOSÍ: *Reséndiz Rojas s.n.* (MEXU). PUEBLA: *Basurto y Durán* 254, 559, 589, 696 (MEXU). VERACRUZ: *Calzada* 1525 (MEXU), y *Márquez* 4512 (MEXU), 7846 (XAL); *Cortés* 375, 423 (MEXU); *McKee* 10957 (MEXU); *Monroy* 146 (MEXU); *Nee et al.* 25151 (MEXU);

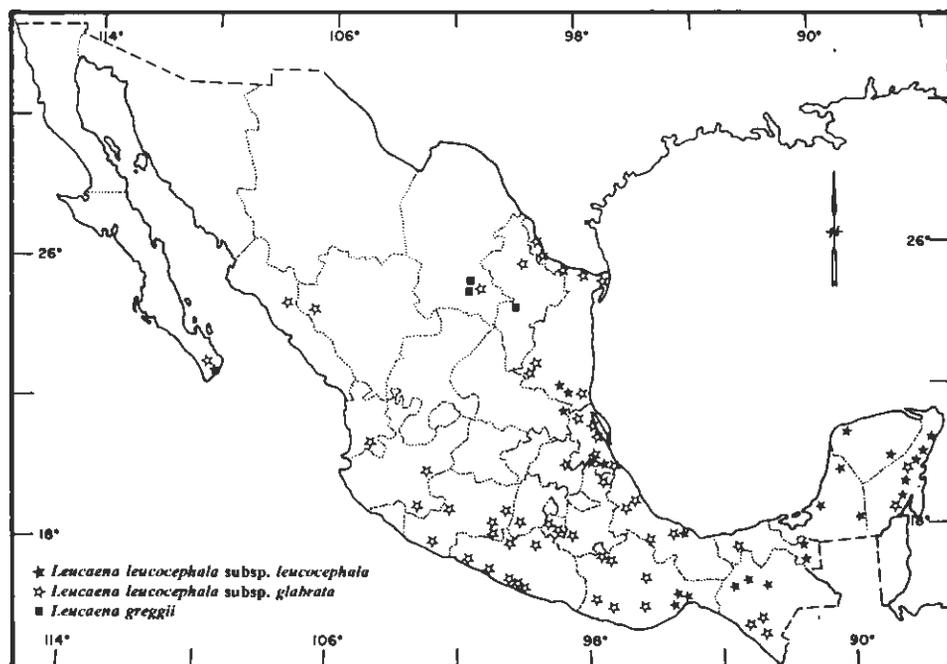


Fig. 5. Distribución conocida de *L. greggii*; distribución en México de *L. leucocephala* subsp. *leucocephala* y *L. leucocephala* subsp. *glabrata*.

Verdano y Vázquez 1840 (XAL). OAXACA: Tehuantepec: González O. 385, 597 (MEXU); Sousa et al. 6878 (MEXU). Juchitán: Sousa et al. 8723, 9652, 10208, 10223 (MEXU). TABASCO: Calzada 2339 (MEXU); Téllez 927 (MEXU). CHIAPAS: Breedlove y Raven 13288 (F); Calzada 10022 (F); Miranda 5871 (MEXU). CAMPECHE: Cabrera et al. 2002 (MEXU); Janzen 1109 (MEXU); Johnson 1656-80 (MEXU); Shepherd 53 (F). YUCATÁN: Arias 170 (MEXU); Bradburn y Darwin 1251, 1365 (F); Calzada et al. 6448 (F); Chan V. 1080 (F); Delgado S. 170 (MEXU); Enríquez 225 (MEXU); Gaumer 390, 1729 (F), 1895 (MO); Grether 459 (MEXU); Gutiérrez R. 31 (F); Johnson 1744-80 (MEXU); Millspaugh 182 (F); Miranda 8024, 8225 (MEXU); Ordóñez 184 (F); Riba 166 (MEXU); Schubert y Gómez Pompa 1609 (MEXU); Sousa et al. 1855 (MEXU); Sleggerda 41a (F). QUINTANA ROO: Cabrera 495, 1530, 1575, 1578 (MEXU); Grether 443 (MEXU); Johnson 1798-80 (MEXU); Moreno 141, 277, 339, 839 (MEXU); Pérez y Ramos 1658 (MEXU); Sousa et al. 10863, 10883, 11212 (MEXU); Téllez 927, 1006, 1740, 1811 (MEXU). BELICE: Dwyer 14501 (MEXU); Egler 42-29 (F); Gentle 82, 291 (F); Lundell y Gentle 4893 (F); Sousa et al. 12037 (MEXU). COSTA RICA: Carlson 3225 (F); Liesner 5228 (F). CUBA: Howard 6616 (MEXU). HONDURAS: Molina R. s. n. (F); Saunders y Midence 469 (F). NICARAGUA: Managua: Garnier 4062 (MO); Shimek y Smith 254 (MO). PANAMÁ: Allen 2756 (MO); Lindsay 255 (MO); Mori y Kallunki 2230 (MO); Sidney 8058 (MO). COLOMBIA: Johnson 3184 (MEXU). BRASIL: Glocker 169 (MEXU); Pickel 100 (F). ANNAM: K. Ward 9062 (F). CEYLÁN: Maxwell y Jayasuriya 899 (IND). CHINA: Tsiang Ying 850 (F); Yip 62 (MEXU). MAURICIO: Sauer 2644 (F). FILIPINAS: Elmer 14391 (F); Fénix 163 (F); Wenzel 525, 1646 (F). FIJI: Degener y Ordóñez 13501 (F). TAHITÍ: Leland et al. 14 (F).

- 5b. *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit subsp. *glabrata* (Rose) S. Zárate, *Phytologia* 63(4):304-306. 1987. Basiónimo: *Leucaena glabrata* Rose, *Contr. U.S. Natl. Herb.* 5:140, 141. 1897. TIPO: MÉXICO. GUERRERO: "Acapulco, near". Palmer 368 (holotipo, US!, microficha núm. 366, MEXU!; isotipos, A!, GH!)
Leucaena blancii Ramírez Goyena, *Fl. Nicarag.* 1:379, 1911, *nomen nudum*. NICARAGUA. Sin datos.

Árboles o arbustos glabros, 3-6 (-12) m de alto, o mayores. Renuevos foliares y florales glabrescentes; ramas cilíndricas. Estípulas apiculadas a subuladas, 1.5-3 mm de largo, 2 mm de ancho en la base; pecíolos 1-3.7 cm; glándulas una entre el primero y el último pares de piunas, obovadas o elípticas, cóncavas, 1-4 mm de largo; raquis 4-16.5 cm, escasamente pubescente o glabro, pinnas 3-8 pares, 3-10.5 cm de largo; folíolos 11-24 pares, 8-15 mm de largo, elípticos, algo oblicuos, la base cuneada inequilátera, el ápice agudo, glabros. Pedúnculo de la inflorescencia 2.5-4 cm de largo; capítulos en antesis 1.7-2.3 cm de diámetro, en botón hasta 0.9-1.8 cm de diámetro, los botones dispuestos laxamente en el capítulo, inflorescencias jóvenes con pubescencia canescente; bráctea apiculada; flores de (4.1-) 4.9 (-5.3) mm de largo, los pétalos libres, a veces connatos por la parte media, escasamente pelosos, cáliz cerca de un medio del largo de la corola, (2.3-) 2.7 (-3.1), escasamente barbado. Pedúnculo de la infrutescencia 1.5-3.8 cm de largo; fruto 11-17 (-20) cm de largo, 1.2-2.3 cm de ancho, oblongo, estípitado, el estúpide 1-2 cm de largo, apiculado, glabro. Semillas (6-) 8 (-10) mm de largo, (3-) 5 (-6) mm de ancho. Plántulas de filotaxia dística. Tetraploide.

Distribución, hábitat y fenología. Distribuida ampliamente en México (Fig. 5); cultivada en calles, patios y huertos, o presente como espontánea. Introducida a los trópicos del mundo como "cultígeno superior" para reemplazar a la subespecie típica. No se conoce su distribución nativa. Hábitat similar al de *L. l. leucocephala*, excepto en orillas de manglar; además, en selva baja caducifolia, llegando hasta cerca de 2000 msnm y en sitios con heladas. En general, en suelos derivados de rocas calcáreas. Floración y fructificación como *L. l. leucocephala*, pero tendiendo a ser anual.

Nombres. Conocida como "guaje blanco"; "yail ba'ade" (guaje verde, mixe), Oaxaca; "aoaxin" (guaje de agua, mexicano); "calloaxin" (guaje de casa o casero, mexicano), Guerrero y Puebla; "guaje verde", Morelos. Ramírez Goyena (1911) da el nombre "acacia ruidosa" para Nicaragua.

Usos. Las legumbres con las semillas frescas son vendidas en la mayoría de los mercados del país como alimento; éstas últimas se consumen crudas o en guisos. Considerada como la de mejor sabor, a veces se la prefiere sobre otras especies; se vende todo el año a diferencia de *L. esculenta* que es estacional, de modo que siempre se encuentra una o las dos especies en muchos mercados del país. Ambas subespecies fueron introducidas en los trópicos del mundo como arbusto forrajero;

a la fecha se han desarrollado varios cultivares con diversos usos; para su nomenclatura véase Zárate (1987b). Para uso como protector de suelos véase Dijkman (1950).

Material representativo: ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA. TEXAS: *Killip 32883* (MO); *Nee 20090* (F); *Parks Rx/5/3* (MO). MÉXICO. BAJA CALIFORNIA NORTE: *Sáiz s. n.* (MEXU). BAJA CALIFORNIA SUR: *Tenorio L. y Romero de T. 12834* (MEXU); *M. Domínguez s. n.* (MEXU). SONORA: *Johnson 510-73, 201-76* (MEXU). COAHUILA: *Zárate y Reid 366* (MEXU). NUEVO LEÓN: *Estrada C. 357a* (MEXU). TAMAULIPAS: *Calzada 4598* (MEXU); *Grøther y Quero 603, 610* (MEXU); *Siegler et al. 12103* (MEXU); *Zárate y Reid 386* (MEXU). SINALOA: *Hughes 1519* (MEXU). DURANGO: *Tenorio L. et al. 6308* (MEXU). NAYARIT: *L. M. González y Martínez S. 658* (MEXU); *Mexia 810* (F). JALISCO: *S. Magallanes 1602* (MEXU); *Rodríguez C. et al. 1634* (MEXU); *Rzedowski 17617* (MEXU). HIDALGO: *Delgado S. y R. Hernández 63* (MEXU); *Torres C. y H. Hernández 3034* (MEXU). MÉXICO: *Hinton 5408* (F). PUEBLA: *Basurto y Durán 43, 131, 291, 372, 524* (MEXU); *F. Basurto y R. Patrón 54* (MEXU); *Zárate 701* (MEXU). MORELOS: *Dorado 858, 898* (MEXU); *Guerrero et al. 1494* (MEXU); *Salgado s. n.* (MEXU). VERACRUZ: *Calzada 2195* (F, MEXU), y *Márquez 4512* (MEXU); *Castillo y Tapia 653* (MEXU); *Corral L. C-17* (MEXU); *Cortés 375* (MEXU); *Cházaro B. y P. Hernández 1017* (F); *Chiang 148* (F, MEXU); *Dorantes et al. 909, 5127* (MEXU); *Grimes et al. 2725* (MEXU); *Gutiérrez B. y Guerrero 1960* (MEXU); *Lasseigne 4900* (MEXU); *Liebmann 4353, 4360* (F); *Nee et al. 24461, 25151* (MEXU); *Ochoa y Ortiz 1733* (MEXU); *Sousa 2889* (F, MEXU); *Téllez et al. 335* (MEXU); *Vázquez R. 15* (MEXU); *Vázquez Yanes 706, 713* (MEXU); *Velasco Montero s. n.* (MEXU); *G. Williams 27* (F, MEXU); *Zola 849* (F, MEXU). MICHOACÁN: *L. M. González y S. Martínez 658* (MEXU); *Hughes 639, 905* (MEXU); *Soto N. 52, et al. 87, 657, 3863, y Ramos T. 813, y Boom 2123, y Silva R. 3892, Aureoles C. y 7303* (MEXU). DISTRITO FEDERAL: *Urbina s. n.* (MEXU), hoy desaparecida en esta localidad, o muy rara. GUERRERO: *Boege 433* (MEXU); *Chiang 731-a, et al. 748* (MEXU); *Freeland y Spetzman 15* (MEXU); *Gillett y Miranda S. s. n.* (MEXU); *Hinton et al. 7287* (F); *Hughes 887, 902* (MEXU); *López Forment 706, 724, 1121, 1181* (MEXU); *MacDaniels 155* (F); *Orozco C. I* (MEXU); *Palmer 368* (F); *Pennington y Sarukhán 9463* (MEXU); *Soto N. y Cortés A. 2604, 5148, et al. 5167* (MEXU); *Soto N. y Zárate 58* (MEXU); *Vargas L. s. n.* (MEXU). OAXACA: Jamiltepec: *Sousa et al. 5904, 9927* (MEXU). Miahuatlán: *Rzedowski 19664* (ENCB; MEXU). Huajuapán de León: *Sousa et al. 9821* (MEXU). Teotitlán: *Sousa et al. 8855, 9325* (MEXU). Tuxtepec: *Sousa et al. 7250, 7268, 7273* (MEXU). TABASCO: *Ricárdez C. 287* (MEXU). CHIAPAS: *Laughlin 790* (MEXU); *MacQueen 328* (MEXU); *Matuda 16785, 17820, 17928, 18403* (MEXU); *Sánchez Mejorada 544* (MEXU); *Sousa et al. 11342* (MEXU). QUINTANA ROO: *Boege 3211* (MEXU); *Janzen 1116* (MEXU). NICARAGUA. Granada: *Neill 3042* (MO); *Moreno 441* (MO). León: *Araquistain 87* (MO); *García 90* (MO); *Sandino s. n.* (MO). Managua: *Atwood 2550* (MO); *Moreno 1721* (MO); *Zelaya 2266* (MO). Matagalpa: *Chaplin 515* (MO). Rivas: *Walter 1393* (MO). PANAMÁ: *Lao 311* (MO); *Nee y Dwyer 9224* (MO). BOLIVIA: *Nee 37031* (MEXU). PERÚ: *Plouman 11042* (F); *Smúth 10099* (MEXU, MO).

Discusión. Las subespecies de *L. leucocephala* se distinguen fácilmente por la canescencia de los renuevos en *L. l. leucocephala*, misma que está ausente en *L. l. glabrata*, así como por la pelosidad persistente del fruto en la primera. *Leucaena l. leucocephala* se distribuye de manera natural en vegetación secundaria o ruderal en la península de Yucatán, y en Centroamérica en la costa del Caribe, llegando hasta los cayos de Florida y a Cuba, tal vez por dispersión humana, pues es esta subespecie la que se encuentra naturalizada a lo largo de los trópicos, particularmente en

Melanesia, Micronesia, Polinesia y Hawaii (Dijkman, 1950; Zárate, 1987b). Lo más probable es que sea nativa al golfo de México y la región caribeña. Lo interesante es saber cómo la Nao de China transportó (involuntaria o voluntariamente) a esta subespecie. *Leucaena l. glabrata* tiene una distribución claramente antropocora, es cultivada o escapada, y fue introducida mucho después -según Hughes (1993), hace sólo un cuarto de siglo-, y sigue sin conocerse su origen natural. En algunos cultivos se ha observado la segregación de los caracteres que distinguen las subespecies mencionadas, muy probablemente debido a su carácter de híbridos intraespecíficos, estos hechos deben tomarse en consideración cuando se introducen cultivos a sitios que tienen a su vez germoplasma nativo. En el istmo de Tehuantepec las poblaciones parecen intermedias en la pelosidad, ya que aun cuando los renuevos son canescentes, los frutos son glabrescentes, es decir, la pelosidad de ellos es caediza; ésto no significa que dicha variación se debe a la acción del ambiente sobre los individuos, sino que refuerza el hecho de la interfertilidad dentro de la especie, considerada comúnmente como altamente autopolinizada (Brewbaker, 1982). Las semillas y frutos de *L. l.* subsp. *glabrata* están representadas en la colección arqueobotánica del valle de Tehuacán estudiada por Smith, Jr. (1967), pero todas los ejemplares de esta subespecie fueron identificados como *L. esculenta*, pese a las diferencias en los frutos y en la forma de las semillas. Los ejemplares de *L. l.* subsp. *glabrata* se han encontrado en material procedente de las cuevas de Coxcatlán y Purrón, y datan de la fase Palo Blanco (Smith Jr., 1967), por lo cual se supone que fueron introducidas a este sitio como plantas cultivadas.

Esta especie tiene una estrecha relación con la especie diploide *L. pulverulenta*, tanto por la morfología (capítulos laxos, corolas connatas) como por las isoenzimas estudiadas.

6. *Leucaena greggii* S. Watson. *Proc. Amer. Acad. Arts* 23:272. 1888. TIPO: MÉXICO. COAHUILA: "Rinconada, near". *Gregg 1847* (holotipo, GH).

Rhyncholeucaena greggii (S. Watson) Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):130. 1928.

Arbolitos, 3-4.5 (-8) m de alto, glabrescentes, pelosidad joven amarillenta. Glándula entre cada par de pinnas cilíndrica a azeznada, patente, pinnas 5-7 pares; folíolos 15-30 pares, 6-12 mm de largo, estrechamente oblongos, agudos o subacuminados. Pedúnculos de la inflorescencia, (2.5-) 4.5-6 (-8) cm de largo; capítulos en botón 0.9-1.2 cm de diámetro, en anthesis 2-2.3 (-2.5) cm de diámetro, de color amarillo; bractéolas apiculadas, densamente pelosas; cáliz 2-2.5 (-3) mm de largo, corola 3-4 mm de largo. Frutos, 20 cm de largo, 8-15 mm de ancho, lineares, estipitados, el estúpito 1 cm o menor, ápice atenuado, apiculado, glabro o velutino. Semillas (6.4-) 8.3 (-9.6) mm de largo, (4.4) 6.3 (-7.4) mm de ancho, obovadas a rómbicas, inequiláteras, dispuestas longitudinalmente en el fruto o muy oblicuas. Plántulas de filotaxia dística. Diploide (?).

Distribución, hábitat y fenología. Distribuida hacia el límite septentrional de la sierra Madre Oriental, en los estados de Coahuila y Nuevo León (Fig. 5). Crece en

matorral subdesértico inermes, asociada a *Sophora secundiflora*; encinar; pinar mixto con piñoneros en pequeños cañones. Altitudes de 1200-1750 msnm. Suelo: Calizo. Floración y fructificación abril a julio y julio a noviembre.

Material representativo: MÉXICO. COAHUILA: Chiang et al. 10117 (MEXU); Lyonnet 3487 (MEXU); Palmer 307 (MEXU); Purpus 4850 (MO); Robert y Passini 4624 (MEXU); Rodríguez et al. 837 (MEXU); Villarreal et al. 3088 (MEXU); Wilhelm 4343 (MEXU). NUEVO LEÓN: Clausen 7603 (MEXU); Estrada y Favela 1494 (MEXU); Gillett 17090 (MEXU); Gregg 761 (MO); Hinton et al. 17795 (MEXU); Hughes 695, 696 (MEXU); Lyonnet 3524 (MEXU, MO); Manning y Manning 53297 (MEXU); Mueller 529 (MEXU); Taylor 359 (F, MO); Torres et al. 1012 (MEXU); Thomas 2755 (MEXU); Villarreal et al. 2036 (MEXU); Weaver, Jr. 2074 (MEXU); Zárate 362 (MEXU).

Discusión. Los caracteres más notables de esta especie son: las glándulas del pecíolo, cilíndricas y patentes, más altas que anchas; los pedúnculos largos; las flores amarillas, y el fruto angosto, con las semillas dispuestas en el longitudinalmente, o muy oblicuas. Algunas plantas de esta especie son pelosas, incluyendo los frutos (p.ej., Taylor 359). Se asemeja a *L. leucocephala* en las hojas, aun cuando en *L. greggii* los folíolos están algo endurecidos. Las características morfológicas que esta especie comparte con *L. retusa* son: folíolos endurecidos, glándulas foliares cilíndricas, flores amarillas, frutos angostos y semillas muy oblicuas casi longitudinalmente dispuestas. Esto pudiera hacer pensar que fueran derivadas de un ancestro común, sin embargo, las características foliares las colocan en distinta sección. Además hay evidencia bioquímica (comportamiento electroforético de algunas isoenzimas) de que *L. greggii* y *L. retusa* son, en efecto, distintas, y que cada una se agrupa en una de las dos secciones descritas aquí. Así, es más probable que las similitudes entre ellas sean debidas a convergencia, en la cual el ambiente es determinante. Por otra parte no puede descartarse que además compartan genes, quizás por intercambio genético secundario. A este respecto, también existe evidencia bioquímica; los alelos del locus citosólico lento de la enzima fosfoglucoisomerasa (PGI) migran hacia el cátodo en estas dos especies, a diferencia de todas las especies restantes del género estudiadas. No se sabe si esta convergencia en la migración electroforética de las isoenzimas de PGI es debida al ambiente, o a flujo génico; y de ser así, si esto es primario (origen común) o secundario (infiltración génica). De cualquier modo, en esta revisión se consideran como pertenecientes a secciones distintas del género, y su agrupamiento resultaría en un grupo parafilético.

La interpretación fitogeográfica de la distribución de *L. greggii* y *L. retusa* es crucial para comprender la historia fitogeográfica de las secciones del género. Aparentemente, estas especies son relictos muy antiguos de distribuciones costeras alrededor de un mar de edad cretácea, evolucionando hacia su continentalización (Ferrusquía, 1993). La posibilidad de que ambas sean, además de aproximadamente coetáneas, pertenecientes a secciones distintas, puede ser la base para considerarlas paleo-alopátricas. Las consecuencias de esta suposición ya fueron discutidas.

7. *Leucaena esculenta* (Mociño et Sessé ex A.DC.) Benth., *Trans. Linn. Soc. London* 30:442, 443. 1875. Basiónimo: *Acacia esculenta* Mociño et Sessé ex A.DC., *Prodr.* 2:470. 1825. TIPO: MÉXICO. Sin datos (holotipo, G, dibujo; neg. 30593, F, foto, MEXU!; títotipo, probablemente MA; isototipo, OXF!, foto, MEXU!). *Mimosa esculenta* Mociño et Sessé, *Fl. Mexicana* p.257. 1896.
- 7a. *Leucaena esculenta* (Mociño et Sessé ex A.DC.) Benth. subsp. *esculenta* *Leucaena confusa* Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):18, 129. 1928. TIPO: MÉXICO. JALISCO: "Tequila, from hills". *Pringle* 4534 (holotipo, NY!, neg. 9332, NY, foto, MEXU!; isotipos, MEXU!, US!, microficha núm. 367 MEXU!, foto MEXU!).

Árboles de 4-12 (-15) m de alto; corteza lisa color gris claro brillante, suberizada. Ramas carinadas a angostamente aladas, cuando jóvenes con diminutas verrugas semejando aculeos, menores a 1/3 de mm, cónico comprimidas, ligeramente recurvadas. Pecíolo 0.8-2.5 (-3) cm de largo; gándulas una entre el primer par de pinnas, a veces una entre los primeros dos o más pares, oblongas o elípticas u obovadas, cóncavas o asurcadas a veces planas, de 3-7 mm de largo; raquis (4.2-) 11-40 cm de largo, pinnas (18-) 32(-65) pares, 3-13 cm de largo; folíolos (39-) 64(-85) pares, 3.5-6.5 mm de largo, 1 mm o menos de ancho, lineares, la base truncada u oblicua, asimétrica, ápice redondeado, apiculado o agudo, papilosos, pubérulos o glabros, ciliados. Pedúnculo de la inflorescencia 1.5-4.5 cm, a veces carinado y glandular en la base; capítulos en anthesis 1.3-2.5 cm de diámetro, en botón 7-12 mm de diámetro, a veces elipsoides; cáliz 2.5-3.8 mm de largo, corola 3.5-5 mm de largo, anteras incoloras. Pedúnculos de la infrutescencia 1.5-4.5 cm de largo; fruto 14-24 (-30) cm de largo, 1.4-2.5 cm de ancho, estúpide ausente o de 5-15 mm, a veces con un rostelo en el ápice, membranáceo, generalmente rojizo, a veces pardo, con un plexo formado por la anastomosis de numerosas venaciones junto al margen mismo, a veces velutino. Semillas obovadas, frecuentemente suborbiculares apiculadas, 8-9 (-11) mm de largo, 5-6(-10) mm de ancho, castaño-rojizas o amarillentas. Plántulas de filotaxia dística. Diploide, o, tetraploide (esto último en Oaxaca).

Distribución, hábitat y fenología. Distribuida sobre todo en la provincia morfotectónica de la sierra Madre del Sur, en la depresión del Balsas, y abarcando también las porciones centrales de la provincia: la región de La Cañada (depresión de Tehuacán-Cuicatlán-Quiatepec) y la zona de las sierras y tierras altas mixteco zapotecas (Ferrusquía, 1993). En otras localidades como especie exótica cultivada (Fig. 6). Encontrada en selva baja caducifolia; cultivada o espontánea. Altitudes 850-2100 msnm. Suelo calizo. Floración y fructificación agosto a marzo (a veces hasta mayo) y de noviembre a marzo (a veces desde agosto).

Nombres. Llamado "oaxin" (guaje); "oaxin chichiltic" (guaje rojo); "hueyoaxin" (guaje grande), nombres todos mexicanos, en Guerrero, Morelos y Puebla; "guaje rojo" en los anteriores estados de la república, además de en Oaxaca; "guashi"; "efe" (guaje, otomí), Hidalgo; "diiwa" (guaje, mixteco), en la zona de La Montaña, Guerrero; "ndwa-cua" (guaje rojo, mixteco), Oaxaca y Puebla; "libad-lo" (guaje rojo, mixteco)

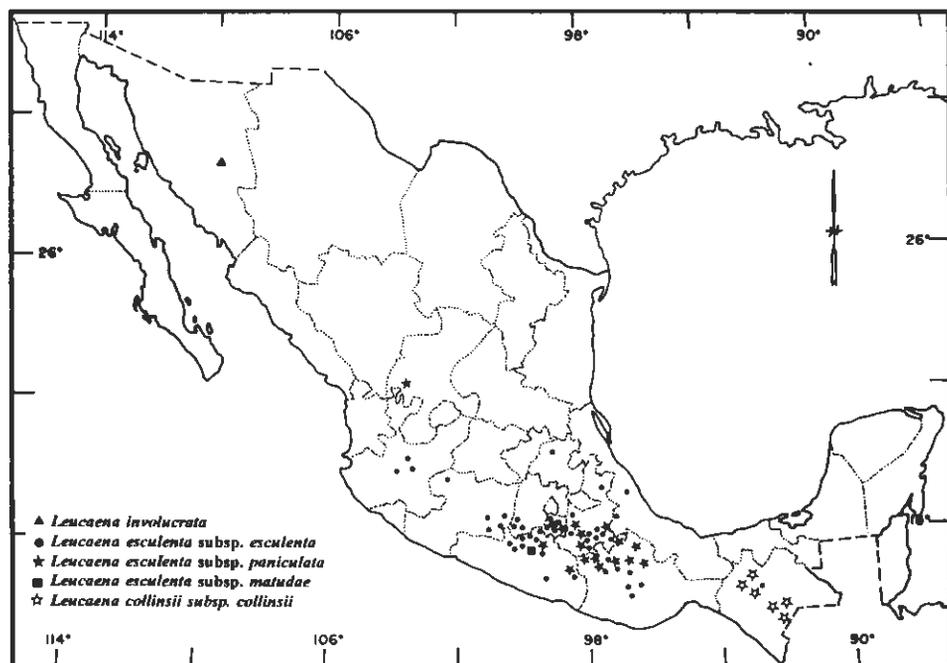


Fig. 6. Distribución conocida de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*, *L. e.* subsp. *paniculata*, *L. e.* subsp. *matudae* y *L. involucreta*; distribución en México de *L. collinsii* subsp. *collinsii*

de la costa); "lya kures" (guaje de sequía, zapoteco de Mitla), Oaxaca; "guaje de Castilla", Puebla; "al-pa-la" y "pa-la" (probablemente nombres genéricos para guaje, chontal) (Martínez, 1979); "yaga-la" (guaje, zapoteco) (Martínez, 1979), Oaxaca; "uachi (guaje) blanco" (Martínez, 1979), Chiapas. Este árbol, junto con *L. leucocephala* subsp. *glabrata*, es el mejor conocido por la gente en México.

Usos. Es de amplio uso como alimento, vendida en los mercados y cultivada. Las semillas se comen crudas en tortilla con salsa o en guisos, molidas, cocinadas con carne -especialmente de puerco-, guiso llamado "guaxmolli" (guiso de guaje, mexicano) en Morelos, Guerrero, Puebla y Oaxaca. Las semillas secas se comen después de ser tostadas en comal, "guaxizquitl" (esquite o grano de guaje, mexicano) o "guajesquite". Las agallas del fruto, llamadas "tundes", "polochocos" o "bolochocos", se comen crudas con frijoles. Medicinal: afrodisíaco, eupéptico, para la gastralgia, abre las obstrucciones (Díaz, 1976 y Hernández, 1960). Corteza molida, "xaxcua" (significado desconocido, mexicano) (Martínez, 1979), vulnerable, aplicada localmente para heridas que no cicatrizan (Hernández, 1960), en Guerrero se informa que puede mezclarse con miel de abeja para aplicarse en esta forma.

Material representativo: MÉXICO. JALISCO: *Iltis y Nee 1397* (MEXU); *Johnson 348-73* (MEXU); *Zárate y Sáiz s. n.* (MEXU). HIDALGO: *González Quintero s. n.* (ENCB; MEXU); *Zárate 558* (MEXU).

PUEBLA: *Basurto y Duran* 42, 141, 387, 458, 706 (MEXU); *Boege* 584 (MEXU); *Brewbaker* 14 (MEXU); *Cházaro y Protomastro* 714 (MEXU); *G. Medrano e Hiriart BC-47* (MEXU); *McKee* 10862 (MEXU); *Medina L. y Valiente* 399 (MEXU); *Purpus* 1203A (MEXU); *Siegler y Holstein* 9722 (MEXU); *C.E. Smüh, Jr. et al.* 3985 (MEXU); *Sousa et al.* 5128, 9809, 9811 (MEXU); *Zárate* 615-619, 689, 703 (MEXU). VERACRUZ: *Marino Rosas* 268 (MEXU); *Zola* 850 (F; MEXU). MICHOACÁN: *Hinton et al.* 13371 (F; MEXU); *Hughes* 903 (MEXU); *Palacios s. n.* (ENCB; MEXU); *Soto N. 53*, y *Torres C.* 2900, 4569, 12012 (MEXU); *Soto N. y Boom s. n.* (ENCB; MEXU). MÉXICO: *García R.* 274 (MEXU); *G. Medrano y C. Ramos* 4990 (MEXU); *Guizar* 151 (MEXU); *Hinton* 1965, 2349 (MEXU); 5745 (F); *Rzedowsky* 18235 (ENCB; MEXU); *Schubert y Gómez Pompa* 2133 (MEXU). MORELOS: *Burgos y Dorado* 101 (MEXU); *Dorado* 7, 463 (MEXU); *Guerrero C. et al.* 1473 (MEXU); *Lyonnet* 1183 (MEXU); *Monroy y Dorado* 2076 (MEXU); *Palacios s. n.* (ENCB; MEXU); *Peñaloza* 839 (MEXU); *Zárate* 23, 30, 63, 82, 87, 90 (MEXU). GUERRERO: *Catalán H.* 401 (MEXU); *Hughes* 888, 895 898 (MEXU); *Illis y Cochrane* 135 (ENCB; MEXU); *Koch et al.* 7980 (CHAPA; F; MEXU); *Ladd et al.* 160 (MEXU); *MacQueen et al.* 434 (MEXU); *Mexia* 8820 (MEXU); *Rico I* (MEXU); *Rico y Funk*, 208, 244 (MEXU); *Soto N.* 1390, 1242, y *Zárate* 1226 (MEXU); *Soto N.* 8880 (MEXU); *Sousa y Soto N.* 13258 (MEXU); *Viveros y Casas* 245 (MEXU); *Xelhuantzi* 5319 (MEXU); *Zárate* 171, 595, 599 (MEXU). OAXACA: *Juquila: Sousa et al.* 9938, 10060 (MEXU). Pochutla: *Sousa et al.* 6500 (MEXU). Putla: *Sousa et al.* 5841 (MEXU). Sola de Vega: *Sousa et al.* 7190 (MEXU). Zimatlán: *Sousa et al.* 6254 (MEXU). Huajuapán de León: *Sousa et al.* 5787, 9820 (MEXU). Etla: *Conzatti* 5209, 5406 (MEXU). Centro: *Bruff* 1272 (MEXU). Teotitlán: *Sousa et al.* 9816 (MEXU). Tlacolula: *Sousa et al.* 10064 (MEXU); *Vera* 3251 (MEXU); *Zárate* 630, 631 (MEXU). CHIAPAS: *Hughes* 519 (MEXU); *Miranda* 5889 (MEXU).

- 7b. *Leucaena esculenta* (Mociño et Sessé ex A.DC.) Benth. subsp. *paniculata* (Britton et Rose) S. Zárate, comb. et stat. nov. Basiónimo: *Leucaena paniculata* Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):128. 1928. TIPO: MÉXICO. MORELOS: "Cuernavaca, near". *Rose y Rose* 11090 (holotipo, NY!; isotipo US!, microficha núm. 367, MEXU!) *Leucaena pallida* Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 3(2):126. 1928. TIPO: MÉXICO. JALISCO: "Huejuquilla, near". *J.N. Rose* 2569 (holotipo, NY!, neg. 9333, NY, foto, MEXU!). *Leucaena oaxacana* Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):127. 1928. TIPO: MÉXICO. OAXACA: Oaxaca, "near the city of". *Rose y Hough* 4648 (holotipo, NY!; isotipo, US!, foto, MEXU!, microficha núm. 367, MEXU!). *Leucaena dugesiana* Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):127, 128. 1928. TIPO: MÉXICO. GUANAJUATO: Guanajuato. *Rose y Hough* 4841 (holotipo NY!).

Árboles, arbolitos o arbustos de 4-12 (-15) m de alto; corteza pardusca, lisa, con lenticelas evidentes, no suberizada. Ramas cilíndricas o muy ligeramente angulares cuando jóvenes. Pecíolo 0.8-2.5 (-3) cm de largo; glándulas una entre el primer par de pinnas, a veces una entre los primeros dos o más pares, orbiculares, oblongas, elípticas u obovadas, cóncavas o asurcadas, a veces planas, 3-4 mm de largo; raquis (5.8-) 11-18 cm de largo; pinnas (7-) 15(-30) pares, 3-7 (-12) cm de largo; folíolos (17-) 37 (-62) pares, 3.5-7 mm de largo, 1-2 mm de ancho, lineares, la base truncada u oblícua, asimétrica, apice redondeado, apiculado o agudo, papilosos, pubérulos o glabros, ciliados. Pedúnculo de la inflorescencia 1.5-4.5 cm, a veces carinados; capítulos en anthesis 1.4-1.8 cm de diámetro, en botón alrededor de 7 mm de diámetro; cáliz 2.5-3.8

mm de largo, corola 3.5-5 mm de largo, anteras rojizas. Pedúnculos de la infrutescencia 1.5-4.5 cm de largo; fruto 6.2-16 cm de largo, 0.8- 1.9 cm de ancho, estúpide de 5-15 mm, a veces con un rostelo en el ápice, membranáceo a cartáceo, moreno-rojizo o pardo-amarillento, a veces con un plexo formado por la anastomosis de numerosas venaciones junto al margen mismo, glabro. Semillas oblongo-elípticas u obovadas, (5.1-) 6.9 (-9.2) mm de largo, (3.6-) 5.5 (-7.3) mm de ancho, castaño-rojizas o amarillentas. Plántulas de filotaxia dística. Tetraploide.

Distribución, hábitat y fenología. Distribuida como la subespecie típica, pero ocupando las partes más altas. Existen ejemplares tipo de Jalisco y Guanajuato, pero allí no se ha colectado recientemente este taxon. Una sola colecta de Zacatecas, un tanto cuanto distinta (Fig. 6). Suelo calizo. En selva baja caducifolia, llegando a ser dominante. Altitudes de 1200-2700 msnm. Floración y fructificación, julio a marzo y de julio a abril.

Nombres. "Guaje barbero", (llamado así por ser depilatorio), mencionada por Hernández (1960) como "pepetoaxin" (guaje mucilaginoso, mexicano), capítulo CXXV, Morelos; "ndwan duchi" (guaje, mixteco) zona de La Montaña, Guerrero; "guajal de campo", "lobada le-eg" (guaje silvestre, zapoteco de Guelatao), "lya gusgih" (guaje de lluvias, zapoteco de Mitla), Oaxaca. En Puebla "guaje colorado".

Usos. Comida en ocasiones, cultivada en zonas con menor temperatura que donde se cultiva *L. e.* subsp. *esculenta*, o como en Mitla, donde se cultivan ambas y cada una se utiliza en distintas temporadas. En sitios como Tepoztlán, Morelos se la considera tóxica "comida ocasiona la caída del cabello" (véase Hernández, 1960: capítulo CXXV, en parte). Informes no confirmados indican la "hibridación" entre subespecies para mejorar a *L. e.* subsp. *paniculata*. Medicinal: comiendo las semillas con frecuencia fortalece poco a poco los pulmones, Nochixtlán, Oaxaca. Vulnerario, la corteza molida cura heridas difíciles. Mencionado por Hernández (1960: capítulo CXXV) como "pepetoaxin" (guaje mucilaginoso, mexicano).

Material representativo. MÉXICO. ZACATECAS: Taylor y Taylor 6169 (MO). PUEBLA: Hughes 1318, 1319 (MEXU); Jaramillo M33 (MEXU); Koch 73172 (ENCB; MEXU; MO); Miranda 2437 (MEXU); Sousa et al. 8917, 9375, 9812 (MEXU); Zárate 673, 682, 683, 712 (MEXU). MORELOS: Dorado 7, 1087, 1117 (MEXU); Grether 277 (MEXU); Miranda 941, 2437 (MEXU); J. Vázquez 2906, 2913 (MEXU); Zárate 72, 94 (MEXU). GUERRERO: Contreras 995 (MEXU); Delgado S. 180 (MEXU); Viveros y Casas 144 (MEXU). OAXACA: Putla: Sousa et al. 2674 (MEXU); Tlaxiaco: Sousa et al. 9863 (MEXU). Huajuapán de León: Koch 73172 (ENCB; MEXU); Sousa et al. 4602, 9377 (MEXU); Zárate 639 (MEXU). Teposcolula: Sousa et al. 2673, 5677, 5687, 6228, 7216, 7219, 9756, 9851 (MEXU). Nochixtlán: Grether 720 (MEXU); Zárate 634, 636 (MEXU). Centro: Conzatti 2520 (MEXU). Teotitlán: Sousa et al. 8085, 9332, 9372 (MEXU). Cuicatlán: Delgado S. 578 (CHAPA; MEXU); Zárate 620-622 (MEXU). Ixtlán: E. García 438 (CHAPA; MEXU); S. Magallanes 182 (MEXU); Zárate 623, 625, 626 (MEXU). Tlacolula: Ernst 2408 (MEXU); Sousa et al. 10027 (MEXU).

7c. *Leucaena esculenta* (Mociño et Sessé ex A.DC.) Benth. subsp. *matudae*, S. Zárate, subsp. nov. TIPO: MÉXICO. GUERRERO: Casa Verde, Cañón de Zopilote. Diciembre

12 de 1978; fruto. "Guaje chismoso". *Halbinger 288* (holotipo, MEXU; isotipo, ENCB). Fig. 7.

L. esculentae subsp. *esculentae* similis, sed arbor 4-8 m alta, ramis cylindricis, glandula petiolari cylindrica elevata patenti, altitudine latitudinem majori vel aequanti; foliolis linearibus breviter ciliatis, striis minutis glanduliferis punctatis.

Árboles de 4-8 m de alto; corteza gris claro a pardo, escasamente verrucosa, suberizada. Ramas cilíndricas. Pecíolo 2-4 cm con una glándula cilíndrica, elevada, tan alta como ancha, o más alta, en juveniles hasta acicular a veces suborbicular a elíptica, ca. 1.5 mm de diámetro; raquis 8-17 cm de largo, pinnas 10-15 pares, 3-13 cm de largo; folíolos (54-) 59 (-70) pares, 8 mm de largo, 1.4 mm de ancho, lineares, base oblicua truncada, ápice agudo, la superficie con estrias diminutas punteado glandulares, brevemente ciliados. Pedúnculo de la inflorescencia 1.5-4.5 cm, a veces carinados; capítulos en anthesis (1.1-) 1.2 (-1.5) cm de diámetro; en botón 7-12 mm de diámetro; cáliz 2.5-3.8 mm de largo, corola 3.5-5 mm de largo, anteras incoloras. Pedúnculo de la infrutescencia 1.5-4.5 cm de largo; fruto 15-18 cm de largo máximo, 2 cm de ancho, estípites menor a 1 cm, a veces con un rostelo en el ápice, cartáceo, de color moreno rojizo oscuro, con un plexo formado por la anastomosis de numerosas venaciones junto al margen mismo, glabro. Semillas anchamente oblongas, oblicuas con la apícula inequilátera, (6.3-) 7.8 (-8.9) mm de largo, (5.0-) 6.4 (-7.7) mm de ancho, castaño rojizas o amarillentas. Plántulas de filotaxia dística. Diploide.

Leucaena esculenta subsp. *matudae* se dedica al Dr. Eizi Matuda, quien exploró esta área, colectando plantas así como valiosa información etnobotánica.

Distribución, hábitat y fenología. Endémica a la parte central de la depresión del Balsas, en Guerrero (Fig. 6). En vegetación de selva baja caducifolia, en laderas pronunciadas. Suelo: Calizo.

Nombres. "Guaje retinto", "guaje risueño", "guaje chismoso", "guaje jilguero", "guaje brujo", "chiquimoloaxin" (guaje jilguero, de oaxin y chiquimolin [Simeon, 1984], o chiquimole [Santamaría, 1959] que significa jilguero o chismoso; o bien "guaje que se hiende", de oaxin y chiquimoloa, hacer hendiduras en madera o piedra [Simeon, 1984], mexicano) Cañón de Zopilote, Guerrero. El "tlapaloaxin" (guaje escarlata, mexicano) de Hernández (1960: capítulo CXXXII), probablemente se refiera a este taxon.

Usos. Rara vez se come; descrita como de sabor dulzón. Utilizada igual que "xaxcua" (significado desconocido, mexicano) (Martínez, 1979), como vulnerario; la corteza molida con miel sana las heridas de difícil cicatrización, propiedad común con *L. esculenta* subsp. *esculentae* y *L. e.* subsp. *paniculata* (Chilapa y Zitlala, Guerrero). Hernández (1960: capítulo CXXXII) cita el uso medicinal del "tlapaloaxin" (guaje escarlata, mexicano). En la actualidad, la corteza es utilizada localmente en medicina tradicional, como adivinatorio. La corteza contiene triptaminas, pero no se sabe cuáles en particular.

Paratipos. MÉXICO. GUERRERO: A 8 km al E de Xochipala, camino arriba del Cañón de Zopilote, 850 msnm, 9 de noviembre de 1973, *Breedlove 35999* (MEXU); Maxela, Cañón de Zopilote, fl. fr., *Halbinger s. n.* (MEXU); A 12 km al S de Mezcala, 565 msnm, 6 de diciembre de 1982, fl. fr., selva baja caducifolia con *Mimosa* y *Bursera*, *Rico 425* (MEXU); Cañón de Zopilote cerca de Milpillás, mpio. Zumpango del Río, 750 msnm, 3 de julio de 1966, fl., selva baja caducifolia, *Rzedowsky 22604* (ENCB; MEXU); a 2 km por la desviación a Filo de Caballo, carretera Acapulco-México, 28 de marzo de 1980, fr, selva baja caducifolia en cañada con *Bursera*, roca caliza con cuarzo, *Zárate 505* (MEXU); a 12 km al SE del río Mezcala sobre la carretera México-Acapulco, 6 de octubre de 1981, estéril, *Zárate 590* (MEXU); 1.5 km por la desviación a Filo de Caballo, a 4 km al S del Puente sobre el río Mezcala, carretera México-Acapulco, 6 de octubre de 1981, fl. fr., *Zárate 591-593* (MEXU); Xalita, en campo abierto, colindando con terrenos de Maxela, 9 de octubre de 1981, estéril, *Zárate 600* (MEXU); 4 km al SE de Mezcala, mpio. Zumpango del Río, 850 msnm, 5 de julio de 1980, fl., fr., selva baja caducifolia, suelo derivado de rocas de la Formación Balsas, *Contreras J. 427* (MEXU); 500 km al N de Venta Vieja (km 64 de la carretera Iguala-Chilpancingo), 1° de octubre de 1980, fl., matorral secundario, suelo derivado de rocas de la Formación Morelos, *Contreras J. 632* (MEXU); 4 km al SO de Mezcala, 26 de febrero de 1987, fr., matorral muy árido, *Hughes 883* (MEXU); 6 km al SSO de Mezcala en el valle seco del río Xochipala, 13 de agosto de 1991, fl., laderas rocosas con pendiente pronunciada con *Bursera*, *Acacia*, *Lysiloma*, *Caesalpinia*, *Goldmania*, *Haematoxylon* y *Crescentia*, *Hughes 1511* (MEXU).

Discusión. *Leucaena esculenta* es una especie muy variable y con un amplio ámbito geográfico que indica una dilatada historia de aislamiento y diferenciación, que, a juzgar por la distribución al norte de la faja volcánica transmexicana, por lo menos es anterior al Pleistoceno. Además, algunos taxa han sido difundidos por el hombre, a lo largo de una prolongada historia de interacción con este grupo de plantas. Es probable que *L. e. esculenta* sea originaria de Guerrero, ya que en las partes altas cercanas a Iguala y Chilpancingo, se la puede encontrar silvestre; tal vez también de otros sitios, entre los estados de Michoacán, Guerrero, Morelos y Oaxaca (cuenca del Balsas). Las formas endémicas o con distribución limitada se nombran como subespecies: *L. esculenta* subsp. *paniculata*, *L. e.* subsp. *matudae*, de cañones y cuencas desde Guerrero y Puebla a Oaxaca la primera, la segunda es endémica al Cañón de Zopilote, Guerrero. Excepto esta última, los taxa incluidos en esta especie son cultivados en alguna medida, y tal vez fue así desde hace mucho tiempo. Sin duda, esta especie es una de las de mayor interés etnobotánico y sistemático en el género, tanto por su variación natural como por su utilización e historia de interacción con el hombre en México. Ellen Messer (1978) informa de la existencia de "lya kures" (guaje de lluvias) y "lya gusgih" (guaje de sequía) sin distinguirlos taxonómicamente; estos árboles son *L. e. paniculata* y *L. e. esculenta*, respectivamente.

La forma de las ramas, y las características de hojas y frutos distinguen a las subespecies *esculenta* y *paniculata*. La subespecie *matudae*, se caracteriza por sus glándulas cilíndricas más altas que anchas, forma que es única entre la especie, si bien este carácter puede variar. Esta subespecie puede parecer distante del resto de los taxa reconocidos aquí dentro de la especie, sin embargo la combinación de caracte-

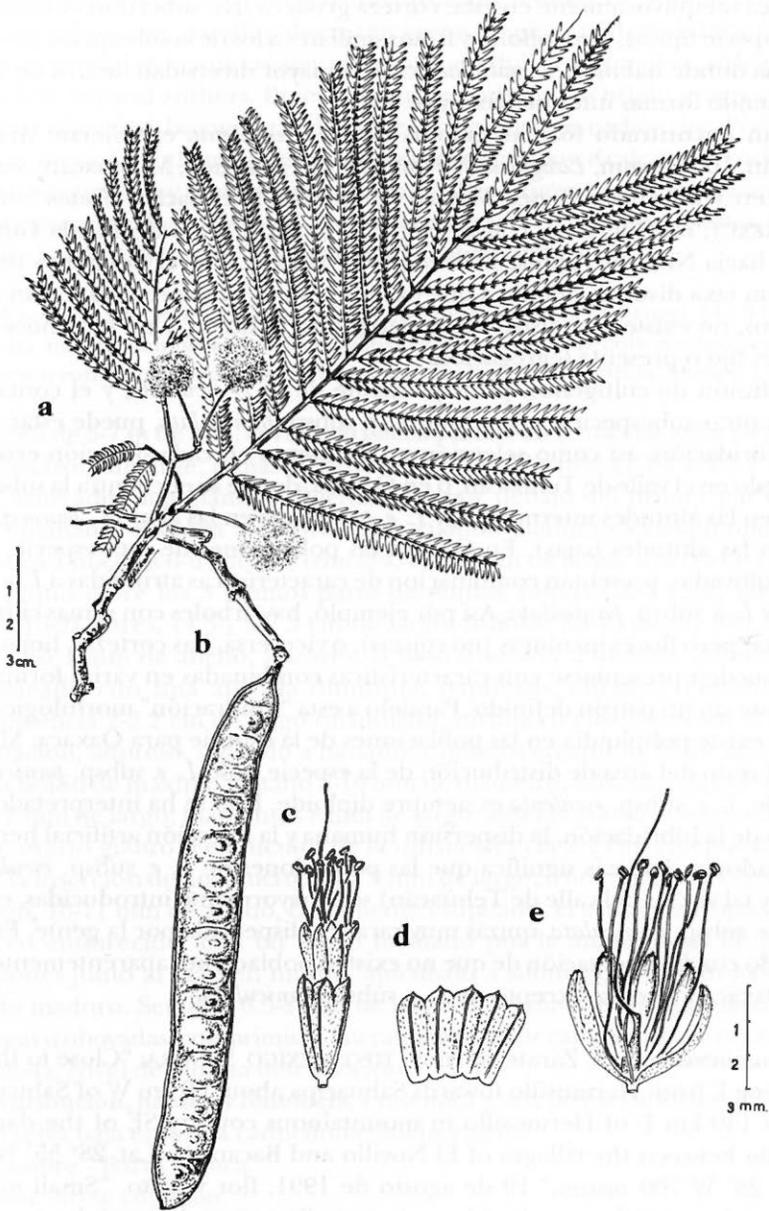


Fig. 7. *Leucaena esculenta* subsp. *matudae*. a. Rama con inflorescencias; b. rama con fruto; c. Flósculo; d. Cáliz extendido; e. Flósculo extendido, sin el cáliz. Rama con flores tomado de *Halbinger s.n.*; fruto, tomado de *Halbinger 288*.

res la ubica inequívocamente en ésta: corteza grisácea lisa, suberizada y flores blancas (subespecie típica), y los folíolos y frutos similares a los de la subespecie *paniculata*. En la zona donde habita *L. e. matudae* existe la mayor diversidad dentro de la especie, existiendo formas intermedias entre taxa.

Se han encontrado formas pelosas de *L. e. esculenta* en: Sierra Madre de Michoacán, 1000 msnm, *Langlassé 863* (MEXU); El Tiquicheo, Michoacán, *Soto N. 53* (MEXU); cerca de Temascaltepec, México y Zitácuaro, Michoacán, *Hinton 5945, et al. 13371* (MEXU); en Guerrero, *Hughes 893, 894* (MEXU); cerca de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, hacia Nido de Aguila, *Miranda 5889* (MEXU). Por el momento no se les asigna a un taxa distinto, debido a que excepto estos ejemplares, no se han encontrado otros, no existe una distribución geográfica definida, y no se conoce si este carácter es fijo o presenta segregación.

La difusión de cultígenos, principalmente de *L. e. esculenta*, y el contacto de éstos con otras subespecies, sobre todo *L. e. subsp. paniculata*, puede estar ocasionando hibridación, así como selección y aislamiento en cada situación ecológica, por ejemplo en el valle de Tehuacán, o en Oaxaca, donde se encuentra la subespecie *esculenta* en las altitudes intermedias, y *L. e. paniculata* en las altas (*L. leucocephala* se cultiva en las altitudes bajas). En Oaxaca las poblaciones de esta especie, por lo regular cultivadas, presentan combinación de características atribuidas a *L. e. subsp. esculenta* y *L. e. subsp. paniculata*. Así por ejemplo, hay árboles con ramas cilíndricas (no aladas) pero flores incoloras (no rojizas), o viceversa. Las cortezas, hojas, flores y frutos pueden presentarse con características combinadas en varias formas, aparentemente sin un patrón definido. Paralelo a esta "infiltración" morfológica, se ha visto que existe poliploidía en las poblaciones de la especie para Oaxaca. Mientras que en el resto del área de distribución de la especie, sólo *L. e. subsp. paniculata* es poliploide, *L. e. subsp. esculenta* es siempre diploide. Esto se ha interpretado como un efecto de la hibridación, la dispersión humana y la selección artificial hecha por los cultivadores. Además significa que las poblaciones de *L. e. subsp. esculenta* en Oaxaca (y tal vez las del valle de Tehuacán) son mayormente introducidas, excepto las de *L. e. subsp. paniculata*, quizás muy rara vez dispersada por la gente. Esto está de acuerdo con la observación de que no existen poblaciones aparentemente silvestres en Oaxaca y Puebla, excepto de *L. e. subsp. paniculata*.

8. *Leucaena involucrata* S. Zárate, sp. nov. TIPO: MÉXICO. SONORA: "Close to the road running E from Hermosillo towards Sabuaripa about 60 km W of Sahuaripa or about 140 km E of Hermosillo in mountainous country SE of the dam at El Novillo between the villages of El Novillo and Bacanora. Lat 28° 55' N Long. 109° 28' W 700 msnm." 19 de agosto de 1991; flor y fruto. "Small multiple-stemmed tree with spreading branches tending towards pendulous to 5m ht Bark mid metallic grey, smooth with horizontally aligned rusty brown slightly raised lenticels, inner bark greenish then dark grey. Leaves mid grey green, petiolar gland green. Flower heads arranged in leaf axils on actively growing

shoots. Flowers sweetly scented and attracting a range of bees and small wasps. Calyx pale cream, corolla pale creamy green, brighter mid green lobe tips, stamen filaments and style pale creamy white, anthers dull orange yellow, style protruding slightly beyond anthers. Ripe and unripe pods mid to bright green and slightly glossy when ripe, becoming mid orange to chestnut brown when ripe. Pods dehiscent from tip along both margins. Locally frequent on exposed calcareous rocky outcrops and cuttings in dry thorn scrub with *Tecoma*, *Rhus*, *Yucca*, *Acacia*, *Mimosa* and *Lysiloma*, otherwise rare. 'barra blanca.' Associated material: seeds, flowers, photos. Duplicates: FHO, K, MEXU, MO, NY..." *Hughes 1522* (holotipo, MEXU). Fig. 8.

Arbor 5-7 m alta, rami cylindrici; pinnae 15-21-jugae; foliola 33-49-juga, (4-) 5-6 mm longa, 1 mm lata, linearia, minute apiculata, papillosa, ciliata; glandula petiolaris subrotunda; alabastrum involucri conspicuum, edentatum. Legumen chartaceum induratum, lineare, 1.1 cm latum.

Árbol de 5-7 m de alto; corteza grisácea parda con lenticelas amarillentas orientadas horizontalmente; ramas cilíndricas, glabras. Pecíolo (1.2-) 1.4-2.7 (-3) cm de largo, asurcado, una glándula ligeramente por debajo del primer par de pinnas, joven aplanada, oblonga a suborbicular, cuando madura elevada u oblicuamente cilíndrica a obcónico-truncada, cóncava, casi 2 mm de largo, a veces una glandulita en el raquis entre los 3 últimos pares de pinnas; raquis (10-) 15-17 cm de largo, pinnas 15-21 pares, (4.3-) 5-7.5 cm de largo; folíolos 33-49 pares, (4-) 5-6 mm de largo, casi 1 mm de ancho, lineares, la base truncada u oblicua, asimétrica, ápice redondeado con una apícula diminuta, papilosos, ciliados. Pedúnculo de la inflorescencia 2-3.2 cm de largo carinulado; involucre envolvente en el botón, sin indentación, adpreso, sagitado a hastado; capítulos en anthesis 16-19 mm de diámetro, en botón de máximo tamaño 8-10 mm de diámetro; flósculos de casi 4 mm, cáliz casi 2.8 mm de largo; filamentos 8 mm de largo; anteras pilosas color naranja amarillento; ovario glabro. Pedúnculos de la infrutescencia 2.4 cm; receptáculo medido desde la inserción del involucre hasta 9 mm de largo; frutos lineares, cerca de 16 cm de largo, 10-11 mm de ancho, cortamente estipitado, el estúpido abrupto, de 5 mm, cartáceo endurecido, con un plexo formado por la anastomosis de numerosas venaciones junto al margen mismo, apiculado a subulado, de color castaño claro cuando maduro. Semillas 6.5-8 mm de largo, 4.5-6 mm de ancho, subromboides a oblongas u obovadas, comprimidas lateralmente, color castaño oscuro rojizo. Filotaxia espiralada. Nivel de ploidía desconocido.

Distribución, hábitat y fenología. Endémica a una pequeña zona de Sonora (Fig. 6). En selva baja espinosa caducifolia. Suelo: calizo.

Nombre. "Barra blanca".

Usos. No se conocen.

Paratipos. MÉXICO. SONORA: Sahuaripa-Tónichi 150 K al E de Hermosillo. 300-500 msnm, 12 de junio de 1976, fl. Selva baja espinosa caducifolia. *R. Hernández 2389* (MEXU); Ca. road E from Hermosillo-Sahuaripa ca. 60 km W of Sahuaripa or ca. 140 km E of Hermosillo, SE of

the dam at El Novillo ca. El Novillo and Bacanora. Lat. 28° 55' N Long. 109° 28' W. 'barra blanca.' 19 de agosto de 1991. Fl. *Hughes 1523* (FHO, K, MEXU, MO, NY).

Discusión. Inicialmente esta especie se consideró cercana a *L. esculenta*, pero aun cuando la relación entre ambos taxa es aparente, el aislamiento morfológico y geográfico ameritan segregarla como especie independiente. *Leucaena involocrata* se diferencia de las subespecies de *L. esculenta* por su distribución endémica y disjunta, además de por sus flores amarillentas, su característico involucre (mayor que en las otras subespecies y sin indentación) y por sus frutos angostos. Este último carácter, y sus flores amarillentas son típicos de las especies septentrionales del género (*L. greggii* y *L. retusa*), e indican adaptación al medio xerofítico. En general la *L. involocrata* es más afín a *L. e.* subsp. *paniculata* que a cualquier otro taxon del género. La existencia de colectas (escasas) en el centro-norte de México (Zacatecas, Jalisco y Guanajuato) indican que antes pudo existir una población más ampliamente distribuida de esta subespecie, y que *L. involocrata* pudo estar relacionada con estas poblaciones hoy reducidas o extintas.

9. *Leucaena collinsii* Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):126. 1928. TIPO: MÉXICO. CHIAPAS:

"Castla Gutierrez" [Tuxtla Gutiérrez]. *Collins y Doyle 157* (holotipo, NY!)

9b. *Leucaena collinsii* Britton et Rose subsp. *collinsii*.

Árboles o arbolitos de 3.5-10 m de alto; corteza estriada de color pardo moreno con lenticelas prominentes de color ferrugíneo; ramas cilíndricas, jóvenes tomentosas. Pecíolo (1.2-) 2-2.5 (-3) cm de largo, tomentoso; glándula una entre el primer par de pinnas, obovada, cóncava u aplanada, foraminada o asurcada, 3-5 mm de largo, 1-2.5 mm de ancho; raquis (8-) 10-16 (-21) cm de largo, tomentoso, pinnas (7-) 11-20 pares, 7-9.7 (-10.8) cm de largo; folíolos (35-) 40-56 pares, (4-) 6-9 mm de largo, 1-2 mm de ancho, lineares a oblongos, falcados, la base inequilátera, el ápice agudo o apiculado, tomentosos. Pedúnculo de la inflorescencia 1.5-2.2 cm de largo; capítulos en anthesis 1.5-1.9 cm de diámetro, en botón de máximo tamaño 0.8-1 cm de diámetro; cáliz alrededor de 3.5 mm de largo, color blanco crema o distalmente verdoso, corola de pétalos libres desde la base, alrededor de 4.5 mm de largo, color blanco crema o distalmente verdosa, filamentos de 1 cm de largo, anteras pilosas, de color blanco crema. Pedúnculo de la infrutescencia (1-) 1.5-2.5 cm de largo; (12-) 14-21 cm de largo, 1.6-2 (2.5) cm de ancho, pardo o rojizo oscuro, liso y con la venación muy poco prominente, margen ligeramente prominente, estúpido subulado o ausente de 0.7-1.7 cm de largo. Semillas (6.4-) 6.7 (-6.9) mm de largo, (3.6-) 3.8 (-3.9) mm de ancho. Plántulas de filotaxia dística. Diploide.

Distribución, hábitat y fenología. Distribuida en México sólo en el estado de Chiapas (Fig. 6), llegando hasta el norte de Guatemala. *Leucaena collinsii* subsp. *zacapana* Hughes (1991) es endémica al sur de Guatemala, distinguiéndose por las dimensiones menores de sus folíolos y frutos (Hughes, 1993). Ambas subespecies

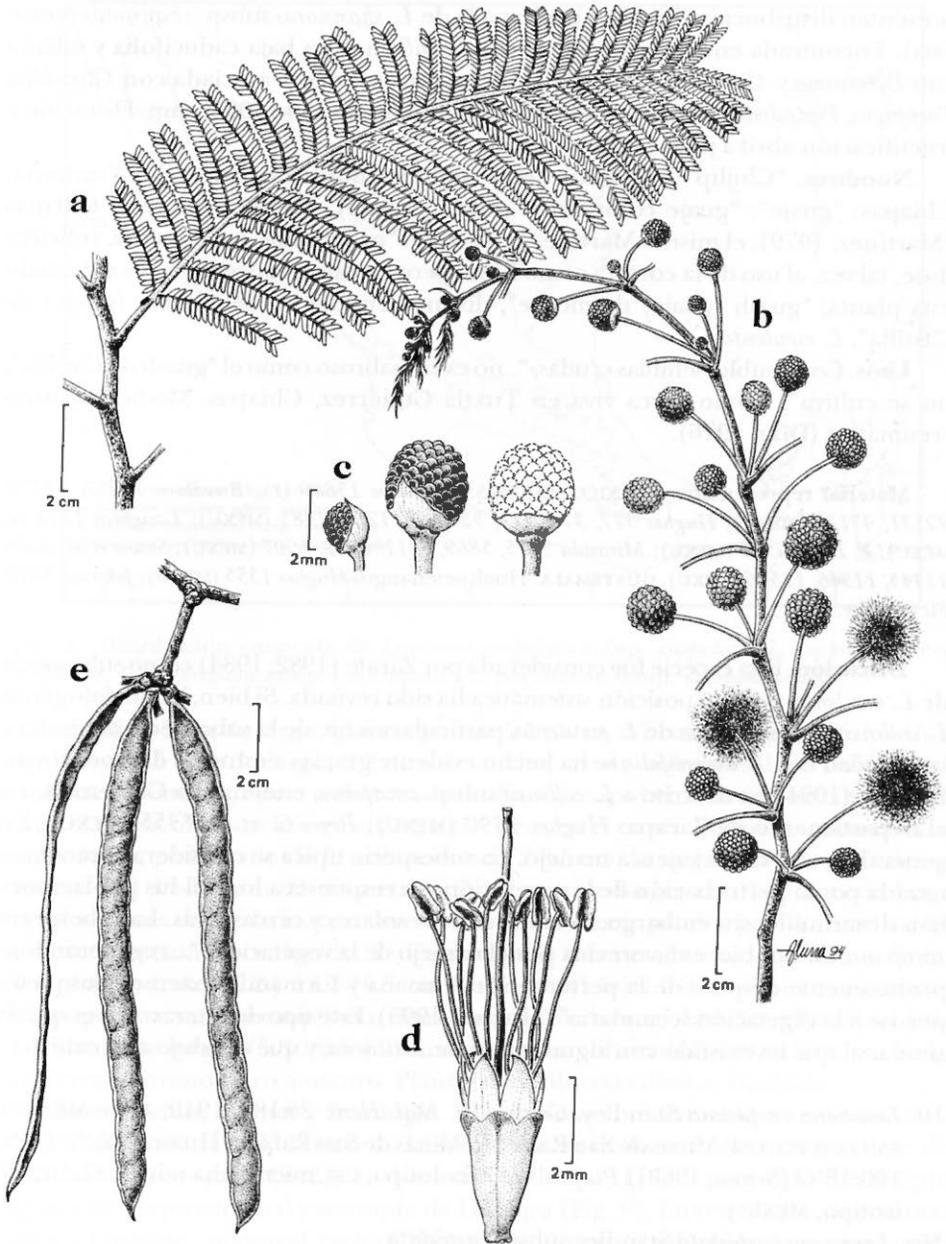


Fig. 8. *Leucaena involucrata*. a. Rama con hojas; b. Rama con inflorescencias; c. Detalle del capítulo en botón, mostrando el involucre envolvente; d. Flósculo; e. Infrutescencia. Tomado de Hughes 1522.

presentan distribución disyunta, similar a la de *L. shannonii* subsp. *shannonii* (véase ésta). Encontrada en terrenos planos con *Sabal*; en selva baja caducifolia y sabana con *Byrsonima* y *Curatella*; cultivada en cercos vivos, a veces asociada con *Glicíndia*, *Poeppigia*, *Piptadenia* y *Acacia*. Suelo calizo. Altitudes de 450-1100 msnm. Floración y fructificación abril a julio y julio a marzo.

Nombres. "Chijlip" (tojolabal; "chij" significa dulce), cerca de La Trinitaria, Chiapas; "guaje"; "guaje colorado"; "guash" (guaje), Tuxtla Gutiérrez, Chiapas (Martínez, 1979); el mismo Martínez la da como "majahuilla" en Veracruz, refiriéndose, tal vez, al uso de la corteza como fibra, pero en esta entidad no se ha colectado esta planta; "guash (guaje) de monte", distinguiéndola así del "guash (guaje) de Castilla", *L. esculenta*.

Usos. Comestible, semillas crudas, "...no es tan sabroso como el "guash de Castilla", no se cultiva". Como cerca viva en Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Medicinal: anti-reumática (Díaz, 1976).

Material representativo. MÉXICO. CHIAPAS: *Breedlove 13889* (F); *Breedlove 37257, 41777, 42131, 47125* (MEXU); *Hughes 377, 378, 513, 527,662, 1290, 1485* (MEXU); *Laughlin 1272* (F, MEXU); *E. López 7575* (MEXU); *Miranda 5415, 5869, 6411, 6862, 6907* (MEXU); *Sousa et al. 6683, 11343, 11346, 11596* (MEXU). GUATEMALA. Huehuetenango: *Hughes 1355* (MEXU); *Johnson 1972-80* (MEXU).

Discusión. Esta especie fue considerada por Zárate (1982; 1984) como subespecie de *L. esculenta*, pero su posición sistemática ha sido revisada. Si bien, la morfología de *L. collinsii* la ubica cerca de *L. esculenta*, particularmente de la subespecie *paniculata*, su afinidad con *L. diversifolia* se ha hecho evidente gracias a estudios de isoenzimas. Hughes (1991) ha descrito a *L. collinsii* subsp. *zacapana*, endémica a Guatemala, en el departamento de Zacapa: *Hughes 1390* (MEXU); *Reyes G. et al. 1355* (MEXU). En general, la especie es sujeta a manejo. La subespecie típica se considera como amenazada por la perturbación de la vegetación, en respuesta a lo cual sus poblaciones han disminuido; sin embargo, se cultiva en los solares y cercas vivas. La subespecie *zacapana*, en cambio, es favorecida por el manejo de la vegetación: "...regenerándose profusamente después de la perturbación humana y formando extensos bosquetes puros en la vegetación secundaria" (Hughes, 1993). Este tipo de interacción es quizás similar al que ha existido con algunos taxa de *Leucaena*, y que condujo a su cultivo.

10. *Leucaena cuspidata* Standley, *Contr. U.S. Natl. Herb.* 20:189. 1919. TIPO: MÉXICO. SAN LUIS POTOSÍ: Minas de San Rafael (o Minas de San Rafael y Huascamá, 22°13'N, 100°15'O [Sousa, 1969]) *Purpus 5183* (holotipo, US!, microficha núm. 367, MEXU!; isotipo, MEXU!)

10a. *Leucaena cuspidata* Standley subsp. *cuspidata*

Arbustos o arbolitos de 1.5-4 m de alto; ramas cilíndricas, glabras. Estípulas 2-3 mm de largo; pecíolos 1.5-2.5 cm de largo; glándulas orbiculares aplanadas, cóncava-

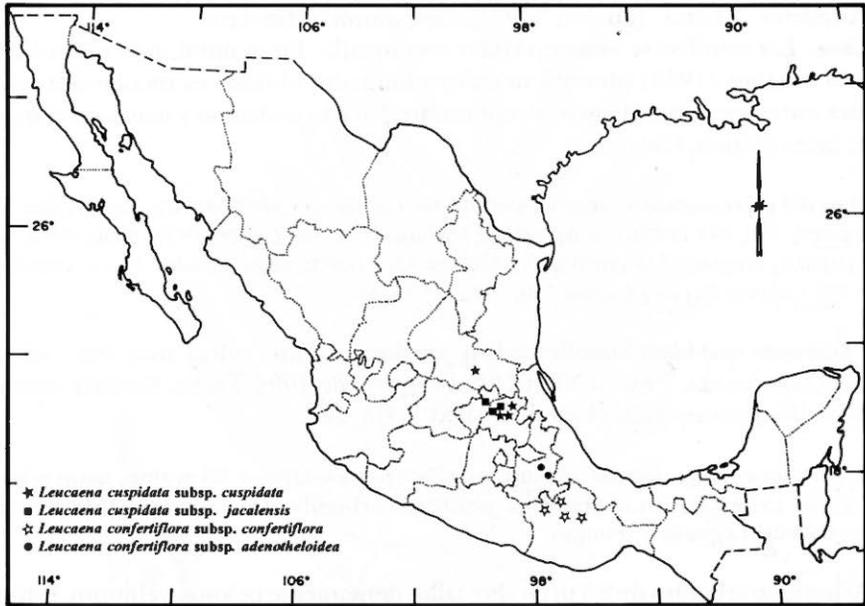


Fig. 9. Distribución conocida de *Leucaena cuspidata* subsp. *cuspidata*, *L. cuspidata* subsp. *jacalensis*, *L. confertiflora* subsp. *confertiflora* y *L. confertiflora* subsp. *adenotheleidea*.

vas; raquis 3-8 cm de largo, glabro, pinnas 5-9 pares, 4-7 cm de largo; folíolos 15-40 pares, ca. 4.5 mm de largo, 2.2 mm de ancho, ovado oblongos, base redondeada oblicua o truncada, ápice redondeado u obtuso, cuspidado, cartáceos, ciliados, brillantes, verde olivo oscuro en el haz, más claros en el envés. Inflorescencias en fascículos laxos; pedúnculo de la inflorescencia 2-3.5 cm de largo, glabro; capítulos en antesis (8-) 11-14 mm de diámetro; cáliz 2 mm de largo; corola 3 mm de largo, pétalos libres desde la base, a veces unidos dos o más pétalos por la parte media, gineceo funcional o reducido. Pedúnculo de la infrutescencia ca. de 3.3 cm de largo, glabro; fruto (1.2-) 14.2-16.5 cm de largo, (1.3-) 1.5-2.0 (-2.5) cm de ancho, oblongo, cortamente estipitado, moreno a rojizo claro, glabro. Semillas (7.4-) 8-9.5 (-10) mm de largo, (5.3-) 6-8 (-9) mm de ancho, obovadas a suborbiculares, algo oblicuas, moreno claro a oscuro. Plántulas de filotaxia dística. Diploide.

Distribución, hábitat y fenología. Distribuida en el extremo meridional de la sierra Madre Oriental, dentro de la subprovincia de los surcos cercanamente dispuestos (Ferrusquía, 1993), en los estados de San Luis Potosí (localidad tipo), Querétaro septentrional y noroeste de Hidalgo (Fig. 9). En vegetación de matorral alto subinermes; matorral esclerófilo; matorral perturbado con *Agave lechuguilla*; bosque bajo con *Juniperus flaccida*; bosque de *Pinus cembroides* y *Juniperus deppeana*. Suelo calizo. Altitudes cercanas a los 2000 msnm. Floración y fructificación de diciembre a mayo y de julio a noviembre.

Nombres. "Huaxi" (guaje); "efe" (guaje, otomí), Hidalgo.

Usos. Las semillas se comen crudas con tortilla. En general, no cultivada, aun cuando Hughes (1993) observó su cultivo limitado; el fruto es recolectado en los montes entre los meses de julio y septiembre para su consumo y venta en el mercado de Ixmiquilpan, Hidalgo.

Material representativo. MÉXICO. SAN LUIS POTOSÍ: *Purpus* 5183 (MEXU); *Zárate y Sáiz* 330, y *Niahan* 585, 586, 588 (MEXU). HIDALGO: *G. Medrano et al.* 8860, 9390, 9458, 9460, 9490, 9517, 9534 (MEXU); *Hughes* 1528 (MEXU); *F. Martínez* 4210 (ENGB; MEXU); *Nabor R. s.n.* (MEXU); *O. Téllez* 307 (MEXU); *Zárate y Niahan* 550, 552, 555 (MEXU).

10b. *Leucaena cuspidata* Standley subsp. *jacalensis* Zárate, subsp. nov. TIPO: MÉXICO. HIDALGO: Jacala, 7 km al NE de. 15 de agosto de 1964. Fruto. Encinar alterado. *González Quintero* 1292 (holotipo, MEXU). Fig. 10.

L. cuspidatae subsp. *cuspidatae* similis, sed arbor parva vel frutex 2-5 m altus, ramis velutinis, junioribus canescentibus, glandula petiolaris orbiculariter concava; foliolis dense pubescentibus. Legumine velutino.

Arbustos o arbolitos de 2-5 m de alto; tallos densamente pelosos, velutinos. Estípulas 2-3 mm de largo; pecíolos 1.5-2.5 cm de largo; glándulas orbiculares aplanadas, cóncavas; raquis 7-12 cm de largo, velutino, pinnas 7-14 pares, 4-7 cm de largo; folíolos 24-45 pares, ca. 4.5 mm de largo, 2.2 mm de ancho, ovado oblongos, base redondeada oblícua o truncada, ápice redondeado u obtuso, cuspidado, cartáceos, densamente pelosos, verde olivo oscuro en el haz, más claros en el envés, con aspecto canescente. Inflorescencias en fascículos laxos; pedúnculo de la inflorescencia 2-3.5 cm de largo, densamente velutino; capítulos en anthesis (8-) 11-14 mm de diámetro; cáliz 2 mm de largo; corola 3 mm de largo, pétalos libres desde la base, a veces unidos dos o más pétalos por la parte media, gineceo funcional o reducido. Pedúnculo de la infrutescencia ca. 3.3 cm de largo, densamente velutino; fruto 8-15 cm de largo, 2.1-2.9 cm de ancho, oblongo, cortamente estipitado, moreno a rojizo claro, velutino. Semillas (7.4-) 8-9.5 (-10) mm de largo, (5.3-) 6-8 (-9) mm de ancho, obovadas a suborbiculares, algo oblicuas, moreno claro a oscuro. Plántulas de filotaxia dística. Diploide (?).

Distribución, hábitat y fenología. Distribuida en la porción central del ámbito de la subespecie típica, siendo endémica a los alrededores de Jacala, Hidalgo y áreas aledañas en Querétaro (Fig. 9). En vegetación de bosque de *Quercus mexicana*, *Juniperus flacciday Pinus* sp. Suelo calizo. Altitud 1500 msnm. Floración y fructificación como *L. c. cuspidata*, tal vez algo más precoz.

Nombres. "Huaxi" (guaje); "efe" (guaje, otomí), Hidalgo.

Usos. Las semillas son comidas crudas con tortilla. En general, no cultivada, aun cuando Hughes (1993) observó su cultivo limitado; el fruto es recolectado en los montes entre los meses de julio y septiembre para su consumo y venta en el mercado de Ixmiquilpan, Hidalgo.

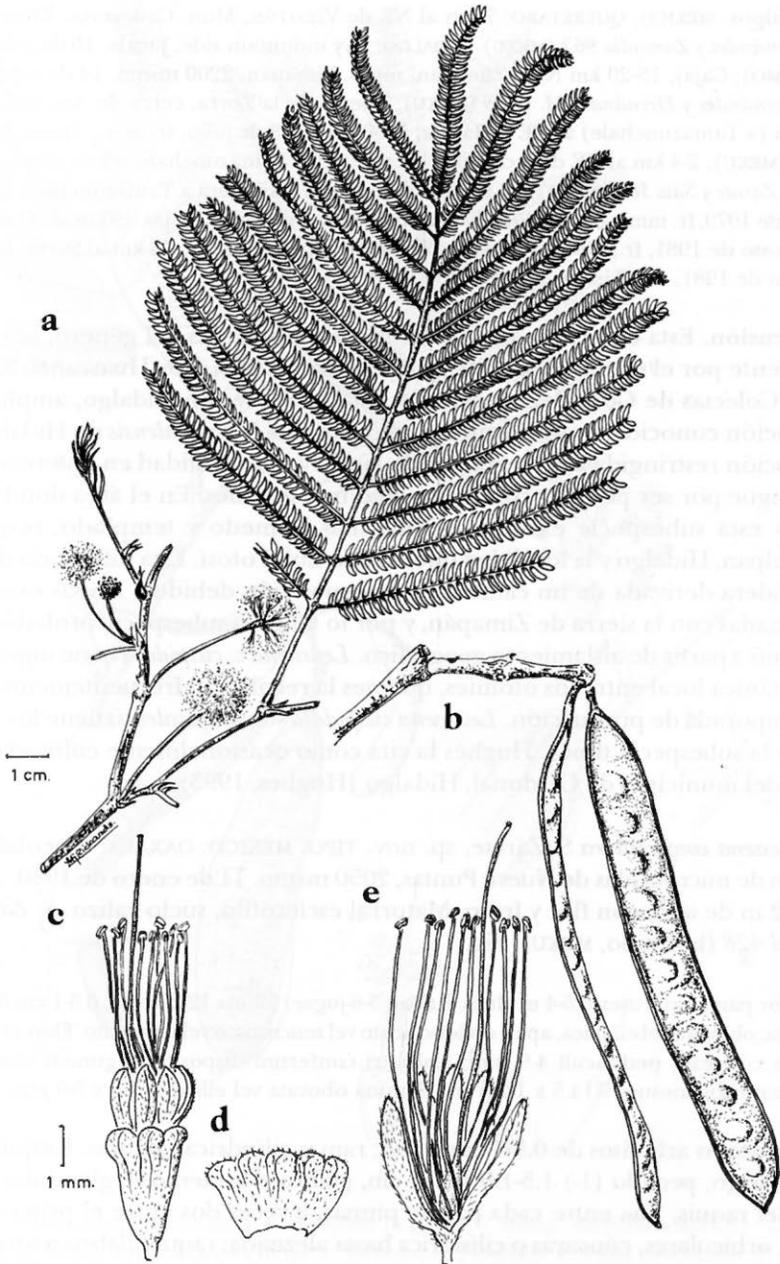


Fig. 10. *Leucaena cuspidata* subsp. *jacalensis*. a. Rama con inflorescencias; b. Rama con frutos; c. Flósculo; d. Cáliz extendido; e. Flósculo extendido, sin el cáliz. Tomado de Zárate 302.

Paratipos. MÉXICO. QUERÉTARO: 7 km al NE de Vizarrón, Mun. Cadereyta. 31 de marzo, fl., *R. Fernández y Zamudio 962 (MEXU)*. HIDALGO: Dry mountain side, Jacala, 10 de julio, *Chase 7397 (F, MO)*; Cajay, 15-20 km N de Zimapán, mpio. Zimapán, 2200 msnm, 14 de septiembre, fr., *R. Hernández y Hernández M. 6568 (MEXU)*; Puerto de la Zorra, cerca de, km 284 sobre la carretera (a Tamazunchale) al NE de Jacala, 1500 msnm, 8 de julio, fr. inm., *Moore, Jr. y Wood, Jr. 3797 (MEXU)*; 2-4 km al NE de Jacala por la carretera a Tamazunchale, 23 de mayo de 1979, fr. inm., *Zárate y Sáiz 302 (MEXU)*; 10 km al NE de Jacala, carretera a Tamazunchale, 27 de noviembre de 1979, fr. inm., *Zárate y Reid 408 (MEXU)*; 0.5 km de Minas Viejas, 19 km al SO de Jacala, 18 de agosto de 1981, fr., *Zárate y Niakan 559 (MEXU)*; En La Placita, 13 km al SO de Jacala, 18 de agosto de 1981, fr., *Zárate y Niakan 563 (MEXU)*.

Discusión. Esta especie es una de las menos estudiadas del género, se conocía únicamente por el ejemplar tipo de Minas de San Rafael, hoy Huascalá, San Luis Potosí. Colectas de González Medrano y colaboradores en Hidalgo, ampliaron la distribución conocida. Posteriormente se conoció a *L. c. jacalensis* de Hidalgo, con distribución restringida a las cercanías de Jacala y una localidad en Querétaro, que se distingue por ser pelosa y con frutos algo más grandes. En el área donde se encuentra esta subespecie existe un clima más húmedo y templado, respecto a Ixmiquilpan, Hidalgo y la localidad tipo en San Luis Potosí. Esta diferencia de clima se considera derivada de un cambio en la exposición debido a causas orogénicas relacionadas con la sierra de Zimapán, y por lo tanto la subespecie probablemente se originó a partir de aislamiento geográfico. *Leucaena c. cuspidata* tiene importancia etnobotánica local entre los otomíes, quienes la recolectan frecuentemente durante la temporada de producción. *Leucaena cuspidata* subsp. *jacalensis* tiene los mismos usos de la subespecie típica. Hughes la cita como ocasionalmente cultivada en poblados del municipio de Cardonal, Hidalgo (Hughes, 1993).

11. *Leucaena confertiflora* S. Zárate, sp. nov. TIPO: MÉXICO. OAXACA: Tlacolula. Estación de microondas de Nueve Puntas, 2050 msnm. 11 de enero de 1980. Arbusto de 2 m de alto, con flor y fruto. Matorral esclerófilo, suelo calizo. *S. Zárate y R. Reid 428* (holotipo, MEXU). Fig. 11.

Arbor parva vel frutex 0.5-4 m altus. Pinnae 3-8-jugae; foliola 12-27-juga, 0.5-1 cm longa, ca. 2 mm lata, oblonga vel elliptica, apice obliquo acuto vel mucronato vel cuspidato. Flores fasciculati in axillis congesti; pedunculi 4-9 mm; alabastris confertim dispositi. Legumen chartaceum induratum rubiginosum 9-14.5 x 1-2.5 cm. Semina obovata vel elliptica 7-8 x 5-6 mm.

Arbustos o arbolitos de 0.5-4 m de alto; ramas cilíndricas glabras. Estípulas 2.5-6 mm de largo; pecíolo (1-) 1.5-1.9 (-3.5) cm, glabro o tomentoso; glándulas 1-5 a lo largo del raquis, una entre cada par de pinnas, a veces dos entre el primer par de pinnas, orbiculares, cóncavas o cilíndrica hasta aleznada; raquis glabro o tomentoso, (3.4-) 6.1-8 (-15) cm de largo, pinnas 3-8 pares, 2.5-11 cm de largo; folíolos 12-27 pares, 0.5-1 cm de largo, (1.5-) 2-3.5 mm de ancho, oblongos a elípticos, ápice oblicuo, re-

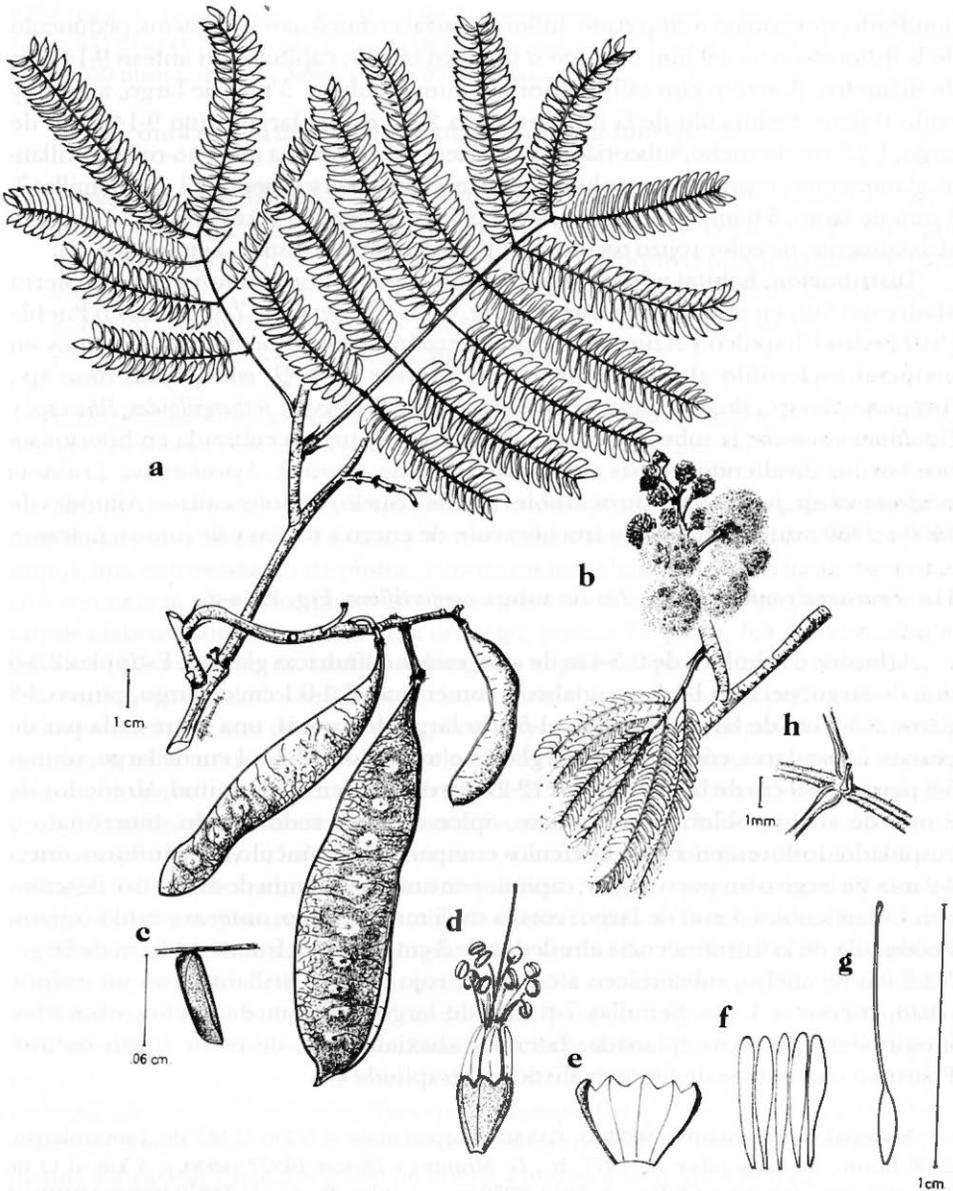


Fig. 11. *Leucaena confertiflora* subsp. *confertiflora* (a-g) y *L. c.* subsp. *adenotheleidea* (h). a. Rama con frutos; b. Rama con inflorescencias; c. Folíolo; d. Flósculo; e. Cáliz extendido; f. Corola con pétalos extendidos; g. Gineceo; h. Detalle de la glándula del pecíolo de la subespecie *adenotheleidea*. Subespecie *confertiflora* tomado de Sousa y R. Sousa 9312; subespecie *adenotheleidea* tomado de Zárate 610.

dondeado, mucronato o cuspidado. Inflorescencias en fascículos compactos, pedúnculo de la inflorescencia 4-9 mm de largo o un poco mayor; capítulos en antesis 9-14 mm de diámetro; flósculos con cáliz menor a 3 mm; corola ca. 5 mm de largo; anteras y estilo rojizos. Pedúnculo de la infrutescencia 2.5-3 cm de largo; fruto 9-14.5 cm de largo, 1-2.5 cm de ancho, subcoriáceo a cartáceo, rojo oscuro, a moreno-rojizo, brillante, glabrescente, cuando joven velutino, con un estúpito corto, menor a 1 cm. Semillas 7-8 mm de largo, 5-6 mm de ancho, obovadas, inequiláteras, a veces aplanadas lateral y abaxialmente, de color rojizo oscuro. Plántulas de filotaxia dística. Tetraploide (?).

Distribución, hábitat y fenología. Distribuida en la porción noreste de la Sierra Madre del Sur, en el estado de Oaxaca (Fig. 9) y en la sierra de Zongolica en Puebla (San Pedro Chapulco y Azumbilla). En vegetación de bosque de pino encino y en matorral esclerófilo alto o mediano con *Quercus* sp. y *Q. microphylla*, *Rhus* sp., *Arctostaphylos* sp., *Brahea nitida*, *Cercocarpus fothergilloides* var. *fothergilloides*, *Rhus* sp. y *Dasylirion acrotriche*, la subespecie *adenotheloidea* se encuentra cultivada en huertos sobre bordos dividiendo milpas con *Agave*, *Opuntia*, *Bumelia*, *Eysenhardtia*, *Leucaena esculenta* subsp. *paniculata* y otros árboles frutales. Suelo, litosoles calizos. Altitudes de 1500 a 2400 msnm. Floración y fructificación de enero a marzo y de junio a marzo.

11a. *Leucaena confertiflora* S. Zárate subsp. *confertiflora*. Fig. 11, a-g.

Arbustos o arbolitos de 0.5-4 m de alto; ramas cilíndricas glabras. Estípulas 2.5-6 mm de largo; pecíolo 1-1.5 cm, glabro o tomentoso, 3.4-6.1 cm de largo, pinnas 3-8 pares, 2.5-9 cm de largo; glándulas 1-5 a lo largo del raquis, una entre cada par de pinnas, orbiculares, cóncavas; raquis glabro o tomentoso, 3.4-6.1 cm de largo, pinnas 3-8 pares, 2.5-9 cm de largo; folíolos 12-27 pares, 0.5-1 cm de longitud, alrededor de 2 mm de ancho, oblongos a elípticos, ápice oblicuo, redondeado, mucronato o cuspidado. Inflorescencias en fascículos compactos, pedúnculo de la inflorescencia 4-9 mm de largo o un poco mayor; capítulos en antesis 9-14 mm de diámetro; flósculos con cáliz menor a 3 mm de largo; corola ca. 5 mm de largo; anteras y estilo rojizos. Pedúnculo de la infrutescencia alrededor de 3 cm de largo; fruto 9-14.5 cm de largo, 1-2.5 cm de ancho, subcoriáceo a cartáceo, rojo oscuro, brillante, con un estúpito corto, menor a 1 cm. Semillas 7-8 mm de largo, 5-6 mm de ancho, obovadas, inequiláteras, a veces aplanadas lateral y abaxialmente, de color rojizo oscuro. Plántulas con eófilos de filotaxia dística. Tetraploide (?).

Material representativo. MÉXICO. OAXACA: Teposcolula: 4.5 km al SO de Tamazulapan, 2300 msnm, 22 de octubre de 1977, fr., G. Medrano e Hiriart 10977 (MEXU); 4 km al O de Tamazulapan, camino a Chilapa de Díaz, 2250 msnm, julio, Rzedowski 34870 (ENCB; MEXU); 4 km al SO de Tamazulapan, 12 de enero de 1980, fl. fr., S. Zárate y R. Reid 434 (MEXU). Nochixtlán: 4.5 km al E de Nochixtlán, km 95, carretera Huajuapán-Oaxaca, 2000 msnm, 17 de septiembre de 1977, fr., Grether 721 (MEXU); ibidem 12 de enero de 1980, fl. inm., S. Zárate y R. Reid 433 (MEXU); 11 de diciembre de 1981, fl. fr. inm., S. Zárate 635 (MEXU). Cuicatlán: 24 km al SE del Cañón de Tomellín, 1500 msnm, nov., fr., Sousa, Delgado S., S. Magallanes y Téllez

6895 (MEXU). Teposcolula: 5 km al SO de Tamazulapan, 2400 msnm, marzo, fl., *Sousa* y *R. Sousa* 9312 (MEXU). Tlacolula: Estación de microondas, Nueve Puntas, 5 km al SE de Matatlán, 1850-2050 msnm, oct., fr., *Sousa* y *Téllez* 8546 (MEXU).

No se conoce información etnobotánica de esta subespecie.

11b. *Leucaena confertiflora* S. Zárate subsp. *adenotheloidea* S. Zárate, subsp. nov. TIPO: MÉXICO. PUEBLA: San Pedro Chapulco, a 13 km al NE de Tehuacán, Puebla, por la carretera a Orizaba. 7 de diciembre de 1981. Arbustos cultivados junto a *Agave* y otros "guajes", 2 m de alto. Botones rojizos. Fruto seco moreno rojizo. "Guaje Zacatzin". Semillas colectadas con el número 164 (colección de semillas de *Leucaena*), Zárate 610 (holotipo, MEXU). Fig. 11, h.

L. confertiflorae subsp. *confertiflorae* similis, sed glandula petiolari cylindrica elevata altitudine latitudinem majori; pinnis ca. 7-jugis, foliolis ca. 23-jugis, 9 x 3 mm.

Arbustos o arbolitos de 0.5-4 m de alto; ramas cilíndricas glabras. Estípulas 2.5-6 mm de largo; pecíolo 1.9-3.5 cm, glabro o tomentoso; glándulas 1-5 a lo largo del raquis, una entre cada par de pinnas, cilíndricas más altas que anchas hasta aleznadas, con frecuencia, lleva dos glándulas en el pecíolo entre el primer par de pinnas; raquis glabro o tomentoso, 8-15 cm de largo, pinnas 7-8 pares, 6.5-11 cm de largo; folíolos (1.5-) 3.5 mm de ancho, oblongos a elípticos, ápice oblicuo, redondeado, mucronato o cuspidado. Inflorescencias en fascículos compactos; pedúnculos de la inflorescencia 4-9 mm de largo o un poco mayores; capítulos en anthesis 9-14 mm de diámetro; cáliz menos de 3 mm; corola casi 5 mm de largo; anteras y estilo rojizos. Pedúnculo de la infrutescencia alrededor de 2.5 cm de largo; fruto 9-14.5 cm de largo, 1-2.5 cm de ancho, subcoriáceo a cartáceo, moreno-rojizo, brillante, con un estípite corto, menor a 1 cm de largo, glabrescente, cuando joven velutino. Semillas 7-8 mm de largo, 5-6 mm de ancho, obovadas, inequiláteras, a veces aplanadas lateral y abaxialmente, de color rojizo oscuro. Plántulas de filotaxia dística. Tetraploide. (Fig. 11, h.).

Distribución, hábitat y fenología. Sólo conocida de San Pedro Chapulco, Azumbilla y la sierra de Zongolica, tanto cultivada como silvestre (Fig. 9). Cultivada en huertos, sobre bordos dividiendo a milpas, con *Agave*, *Opuntia*, *Bumelia*, *Eysenhardtia*, *L. esculenta* subsp. *paniculata* y otros frutales. Silvestre en pinar y bosque de pino encino, así como en matorral esclerófilo de *Quercus microphylla* con *Cercocarpus fothersgilloides* var. *fothersgilloides*, *Rhus* sp., *Arctostaphylos* sp., *Brahea nitida* y *Dasyliirion acrotiche*. Suelo calizo (pH 8.0 silvestre y 7.4 cultivado). Altitud alrededor de 2000 msnm. Floración y fructificación de enero a marzo y de junio a marzo.

Nombres. "Guaje zacatzin" (oaxin zacatzin, guaje silvestre ?, mexicano), Chapulco, Puebla.

Usos. Las semillas son comidas crudas o en guisos diversos. Vendidas en los mercados cercanos a Chapulco, Puebla. En esta misma localidad, las legumbres son recolectadas de arbustos silvestres para los mismos usos que las de los arbustos cultivados.

Paratipos. MÉXICO. PUEBLA: Cerro al E de Tecamachalco, mpio. de Tecamachalco, 2300 msnm, 23 de julio, fr., *Tenorio L. y Romero de T. 14161* (MEXU); 1 km al NO de Nicolás Bravo, mpio. Nicolás Bravo, 2450 msnm, 24 de junio, fl., fr., ecotonía de pino-encino, *Tenorio L., Salinas T. y Dorado 9091* (MEXU); San Pedro Chapulco, 2100 msnm, 23 de marzo, fl., fr., cultivada con *Opuntia, Agave* y *Schinus*, *Hughes 932* (MEXU); San Pedro Chapulco, en huertos y cerros aledaños, *Zarate 604, 605* (MEXU).

Discusión. *Leucaena confertiflora* se considera relacionada a *L. cuspidata*; ocupa la zona de distribución equivalente a ésta, pero al sur de la faja volcánica transmexicana. Esta distribución puede indicar un caso de vicarianza, y el aislamiento ser el resultado de la historia geológica de la faja volcánica. La subespecie típica fue colectada por Mario Sousa y colaboradores en Oaxaca y, en 1979, *L. c.* subsp. *adenotheloidea* lo fue por Robert Reid, en la localidad tipo de ésta. Las subespecies se distinguen principalmente por las glándulas del pecíolo, cilíndricas en *L. c.* subsp. *adenotheloidea*, además por las hojas, que son ligeramente mayores en esta última subespecie. No se conoce información etnobotánica de *L. c.* subsp. *confertiflora*, pero *L. c.* subsp. *adenotheloidea* se conoció primero en cultivo. Esta subespecie se distingue por ser un caso de domesticación incipiente en el género, al parecer, al menos en San Pedro Chapulco, su cultivo se inició hace menos de un siglo (Zárate, 1984). Lejos de lo que se piensa actualmente (Hughes, 1993), *L. confertiflora* tiene gran potencial en los sistemas de producción combinando el uso de cultivos anuales y árboles, sobre todo en zonas templadas y con precipitación limitada. En la localidad tipo de la subespecie *adenotheloidea*, su respuesta favorable al riego hace que se valore aún más que el cultígeno tradicional *L. esculenta* subsp. *paniculata*.

12. *Leucaena diversifolia* (Schldl.) Benth., *J. Bot. (Hooker)* 4:417. 1842. Basiónimo: *Acacia diversifolia* Schldl., *Linnaea* 12:570, 571. 1838. TIPO: MÉXICO. VERACRUZ: "Jalapa, in sylvis pr. et la Hc. de la Laguna". *Schiede s.n.* (holotipo, probablemente HAL)

12a. *Leucaena diversifolia* (Schldl.) Benth. subsp. *diversifolia* Schldl.

Acacia trichandra Zucc., *Abhand. Acad. Wiss. Munch.* 2:349, 350. 1842. TIPO: MÉXICO. Cultivado "In horto Monacensi (Mus. Bot Monac.). Colebatur in, a. 1835." (holotipo, M!; foto, MEXU!). Nota: El ejemplar de M está anotado "1825".

Leucaena trichandra (Zucc.) Benth., *London J. Bot.* 1:527. 1842.

Leucaena trichandra (Zucc.) Urban, *Symb. Antill.* 2(2):267. 1900.

Arbolitos o arbustos 2-6 (-9) m de alto; ramas cilíndricas con corteza cinérea con lenticelas abundantes, glabras. Pecíolo (9-) 12-17 (-20) mm de largo, glándula entre el primer par de pinnas orbicular aplanada, cóncava; raquis (5.3-) 6.2-9.4 (-14.6) cm; pinnas (3-)4-9(-17) pares, 5.0-9.4 cm; folíolos 18-20 (-60) pares, 4-6 mm de largo, alrededor de 1.5 mm de ancho, lineares, base inequilátera truncada, ápice agudo, mucronulato, con pelosidad diminuta adpresa. Pedúnculo de la inflorescencia (1.3-) 1.7-2.0 (-2.8) cm de largo, algo mayores en fruto; capítulos en anthesis 8-10 mm de diámetro, en botón ca. 5 mm de diámetro; cáliz 2 mm de largo, corola 3 mm. Pedúnculo

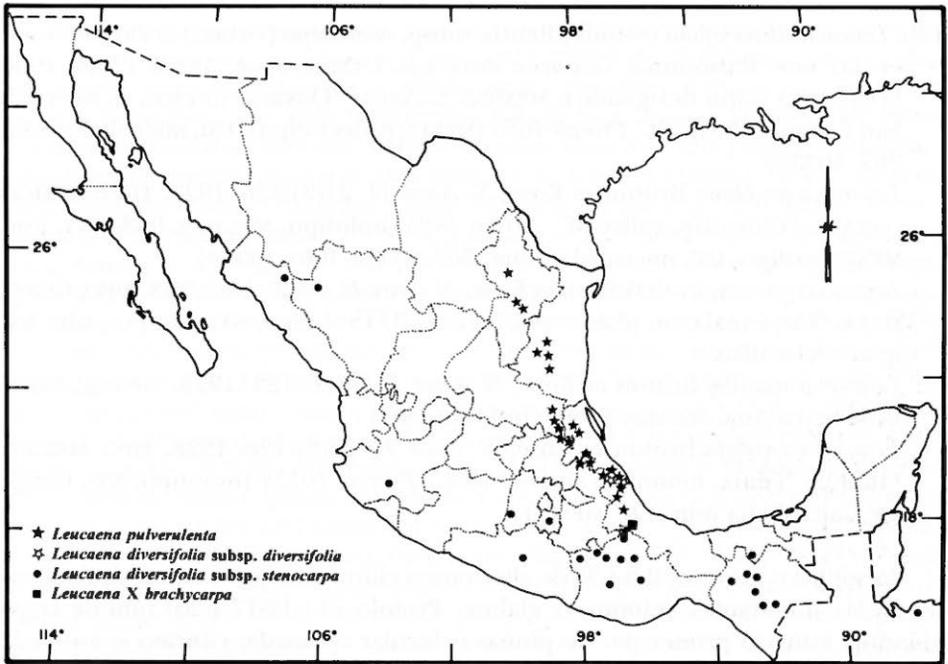


Fig. 12. Distribución conocida de *L. pulverulenta*, de *L. diversifolia* subsp. *diversifolia*, *L. d.* subsp. *stenocarpa* y *L. x brachycarpa*.

de la infrutescencia (8-) 14-23 mm de largo; fruto 7.5-10 cm de largo, 1.8 cm de ancho, con estípite corto de 6 mm, pubérulo. Semillas (4-) 5.5-6 mm de largo, (2-) 3 (3.6) mm de ancho, obovadas a elípticas, ligeramente apiculadas a romas. Plántulas de filotaxia dística. Diploide.

Distribución, hábitat y fenología. Esta subespecie se restringe al estado de Veracruz, en las cercanías de Jalapa, es decir en la porción veracruzana de la faja volcánica transmexicana (Ferrusquía, 1993) (Fig. 12). En vegetación de selva baja caducifolia; acahual; ecotonía selva baja caducifolia-bosque caducifolio; bosque caducifolio con encinos. Altitudes de 800- 1300 msnm. Suelo arcilloso profundo rojo. Floración y fructificación de abril a agosto y de agosto a enero.

Nombres. "Guaje", "guaje blanco", Jalapa, Veracruz.

Usos. Semillas comestibles. No cultivado.

Material representativo. MÉXICO. VERACRUZ: Barrera et al. 134 (MEXU); Calzada 3141 (MEXU); Hernández A. 63 (MEXU); Hughes 922 (MEXU); W. Márquez et al. 72 (MEXU); Ortega 1358 (MEXU); Liebmann 4359A, 4481 (F); C. L. Smith 1805 (F; MEXU); Sousa 4720, y C.H. Ramos 4828 (MEXU); Ventura 9965, 14387 (MEXU); Vovides 63 (MEXU); Zárate 352, 356, 357, 676 (MEXU); Zola 749 (MEXU).

- 12b. *Leucaena diversifolia* (Schldl.) Benth. subsp. *stenocarpa* (Urban) S. Zárate, comb. et stat. nov. Basiónimo: *Leucaena stenocarpa* Urban, *Symb. Antill.* 2:266. 1900. LECTOTIPO (aquí designado): MÉXICO. OAXACA: "Oaxaca, in civit; in sierra de San Felipe. 2000 m alt." Pringle 4656 (MEXU!; isolectotipos, US!, microficha núm. 367, MEXU!)
- Leucaena pueblana* Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):126. 1928. TIPO: MÉXICO. OAXACA: "Cuicatlán, valley of". Nelson 1886 (holotipo, NY!; neg. 9334, NY, foto, MEXU!; isotipo, US!, microficha núm. 367, MEXU!, foto, MEXU!)
- Leucaena guatemalensis* Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):126. 1928. TIPO: GUATEMALA. "Guatemala, on plains, near". Hayes 23 (holotipo, NY!; isotipos, GH!, US!, microficha MEXU!)
- Leucaena standley* Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):128. 1928. TIPO: EL SALVADOR. Santa Ana. Standley 20409 (holotipo, NY!)
- Leucaena revoluta* Britton et Rose, *N. Amer. Fl.* 23(2):126. 1928. TIPO: MÉXICO. CHIAPAS: "Fénix, mountain slopes, near". Purpus 10158 (holotipo, NY!; isotipo US!, microficha núm. 367 MEXU!).

Arbolitos o arbustos 2-6 (-9) de alto; ramas cilíndricas con corteza cinérea con lenticelas abundantes, velutinas a glabras. Pecíolo (9-) 12-17 (-20) mm de largo, glándula entre el primer par de pinnas orbicular aplanada, cóncava o asurcada; raquis (5.3-) 6.2-9.4 (-14.6) cm; pinnas 4-40 pares, 1-5.3 (-6.4) cm de largo; folíolos 6-43 pares, (1-) 1.5-5.9 mm de largo, 0.6-1.9 mm de ancho, lineares, la base inequilátera truncada, ápice agudo, mucronulado, a veces revolutos, ciliados, velutinos, glabrescentes o glabros. Pedúnculo de la inflorescencia 0.5-1.3 (-3.0) cm de largo; capítulos en antesis 5-8 mm de diámetro, en botón ca. 5 mm de diámetro. Pedúnculo de la infrutescencia (8-) 14-23 mm de largo; fruto (4.3-) 9-12.5 cm de largo, 0.5-1.9 cm de ancho, con estúpide de 6 mm, velutino, glabrescente o glabro. Semillas 5-7 mm de largo, 2.8-4 mm de ancho, obovadas o estrechamente oblongas, moreno-rojizas o moreno-amarillentas. Plántulas con filotaxia dística. Diploide.

Distribución, hábitat y fenología. De distribución amplia a lo largo del occidente y sur de México (su ausencia en el noreste de México es conspicua), aun cuando en gran parte de su ámbito es poco abundante o escasa (Fig. 12); en Centroamérica, en Guatemala, El Salvador, Honduras y Nicaragua. Según Hughes (1993) esta especie es (después de *L. leucocephala*) la de cultivo más amplio en el mundo. En vegetaciones de selva baja caducifolia con *Hauya*, *Euphorbia*, *Diospyros*, *Cedrela*, *Trichilia*, *Heliocarpus*; encinares alterados; encinar con *Juniperus gamboana*; bosque de *Pinus* y *Quercus* con *Hauya*, *Erythrina*, *Lysiloma*, *Oreopanax* y *Ostrya*. Suelo calizo, litosol calizo. Altitudes de 650-1850 msnm. Floración y fructificación de agosto a junio y de abril a mayo.

Nombres. "La-aye-ti", (guaje chiquito, zapoteco?); "lobada viyin" (guaje de pjaro, zapoteco), Oaxaca; "shashib"; "shashibtez"; "xaxib"; "ch'ich'ni" (tzeltal), Chiapas.

Usos. Semillas comestibles. No cultivado.

Material representativo. MÉXICO. SINALOA: *Gentry 6481* (MO); DURANGO: *R. Torres et al. 3566* (MEXU). JALISCO: *S. Magallanes et al. 2904, 2915, 2277, 3191, 3207* (MEXU). MÉXICO: *Guízar 621* (MEXU). MORELOS: *Zúñiga F. s. n.* (CHAPA, MEXU). GUERRERO: *V. Blanco et al. 860* (MEXU). OAXACA: Putla: *Sousa et al. 8519, 9868* (MEXU). Sola de Vega: *Sousa et al. 6295, 9992* (MEXU). Juxtlahuaca: *Sousa et al. 5823, 6985* (MEXU). Zimatlán: *Sousa et al. 6270* (MEXU). Nochixtlán: *S. Magallanes 126* (MEXU); *Sousa et al. 5980* (MEXU). Etla: *Solano 375* (MEXU). Centro: *Sousa et al. 5642, 6024, 6049* (MEXU). Cuicatlán: *Grether 700* (MEXU); *Sousa et al. 7796* (MEXU). Ixtlán: *E. García et al. 550* (MEXU); *Ramos 470* (MEXU); *Sousa et al. 7924* (MEXU); *Zárate 627-629* (MEXU). Mixe: *Sousa et al. 7858* (MEXU); *Téllez 77, 110* (MEXU). Tlacolula: *Solano 195* (CHAPA; MEXU); *Sousa et al. 7806, 7834, 10018* (MEXU). TABASCO: *Téllez et al. 651* (MEXU). CHIAPAS: *Alexander 1270* (MEXU); *Alush Shilom Ton 1411* (MEXU, MO), 4444, 4594, 4824, 5045, 5280, 5373, 5910, 6328, 6422, 6715, 6810, 8970 (MEXU), 2055 (F), 4323, 5547 (MEXU); *Breedlove 14497* (F), 20430, 23261, 39653, 48581, 50817, 51502, 52419, 53051, 53187, 53249, 53695, 6759 (MEXU); *Croat 40410* (MO), 47695 (MEXU); *Gentry 12213* (MEXU); *G. Medrano 11491, e Hiriart 11512* (MEXU); *Gómez L. 26, 437* (MEXU); *Grether y Quero 1739* (MEXU); *Hughes 512* (MEXU), 1289, y *Lewis 1350* (MEXU); *Laughlin 1126* (F), 2558 (MEXU); *Liebmann 4359* (F); *López P. 531* (MEXU); *Martínez S. 18071, 6838 bis.* (MEXU); *Quintanilla y Méndez A. s.n.* (MEXU); *Reyes G. et al. 1311, 1428* (MEXU); *Sousa et al. 2697, 6704, 6757* (MEXU), 6759 (F, MEXU), 11408, 11529, 11884, 11917 (MEXU); *Zárate 442, 443* (MEXU). GUATEMALA. Chiquimula: *Hughes 438, 717, 1456, 1462, 1531* (MEXU), et al. 1388 (MEXU). Huehuetenango: *Hughes 1356, 1473, y Wood 1474* (MEXU); *MacQueen 357* (MEXU). Jalapa: *Hughes 1464, 1466* (MEXU). Jiutapa: *Téllez 615* (MEXU). Progreso: *Hughes 299* (MEXU). San Marcos: *MacQueen 353* (MEXU). Sololá: *Dorado y Spooner 1254* (MEXU). *Hughes et al. 1388* (MEXU), 1359 (MEXU). Zacapa: *Hughes 297, 462* (MEXU). HONDURAS. Copán: *Hughes 289* (MEXU), y *Chamberlain 1419* (MEXU). Francisco Morazán: *L. O. Williams y A. Molina 13429* (MEXU). Santa Ana: *Hughes et al. 1259* (MEXU). Yoro: *Hellin y Hughes 3* (MEXU). Zacapa: *Hughes 297* (MEXU). EL SALVADOR. Ahuachapán: *Hughes et al. 1233, 1234* (MEXU). Santa Ana: *Hughes y Lewis 1244* (MEXU). Sonsonate: *Hughes et al. 1236* (MEXU).

Discusión. Esta especie se caracteriza por sus inflorescencias menores que las del resto de las especies de la sección *Leucaena*. Su variabilidad a lo largo de la distribución conocida se pone de manifiesto por el número de binomios que se le han asignado. En este trabajo se incluyen todas las formas subxerófilas, principalmente en selva baja caducifolia, bajo *L. diversifolia* subsp. *stenocarpa*, mientras que *L. diversifolia* subsp. *diversifolia* se restringe a la forma endémica de las cercanías de Jalapa, Veracruz, formando parte de bosques caducifolios de transición hacia selva baja caducifolia, a veces con encinos, sobre suelos profundos arcillosos de color rojo. Si bien esta distinción es ecológica, también existen características morfológicas que las separan, en particular los folíolos ligeramente mayores en la subespecie típica que también tiene frutos más anchos y con pelosidad muy corta -la cual se presenta siempre-, mientras que *L. diversifolia* subsp. *stenocarpa* tiene por lo general frutos más angostos, a veces, glabros. El holotipo de *L. diversifolia* en B probablemente fue destruido, pero es muy posible que se localice un isotipo en HAL. Asimismo, el holotipo en B de *L. stenocarpa* está desaparecido y se designó lectotipo al isotipo en MEXU. Es de esperar una clasificación más satisfactoria de esta especie a

través de su estudio. Más información etnobotánica es también necesaria. Al momento, se han descrito formas tetraploides de *L. diversifolia* subsp. *diversifolia* (Pan, 1984), sin embargo todos los individuos conocidos de esta forma, en opinión del autor, son híbridos de esta subespecie con *L. pulverulenta* (ejemplos de este caso son: Hughes 910, 912, 916-918, 921-923 [MEXU]).

13. *Leucaena pulverulenta* (Schldl.) Benth., *J. Bot. (Hooker)* 4(32):417. 1842. Basiónimo: *Acacia pulverulenta* Schldl., *Linnaea* 12:571. 1838. TIPO: MÉXICO. VERACRUZ: "ad ripam fluminis Misantlensis pr. San Antonio reg. calidae". Schiede y Deppe s.n. (holotipo posiblemente HAL; isotipo, OXF!; foto, MEXU!).

Árboles o arbustos de 3-8 m de alto, ramas cilíndricas, carinuladas cuando jóvenes. Pecíolo (1-) 1.4-1.8 (-2.5) cm de largo, glándula del pecíolo ovada u oblonga, a veces elíptica de 1.5-3 mm de largo; raquis (4-) 9-17 cm de largo, pinnas 7-25 pares, 3.5-6(-7) cm de largo; folíolos 25-54 pares, 2-7 mm de largo, 1-1.5 mm de ancho o menores, lineares, ciliados, la base inequilátera, el ápice agudo. Pedúnculo de la inflorescencia 1.5-2.5 cm de largo; capítulos en botón de máximo tamaño 5-7 mm de diámetro, en antesis 1-1.5 cm de diámetro, algo elipsoides a veces, botones de disposición laxa en el capítulo; cáliz 1 mm de largo, barbado, corola 3 mm de largo, denticulada, los pétalos connatos casi hasta la base, o libres, barbulados. Pedúnculo de la infrutescencia 2-2.8 cm de largo; fruto (9-) 10-12 cm de largo, 8-14 mm de ancho, oblongo, estúpitado, el estúpito 8-11 mm, a veces apiculados, apícula 3-4 mm. Semillas obovadas a elípticas, 6-9 mm de largo, 4-6 mm de ancho, moreno-rojizas o amarillentas. Plántulas de filotaxia espiralada. Diploide.

Distribución, hábitat y fenología. Distribuida en forma natural a lo largo de la vertiente oriental de la sierra Madre Oriental desde Nuevo León (cerca de Monterrey) hasta su límite sur, continuando al sur en una pequeña porción de la sierra Madre del Sur, en el estado de Oaxaca (zona de las cuevas nororientales) (Ferrusquía, 1993) (Fig. 12). En EUA como exótica ornamental, aun cuando Hughes (1993) reconoce diferencias en el tamaño de los frutos (más pequeños en árboles de EUA) y menciona registros del siglo XIX de árboles grandes de esta especie en el valle del río Bravo. Crece en bosque de *Liquidambar*, pinar; encinar; vegetación riparia con *Platanus*; selva mediana subperennifolia; selva baja caducifolia; acahual; matorral secundario de selva mediana subcaducifolia. Suelo, laderas calizas, profundos pedregosos, arcillosos negros, o rojos con rocas calizas. Altitudes de (50-) 200-1500 msnm. Floración y fructificación de febrero a julio y de marzo a enero.

Nombres. "Guañas" (guaje, chichimeca) San Luis Potosí; "guaje", "guashe" o "huache", Puebla e Hidalgo; "liliakiwi" (árbol de guaje, etimología desconocida, totonaca), Veracruz; "tze" (guaje, mazateco) Oaxaca; thuk' (sin traducción, huasteco potosino, veracruzano) (Alcorn, 1984; Rzedowski, 1966).

Usos. Botones florales y semillas tiernas, comidas crudas con enchiladas. En general, no cultivado. En la zona totonaca se considera esta subespecie como la forma

silvestre de "liliak" *L. aff. leucocephala* subsp. *leucocephala* (Kelly y Palerm, 1952). Entre los huastecos, como alimento, los tallos tiernos y las semillas; como medicinal, la hoja en bebida con otras plantas (Alcorn, 1984).

Material representativo. ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA. TEXAS: *Hughes 351* (MEXU); *Lundell y Lundell 8690* (MEXU). MÉXICO. NUEVO LEÓN: *Estrada C. 378, 1277, 1518* (MEXU); *Mueller 528* (MEXU); *Pringle 2510, 11430* (MEXU). TAMAULIPAS: *Bartlett 10527* (MEXU); *Crutchfield 5434* (MEXU); *Dunn y Walker 17585* (MEXU); *Graham y Johnston 4137* (MEXU); *G. Medrano et al. 2472, 3161, 3162* (MEXU); *Mc Carter y Hughes 89* (MEXU); *Puig 5164* (MEXU); *Torres C. 3126* (MEXU). SAN LUIS POTOSÍ: *Alcorn 2951* (MEXU); *Crutchfield y Johnston 5398* (MEXU); *Johnston 4137, 5434* (MEXU); *Rzedowski et al. 7412, 10175, 10176* (ENCB, MEXU); *Tenorio L. 55, 596* (MEXU); *Wiggins 13347* (MEXU); *Zárate y Sáiz 326, y Reid 398, y Niakan 573, 577, 581, 586, 587* (MEXU). HIDALGO: *Calzada et al. 2518* (MEXU); *Espinosa S. 269* (MEXU); *Gimate 908* (MEXU); *Grether y Quero 592* (MEXU); *Torres C. y Hernández 3084* (MEXU); *Zárate y Sáiz 314, y Niakan 569, 570* (MEXU). PUEBLA: *F. Basurto y Durán 28, 99, 135, 198, 302, 390, 437, 476, 571, 606, 650* (MEXU); *Liebmann 4355* (F); *Martínez A. 115* (MEXU). VERACRUZ: *Acosta y Dorantes 213* (MEXU); *Brewbaker 22, 23* (MEXU); *Calzada 1968, 2518* (MEXU); *Castilleja 15* (MEXU); *M.E. Cortés 471* (MEXU); *Dorantes et al. 368, 4294* (MEXU); *Gómez Pompa y Neuling 1134* (MEXU); *Gutiérrez B. 2518* (MEXU); *Hughes 682* (MEXU); *Lot et al. 2042* (MEXU); *McKee 10931* (MEXU); *Ortega O. 197, 280, 319* (MEXU), *1359* (F, MEXU); *Pringle 8183* (MEXU); *Robles P. 227* (MEXU); *Vázquez T. 2207* (XAL); *Vázquez Yanes 591* (MEXU); *Ventura 11129, 14387* (MEXU); *Zárate y Sáiz 345, 348* (MEXU); *Zola 505, 554, 670* (MEXU). OAXACA: Centro: *Conzatti 2520a* (MEXU). Teotitlán: *Sousa et al. 9342, 9346, 9350, 9353* (MEXU).

Discusión. La distribución de esta especie es bastante continua desde Nuevo León (se presenta en Texas como ornamental pero no como nativa; sin embargo, véase Hughes [1993]), hasta Oaxaca, con cierta variabilidad en la morfología y fenología. La especie se distingue por su pelosidad que le da un aspecto canescente y sus inflorescencias más o menos laxas. La etnobotánica de esta especie es poco conocida. En el área de Jalapa, Veracruz, parece existir hibridación natural entre *L. pulverulenta* y *L. diversifolia* subsp. *diversifolia*, observándose variación morfológica que así lo sugiere, principalmente en la forma de las glándulas foliares (típicamente orbiculares en *L. d.* subsp. *diversifolia* y oblongas a elípticas en esta localidad en *L. pulverulenta*), encontrándose individuos con glándulas atípicas. En la literatura agronómica se han descrito híbridos espontáneos de la especie con *L. leucocephala* (Dijkman, 1950). En el límite sur de su distribución se presenta un taxon al que previamente se clasificó como *L. pulverulenta* subsp. *brachycarpa* (Zárate, 1985), con flósculos más grandes, corola del doble de largo que el cáliz y frutos velutinos, sin embargo, actualmente se considera que puede ser un híbrido entre *L. diversifolia* y *L. leucocephala*, por lo cual se trata como notoespecie (*L. x brachycarpa*).

14. *Leucaena x brachycarpa* Urban (pro. sp.). *Symb. Antill.* 2(2):265, 266. 1900. LECTOTIPO (aquí designado): MÉXICO. VERACRUZ: "Tuspango..Córdoba". *Bourgeau 2401* (BR!).

Árboles o arbustos de 3-7 m de alto, ramas cilíndricas, carinuladas cuando jóvenes, ramillas canescentes cuando jóvenes. Estípulas 2 mm de largo, subuladas, canescentes. Renuevos foliares canescentes; pecíolo 2.1 cm de largo; glándula del pecíolo 1.5-3 mm de largo, aplanada, orbicular u oblonga elíptica, a veces más ancha que el pecíolo; pecíolo de ca. 2 cm de largo; raquis 11 cm de largo; pinnas 12-13 pares, 6.5 cm de largo; folíolos 25-52 pares, 6.9-7 mm de largo, 1.4 mm de ancho, lineares, ciliados, la base inequilátera, el ápice agudo. Pedúnculo de la inflorescencia 1.5-2.5 cm de largo; capítulos en botón de máximo tamaño 5-7 mm de diámetro, en antesis 1-1.5 cm de diámetro, botones de disposición laxa en el capítulo. Flósculo 3.7-4 mm de largo; cáliz 1.8-2 mm de largo, piloso, barbado; corola con los pétalos connatos en la parte media, o libres, aproximadamente el doble de la largo del cáliz, pilosa, las puntas de los pétalos de color rojizo; anteras rojizas; ovario seríceo viloso, la punta del estilo rojizo claro. Pedúnculo de la infrutescencia 2-2.8 cm de largo; fruto 10-12 cm de largo, 8-14 mm de ancho, oblongo, estipitado, el estípite 1-1.7 cm, con una apícula de ca. 3 mm, glabrescente o velutino. Semillas obovadas a elípticas, 6-9 mm de largo, 4-6 mm de ancho, moreno-rojizas. Plántulas de filotaxia espiralada. Nivel de ploidía desconocido.

Distribución, hábitat y fenología. Sólo conocida en México de una localidad en la sierra Mazateca, de las inmediaciones de la Presa Miguel Alemán (hoy inundada) y del poblado de Temazcal (Fig. 12). El taxon no se ha colectado recientemente en Córdoba, Veracruz, donde es muy posible que se colectara la planta llevada a Jamaica, de donde procede el ejemplar tipo de este taxon. Un ejemplar de Jamaica (*Harris 12345* [F]) se identificó con las plantas de Tuxtepec, Oaxaca, excepto por la forma sagitada de las anteras. En vegetación secundaria de selva de *Brosimum*. Suelo calizo. Altitudes de 30-60 (250-550) msnm. Floración y fructificación en octubre y de noviembre a marzo.

Material representativo. MÉXICO. OAXACA: Teotitlán: *Hughes 1314, 1316* (MEXU). Tuxtepec: *Cortés A. 518* (MEXU); *Arizpe s. n.* (MEXU); *Hughes 1310, 1311* (MEXU); *Sousa et al. 8837, 9288, 11663* (MEXU), *13061* (F, MEXU).

Discusión: Se designó el lectotipo de este taxon híbrido de Veracruz, ya que Urban no seleccionó holotipo, pero citó a tres sintipos: JAMAICA: "Ad Hope". *Campbell 6425* (NY!). MARTINICA: Sin datos, *Duss 1163b*; y el elegido como lectotipo. Fue originalmente descrita como especie de Jamaica, aun cuando anotada como procedente de Veracruz. La corola del doble de tamaño que el cáliz y la coloración de los flósculos (con partes rojizas), son los caracteres que distinguen a este taxon de *L. pulverulenta*. Las corolas parcialmente connatas y las inflorescencias laxas son características de *L. pulverulenta* y *L. leucocephala*; la coloración de las flores es característica de *L. diversifolia*, y las dimensiones relativas de la corola y el cáliz son típicas de *L. leucocephala*. En las localidades donde se ha colectado a estas plantas también crece *L. leucocephala*. Esto parece indicar la posibilidad de que este taxon sea un híbrido

entre *L. diversifolia* y *L. leucocephala*. Se requiere estudiar más la identidad y relaciones de *L. x brachycarpa* con otras especies; también es necesario conocer el origen de las plantas naturalizadas en Jamaica.

ESPECIES DUDOSAS

Leucaena laxifolia Urban. *Symb. Antill.* 2(2):266. 1900. TIPO: MÉXICO. Sin datos. *Sommerschuch. s.n.* (holotipo B, destruido; isotipo US; foto [ex Herb. Berol.], MEXU!)

Discusión. Este binomio corresponde, tal vez, a *Leucaena diversifolia* subsp. *diversifolia*; sin embargo, el material tipo examinado es fragmentario, por lo cual se considera dudosa su identidad.

Leucaena doylei Britton et Rose, TIPO: MÉXICO. CHIAPAS: "Castla Gutiérrez" [Tuxtla Gutiérrez]. *Collins y Doyle 161* (holotipo, NY!) *N. Amer. Fl.* 23(2):128. 1928.

Discusión. El material tipo examinado es muy fragmentario, la descripción deja dudas respecto a su identidad.

Leucaena reko Britton et Rose. *N. Amer. Fl.* 23(2):122. 1928. TIPO: MÉXICO. OAXACA: Pochutla. *Reko 3632* (holotipo, NY; isotipo, US!, microficha núm. 367 MEXU!, foto, MEXU!)

Discusión: El ejemplar tipo colectado por Reko es una mezcla, el fruto es de *Caesalpinia* sp. Las inflorescencias y folíolos son de *Leucaena*, pero es difícil decir a que taxon pertenece. Los capítulos miden 2.5 cm de diámetro, que correspondería a *L. lanceolata*, pero la descripción de los flósculos dice que miden 3 mm, con cáliz de 2 mm, dimensiones que corresponden a *L. macrophylla*. Aunque la localidad indica que puede tratarse de *L. lanceolata* subsp. *sousae*, es preferible considerar esta especie como de identidad incierta.

ESPECIES EXCLUIDAS

Leucaena ulei Harms. *Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg* 48:162, 163. 1907. TIPO: BRASIL: Cachoeiras des Marmellos: *Ule 6085* (Museu Paraense) = *Parkia ulei* (Harms) Kuhlman, *Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro* 4:356. 1925.

Leucaena pluriyuga Standley. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 20(6):189. 1919. TIPO: MÉXICO. MICHOACÁN: Monte León. *Pringle 5352* (holotipo, NY!) = *Albizia pluriyuga* (Standley) Britton et Rose, *N. Am. Fl.* 23(2):48. 1928.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible gracias al apoyo del M. en C. Mario Sousa Sánchez, quien me brindó su asesoría desde su comienzo, hasta la preparación del manuscrito. El personal del Herbario Nacional (MEXU) fue siempre de gran ayuda. El propio Herbario Nacional (MEXU) proporcionó los medios materiales para la iniciación del trabajo de campo desde 1978. La información etnobotánica de campo se obtuvo gracias al patrocinio del Jardín Botánico desde 1981. En ello, fue invaluable la cooperación de los muchos informantes y guías. Un reconocimiento más lo debo a los herbarios GH y NY por el préstamo de gran parte del material tipo examinado. Así también a ENCB a través del Dr. Jerzy Rzedowski (su curador en aquel entonces), por el préstamo y donación de ejemplares. También agradezco a los herbarios BM, BR, F, HNMN, IND, K, M, MO, OXF, P-LA y US donde se conservan los ejemplares examinados. Agradezco al Dr. Fernando Chiang el haber latinizado las descripciones originales. El dibujo de *Leucaena involucrata* fue hecho por Albino Luna S., los de los restantes taxa nuevos los hizo la Sra. María Elena G. de Rickards. El manuscrito fue revisado por M. Sousa S. y Lourdes Rico A.

LITERATURA CITADA

- ALCORN, J., 1984. *Huastec Mayan ethnobotany*. University of Texas Press. Austin. 982 p.
- ALLEN, O.N. y E.K. ALLEN, 1981. *The Leguminosae. A source book of characteristics, uses, and nodulation*. Univ. of Wisconsin Press, Madison, pp. 387-390.
- ANÓNIMO, 1977. *Leucaena: Promising forage and tree crop for the tropics*. National Academy of Sciences. Washington, D.C. 100 p.
- ANÓNIMO, 1980. *Draft index of author abbreviations compiled at The Herbarium Royal Botanic Gardens, Kew*. Her Majesty's Stationery Office. Basildon. 249 p.
- BARRERA, A.M., A.V. BARRERA y R.M. LÓPEZ FRANCO, 1976. *Nomenclatura etnobotánica maya. Una interpretación taxonómica*. INAH. Colección Científica. Etnología. Núm. 36. México. 537 p.
- BAWA, K.S. y J.H. BEACH, 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68(2):254-274.
- BENTHAM, G., 1842a. Notes on Mimosaceae, with a short synopsis of species. *London J. Bot.* 1:526-527.
- BENTHAM, G., 1842b. Notes on Mimosaceae, with a short synopsis of species. *J. Bot. (Hooker)* 4:416, 417.
- BENTHAM, G., 1875. Revision of the suborder Mimosae. *Trans. Linn. Soc. London* 30(3):335-668.
- BERNHARDT, P., 1982. Insect pollination of Australian *Acacia*. In: E.G. Williams, R.B. Knox, J.H. Gilbert y Bewerdts (eds.). *Pollination '82. Proceedings of a Symposium*. Plant Cell Biological Research Centre. University of Melbourne. pp. 85-101.
- BREWBAKER, J.L., 1975. "Hawaiian Giant" Koa Haole. *Hawaii Agric. Exper. Station. Miscel. Publ.* Núm. 125.
- BREWBAKER, J.L., 1978. Guide to the systematics of the genus *Leucaena* (Mimosaceae). CIAT. Cali. *Mimeografiado*. Sin paginación.

- BREWBAKER, J.L., 1982. Systematics, self-incompatibility, breeding systems and genetic improvement of *Leucaena* species. *Leucaena Research in the Asian Pacific region*. Ottawa. pp. 17-22.
- BREWBAKER, J.L., 1986. The search for self-incompatible *L. leucocephala*: theoretical considerations. *Leucaena Res. Rep.* 7:114-116.
- BREWBAKER, J.L., 1987. Species in the genus *Leucaena*. *Leucaena Res. Rep.* 7(2):6-20.
- BREWBAKER, J.L. y G.M. ITO, 1980. Taxonomic studies of the genus *Leucaena*. *Leucaena Newslett.* 1:41, 42.
- BREWBAKER, J.L., D.L. PLUCKNETT y A.B. GUEVARA. 1972. The tropical woody legume, *Leucaena*. *Western Society of Agronomy, Annual Meeting*. Honolulu, Hawaii. June 24-26. 10p.
- BRIDSON, G. (comp. y ed.) y E.R. SMITH (ed. asist.), 1991. *B-P-H. Botanico-Periodicum-Huntianum /Supplementum*. Hunt Institute for Botanical Documentation. Carnegie Mellon University. Pittsburgh. 1068 p.
- BRITTON, N.L. y J.N. ROSE, 1928. Mimosaceae. *N. Amer. Fl.* 23(2):121-131.
- BURKART, A., 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). *J. Arnold Arbor.* 57:219-525.
- CARDOSO DE FREITAS, L.H., M.T. SCHIFINO-WITTMANN y E.M. HUTTON, 1988. Cytogenetic analysis of species and hybrids of *Leucaena* (Leguminosae) in relation to acid soil tolerance. *Revista Brasil. Genét.* 11(1):97-109.
- CASAS, A., 1992. Etnobotánica y procesos de domesticación en *Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé ex A.D.C.) Benth. Tesis de maestría (Biología). Facultad de Ciencias, Univ. Nacional Autónoma de México, México. 233 p.
- CASAS, A., J.L. VIVEROS, E. KATZ y J. CABALLERO. 1987. Las plantas en la alimentación mixteca: una aproximación etnobotánica. *América Indígena* 47(2):317-343.
- CONEY, P., 1982. Plate tectonic constraints on the biogeography of Middle America and the Caribbean region. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69(3):432-443.
- DE WIT, H., 1961. Typification and correct names of *Acacia villosa* Willd. and *Leucaena glauca* (L.) Benth. *Taxon* 10:50-54.
- DÍAZ, J.L., 1976. *Índices y sinonimias de las plantas medicinales de México*. Monografías Científicas. IMEPLAM, A. C., México. 2 Vols. 358 p.
- DIJKMAN, M., 1950. *Leucaena* a promising soil erosion control plant. *Econ. Bot.* 4:337-349.
- FERRUSQUÍA, I., 1993. Geology of Mexico: a synopsis. In: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford Univ. Press. N.Y. pp. 3-107.
- FRAHM-LELIVELD, J.A., 1960. Chromosome numbers in Leguminous plants. *Acta Bot. Neerl.* 9:327-329.
- GANESHIAH, K.N., R. UMA-SHAANKER y G. SHIVASHANKAR, 1986. Stigmatic inhibition of pollen grain germination - its implication for frequency distribution of seed number in pods of *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. *Oecologia* 70(4):568-572.
- GILLIS, W. y W. STEARN, 1974. Typification of the names of the species of *Leucaena* and *Lysiloma* in the Bahamas. *Taxon* 23:185-191.
- GOLDBLATT, P., 1981. Cytology and phylogeny of Leguminosae. In: R.M. Polhill y P.H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematics*, Publ. Royal Bot Gard., Kew. Vol. 2:435.
- GONZÁLEZ, V., J. BREWBAKER y D. HAMILL, 1967. *Leucaena* cytogenetics to the breeding of low mimosine lines. *Crop Sci. (Madison)* 7:140-143.
- GONZÁLEZ-ORTEGA, J., 1929. *Catálogo sistemático de las plantas de Sinaloa*. Imprenta de la Escuela Preparatoria. Mazatlán. 50 p.

- GRAY, S., 1968. A review of research on *Leucaena leucocephala*. *Trop. Grasslands* 2:19-30.
- HERNÁNDEZ, F., (1959-) 1960. *Obras Completas. Tomo II. Historia natural de Nueva España*. Univ. Nacional Autónoma de México, México. Vol. I. pp. 128, 129, 131.
- HUGHES, C.E., 1991. Two new subspecies of *Leucaena* (Leguminosae: Mimosoideae) from Guatemala. *Kew Bull.* 46(3):547-557.
- HUGHES, C.E., 1993. *Leucaena genetic resources: The OFI Leucaena seed collections and a synopsis of species characteristics*. OFI Dept of Pl. Sc. Univ. of Oxford. Oxford. 117 p.
- HUTTON, E. y S. GRAY, 1959. Problems in adapting *Leucaena glauca* as a forage in the Australian tropics. *Empire J. Exp. Agric.* 27(107):187-196.
- ISELY, D., 1986. Notes on Mimosoideae (Leguminosae). *Castanea* 51(3):202-206.
- JACKLEIN, K. 1974. Un pueblo popoloca. Col. SEPINI. Serie antropología social, Núm. 25 INAH, México.
- JANZEN, D.H., 1969. Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23:1-27.
- JANZEN, D.H., 1975. Interactions of seeds and their insect predators/parasitoids in a tropical deciduous forest. In: P.W. Price (ed.). *Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites*. pp. 154-186. Plenum, N.Y.
- JANZEN, D.H., 1976. Two patterns of pre-dispersal seed predation by insects on Central American deciduous forest trees. In: J. Burley y B.T. Styles (eds.). *Tropical Trees. Variation, Breeding and Conservation*. Linnean Soc. Symp. Ser. Núm. 2. Academic Press. Londres. p. 179-188.
- JOHNSON, C.D., 1983. *Ecosystematics of Acanthoscelides (Coleoptera: Bruchidae) of southern Mexico and Central America*. Entomol. Soc. Amer. Núm 56. 370 p.
- KELLY, I. y A. PALERM, 1952. *The Tajin Totonac*. Inst. of Social Anthropol. Publ. núm. 13. Smithsonian Institution. Washington.
- KENRICK, J., P. BERNHARDT, R. MARGINSON, G. BERESFORD, R.B. KNOX, I. BAKER y H.G. BAKER, 1987. Pollination-related characteristics in the mimosoid Legume *Acacia terminalis* (Leguminosae). *Pl. Syst. Evol.* 157:49-67.
- LAVIN, M. y M. LUCKOW, 1993. Origins and relationships of tropical North America in the context of the Boreotropics hypothesis. *Amer. J. Bot.* 80(1):1-14.
- LAWRENCE, G., A. BUCHHEIM, G. DANIELS y H. DOLEZAL (eds.), 1968. *B.P.H. Botanico-Periodicum-Huntianum*. Hunt Botanical Library, Pittsburg. 1063 p.
- MARTÍNEZ, M., 1979. *Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas*. Fondo de Cultura Económica. México. 1220 p.
- MEDELLÍN M., S., 1990. Manejo agrosilvícola tradicional en una comunidad totonaca de la costa de Veracruz, México. In: Possey et al. (eds.). *Ethnobiology: Implications and applications. Proceed. of the First Internat. Congress of Ethnobiology*. Belém, 1988. Vol.2. pp. 11-26.
- MESSER, E., 1978. Zapotec plant knowledge classification, uses and communication about plants in Mitla, Oaxaca, Mexico. In: K. Flannery y R. Blanton (eds.). *Prehistory and human ecology of the valley of Oaxaca*. Vol. 5, parte 2. Mem. of the Museum of Anthropol. No. 10. Univ. of Michigan. Ann Arbor. 140 p.
- PAN, F.J., 1984. Tetraploidy in *Leucaena diversifolia*. *Leucaena Res. Rep.* 5:88-89.
- PAN, F.J., 1985. Systematics and genetics of the *Leucaena diversifolia* (Schlecht.) Benth. complex. Tesis. Univ. de Hawäi. 244 p.
- PÉREZ GUERRERO, J. 1979. *Leucaena* leguminosa tropical mexicana, usos y potencial. Tesis, Univ. Autónoma de Chapingo., Chapingo, México. 80 p.

- RAMÍREZ GOYENA, M., 1911. *Flora nicaragüense*. Vol. 1, pp. 379. Tipografía Nal. Managua.
- RZEDOWSKI, J., 1966. Nombres regionales de algunas plantas de la Huasteca Potosina. *Actas Científ. Potosinas* 5:1-191.
- SAHAGÚN, FRAY BERNARDINO DE, 1779. *Historia general de las cosas de la Nueva España*. Porrúa. México. 1093 p.
- SHAW, E. y B.G. SCHUBERT, 1976. A reinterpretation of *Leucaena* and *Lysiloma*. *J. Arnold Arbor.* 57(1):113-118.
- SANTAMARÍA, F.J., 1959. *Diccionario de mejicanismos*. Porrúa. México. pp. 405.
- SIMEON, R., 1963. *Diccionario de la lengua náhuatl o mexicana*. 4a edición en español. Siglo XXI, México. 783 p.
- SMITH, C.E., JR., 1967. Plant Remains. In: D.S. Byers (ed.). *The prehistory of the Tehuacán Valley. Vol. 1. Environment and Subsistence*. Univ. of Texas Press. Austin. Capítulo 12. pp. 220-255.
- SMITH, C.E., JR., 1986. In: K.V. Flannery (ed.) *Guilá Naquitz*. Academic Press. New York. pp. 268, 269.
- SORENSEN, C.T., 1987. Interspecific hybridization in *Leucaena* Benth. Tesis. Univ. de Hawaii. 274 p.
- SORENSEN, C.T. y J.L. BREWBAKER, 1994. Interspecific compatibility among 15 *Leucaena* species (Leguminosae: Mimosoideae) via artificial hybridizations. *Amer. J. Bot.* 81(2):240-247.
- SOUSA S., M., 1969. *Las colecciones botánicas de C.A. Purpus en México, período 1898-1925*. Univ. California Pub. Bot. Vol. 51. Univ. of California Press. Berkeley. 36 p.
- STAFLEU, F.A. y R.S. COWAN, 1976-1988. *Taxonomic literature. A selected guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types*. Vols. 1-7. (2a edición). Bohrn, Scheltema & Holkema. Utrecht.
- STANDLEY, P., 1922. Trees and shrubs of Mexico. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 23:366-369.
- TJIO, J.H., 1948. The somatic chromosomes of some tropical plants. *Hereditas (Lund)* 34:135-146.
- TURNER, B.L., 1959. *The legumes of Texas*. Univ. of Texas Press. Austin. pp. 41-43.
- TURNER, B.L. y O.S. FEARING, 1960. Chromosome numbers of the Leguminosae III. Species of southwestern United States and Mexico. *Amer. J. Bot.* 47:604, 606.
- URBAN, I. 1900. *Symbolae Antillanae seu Fundamenta Florae Indiae Occidentalis...* Fratres Borntraeger. Leipzig. Vol. 2. 265-267.
- VÁZQUEZ R., MA. DEL C., 1986. El uso de plantas silvestres y semicultivadas en la alimentación tradicional en dos comunidades campesinas del sur de Puebla. Tesis. Facultad de Ciencias. Univ. Nacional Autónoma de México, México. 104 p.
- VERDCOURT, B., 1977. New taxa of Leguminosae from New Guinea. *Kew Bull.* 32(1):231-235.
- VINES, R.A., 1960. *Trees, shrubs and woody vines of the southwest*. Univ. of Texas Press, Austin. 1104 p.
- WENDT, T., 1993. Composition, floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forests. In: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.) *Biological diversity of México: origins and distribution*. Oxford Univ. Press. N.Y. pp. 595-680.
- ZÁRATE P., S., 1982. Las especies de *Leucaena* Benth. de Oaxaca con notas sobre la sistemática del género para México. Tesis. Facultad de Ciencias. Univ. Nacional Autónoma de México, México. xi + 167 p.
- ZÁRATE P., S., 1984. Domesticación incipiente del «guaje zacatzin» *Resúmenes del 9o Congreso Mexicano de Botánica*, México. Contr. Núm. 381. pp. 237-238.
- ZÁRATE P., S., (1984) 1985. Taxonomic revision of the genus *Leucaena* Benth. from Mexico. *Bull. IGSM* 12:24-34.

- ZÁRATE P., S., 1987a. Clarification of the taxonomy of *Leucaena salvadorensis* Standley ex Britton & Rose. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74:449.
- ZÁRATE P., S., 1987b. Taxonomic identity of *Leucaena leucocephala* (Lam.) De Wit, with a new combination. *Phytologia* 63(4): 304-306.
- ZÁRATE P., S., y M. SOUSA, 1978. Variación geográfica de *Leucaena* de México. *Resúmenes del 7o Congreso Mexicano de Botánica*, México. Contr. Núm. 22. pp. 12-13.
- ZIZUMBO, D. y P. COLUNGA, 1980. La utilización de los recursos naturales entre los Huaves de San Mateo del Mar. Tesis. Facultad de Ciencias. Univ. Nacional Autónoma de México, México. 375 p.