

00381

24
Lej



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

Facultad de Ciencias
División de Estudios de Postgrado

"ESTUDIOS SISTEMÁTICOS DEL PROCESO
DE DOMESTICACIÓN DEL GÉNERO
LEUCAENA EN MÉXICO".

T E S I S

Que para obtener el Grado Académico de:

**DOCTOR EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA)**

P R E S E N T A :

SERGIO ZÁRATE PEDROCHE

Director de Tesis Dr. Daniel Piñero Dalmau

1999

TESIS CON
PALLA DE ORIGEN

273284



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

***Systematic Studies of the Process of Domestication of the Genus
Leucaena in Mexico***

Sergio Zárate Pedroche

Abstract

This paper reviews multidisciplinary information about the domestication process of some species of *Leucaena* (Fabaceae, Mimosoideae) in México. Taxonomical, phytogeographical, archaeobotanical, ethnohistorical, ethnobotanical and genetical (isoenzymes) information was integrated in a model of the domestication process of these trees and shrubs. This model is directed to answer how domestication was achieved by means of seed propagation, given the length of the life cycle and predominant open pollination. Most early domesticated trees in Mesoamerica present these characteristics, in contrast with vegetative propagation which was typical of early domesticated trees in the Middle East. Results of this research suggest that, while *in situ* tolerance and cultivation lead to the maintenance of desired product quality (although at a slow rate), only by diffusion is it possible to enhance such quality. Diffusion would result in the establishing of cultivation, and it must prevail in order to avoid loss of quality, productivity, or both. Cultigens are obtained through an extensive selective sampling; locally, diffusion and management generate variants.

Titulo de la tesis:

Grado y nombre del tutor o director de tesis:

Institución de adscripción del tutor o director de tesis:

Resumen de la tesis: (Favor de escribir el resumen de su tesis a máquina, como máximo en 25 rengiones a un espacio, sin salir de la extensión de este cuadro.)

Estudios sistemáticos del proceso de domesticación del género *Leucaena* en México

Sergio Zárate Pedroche

Resumen

Se analiza el proceso de domesticación de algunas especies de *Leucaena* (Fabaceae, Mimosoideae) en México integrando evidencia taxonómica, fitogeográfica, arqueobotánica, etnohistórica, etnobotánica y genética (isoenzimas). Se propone un modelo del proceso de domesticación para estos árboles y arbustos. Este modelo intenta responder cómo avanzó este proceso mediante la propagación por semillas, tomando en cuenta la longitud del ciclo de vida y la polinización abierta características de estas plantas. Estas características coinciden en la mayoría de árboles frutales domesticados en Mesoamérica pero contrasta con la propagación vegetativa de los primeros árboles domesticados en el Medio Oriente. Los resultados de esta investigación sugieren que, si bien el favorecimiento *in situ* y el cultivo conducen a mantener a cierto nivel la calidad de los productos deseados en las condiciones locales (aunque a un paso lento), sólo mediante la difusión es posible mejorar dicha calidad. Esta difusión sería responsable de la fundación de cultivos, y debe continuarse o se corre el riesgo de perder la calidad, la productividad, o ambas. Los cultígenos se obtienen mediante un extenso muestreo selectivo de poblaciones naturales y manejadas; a escala local, la difusión y el manejo generan variantes.

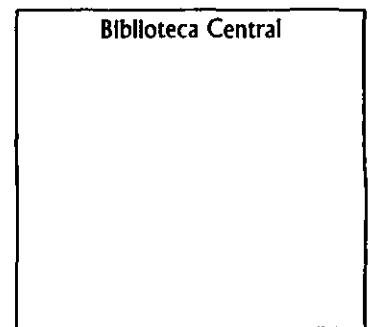
LOS DATOS ASENTADOS EN ESTE DOCUMENTO CONCUERDAN FIELMENTE CON LOS REALES Y QUEDO ENTERADO QUE, EN CASO DE CUALQUIER DISCREPANCIA, QUEDARÁ SUSPENDIDO EL TRÁMITE DEL EXAMEN

Fecha de solicitud: _____


Firma del alumno

Acompaño los siguientes documentos:

- Nombramiento del jurado del examen de grado
- Aprobación del trabajo escrito por cada miembro del jurado
- Copia de la última revisión de estudios
- Comprobante de pago de derechos por registro del grado



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
SECRETARÍA GENERAL
DIRECCIÓN GENERAL DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
SOLICITUD PARA EL TRÁMITE DE EXAMEN DE GRADO DE MAESTRÍA O DOCTORADO

DATOS GENERALES

No. de cuenta _____ No. de expediente _____

Nombre _____

primer apellido

segundo apellido

nombre(s)

Dirección _____ Colonia _____

Población o ciudad _____ Del. o municipio _____ Estado _____

C.P. _____ Tel. particular _____ Tel. oficina _____

Nacionalidad _____ Sexo F M

Lugar de nacimiento _____ Fecha de nacimiento _____

Dirección de origen _____

calle y número

población o ciudad

estado

pais

código postal

ESTUDIOS ANTECEDENTES**LICENCIATURA**

Plan de Estudios _____

Institución _____ Facultad o escuela _____

País _____ Estado _____

Promedio _____ Fecha de titulación (día/mes/año) _____

ESTUDIOS DE POSGRADO

Nivel y plan de estudios _____

Institución _____ Facultad o escuela _____

País _____ Estado _____

Fecha de diplomación o graduación (día/mes/año): _____

Nivel y plan de estudios _____

Institución: _____ Facultad o escuela _____

País _____ Estado _____

Fecha de diplomación o graduación (día/mes/año) _____

DATOS PARA LA REVISIÓN DE ESTUDIOS

Entidad académica _____

Plan de estudios _____

Año y semestre de ingreso _____ Promedio indicado en la última revisión de estudios _____

Año y semestre en que cursó su última asignatura o concluyó los requisitos del plan de estudios _____

Cursó el plan de estudios con beca si no Otorgada por _____

Realizó tesis si no Con beca si no Otorgada por _____

CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
1. INTRODUCCIÓN	7
2. SISTEMÁTICA: REVISIÓN DEL GÉNERO <i>LEUCAENA</i> EN MÉXICO Zárate, S. <i>Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.</i> 65:83-162, 1994	25
3. ARQUEOBOTÁNICA: REVISIÓN DE LOS RESTOS ARQUEOLÓGICOS DE <i>LEUCAENA</i> Zárate, S. <i>Econ. Bot.</i> (enviado)	117
4. ETNOHISTORIA: LA DOMESTICACIÓN DE LAS ESPECIES CULTIVADAS DE <i>LEUCAENA</i> EN MÉXICO: LOS DOCUMENTOS DEL SIGLO XVI Zárate, S. <i>Econ. Bot.</i> 51:238-250, 1997	153
5. ETNOBOTÁNICA: ETNOBOTÁNICA Y EL PROCESO DE DOMESTICACIÓN DE <i>LEUCAENA</i> EN MÉXICO Zárate, S. <i>Journal of Ethnobiology</i> (enviado)	169
6. GENÉTICA: GENÉTICA DE POBLACIONES SILVESTRES Y MANEJADAS DE <i>LEUCAENA ESCULENTA</i> EN LA MONTAÑA DE GUERRERO, MÉXICO Zárate, S., N. Pérez-Nasser y A. Casas <i>Amer. J. Bot.</i> (en preparación)	193
7. CONCLUSIONES: LA DOMESTICACIÓN DE <i>LEUCAENA</i> (FABACEAE, MIMOSOIDEAE) EN MÉXICO Zárate, S. <i>Bol. Soc. Bot. México</i> 62:141-155, 1998.....	227
AGRADECIMIENTOS	243

RESUMEN

El género *Leucaena* (Fabaceae, Mimosoideae) incluye árboles y arbustos tropicales a subtropicales, distribuidos en el sur de Estados Unidos de América, México —donde se encuentra la mayor diversidad—, Centro y Sudamérica. En México existen varias especies utilizadas tradicionalmente por varios grupos étnicos como alimento, consumiéndose las hojas, flores, vainas y semillas tiernas, crudas o preparadas de varias formas. El producto de los árboles proviene de poblaciones recolectadas, toleradas y cultivadas. El objetivo general de la tesis es aportar al conocimiento del proceso de domesticación de las principales especies del género *Leucaena* sometidas a cultivo tradicional en México, desde un punto de vista multidisciplinario, con énfasis en el estudio de caso de *L. esculenta* subsp. *esculenta* (*guaje rojo*), así como el proponer un modelo de dicho proceso. La tesis se inicia con una introducción general conteniendo una discusión teórica de los principales conceptos relevantes al proceso de domesticación. A continuación se presentan cinco capítulos con los principales enfoques metodológicos que complementan el estudio del proceso de domesticación: 1) Sistemática, es decir, la clasificación biológica de los taxa cultivados, su morfología, su distribución y los aspectos evolutivos de los mismos; 2) Arqueobotánica, que analiza la evidencia de la presencia, identidad, posibles usos y situación de manejo de los restos arqueológicos conocidos —precedentes de: Cueva Romero, Tamaulipas; Tehuacán, Puebla; y Guilá Naquitz, Oaxaca)—, mediante examen de las muestras disponibles en el Departamento de Prehistoria del Instituto Nacional de Antropología, México; 3) Etnohistoria, consistente en una revisión comparativa de los documentos históricos más relevantes, particularmente del siglo XVI, en los cuales se hace referencia a la presencia, uso y manejo de los *guajes* al tiempo de la conquista de México por los europeos, y los cambios en tal situación a partir del contacto; 4) Etnobotánica, abarcando la situación actual del conocimiento, uso y manejo de los *guajes* en México y las afinidades culturales de tales aspectos de la relación *Leucaena* spp.-cultura partir del contacto; 5) Genética, conteniendo los resultados de un estudio de caso de poblaciones de *guaje rojo* sujetas a formas de manejo conocidas, en el cual se utilizaron marcadores aloenzimáticos para describir la composición y estructura genética de estas poblaciones, así como los aspectos reproductivos (sistema de cruzamiento) de las mismas. Por último, en el último capítulo se encuentra un resumen de los resultados de cada uno de estos aspectos, así como una discusión integral de estos para llegar a conclusiones generales. Estas conclusiones consisten, por una parte, en una secuencia probable de acontecimientos en el proceso de domesticación de algunas especies de *Leucaena*, y por la otra, en un modelo general del proceso de domesticación de árboles propagados por semillas, el cual pudiera ser aplicado a otros ejemplos de árboles cultivados en Mesoamérica.

A grandes rasgos, la evolución del conocimiento uso y manejo de los *guajes* abarca un dilatado periodo a lo largo del cual se distinguen algunas etapas y acontecimientos relevantes: 1) selección intergenérica entre otros árboles (sobre todo de Fabaceae); 2) etapa de máxima importancia económica como alimento de recolección; 3) intensificación del manejo, culminando en el cultivo; 4) difusión del cultivo así como de los cultígenos; 5) proceso de aculturación a partir de la conquista de México, cuyo rasgo sobresaliente es la relativa ignorancia, o desprecio, por parte de los europeos, pero que, sin embargo, ocasionó —de forma más bien indirecta— la difusión de *L. leucocephala* a las regiones tropicales del Mundo; 6) la persistencia del conocimiento, uso y manejo de los *guajes* dentro de su ámbito nativo; 7) el interés moderno por esta especie a nivel internacional, con lo cual se inician programas extensionistas que —hasta hoy— excluyen el uso como alimento humano, promoviendo en cambio su utilización como forraje, y más recientemente, como planta de uso múltiple en sistemas “agroforestales”, así como la domesticación sistemática con esa misma modalidad; 8) la innovación en México por parte de algunos grupos étnicos de formas intensivas de

manejo de especies antiguamente recolectadas silvestres, conduciendo a procesos de domesticación incipiente.

Con base en la evidencia genética, e integrando los resultados de la investigación en conjunto, se propone un modelo de domesticación basado en la selección extensiva (en tiempo y espacio) de las poblaciones de los taxa más importantes; la selección local (tolerancia *in situ*); y la difusión de cultígenos. Esta última, es fundamental tanto para iniciar con éxito el cultivo, como para mantener la calidad de las poblaciones manejadas. Estas características del proceso son influenciadas por la historia, tanto en sus aspectos culturales como económicos, la cual determina cuáles especies son favorecidas, y, por las características evolutivas del género; sobre todo, la polinización abierta, la dispersión lenta y los altos niveles de endogamia típicos de muchos árboles tropicales. Este modelo sirve para entender cómo es posible fijar características deseadas en árboles —plantas de ciclo de vida largo— propagados por semilla, situación que es típica de los árboles domesticados en Mesoamérica, a diferencia de la reproducción vegetativa característica de los árboles cultivados en el Viejo Mundo. En contraste, *L. l.* subsp. *glabrata* (como otros taxa tetraploides del género) presenta un comportamiento genético distinto al descrito para *L. esculenta* (diploide) singularizado por la aparente no segregación de aloenzimas, lo cual puede deberse a “heterocigocidad fija” o a agamosperma. De cualquier modo, la historia de la selección artificial moderna de cultivares de esta especie reafirma que, en este caso, la fijación de características es instantánea, a pesar de ser propagada por semilla, asemejándose a la propagación vegetativa.

ABSTRACT

The genus *Leucaena* (Fabaceae, Mimosoideae) includes tropical and subtropical trees and shrubs. It is distributed in Southern USA, Mexico —where most of the diversity is found, Central and South America. In Mexico, several species have been used by ethnic groups as food, including immature leaves, flowers, legumes and seeds, which are eaten raw or variously prepared. The products from these trees are obtained from gathered, tolerated and cultivated populations. The general objective of this dissertation is to contribute to the understanding of the domestication process of the most important species in the genus *Leucaena* under traditional management in Mexico, using a multidisciplinary approach. The case of *L. esculenta* subsp. *esculenta* (*guaje rojo*) is presented, and a model for the domestication process of the genus is proposed. The dissertation contains a general introduction with a theoretical discussion of the most relevant concepts concerning evolution under management (domestication). Following, are five sections containing the several approaches used: 1) Systematics, i.e., biological classification of the cultivated taxa and their wild relatives; 2) Archaeobotany, analyzing the available evidence of the presence, identity, possible uses, and, management status of archaeological remains of *Leucaena* —coming from caves in Tamaulipas, Tehuacán Valley, Puebla, and Guilá Naquitz, Oaxaca. This analysis was made by reexamination of macroremains deposited in the Departamento de Prehistoria of the Instituto Nacional de Antropología, Mexico; 3) Ethnohistory, consisting in a comparative study of most relevant ethnohistorical documents of the sixteenth century making reference to *Leucaena* in order to know the status of these natural resources at the time of the Spanish Conquest, and the changes of this status thereafter; 4) Ethnobotany, analyzing the present situation in Mexico of the knowledge, use and management of the *guajes*, including cultural aspects of the *Leucaena* spp.-culture interaction; 5) Genetics, containing the results of the genetic study of managed and wild populations of *guaje rojo* in the Montaña de Guerrero region, by means of allozyme markers. The genetic composition and population structure is described, as well as mating system characteristics. The concluding section summarizes the results of each one of these methodological approaches, together with an integrated discussion of these results, in order to arrive to conclusions about the possible sequence of events involved in the domestication process of some taxa of *Leucaena*. Finally, a general model of the domestication process of seed-propagated trees is presented, which may also be applied to other trees traditionally cultivated in Mesoamerica.

The evolution of the knowledge, use and management of *guajes* occurs along a broad time span, in which several stages and events are distinguished: 1) intergeneric selection among other trees (mostly, in Fabaceae); 2) maximum economic importance stage as a gathered foodstuff; 3) intensification of management ending in cultivation; 4) diffusion of cultivation and of cultigens; 5) acculturation process, beginning with the Spanish Conquest, characterized by European neglect for the plant, nevertheless producing the —rather indirect— introduction of *L. leucocephala* to the World tropics; 6) the persistence within its native range of the knowledge, use and management of *guajes*; 7) the modern interest for this species at an international level, which generated extension programs which —until today— exclude the use of the plant as human food, promoting instead their utilization as fodder, and more recently, as a multiple-use plant in “agroforestry,” as well as systematic breeding with the mentioned modalities; 8) the innovation in Mexico of intensive management systems done by ethnic groups and utilizing formerly gathered, wild species, leading to incipient domestication processes.

Supported on genetic evidence, and integrating the results of the different aspects of the research, a domestication model is proposed, based on extensive (in time and space) selection of populations of the most relevant taxa; local selection (*in situ* tolerance); and the diffusion of

cultigens. This last process is fundamental for both initiation of successful plantings, and for the maintenance of quality of managed populations. Historical (cultural and economic) and evolutionary (open pollination, slow dispersion, high endogamy) aspects determine which species are favored and their management forms. Such model explains how were desired characteristics fixed in these long-cycle (trees), seed-propagated plants. Seed propagation characterizes trees traditionally cultivated in Mesoamerica, in opposition with Old World trees, mostly vegetatively propagated. In contrast, *L. l.* subsp. *glabrata* (as other tetraploid taxa in the genus) has a different genetic behavior as that described for diploid *L. esculenta*. In *L. l.* subsp. *glabrata* there is an apparent non-segregation of allozymes, which may be due to "fixed heterozygosity" or to agamospermy. In either case, the modern history of cultigen selection in this tree indicates that fixation of characteristics is instantaneous, despite being seed-propagated, thus resembling to vegetative propagation.

1. INTRODUCCIÓN

Quizá debido a su singularidad como fenómeno evolutivo, la domesticación de organismos fascinó a Darwin (1876), y después a Alphonse DeCandolle (1886). Este último fue quien fundó el método para estudiar a las plantas cultivadas, con base en la integración de datos arqueológicos, históricos, lingüísticos y propiamente botánicos —es decir, taxonomía, fitogeografía, genética—. Tal método, al cual puede llamarse “etnosistemático” es seguido en este trabajo.

Esta tesis se desarrolló a partir de la idea de hacer un primer estudio general del proceso de domesticación de algunos taxa del género *Leucaena* (Fabaceae; Mimosoideae). Posteriormente, con escasos antecedentes (botánicos, históricos, arqueológicos y etnobotánicos), pero frente a una avalancha de publicaciones agronómicas, se eligió el caso de *Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé ex A.DC.) Benth. subsp. *esculenta* (guaje rojo) en la Región de la Montaña, Guerrero, de entre los posibles estudios de caso de poblaciones manejadas representando a los principales taxa cultivados, y para los cuales se tenía información etnobotánica. En la Región de la Montaña, Casas (1992; Casas y Caballero, 1996) estudió la etnobotánica y morfología del guaje rojo en dos poblaciones con manejo contrastante (véanse capítulos 5 y 6). Otros casos investigados (y explorados electroforéticamente) fueron el de *L. leucocephala* (Lam.) De Wit subsp. *glabrata* (Rose) Zárate (*liliake*) en la región Totonaca de Papantla, Veracruz, el de *L. confertiflora* Zárate subsp. *adenotheloidea* Zárate (*guaje zacatzin*) en Chapulco, Puebla, y el de *L. shannonnii* Donn. Smith subsp. *magnifica* Hughes en El Rincón, Chiquimula, Guatemala. Sin embargo, los casos de *liliake* y *guaje zacatzin* fueron excluidos de esta tesis, dejándolos para trabajos subsecuentes, debido al comportamiento de sus patrones isoenzimáticos (no segregación en progenies, véase capítulo 6), y el caso de *L. s.* subsp. *magnifica*, por no tener suficiente información etnobotánica y no haberse visitado la localidad.

Los datos genéticos obtenidos mediante la interpretación de las formas alélicas de isoenzimas separadas electroforéticamente en geles de almidón son una parte importante de este estudio. Estos permiten, por una parte, hacer inferencias basadas en cálculos teóricos apoyados en los principios de la genética de poblaciones, y por la otra, aportan modelos de la biología reproductiva de los taxa, mismos que son fundamentales para entender la historia de la domesticación. Si bien éstos datos plantean, por sí mismos, interesantes interrogantes respecto a la biología reproductiva y la genética de estas plantas, no nos dicen todo acerca del proceso de su domesticación.

En esta tesis se considera al proceso de domesticación de plantas como la relación recíproca de la gente con las plantas a lo largo del tiempo, misma que origina cambios evolutivos en las poblaciones vegetales bajo manejo. Este proceso involucra una gradación en la intencionalidad (volición, creatividad inventiva) e intensidad (inversión de trabajo) del manejo, y está asociado a una medida de valor económico (de subsistencia) y valor cultural (significado) (véanse capítulos 4-7). Por ello, el proceso de evolución bajo manejo humano sólo puede ser comprendido mejor integrando la información genética con datos de otro tipo, los cuales surgen de disciplinas distintas, como la taxonomía, la arqueología, la etnohistoria y la propia etnobotánica. Tal integración, desde luego, requiere del uso de metodologías múltiples, según la disciplina, después de lo cual los hechos pueden confrontarse a través de los vacíos metodológicos para conformar un panorama del proceso, una narrativa del mismo, que sea heurísticamente válida —es decir un modelo, el cual, necesariamente, es histórico—.

Al buscar antecedentes del estudio del manejo, y aun del uso, de las plantas objeto de esta tesis, se encuentra uno frente a paradojas aparentes. La sistemática del género es relativamente joven. Desde que se estableció el género *Leucaena* en 1842 la taxonomía ha sido revisada varias

veces y en distintas áreas, y su estudio continúa aún en desarrollo (véanse capítulo 2 y apéndice del capítulo 2). Sin embargo, el estudio de las especies cultivadas nativas de México ha permanecido virtualmente inexplorado, y los pocos estudios fueron hechos en las últimas dos décadas. La paradoja es que una de las especies del género (*Leucaena leucocephala*) ha sido preconizada como una planta “de utilidad potencial” para todos los países de las regiones tropicales del mundo (véanse capítulo 2 y Zárate, 1987). A los impulsos de la utilidad de la “leucaena” —como se conoce este taxa entre los agrónomos de habla inglesa e hispana— como forraje, le ha seguido la integración de los *guajes* a los últimos avances técnicos de la agrosilvicultura (“agroforestry”) (Steppler y Nair, 1987). Es decir *L. leucocephala* es empleada en la práctica de frontera del extensionismo (Jama, Getahun y Ngugi, 1991), pero casi no se han hecho estudios acerca de su papel alimentario en humanos. En efecto, a pesar de que el manejo de árboles con cultivos anuales en sistemas integrados, agrícolas y forestales está representado ampliamente en el mundo como una práctica tradicional de gran antigüedad y el uso como alimento humano de los *guajes* en México antecede a la llegada del ganado—cuyos descendientes son ahora inducidos a comer el novedoso forraje—, y, también, su cultivo es común en una amplia zona del país: no se ha estudiado casi nada de este proceso de domesticación, sus orígenes, o sus consecuencias y posible desarrollo como recurso (véase capítulo 5).

Asimismo, parecen existir otras contradicciones. Una de éstas es la que se observa entre la obvia presencia de los *guajes* en la tradición cultural de México, como alimento y como parte de algunos sistemas agrícolas, y la escasez de estudios sobre este fenómeno desde el punto de vista etnobotánico y agronómico. Otra más, es que el conocimiento agronómico de algunas especies del género —más bien extenso en el caso de *L. leucocephala*—, no tenga una contraparte en el estudio del manejo y mejoramiento genético de los *guajes* para alimento humano. Esto es así tanto en el caso de *L. leucocephala* (*guaje blanco* o *guaje verde*), como en el del también muy importante árbol, *L. esculenta* (*guaje rojo*). En todo caso, estas contradicciones tienen explicaciones culturales, derivadas de la historia de las sociedades en el país (véase capítulo 3), y de la propia historia de la ciencia.

Con frecuencia existe una clara separación entre la taxonomía (la botánica sistemática en general) y la agronomía; también existen espacios entre la agricultura del monocultivo y la concepción más amplia del manejo y cultivo de la vegetación. La patente aversión que han tenido no pocos botánicos a estudiar las plantas cultivadas es proverbial (Heiser, 1969a; Li, 1974). Este rechazo puede explicarse, en parte, por la exagerada variación mostrada por las plantas cultivadas (Heiser, 1969a). A pesar de estos desaires ocasionales, el estudio de las plantas y animales cultivados ha dado aportes fundamentales a la ciencia biológica, tanto a la clasificación (Li, 1974), como al estudio de la evolución (Harlan, 1969).

Organización de la tesis

Desde luego, el pilar fundamental de esta investigación, y de cualquier otra que sea de un organismo cultivado, es la botánica sistemática. Por ello, la revisión taxonómica del género en México es el primer tema que se presenta. Este orden no es casual, ya que, en efecto, la taxonomía tiene tal relevancia como auxiliar en la comprensión de las identidades de los taxa cultivados—y de sus posibles interacciones genéticas y aun ecológicas con otros silvestres o cultivados—que resulta indispensable para emprender el estudio de la domesticación. Después de la publicación de la revisión taxonómica que integra el capítulo 2 (Zárate, 1994), Hughes (1998) publicó una monografía

de *Leucaena*, la cual, además de México, abarca el resto del área de distribución nativa del género. Por ello, a modo de aclaración y en espera de una publicación formal, se añadió al capítulo 2 un apéndice conteniendo notas breves de las diferencias y coincidencias entre ambos sistemas de clasificación respecto a sus objetivos, métodos y resultados. En seguida se presentan tres secciones abarcando el estudio propiamente histórico, diacrónico y sincrónico, es decir, la arqueobotánica, la etnohistoria y la etnobotánica. Cada una de estas secciones tiene importancia en el panorama de la investigación ya que, en conjunto, aportan elementos enlazados en una narrativa continua de los hechos plausibles, es decir, un modelo del proceso el cual puede examinarse con evidencia inferencial siguiendo al método científico. Esta evidencia inferencial —con la cual se intenta poner a prueba la veracidad de las hipótesis históricas— proviene de las predicciones de la teoría genética poblacional y es obtenida de la electroforesis de isoenzimas. De este modo se abre el campo a la elaboración de un modelo del proceso de domesticación. Tal modelo, hasta donde alcanzó la presente investigación, es desarrollado en parte en los capítulos 2-6, y se presenta a modo de conclusión en el capítulo 7. Este mismo capítulo contiene un resumen general de los objetivos, métodos y resultados de esta investigación.

Se presenta a continuación una breve revisión crítica de los conceptos más importantes que dan sustento a la investigación del proceso de evolución bajo manejo: la domesticación.

Origen y diversificación de las plantas cultivadas

El origen y diversificación de las plantas cultivadas se centra, por una parte, en el origen de la diversidad biológica a través de los mecanismos de especiación y de diferenciación de poblaciones y, por otra, en el proceso de cambio bajo manejo humano. Esto significa que cada planta cultivada tiene su origen en poblaciones silvestres de uno o varios taxa y que ha sido manejada, cultivada y transportada por grupos de gente de una o más etnias. Existen muchos estudios de caso de plantas cultivadas abarcando un amplio espectro sistemático (Sauer, 1993; Simmonds, 1976; Zohary y Hopft, 1988). Casi siempre puede detectarse la región geográfica de origen de los cultivos así como a sus progenitores, o al menos, a sus parientes cercanos. A veces, puede descubrirse a la cultura responsable de la domesticación de las plantas en el pasado y, si el proceso es sincrónico, puede estudiarse en detalle. Estos estudios, junto con la descripción de la diversificación alcanzada en el proceso y la clasificación taxonómica de los cultivos y sus progenitores básicos (Pickersgill, 1986), constituyeron la base de los estudios de la domesticación, y sólo hasta mediados de este siglo empezaron a surgir modelos más precisos. Estudiar los orígenes biológicos y geográficos de las plantas cultivadas es apropiado para los botánicos pero ningún estudio sería completo sin un análisis a profundidad de la historia del manejo, cultivo y dispersión por parte de la gente. Para lograr esto, los botánicos deben asomarse a disciplinas tales como la arqueología, la historia y la etnología. Otra pregunta relacionada es también propia para biólogos, pero más para arqueólogos o antropólogos: la del origen de la agricultura. Esta búsqueda ha generado a su vez modelos de distinto tipo, los cuales, más que el origen de la domesticación, intentan explicar la motivación social para cultivar plantas, tales como densidad de población, cambios climáticos, capacidad de carga y otras supuestas razones. En esta tesis, tales teorías, incluyendo la evidencia etnológica y arqueológica de los cazadores recolectores y agricultores primitivos no se discutirán, excepto el modelo de Flannery (1986a) inscrito en esta corriente (véanse Blumler y Byrne, 1991; Flannery, 1986b, Harlan, 1975).

Origen de la agricultura y origen de las plantas cultivadas

El inicio de la práctica de la agricultura como actividad económica básica de un grupo humano no implica que no se conocieran las formas de propagar las plantas con anterioridad. De hecho, se conocen ejemplos de pueblos que no son agrícolas pero saben cómo propagar las plantas (Evans, 1993). Respecto al origen del cultivo, éste sin duda es producto de la larga historia que antecede a la agricultura y que puede remontarse en el tiempo hasta 40 000 años (Lathrap, 1977). En cuanto al origen de la agricultura, las preguntas fundamentales son ¿cuántas veces se originó la agricultura? y ¿cómo y dónde se inició el cultivo masivo de plantas como actividad económica principal? A pesar de que cada planta pudiera ser cultivada en varios lugares y tiempos en forma independiente, es común que se originen en algún área discreta (Harlan, 1975; Vavilov, 1992) y que se dispersen a otros lugares donde incluso pueden diversificarse. En estos casos, no siempre es fácil saber si son aportes o paralelismos —p.ej., en América, chiles, frijoles, calabazas, cacao (Pickersgill y Heiser, 1977)—. En otros casos se conocen detalles de la difusión de los cultígenos a lo largo de amplios territorios y tiempos —p.ej., los cereales y leguminosas del Medio Oriente a Europa (Evans, 1993; Zohary y Hopft, 1988)—. Otros son un desafío —p.ej., *Lagenaria siceraria* (Lathrap, 1977), cuyo fruto sirve como recipiente—. En conjunto, y especialmente en este último ejemplo, no puede descartarse el que su domesticación y la “invención” de su uso ocurrieran sólo una vez (sin embargo, véase Heiser, 1979).

El interés por detectar los lugares de origen de las plantas cultivadas, empezando por DeCandolle (1959), continuando con Vavilov (1922, 1926, 1951, 1992) y Harlan (1975), tiene su contraparte en quienes han buscado el lugar de origen de la agricultura. Entre éstos, Sauer (1969) señaló al sureste asiático como la cuna de la agricultura, idea que ganaría nula popularidad. En cambio, sus suposiciones acerca de los inventores de la agricultura, elaboradas por Anderson (1952), han sido fructíferamente discutidas (véase abajo): ellos debieron ser de una comunidad sedentaria y bien alimentada (como de pescadores ribereños), que viviera en un ambiente silvícola con suficiente diversidad biológica. Para Sauer, los cultivos tropicales propagados por sus partes subterráneas serían los primeros en ser cultivados. Reivindicando en parte las teorías de Sauer, Lathrap (1977) supone que, de existir tal sitio de origen, probablemente éste se encuentre en África, proponiendo una dimensión temporal bastante más allá de los aproximadamente 7 000 ó 10 000 años de antigüedad atribuidos al origen de la agricultura en el Medio Oriente, y casi simultáneamente, en América (Flannery, 1986b; Zohary y Hopft, 1988). De África, la idea de la agricultura se dispersaría durante el Neolítico a todo el Viejo y al Nuevo Mundo, arribando a éste hace unos 14 000 años (Lathrap, 1977). Lo interesante de esta controversia es que puede ponerse a prueba mediante las hipótesis de uno de los detractores de Sauer-Anderson, Harlan (1975): la invención de los cultivos ocurriría una sola vez; y, en los sitios donde llegara la novedosa idea, se iniciarían cultivos con plantas silvestres locales. Según Blumler (1992), parece más factible que las plantas de cultivo sean invención independiente. Por otra parte, muchos de los argumentos contrarios a esta teoría (Harlan, 1975) se disiparían hasta desaparecer si se admite un horizonte histórico tan antiguo como propone Lathrap (1977).

Bases de la diversificación: la diversidad biológica y la diversidad cultural

La diversidad aparente en las plantas cultivadas es notable, basta comparar plantas de coliflor, brocoli, repollo o col de Bruselas, siendo todas de una misma especie (*Brassica oleracea*). Los principios de diversificación bajo cultivo son similares a los de la diferenciación de plantas en

general. La gente selecciona aquello que puede ver, oler, tocar o comer, es decir seleccionan el fenotipo. Por otra parte, lo común es que a lo largo del proceso se reduzcan las bases genéticas originales de las poblaciones silvestres. Aun cuando la hibridación o la infiltración génica son frecuentes, esta expansión del substrato genético es, a su vez, limitada, o francamente indeseable para los agricultores. Es decir, la diversificación bajo cultivo es un proceso disyuntivo, pero en general, actúa sobre un componente genético limitado e incluso, a veces, limitándolo. Tanto este efecto "domesticador", como la misma variación intrínseca de las plantas, dependerán, además de los azares de la historia en particular, del comportamiento reproductivo, de la variación genética original y de las formas empleadas para la propagación, factores todos que determinarán en gran medida los resultados y la efectividad del proceso de cambio. Darwin (1876), fue explícito respecto a este punto y admite que los cambios ambientales inducidos por la gente promueven la variación en los organismos domésticos: la selección sin variación no sirve de nada pero la variación depende, ". . . en cierto modo, de la acción sobre el organismo de las circunstancias del entorno . . ." Esta observación no siempre es reconocida en los casos de organismos silvestres, y por lo tanto, en la evolución de las especies: como apunta acertadamente Bradshaw (1984) acerca de una observación similar de Darwin en el primer capítulo del *Origen de las Especies*, "A menudo hemos ignorado el conocimiento de Darwin acerca de la variabilidad y sus causas."

La diversidad de las culturas es el otro componente en el proceso de diversificación (Bye, 1993), si bien esta diversidad obedece a principios diferentes a los que rigen a la diversidad biológica (Flannery, 1986b). Esta diferencia puede ser un tanto artificial; después de todo, *Homo sapiens* es una especie biológica. Sin embargo, en el estado actual de nuestro conocimiento existen distancias enormes entre ambos fenómenos a nivel de metodología y principios de estudio.

Modelos conocidos de domesticación

A lo largo de la historia del estudio de las plantas cultivadas se han hecho una serie de propuestas acerca de qué es lo fundamental en su domesticación. Como vimos, existen numerosos estudios de caso, pero no existe un modelo único. Más bien, lo que hay es un consenso en cuanto a la metodología a seguir y lo que se obtiene es, generalmente, una narrativa histórica para casos individuales (Sauer, 1993). Como parte del desarrollo de esta rama de la ciencia, han ido surgiendo concepciones fundamentales, dos de éstas son útiles para discutir los modelos expuestos a continuación: domesticación y tipos de selección.

¿Qué es domesticación?

Se ha definido a la domesticación como una condición, es decir, un estado alcanzado por las plantas y en el cual les es imposible dispersarse sin la ayuda del cultivador: mientras que el nivel de cultivada se adquiere en forma instantánea, el de domesticada implica un largo período de selección para consumarse (Heiser, 1969b). Otras definiciones son más dinámicas y ven a la domesticación como un proceso gradual y continuo (Harlan, 1975). Para otros autores es importante la intensidad de la relación en cuanto a la percepción de la planta (Bye, 1979; Davis y Bye, 1982; Kimber, 1978). Esta tendencia ha llevado a ampliar el concepto de *domesticación* más allá del de *cultivo*, insertándolo así en el todavía más amplio de *manejo* (Ford, 1985).

La clasificación de la selección

Darwin (1876) se ocupó del estudio de las plantas y animales domésticos y es posible que viera en la selección humana un reflejo de la acción, más dilatada, de la selección natural. Para él existían

distintos grados de intencionalidad en la selección de los criadores de plantas y animales y, en general, en el manejo: según esto, habría la verdadera “selección metódica”, la cual seguía pautas predeterminadas, y la vulgar selección utilitaria, buscando lo más valioso, pero sin intención de alterar la raza. Por supuesto, entraría también en acción la selección natural, mediante la competencia, la depredación y otros procesos. En la práctica, estas formas de selección se traslaparían, a veces, incluso oponiéndose a los deseos del cultivador o criador. Como vimos, Darwin es muy claro acerca de sobre qué actúa la selección de la gente: si no existiera variación natural o inducida por el ambiente, nada podría hacerse.

Esta clasificación de la selección según la intencionalidad es común a muchos autores desde Darwin. Kimber (1978) admite tres etapas de evolución en el proceso de domesticación: simbiosis inconsciente, domesticación tradicional consciente y mejoramiento genético sofisticado. Paralelamente, los actos de los protagonistas son cada vez más conscientes. En la domesticación tradicional inconsciente, Kimber admite que el cultivador tiene una vaga idea de propósito al cuidar y seleccionar las plantas. Heiser (1988) identifica la selección metódica de Darwin con la selección consciente y el mecanismo selectivo de Harlan (1975) con la selección inconsciente (véase abajo). Debe reconocerse que, aun cuando la mayoría de la gente carece de entrenamiento científico, en general, saben lo que hacen (Lathrap, 1977) y lo que quieren. Hernández X. (1993) hace una división histórica del proceso de domesticación: la fase inconsciente, la de simbiosis, varias fases de selección genética (fenotípica) y una última etapa caracterizada por el uso de la genética molecular. Este énfasis en los actos de inspiración, intención o volición como complementos de la simple acción por necesidad (Sauer, 1993) se ha adentrado paulatinamente en los modelos de domesticación.

Paradigmas, modelos y no modelos

A partir del trabajo de Vavilov (1922, 1926, 1951, 1992), quienes enfocaron el estudio de las plantas cultivadas —incluyendo biólogos, geógrafos (véase arriba) y antropólogos interesados en el origen de la agricultura—, fueron elaborando modelos dirigidos a explicar no sólo el origen de los cultígenos sino los mecanismos del proceso. Los primeros, eran más bien “historias a modo” (es decir, explicaciones basadas más en conjeturas que en evidencia verificable) diseñadas para explicar el origen de la agricultura (p.ej., la teoría del basurero), y más adelante, intentos de llegar a una teoría unificadora (los síndromes de domesticación, la selección automática, el modelo coevolucionista, el modelo informacionista, el modelo citogenético). Más recientemente, se ha atendido a examinar si los caracteres domésticos, como no latencia y no dehiscencia, pudieron surgir antes de que existiera cultivo (Blumler y Byrne, 1991; Casas y Caballero, 1996; Casas et al., 1997).

El fundador del estudio de las plantas cultivadas, sobre todo en los aspectos geográfico (lugar de origen), botánico (progenitores silvestres) e histórico, fue Alphonse DeCandolle. Siendo botánico, no sólo investigó los aspectos fitogeográficos y botánicos, también siguió la pista a los antecedentes arqueológicos, lingüísticos y etnográficos, y planteó en forma explícita —aunque no del todo formal— una metodología histórica atravesando los límites entre varias disciplinas. El trabajo de este pionero no se dirigió a hacer predicciones o teorías, pero sentó un paradigma. No obstante, DeCandolle establece algunos principios generales de los cambios inducidos en las plantas mediante el proceso de domesticación, más que nada, derivados de sus observaciones empíricas. Algunos de estos principios generales requieren todavía de estudio para conocer sus bases biológicas, por ejemplo, observó que entre aquellas partes seleccionadas (útiles), las que más aumentan su tamaño son los órganos carnosos (DeCandolle, 1959).

En el modelo seleccionista de Darwin, la domesticación es un acto de invención de algún “sabio salvaje” de una comunidad sedentaria, y donde éste probablemente hubiera encontrado y propagado sus plantas sería en el desperdicio acumulado —la basura—, escenario que seguiría proponiéndose mucho después (Harlan, 1975; Sauer, 1993).

Vavilov (1922, 1926, 1951, 1992), siguiendo inicialmente el método de DeCandolle, a quien dedicó su trabajo más importante acerca del origen de las plantas cultivadas (Vavilov, 1926), consagró su vida al estudio de las plantas cultivadas del mundo y a su aplicación en el fitomejoramiento. Le interesaba obtener material genético de plantas cultivadas para emplearlo en programas de mejoramiento en la Unión Soviética y el mundo, para lo cual exploró aquellas áreas geográficas caracterizadas por contener gran cantidad de cultígenos además de especies silvestres relacionadas, a las cuales llamó centros de origen —muchos de ellos, en realidad centros de diversidad (Harlan, 1975)—, reconociendo ocho de éstos: norte de China, sureste asiático e India, Asia central, Medio Oriente, Mediterráneo, Etiopía, Mesoamérica y Sudamérica. Observó características de la distribución geográfica de los genes, dando así cierta solidez a su modelo geográfico.

En Estados Unidos, algunos botánicos inclinados hacia la botánica económica —de nuevo cuño— elaboraron hipótesis acerca del origen del cultivo y del proceso, casi siempre equiparándolo con el mismo de la agricultura. Quienes más influyeron en este campo fueron los integrantes de una dinastía académica iniciada por Anderson y continuada por Baker (1978), Harlan (1975) y Heiser (1981). Como se mencionó, Anderson (1952), se adhirió a las conjeturas de Sauer, añadiendo sus propias conclusiones: las plantas arvenses son las mejores candidatos para ser cultivadas; la perturbación del hábitat favorecería la hibridación, la cual aumentaría la variabilidad disponible al cultivador. Este interés en la hibridación generó el concepto de infiltración génica (“*introgression*”), además de la tendencia a utilizar como herramienta los cruzamientos entre cultivos, parientes silvestres y malezas: la biosistemática. Para Baker (1978), la agricultura surgió en varias ocasiones y lugares independientemente, y por descuido: algún primitivo, distraídamente o por equivocación, habría transportado a su campamento semillas de algunas plantas útiles, las cuales, nutridas por los desperdicios orgánicos de su modesto hogar prehistórico, habrían germinado dando así origen al jardín doméstico; es decir, la hipótesis de Darwin, sustituyendo la sabiduría por la negligencia salvaje. Evidentemente, Baker (1978) no considera la existencia del cultivo preagrícola. Para él, la teoría alternativa era que la gente necesitó inventar la agricultura en tierras marginales, después de ser desplazada de las áreas de abundancia debido a la presión demográfica. Para ello, fertilizaba el suelo con cenizas de la propia vegetación y esparcía las semillas. Ambas son buenos ejemplos de “historias a modo”.

Más en la dirección de un modelo, Harlan (1975) redefinió los centros de Vavilov como centros y no centros, para así ajustarlos a la ausencia de demarcaciones tan claras en casos específicos. Además, distinguió entre los centros de diversidad y los de origen con mayor claridad que Vavilov. Para explicar el origen de la agricultura, propuso un *no modelo* abierto a todas las posibles causas de ello, reconociendo —como lo había hecho Darwin antes que él— que el problema es tan complejo como la diversidad de la mente humana. En cuanto al proceso de domesticación, Harlan, lo analiza más intentando explicar cómo se adquieren las características “domésticas” que tratando de definir éstas. Es decir, plantea el primer modelo biológico de cómo actúa la selección humana. A este proceso le llamó “*automatic selection*”, y se aplica con mayor facilidad a los cereales. Harlan no deja de reconocer, sin embargo, la fuerza de la selección deliberada: los linajes sobreviven sólo porque los planta la gente. En síntesis, este modelo dinámico propone que, si bien la intención del cultivador es sólo la de cosechar el producto de su siembra para utilizarlo y resembrar al ciclo siguiente, también resulta en una serie de cambios genéticos fundamentales relacionados con las actividades de la gente y con la biología de las plantas: pérdida de la latencia, mayores semillas,

no dehiscencia, mayores inflorescencias y frutos, pérdida de la toxicidad y otros. ¿Cómo? Mediante el manejo el cultivador favorece sin saberlo ciertas características las cuales son seleccionadas por la práctica reiterada del cultivo. Un ejemplo de esto es la no dehiscencia, explicada como el efecto de cosechar el grano empleando una hoz, aquellas plantas cuyas espigas fueran dehiscentes caerán al suelo con mayor frecuencia que las no dehiscentes, por lo cual estas últimas serán cosechadas preferentemente. Al año, o ciclo, siguiente, éstas semillas portando la herencia de la no dehiscencia serán las que se siembran. Antes, Dennell (1973) había propuesto la cosecha mediante bastones y canastas ocasionando la permanencia de plantas no dehiscentes (Blumler y Byrne, 1991). Como este efecto selectivo asociado a la cosecha, hay otros debidos a la competencia de las plántulas sembradas y a la perturbación del suelo (provocando el desarrollo de variantes arvenses o malezas). Otro componente del proceso, según Harlan, son los llamados “ciclos de diferenciación e hibridación”, cíclicamente expandiendo y contrayendo la variabilidad mediante la diferenciación por selección en cultivo (en aislamiento) seguida de la hibridación con plantas silvestres (al romperse el aislamiento). Harlan enunció “Algunos pocos principios genéticos” del proceso de domesticación, pero sin analizar éstos a nivel de población (Harlan, 1975).

La academia europea se ocupó en describir las diferencias entre las plantas silvestres y las domesticadas, entendiéndola a la domesticación como una condición determinada. El botánico alemán Schwanitz (1967) enumeró algunas características domésticas, tanto ecológicas como fisiológicas y morfológicas, entre éstas el “gigantismo”, nombre dado por este autor para designar el aumento de tamaño característico de las plantas cultivadas. Otro alemán, Hammer (1984), reunió estas tendencias bajo el término “*Domestikationssyndrom*”, el síndrome de domesticación.

Si vemos a la domesticación de las plantas como un proceso cuyas bases últimas son genéticas y ecológicas, podemos concluir que se trata de un caso de evolución biológica. Esta fue la tentación que sedujo a Rindos (1984) a enunciar una teoría coevolucionista: en síntesis *Homo sapiens* y las plantas viven una simbiosis desde siempre, la cual naturalmente culmina en la domesticación. Esta idea, atractiva a primera vista, ha encontrado algunos seguidores (Bye, 1993), pero muchos otros, como Hernández X. (1993) y Flannery (1986b), más escépticos, la aceptan para la fase preagrícola pero no como explicación del origen de la agricultura. Las reservas para aceptar la coevolución como modelo obedecen a que esta teoría niega, radicalmente, la intencionalidad humana en el proceso de domesticación (Blumler y Byrne, 1991; Flannery, 1986b; Hernández X., 1993). Ello, en el fondo, significa que el concepto de coevolución es inseparable de suposiciones teóricas contrarias a la evidencia disponible, quedando pues como una forma de reduccionismo. En primer lugar, las culturas transmiten información entre generaciones y el gradualismo es una condición necesaria y, en segundo, es la intención la que mueve el proceso de domesticación mediante su agente activo: el trabajo humano. La dimensión social del trabajo amplifica la efectividad del proceso agrícola (Rojas, 1988). El concepto de simbiosis no posee tales prejuicios y ha sido utilizado por algunos autores (Heiser, 1979; Flannery, 1986b; Kimber, 1978).

Un último modelo combinando los intercambios de materia, energía e información en un contexto ecológico con la estructura de los llamados modelos de sistemas es el modelo informacionista de Flannery (1986a). En esencia, éste no es más que un esquema cuantificable de los intercambios de información, energía y materia entre *Homo sapiens* y los recursos vegetales, todo ello inmerso en el ambiente. Mediante un círculo representando estas dos entidades —gente y plantas—, gráficamente se pueden simbolizar los ciclos biológicos de las plantas y el calendario de manejo de la gente. La información (percepción de la gente) se representa mediante flechas punteadas, y las actividades de manejo son flechas sólidas yendo de un punto en el calendario hacia

un punto en el ciclo de vida de las plantas. Este puede considerarse como el primer paso hacia un modelo del proceso de domesticación con un enfoque ecológico, pero considerando el factor cultural, es decir, la gente con su organización social, percepción, formas de vida, conocimientos, creencias y formas de manejo de los recursos.

Desde la perspectiva botánica, excluyendo las intenciones culturales con sus propios principios, podemos concluir que el tema unificador del proceso de domesticación es la genética cuantitativa, tal como cuando se estudia la diferenciación de cualquier otra población de plantas. Traslapando en un contexto histórico un modelo genético matemático con un esquema similar al de Flannery, habremos alcanzado la última palabra en modelos de domesticación. Pero quedaría por conocer las bases de cambios genéticos inducidos bajo manejo, los cuales son seleccionados por la gente sólo mediante su expresión en forma de respuestas fisiológicas y morfológicas.

Factores fisiológicos asociados al proceso de domesticación

Si bien las características fisiológicas como tales son invisibles para los cultivadores, los fenotipos seleccionados pueden afectar varias de estas funciones, ya sea inconscientemente debido a selección automática, o conscientemente con base en los conocimientos de la fisiología. Una de las principales consecuencias de la selección bajo cultivo es la mayor producción de partes útiles. En general, los logros en el incremento del rendimiento de los cultivos se deben más a modificaciones de los mecanismos de regulación que a cambios en la eficiencia de los procesos fisiológicos celulares tales como la fotosíntesis y la respiración (Evans, 1993). Esto no es sorprendente, ya que las vías metabólicas evolucionaron mucho antes de haber plantas sobre el planeta, por lo cual difícilmente podrían cambiarse éstas en unos cuantos milenios, y menos aún mejorarse. Por ello, hasta la fecha, la selección para mejorar el rendimiento es guiada más por la experiencia empírica que por el conocimiento de la fisiología, pero ésta sigue teniendo potencial en el futuro como auxiliar del fitomejoramiento (Evans, 1993). Estas dificultades prácticas se deben, en general, a la complejidad genética de los procesos fisiológicos. Casi nunca pueden los fisiólogos agrícolas conocer todas las bases funcionales del mayor rendimiento de los cultivos, pero no por ello esperan para actuar. Los fisiólogos fitomejoradores utilizan indicadores y comparan éstos entre cultígenos para así, indirectamente, poder mejorar el rendimiento. Entre los indicadores de este tipo están la velocidad de intercambio de CO₂ por unidad de área foliar y la velocidad de incremento del peso seco por unidad de suelo por unidad de tiempo, mediante los cuales se estudia comparativamente el rendimiento de los cultivos (Evans, 1993).

Como se mencionó, según Harlan, mucho antes de existir fisiólogos modernos la selección de las semillas de mayor tamaño desencadenaba una serie de transformaciones fisiológicas: el llamado síndrome de domesticación (Harlan, 1975). Entre estas modificaciones están las siguientes: la pérdida de la latencia, quizá debida a la selección de germinación temprana en las semillas y a la reducción de las brácteas e involucros, partes accesorias de las inflorescencias, inductoras de latencia; aumento en la capacidad de las plántulas para competir con otras plántulas iguales o con arvenses; las inflorescencias de las plantas con ramas se agrupan en una rama principal, p.ej., el girasol y el maíz. A su vez, la selección de las primeras plántulas en emerger selecciona semillas mayores. En los cereales, el aumento de tamaño de las semillas hace que contengan más carbohidratos y menos proteínas; la pérdida de la dehiscencia de los frutos es controlada por uno o pocos genes, por lo cual es fácilmente seleccionada mediante cosecha y la siembra de lo cosechado (Harlan, 1975; Dennell, 1973).

El desarrollo de algunas plantas se rige por el fotoperíodo. Al trasladar los cultivos a otras latitudes, los agricultores pueden alterar inconscientemente las respuestas de las plantas a su favor (Harlan, 1975). A partir del descubrimiento del fotoperíodo, ha habido selección consciente en

cultivos tales como el lúpulo, el cáñamo, el frijol de soya y el tabaco (Evans, 1993). La duración del período de crecimiento depende de factores ambientales como agua, temperatura y plagas. Alargando el ciclo de crecimiento, generalmente se obtiene mayor rendimiento debido a la mayor capacidad de fotosintetizar y de captar nitrógeno. Existe una relación similar entre la duración del crecimiento y el rendimiento de semillas (Evans, 1993).

La tolerancia a las bajas temperaturas también varía entre los cultígenos, si bien no tan dramáticamente como el tamaño de las semillas o los frutos. En algunos casos, la resistencia al frío se debe a un mayor contenido de ácidos grasos no saturados y esto se ha aprovechado para la selección de cultivos tolerantes, tales como en el girasol, el algodón y el jitomate (Evans, 1993). Otra forma de adaptarse al frío es crecer más rápidamente, evitándose así los días de menor temperatura, y esta característica también es seleccionada bajo cultivo (Evans, 1993). La tolerancia a la sombra puede ser importante en relación con la densidad de siembra. En campos de cultivo con densidad alta, pueden estarse seleccionando plantas mejor adaptadas a la sombra, aunque también puede estarse seleccionando mejor captación de humedad o nutrientes (Evans, 1993).

La adaptación de las plantas cultivadas a la escasez de humedad se produce por el ajuste del ciclo de crecimiento a las condiciones ambientales, llamado *escapar*, o a la capacidad de mantener la turgencia de las células cuando el agua es escasa, llamado *eludir*. Un tercer mecanismo sería el de *tolerar*, es decir la capacidad de no sufrir daños cuando la turgencia se abate. En todas estas adaptaciones intervienen muchos factores, incluyendo la acumulación de pigmentos para evitar las altas temperaturas en las hojas (Evans, 1993).

Factores edáficos

La relevancia del suelo en el proceso de domesticación estriba en que las plantas obtienen de éste sus nutrientes y agua. Las propiedades del suelo limitan las prácticas agrícolas posibles, las cuales a su vez, modifican los suelos. La relación entre el rendimiento y la superficie de terreno depende de la calidad del suelo (Loomis y Connor, 1992); ésta determina cuáles variedades agrícolas se siembran en cada lugar (Bellón y Brush, 1994). En las primeras investigaciones acerca del origen de la agricultura, se comprendió la importancia del suelo, de ahí la popularidad de plantear a los fértiles montones de desechos orgánicos como sitios de cultivo. Desde entonces, se ha reconocido que el suelo es en gran parte responsable del éxito de la agricultura, y también de su decadencia al perder su fertilidad, compactarse por manejo inadecuado o perderse a la erosión. Mediante el trabajo socialmente organizado, las civilizaciones construyen obras para manejar los suelos y el agua; en México hay ejemplos de ambas (Rojas, 1988). Una de las más notables es la chinampa (González, 1992). En cierto modo, la gente fabrica suelo agrícola al cual intenta sostener para poder practicar la agricultura. El manejo del suelo agrícola, tradicional o moderno, debe contemplar el nivel de fertilidad, el drenaje, la capacidad de retención de humedad y la facilidad de arar o modificar la estructura para la siembra (Evans, 1993). Al arar o perturbar con coa la estructura del suelo, se producen condiciones favorables para la selección de razas arvenses de los cultivos, las cuales pueden relacionarse genéticamente con estos (Harlan, 1975). Los agricultores tradicionales fertilizan el suelo añadiendo ceniza, materia orgánica en forma de abono animal o desechos vegetales, y mediante la rotación de cultivos (Loomis y Connor, 1992; Rojas, 1988). El período de descanso entre una cosecha y otra es un mecanismo necesario para restablecer la fertilidad del suelo. El acortamiento de este tiempo en barbecho a lo largo de la historia, mismo que fue observado por Boserup (1965), es motivado por esta causa. Los sistemas de policultivo tradicionales en el Nuevo Mundo (maíz y calabaza) incorporan leguminosas (frijoles) las cuales fijan en el suelo el nitrógeno

atmosférico para ser asimilado por las no leguminosas (Francis, 1986). Asimismo, según un estudio de Souza et al. (1997), el manejo agrícola, junto con otros factores, también tiene un efecto sobre la rizósfera, afectando a la estructura genética de las poblaciones de bacterias simbióticas (*Rhizobium etli*) de los frijoles cultivados (*Phaseolus vulgaris* y *P. coccineus*), las cuales son más diversas que las de los frijoles silvestres (*P. vulgaris*).

Factores genéticos

La domesticación no difiere esencialmente de los procesos de diferenciación de poblaciones vegetales. Por ello, Donald y Hamblin (1983) equiparan el cambio observado en las plantas cultivadas con evolución convergente. Mediante la electroforesis de isoenzimas, sabemos ahora que, respecto a las poblaciones silvestres, la domesticación disminuye la heterocigocidad, el número de genes polimórficos y el número de alelos por locus (Doebley, 1989), a pesar de la enorme variación morfológica observada. Ello obedece a que los genes de las isoenzimas son selectivamente neutros.

Las bases del cambio genético de las plantas cultivadas son las mismas que las de las silvestres (Hancock, 1992) y a lo largo del proceso de domesticación hay muchas oportunidades para este cambio. Por ello, los estudios recientes han adoptado como método fundamental a la genética de poblaciones, es decir un modelo matemático para medir el cambio en las frecuencias génicas de una población a lo largo del tiempo y según múltiples restricciones específicas. Esta herramienta heurística es importante por dos razones: primero, permite predecir formalmente dicho cambio, y segundo, permite analizar empíricamente las hipótesis históricas (Blumler, 1992).

Los cultivadores alteran la estructura genética de las poblaciones que manejan, lo hacen al modificar al ambiente provocando respuestas fisiológicas (selección inconsciente o automática), al seleccionar muestras de poblaciones silvestres y al transportar cultígenos. Con ello se producen mecanismos aleatorios de deriva, efecto fundador, cuellos de botella, además de que se favorecen tanto la endogamia como la hibridación. Favorecen, protegen, eliminan y seleccionan fenotipos (selección consciente); en suma, ponen en marcha un proceso de diferenciación genética. La capacidad de seleccionar lo deseado en pocas generaciones disminuye considerablemente con el lento desarrollo de las plantas leñosas; en éstas actúa más fácilmente la endogamia, la migración tiene mayores efectos y la segregación retrasa considerablemente la selección de propágulos sexuales (Spiegel-Roy, 1985). La reproducción vegetativa permite fijar instantáneamente los caracteres deseados, al igual que la apomixis. La poliploidía puede ser un tanto favorecida y quizás es un poco más común entre las plantas cultivadas que entre las silvestres (Hancock, 1992). Ello puede deberse a las facilidades para la hibridación, a que la poliploidía se asocia con la apomixis, a la mayor capacidad de amortiguamiento genético de un genoma mayor, y a las ventajas selectivas de ser poliploide (Anderson, 1952; Hancock, 1992; Harlan, 1975; Zohary y Hopft, 1988).

La heredabilidad de las características fisiológicas en las plantas es alta, lo cual influye en la capacidad de modificar la parte útil de la planta (Hancock, 1992). La identidad genética entre plantas cultivadas y silvestres, calculada mediante frecuencias de alelos de isoenzimas (Hamrick, 1989; Nei, 1972) o mediante otros marcadores moleculares (Hormaza, Dollo y Polito, 1994) es casi siempre cercana a 0.9 (Doebley, 1989). Es decir, son equiparables con las de poblaciones de una misma especie o, cuando mucho, de taxa infraespecíficos. Las distancias genéticas así calculadas permiten también combinar datos históricos y geográficos (Hormaza, Dollo y Polito, 1994), ya que los resultados deben ser congruentes tanto con el sitio de origen como con la estructura genética. Una paradoja aparente es la inusitada distancia genética entre el maíz nativo del "medio oeste" estadounidense y el resto de las razas conocidas de *Zea mays* (Doebley, Goodman y Stuber, 1986), pero este caso puede ser un ejemplo de la importancia de correlacionar los factores históricos con la descripción genética: según argumenta Lathrap (1987), la introducción del maíz al este de

Norteamérica pudo preceder varios miles de años a la fecha aceptada comúnmente, con lo cual se disipa la contradicción. En general, lo esencial es comparar la heredabilidad, la variabilidad y la estructura genética de las poblaciones cultivadas y silvestres así como analizar cómo concuerdan los datos con la información histórica disponible: es decir, llegar a "historias a modo verificables".

Referencias citadas

- ANDERSON, E. 1952. *Plants, man and life*. Little, Brown. Boston.
- BAKER, H. G. 1978. *Plants and civilization*. 3a ed. Wadsworth. Belmont.
- BELLÓN, M. R. Y S. B. BRUSH, 1994. Keepers of maize in Chiapas, Mexico. *Econ. Bot.* 48(2):196-209.
- BLUMLER, M. A. 1992. Independent inventionism and recent genetic evidence on plant domestication. *Econ. Bot.* 46(1):98-111.
- BLUMLER, M. A. Y R. BYRNE. 1991. The ecological genetics of domestication and the origins of agriculture. *Current Anthropology* 32(1):23-54.
- BOSERUP, E. 1965. *The conditions of agricultural growth*. Aldine. Chicago.
- BRADSHAW, A. D. 1984. Ecological significance of genetic variation between populations. In R. Dirzo y J. Sarukhán (eds.), *Perspectives on plant population ecology*. Sinauer. Sunderland. pp. 213-228.
- BYE, R. 1979. Incipient domestication of mustards in northwest Mexico. *Kiva* 44:237-256.
- BYE, R. 1993. The role of humans in the domestication of plants in Mexico. In T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford Univ. Press. Nueva York. pp.707-731.
- CASAS, A. 1992. Etnobotánica y procesos de domesticación en *Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé ex A.DC.)Benth. Tesis de Maestría. Fac. de Ciencias, U.N.A.M.
- CASAS, A. Y J. CABALLERO. 1996. Traditional management and morphological variation in *Leucaena esculenta* (Fabaceae: Mimosoideae) in the Mixtec Region of Guerrero, Mexico. *Econ. Bot.* 50(2):167-181.
- CASAS, A, J. CABALLERO, C. MAPES Y S. ZÁRATE. 1997. Manejo de la vegetación, domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Bol. Soc. Bot. México.* 61:31-47.
- DARWIN, C. 1876. *The variation of animals and plants under domestication*. 2a de. D. Appleton. Nueva York.
- DAVIS, T. Y R. BYE. 1982. Ethnobotany and progressive domestication of *Jaltomata* (Solanaceae) in Mexico and Central America. *Econ. Bot.* 36(2):225-241.
- DECANDOLLE, A. (1886) 1959. *Origin of cultivated plants*. Hafner. Nueva York.
- DENNEL, R. W. 1973. The phylogenesis of *Triticum dicoccum*: A consideration. *Econ. Bot.* 27:329-331.
- DOEBLEY, J. 1989. Isozymic evidence and the evolution of crop plants. In D. E. Soltis y P. S. Soltis (eds.), *Isozymes in plant biology*. Advances in Plant Science Series, vol. 4. Dioscorides. Portland. pp. 165-191.
- DOEBLEY, J., M. M. GOODMAN Y C. W. STUBER. 1986. Exceptional genetic divergence of Northern Flint Corn. *Amer. J. Bot.* 73:64-69.
- DONALD, C. M. Y J. HAMBLIN. 1983. The convergent evolution of annual seed crops in agriculture. *Advances in agronomy* 36:97-143.
- EVANS, L. T. 1993. *Crop evolution, adaptation and yield*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.

- FLANNERY, K.V. 1986a. Ecosystem models and information flow in the Tehuacán-Oaxaca region. In K. V. Flannery (ed.), *Guilá Naquitz*. Academic Press. pp. 19-28.
- FLANNERY, K.V. 1986b. The research problem. In K. V. Flannery (ed.), *Guilá Naquitz*. Academic Press. pp. 3-18.
- FORD, R. 1985. Prehistoric food production in North America. Anthropological Papers. Museum of Anthropology. Univ. of Michigan. Ann Arbor.
- FRANCIS, C. A., 1986. Introduction: distribution and importance of multiple cropping. In C. A. Francis (ed.), *Multiple cropping systems*. Macmillan. Nueva York. pp.1-19.
- GONZÁLEZ, C. J. 1992. (de.), *Chinampas prehispánicas*. INAH. México.
- HANCOCK, J. F. 1992. *Plant evolution and the origin of crop species*. Prentice Hall. Englewood Cliffs.
- HAMMER, K. 1984. Das Domestikationssyndrom. *Kulturpflanze* 32:11-34.
- HAMRICK, J.L. 1989. Isozymes and the analysis of genetic structure in plant populations. In D. E. Soltis y P. S. Soltis (eds.), *Isozymes in plant biology*. Advances in Plant Science Series, vol. 4. Dioscorides. Portland. pp. 87-105.
- HARLAN, J.R. 1969. Evolutionary dynamics of plant domestication. *Jap. J. Genet.* 44(Suplem. 1):337-343.
- HARLAN, J. R. 1975. *Crops and man*. Amer. Soc. of Agron. Madison.
- HEISER, C.B., JR. 1969a. Systematics and the origin of cultivated plants. *Taxon* 18:36-45.
- HEISER, C.B., JR. 1969b. Some considerations of early plant domestication. *Bio Science* 19:228-231.
- HEISER, C.B., JR. 1979. *The gourd book*. Univ. of Oklahoma Press.
- HEISER, C.B., JR. 1981. *Seed to civilization*, 2ª edición. Freeman, San Francisco.
- HEISER, C.B., JR. 1988. Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Euphytica* 37:77-81.
- HERNÁNDEZ XOLOCOTZI, E. 1993. Aspects of plant domestication in Mexico: a personal view. In T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford Univ. Press. Nueva York. pp.733-753.
- HORMAZA, J. Y., L. DOLLO Y V. S. POLITO. 1994. Determination of relatedness and geographical movements of *Pistachia vera* (Pistachio; Anacardiaceae) germplasm by RAPD analysis. *Econ. Bot.* 48(4):349-358.
- 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.
- HUGHES, C. E. 1998. Monograph of *Leucaena* (Leguminosae-Mimosoideae). *Syst. Bot. Monogr.* 55: 1-244.
- JAMA, B., A. GETAHUN Y D.N. NGUGI. 1991. Shading effects of alley cropped *Leucaena leucocephala* on weed biomass and maize yield at Mtwapa, Coast Province, Kenya. *Agroforestry Systems* 13(1):1-12.
- KIMBER, C. 1978. A folk context for plant domestication: Or the dooryard garden revisited. *Anthropol. J. Canada* 16(4):2-11.
- LI, HUI-LIN. 1974. Plant taxonomy and the origin of cultivated plants. *Taxon* 23(5-6):715-724.
- LATHRAP, D. W. 1977. Our father the cayman, our mother the gourd: Spinden revisited, or a unitary model for the emergence of agriculture in the New World. In C. A. Reed (ed.), *Origins of agriculture*. Mouton. La Haya. pp. 713-751.
- LATHRAP, D. W. 1987. The introduction of maize in prehistoric Eastern North America: The view from Amazonia and the Santa Helena Peninsula. In W.F. Keegan (ed.), *Emergent Horticultural Economies*

of the Eastern Woodlands. Cent. for Archaeological Investigation Occasional Paper No. 7. pp. 345-371.

LOOMIS, R. S. Y D. J. CONNOR. 1992. *Crop ecology: productivity and management in agricultural systems*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.

NEI, M. 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Natur.* 106:283-292.

PICKERSGILL, B. 1986. Domestication and its taxonomic consequences. *Acta horticulturae* 182:319-327.

PICKERSGILL, B. Y C. B. HEISER. 1977. Origins and distribution of plants domesticated in the New World tropics. In C. A. Reed (ed.), *Origins of agriculture*. Mouton. La Haya. pp. 803-835.

RINDOS, D. 1984. *The origins of agriculture: an evolutionary perspective*. Academic Press. Nueva York.

ROJAS, T. 1988. *Las siembras de ayer: la agricultura indígena del siglo XVI*. CIESAS. SEP. México.

SAUER, C. 1969. *Seeds, spades, hearths, and herds: the domestication of animals and foodstuffs*. 2a de. Prentice Hall. Englewood Cliffs.

SAUER, C. 1993. *Historical geography of crop plants: a selected roster*. Lewis Publishers. Boca Ratón.

SCHWANITZ, F. 1967. *Die Evolution der Kulturpflanzen*. Bayerischer Landwirtschaftsverlag. Munich.

SIMMONDS, N. W. 1976. *Evolution of crop plants*. Langman. Nueva York.

SOUZA, V., J. BAIN, C. SILVA, V. BOUCHET, A. VALERA, E. MARQUEZ y L. E. EGUIARTE. 1997. Ethnomicrobiology: Do agricultural practices modify the population structure of the nitrogen fixing bacteria *Rhizobium elii* Biovar. *phaseoli*. *Journal of Ethnobiology*. 17:249-266.

SPIEGEL-ROY, P. 1985. Domestication of fruit trees. In C. Barigozzi (ed.), *The origin and domestication of cultivated plants*. Elsevier. Nueva York. pp. 201-211.

STEPPLER, H.A. Y PK.R. NAIR. 1987. (eds.), *Agroforestry, a decade of development*. ICRAFT. Nairobi.

VAILOV, N.I. 1922. The law of homologous series in variation. *Journal of Genetics* 12:47-89.

VAILOV, N.I. 1926. *Studies on the origin of cultivated plants*. Inst. Appl. Bot. Plant Breed. Leningrado.

VAILOV, N.I. 1951. *Estudios sobre el origen de las plantas cultivadas*. ACME, Buenos Aires.

VAILOV, N.I. 1992. *Origin and geography of cultivated plants*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.

ZÁRATE, S. 1987. Taxonomic identity of *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, with a new combination. *Phytologia* 63(4):304-306.

ZÁRATE, S. 1994. Revisión del género *Leucaena* en México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* 65(2):83-162.

ZOHARY, D. Y M. HOPFT. 1988. *Domestication of plants in the Old World*. Calendon Press. Oxford.

2. SISTEMÁTICA: REVISIÓN DEL GÉNERO *LEUCAENA* EN MÉXICO

Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot. 65(2):83-162, 1994.

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, albumen 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 *Leucaenay* 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 protogina, 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. involucrata* 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, (Ganeshaiah *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. *sousaey* 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. *adenotheleidea*, 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 hibridación (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 alopatrica 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 constatararse 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 placóide.

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 la 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 bractéolas 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 antesis, pero siempre su antesis 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 -éstas limitadas 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 antesis 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 estípite 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. involucreta* 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 (Stafleu 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, estúpido, estúpido 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 pecíolo 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*

REVISIÓN DE *LEUCAENA*

109

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 azeznadas, 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 capítulo en 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. involucreta*
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 azeznadas, 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. *adenotheoidea*

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 azeznadas; 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 caliptriformes o cilíndricas a azeznadas, 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 anthesis 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).

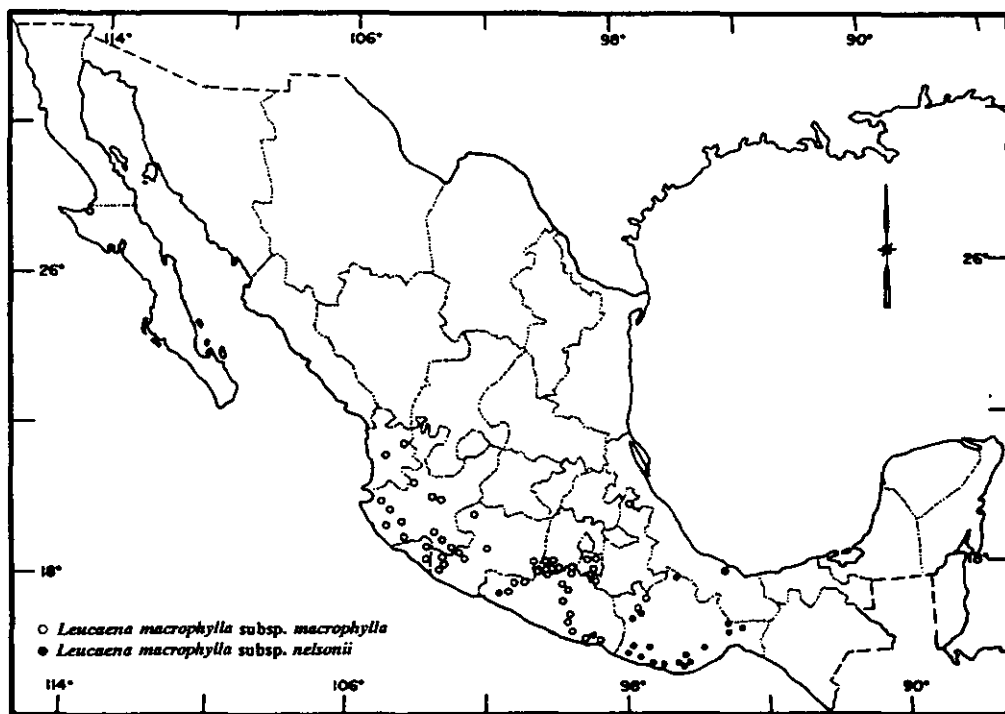


Fig. 1. Distribución conocida de *Leucaena macrophylla* subsp. *macrophylla* y *L. m.* subsp. *nelsonii*.

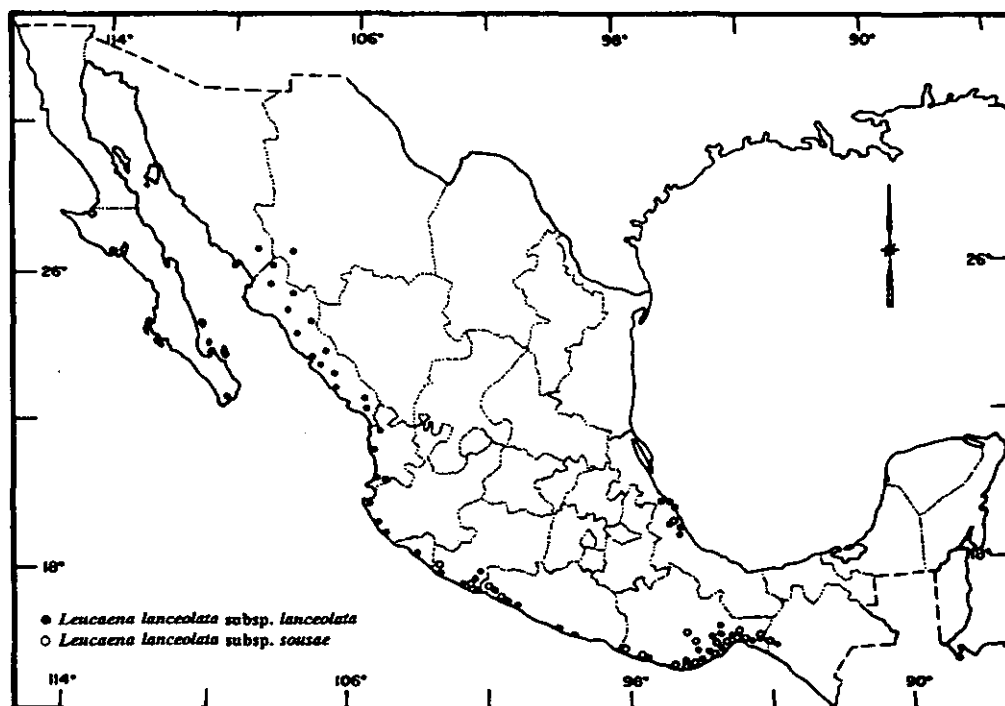


Fig. 2. Distribución conocida de *Leucaena lanceolata* subsp. *lanceolata* y *L. l.* subsp. *sousae*.

- 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, estípite 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 anthesis). 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* (holotipo, 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". *Brandege 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". *Brandege 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: "Rio 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 anthesis 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 estúpide 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); *Zárate* 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 Zárate* 132 (MEXU). GUERRERO: *Ladd et al.* 223 (MEXU); *MacQueen* 165 (MEXU); *Soto N. et al.* 6001 (MEXU); *Soto N. y Zárate* 151 (MEXU). OAXACA: Juquila: *Sousa et al.* 5554 (MEXU). Pochutla: *Illescas y Huerta C.* 11 (MEXU); *Zárate* 657 (MEXU). Yautepec: *Zárate* 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); *Zárate* 661, 664, 668 (MEXU); *Zizumbo y Colunga* 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. Zárate, 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* simulanti) 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-elliptica 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 estúpide (1.3-) 1.8-3 cm de largo, el fruto con frecuencia rojizo brillante glabro, a veces moreno claro y viloso. 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 repetidora 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 inflorescencias 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 alemnada; 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. carnerosana*, *Dasyllirion 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).

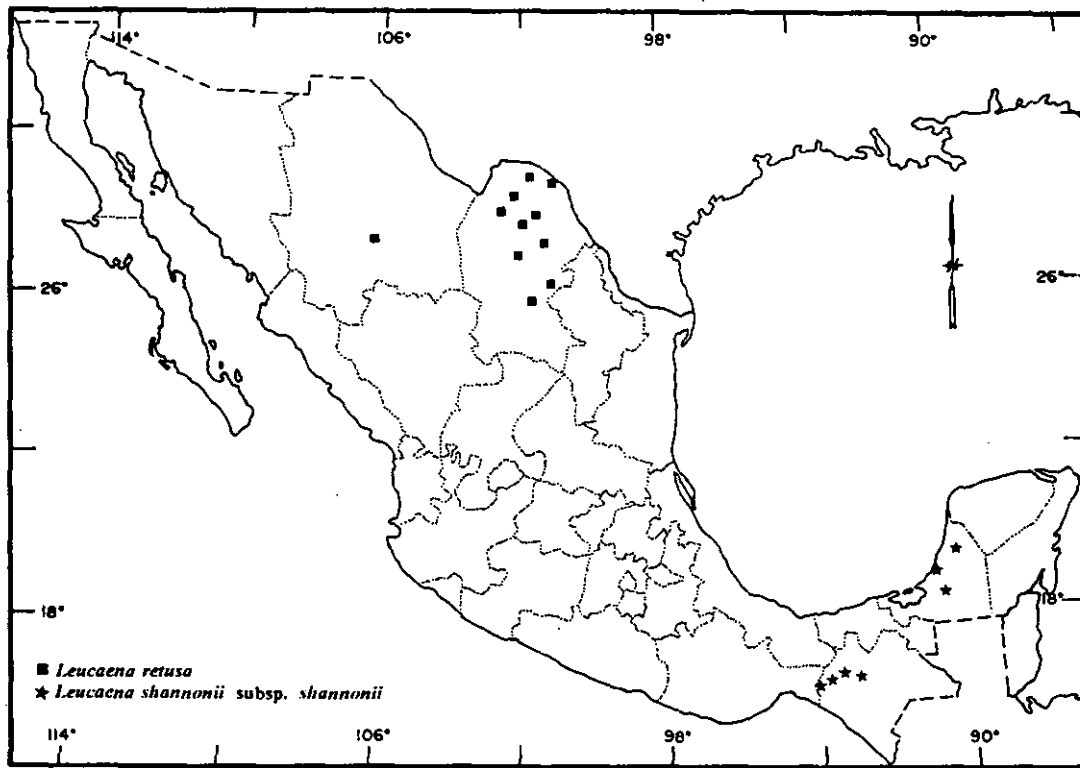


Fig. 4. Distribución conocida en México de *Leucaena retusa* y *L. shannonii* subsp. *shannonii*.

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, estípites 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 *Styles 127* (MEXU). NICARAGUA. Boaco: *Atwood 5404* (MEXU); *Moreno 10658, 18601* (MEXU); *Seymour 3528* (MEXU). Chontales: *Neill 437* (MEXU, MO). Estelí: *Hughes y Styles 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. *magnífica* 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 alopátrica (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 anthesis 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, estípitado, el estípite 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);

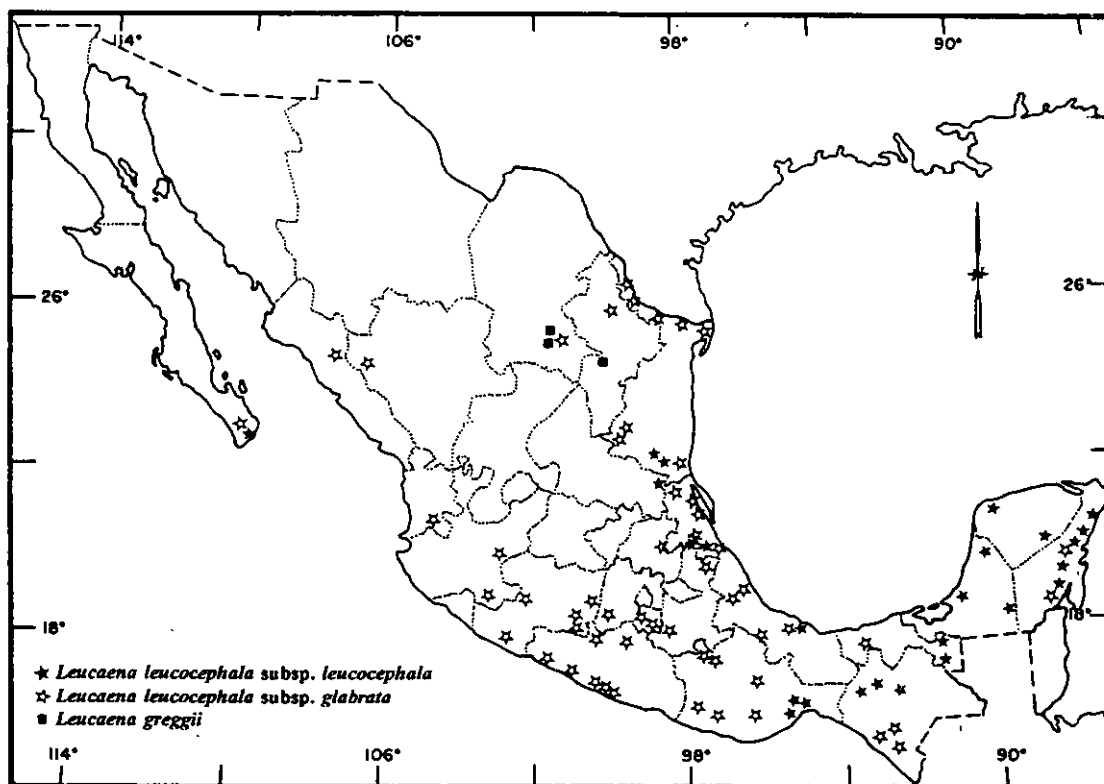


Fig. 5. Distribución conocida de *L. greggii*; distribución en México de *L. leucocephala* subsp. *leucocephala* y *L. leucocephala* subsp. *glabrata*.

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); Gréther 459 (MEXU); Gutiérrez R. 31 (F); Johnson 1744-80 (MEXU); Millsbaugh 182 (F); Miranda 8024, 8225 (MEXU); Ordóñez 184 (F); Riba 166 (MEXU); Schubert y Gómez Pompa 1609 (MEXU); Sousa et al. 1855 (MEXU); Steggerda 41a (F). QUINTANA ROO: Cabrera 495, 1530, 1575, 1578 (MEXU); Gréther 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 pinnas, 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, estipitado, el estípito 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); *Grether 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); *Guerreiro 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: *Plowman* 11042 (F); *Smith* 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 cultivares 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 cultivares 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 antesis 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, estípitados, el estípite 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 inerme, 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 fosfoglucosa isomerasa (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. Apparentemente, 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!; tipotipo, probablemente MA; isotipotipo, 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, estípites 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-Quiootepec) 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; "diíwa" (guaje, mixteco), en la zona de La Montaña, Guerrero; "ndwa-cua" (guaje rojo, mixteco), Oaxaca y Puebla; "libad-lo" (guaje rojo, mixteco

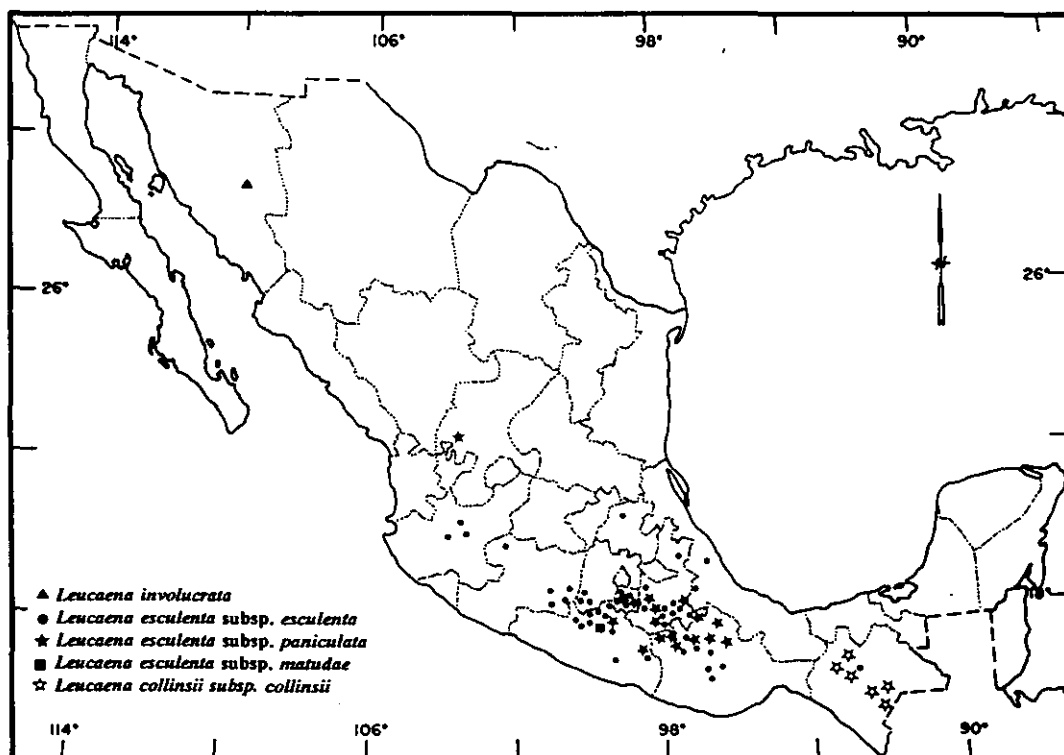


Fig. 6. Distribución conocida de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*, *L. e.* subsp. *paniculata*, *L. e.* subsp. *matudae* y *L. involucreta*; distribución en México de *L. collinsii* subsp. *collinsii*.

de la costa); "Iya 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 "tindes", "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), vulnerarió, 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).

REVISIÓN DE *LEUCAENA*

133

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. Smith, 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); *Iltis 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 antesis 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, estípite 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, estúpido 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, *Bredlove 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 Milpillas, 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); Xalitla, 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 *esculentay 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-

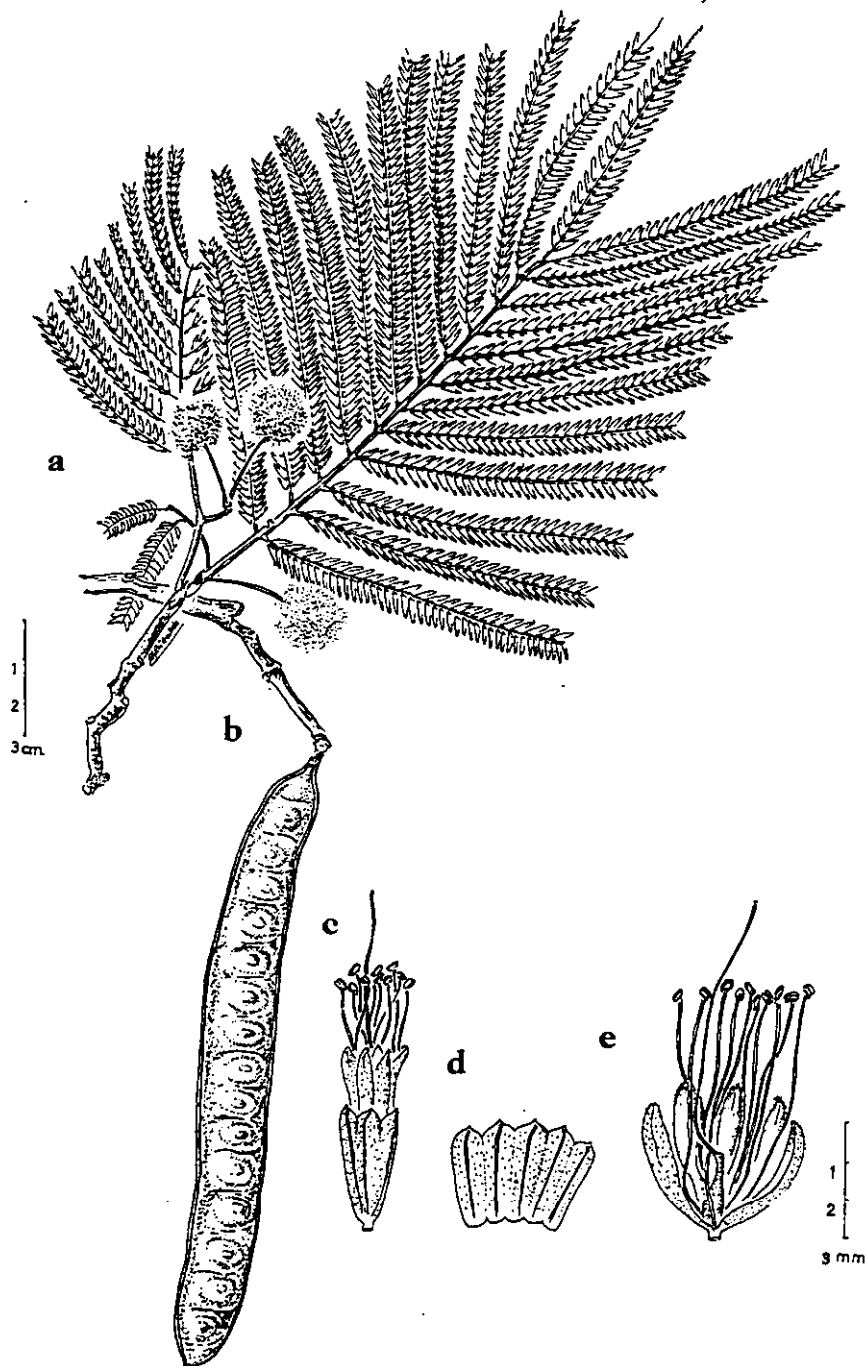


Fig. 7. *Leucaena esculenta* subsp. *matudae*. a. Rama con inflorescencias; b. rama con fruto; c. Flósculo; d. Cáliz extendido; e. Flósculo extendido, sin el cáliz. Rama con flores tomado de Halbinger s.n.; fruto, tomado de Halbinger 288.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

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 Sahuaripa 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; involucri 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 involucri hasta 9 mm de largo; frutos lineares, cerca de 16 cm de largo, 10-11 mm de ancho, cortamente estipitado, el estípite 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 involucrata* se diferencia de las subespecies de *L. esculenta* por su distribución endémica y disyunta, 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. involucrata* 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. involucrata* 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

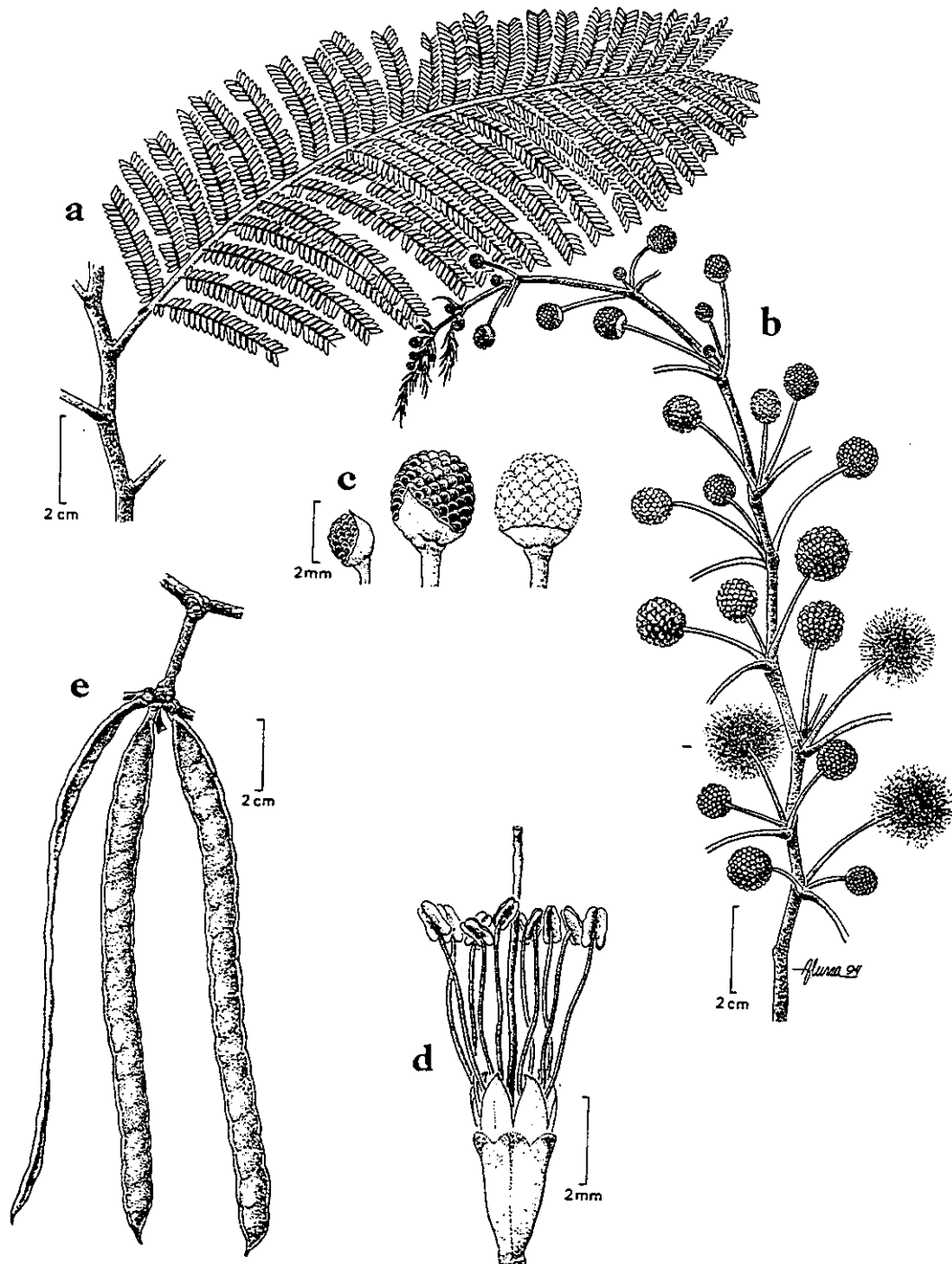


Fig. 8. *Leucaena involucrata*. a. Rama con hojas; b. Rama con inflorescencias; c. Detalle del capítulo en botón, mostrando el involucre envolvente; d. Flósculo; e. Infrutescencia. Tomado de Hughes 1922.

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 *Gliricidia*, *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 LUISPOTOSÍ: 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-

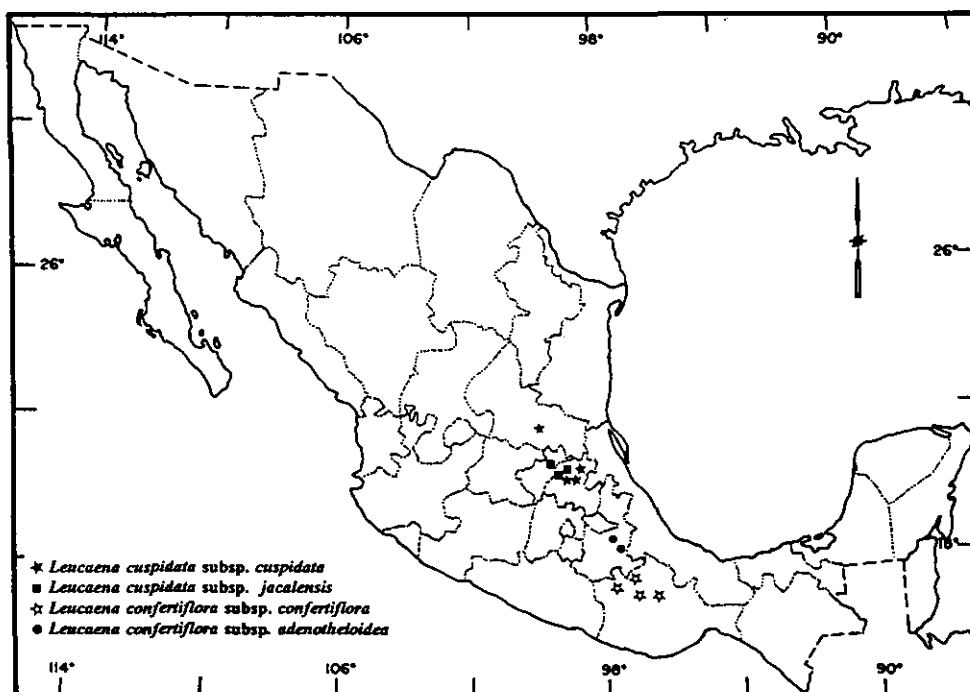


Fig. 9. Distribución conocida de *Leucaena cuspidata* subsp. *cuspidata*, *L. cuspidata* subsp. *jacalensis*, *L. confertiflora* subsp. *confertiflora* y *L. confertiflora* subsp. *adenotheleidea*.

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 *Niakan* 585, 586, 588 (MEXU). HIDALGO: *G. Medrano et al.* 8860, 9390, 9458, 9460, 9490, 9517, 9534 (MEXU); *Hughes* 1528 (MEXU); *F. Martínez* 4210 (ENCB; MEXU); *Nabor R. s.n.* (MEXU); *O. Téllez* 307 (MEXU); *Zárate y Niakan* 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 flaccida* y *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.

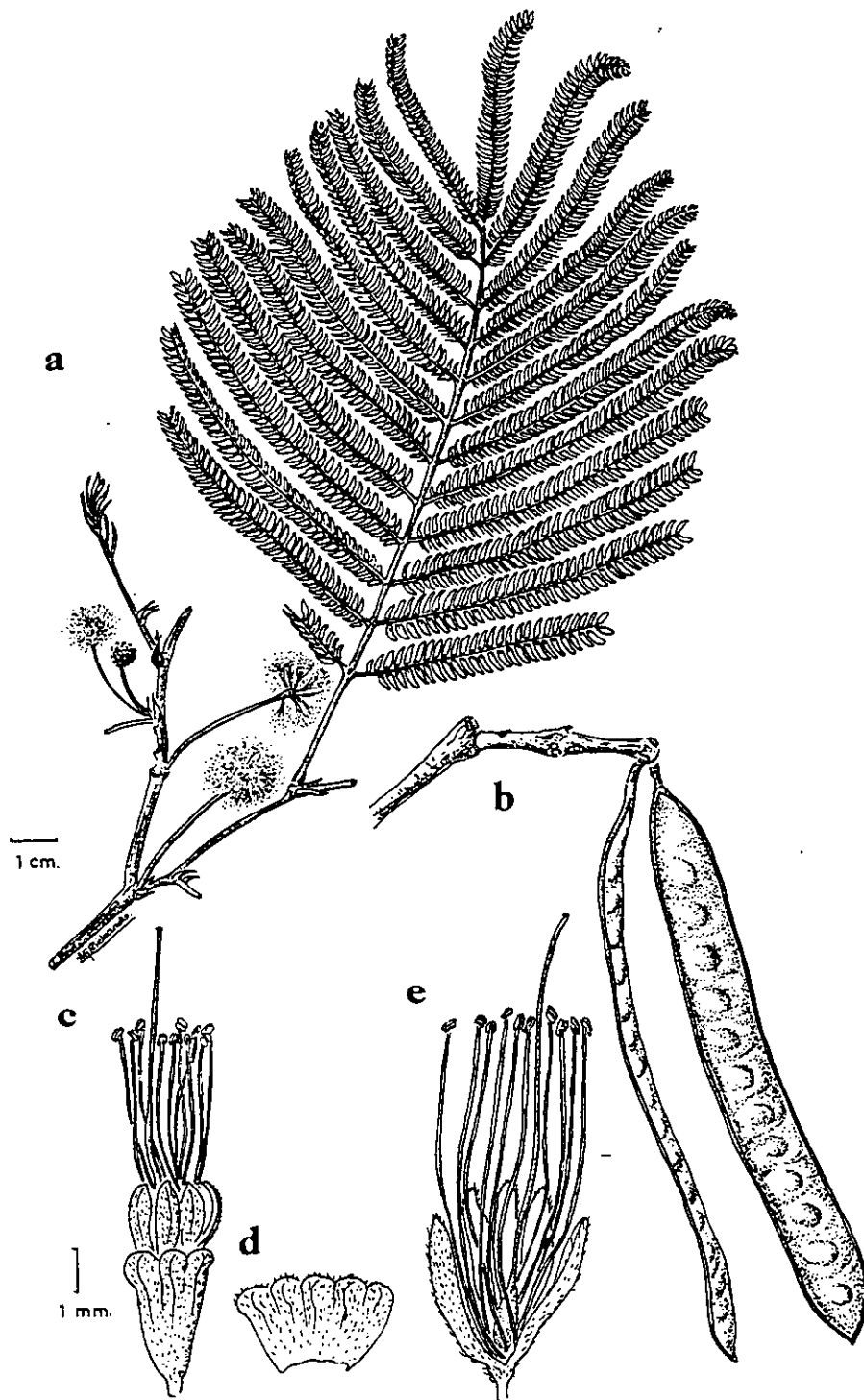


Fig. 10. *Leucaena cuspidata* subsp. *jacaensis*. a. Rama con inflorescencias; b. Rama con frutos; c. Flósculo; d. Cáliz extendido; e. Flósculo extendido, sin el cáliz. Tomado de Zárate 302.

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 Huascalám, 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; alabastri 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 azeznada; 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-

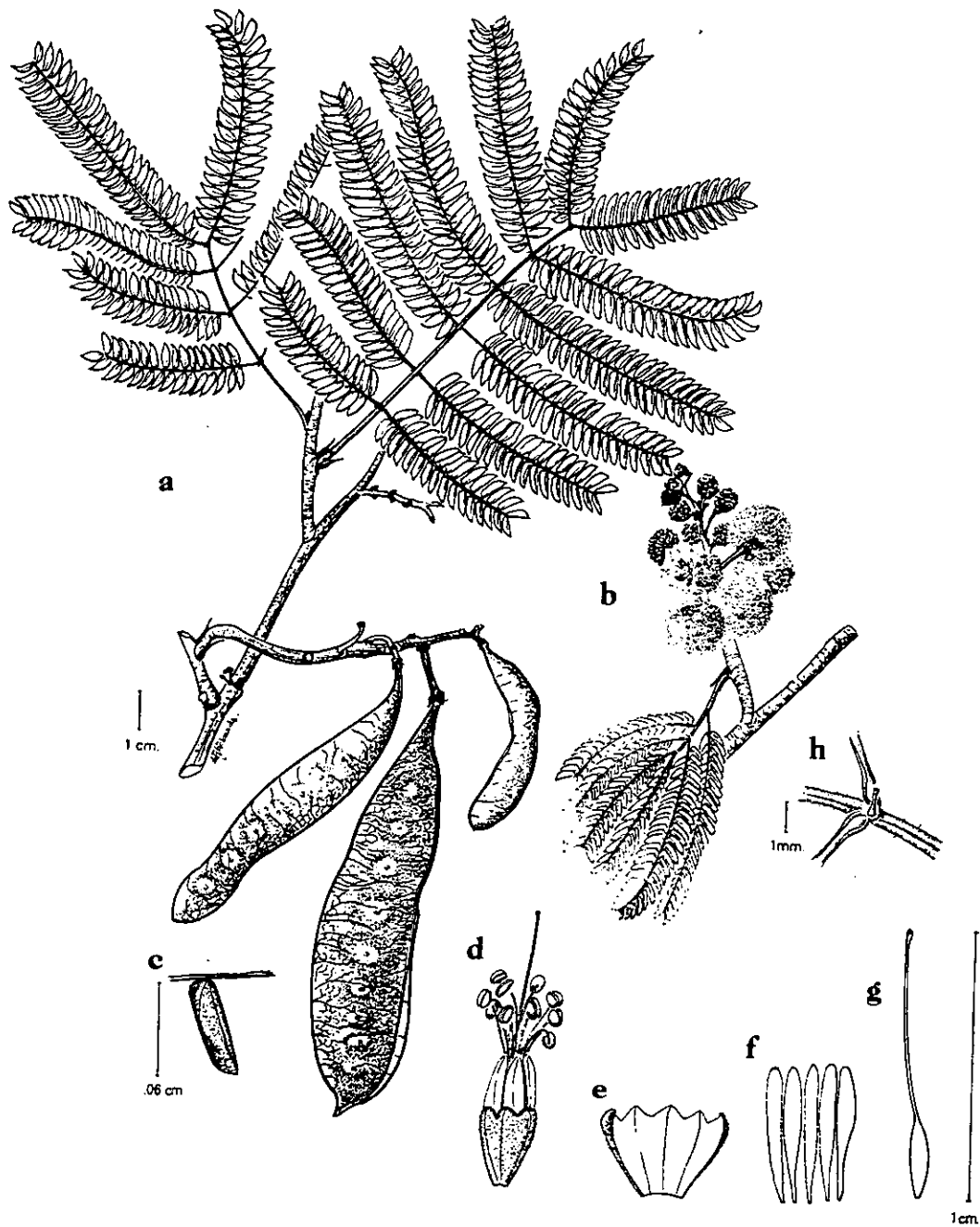


Fig. 11. *Leucaena confertiflora* subsp. *confertiflora* (a-g) y *L. c.* subsp. *adenotheleidea* (h). a. Rama con frutos; b. Rama con inflorescencias; c. Foliolo; d. Flósculo; e. Cáliz extendido; f. Corola con pétalos extendidos; g. Gineceo; h. Detalle de la glándula del peciolo de la subespecie *adenotheleidea*. 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 *Dasilirion 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, litoles 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 petiolarum 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 estúpido 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 *Dasyllirion acrotriche*. 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: Ceito 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

REVISIÓN DE *LEUCAENA*

151

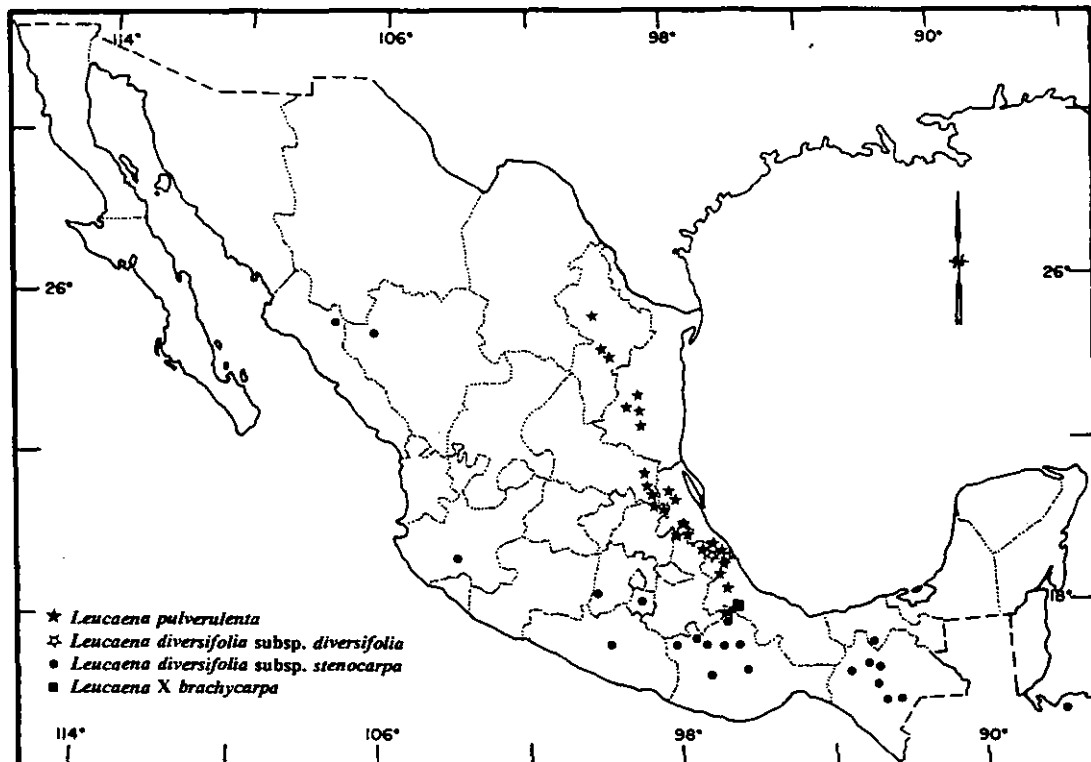


Fig. 12. Distribución conocida de *L. pulverulenta*, de *L. diversifolia* subsp. *diversifolia*, *L. d.* subsp. *stenocarpa* y *L. x brachycarpa*.

de la infrutescencia (8-) 14-23 mm de largo; fruto 7.5-10 cm de largo, 1.8 cm de ancho, con estúpido 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, mucronulato, a veces revolutos, ciliados, velutinos, glabrescentes o glabros. Pedúnculo de la inflorescencia 0.5-1.3 (-3.0) cm de largo; capítulos en anthesis 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 estúpido 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 *Haya*, *Euphorbia*, *Diospyros*, *Cedrela*, *Trichilia*, *Heliocarpus*, encinares alterados; encinar con *Juniperus gamboana*; bosque de *Pinus* y *Quercus* con *Haya*, *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 pjaró, 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: *Guizar 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). Jutiapa: *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 anthesis 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, estípitado, 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 anthesis 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, estípitado, 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 plurijuga Standley. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 20(6):189. 1919. TIPO: MÉXICO. MICHOACÁN: Monte León. *Pringle 5352* (holotipo, NY!) = *Albizia plurijuga* (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. SCHIFFINO-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.DC.) 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 sinónimias 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 Totomac*. 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 Hawaii. 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, 1979. *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 Naqitz*. Academic Press. New York. pp. 268, 269.
- SORENSSON, C.T., 1987. Interspecific hybridization in *Leucaena* Bentham. Tesis. Univ. de Hawaii. 274 p.
- SORENSSON, 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, periodo 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, RA., 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 zacatín» *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.

Apéndice

La publicación de la monografía del género *Leucaena* por Hughes (1998), hace necesaria una comparación de ese sistema de clasificación con el propuesto en esta tesis (Zárate, 1994). Aun cuando será necesario publicar formalmente los comentarios y aclaraciones pertinentes, el presente apéndice contiene algunas notas para hacer una comparación general de estas revisiones en cuanto a los objetivos, métodos y resultados.

Deben destacarse las virtudes de la excelente revisión de Hughes (1998): 1) incluye a Centro y Sudamérica, mientras que la de Zárate (1994), se limita a México. Con ello, comprende la distribución natural del género a nivel mundial, excluyendo sólo a los híbridos exóticos; 2) incluye un análisis morfológico de las anteras y el polen en el género (Hughes, 1997a, 1998), y los movimientos nictinásticos de los pulvínulos (Hughes, 1998), aportando características de interés, no consideradas por Zárate (1994); 3) aborda el aspecto de las relaciones filogenéticas a nivel de género dentro de la subfamilia Mimosoideae; 4) Harris et al. (1994) y Hughes (1998) caracterizaron híbridos espontáneos detectados en cultivo utilizando morfología y análisis de ADN ribosomal y cloroplástico, incluyendo RAPDS y RFLP.

En apariencia, la comparación de las bases metodológicas y de los resultados de ambas clasificaciones pareciera revelar diferencias de fondo, sin embargo, persisten muchas similitudes en ambos sistemas a nivel de taxa. Ello pone de manifiesto que existen diferencias en los programas, los fines y los medios de las investigaciones.

Objetivos y Métodos

Zárate (1994) define los objetivos de su sistema de clasificación en forma explícita:

- Expresar, mediante nomenclatura válida, la variación biológica conocida del género para México
- Aportar al fitomejoramiento mediante el conocimiento y empleo potencial de dicha diversidad biológica
- Evitar la difusión indiscriminada de cultígenos
- Dirigir el fitomejoramiento a la alimentación humana

Por su parte, Hughes (1998), plantea de modo implícito su objetivo de contar con un sistema de clasificación para el género, a nivel de su distribución natural, que sirva a los programas de extensionismo en los que participa: "Through . . . involvement in applied research on the genetic resources of *Leucaena* . . .", así como resolver tres problemas principales detectados por él, en los cuales encuentra conflictos con el sistema de Zárate (1994):

- Establecer relaciones genéricas
- Delimitar las especies (incluyendo híbridos)
- Establecer relaciones entre especies

Zárate (1994), contempla a la agrupación de las poblaciones conocidas de *Leucaena* de México sobre la base de su morfología, ecología y distribución como una serie de hipótesis de origen asociadas con acontecimientos históricos (biogeográficos y humanos), como se expone en la revisión

presentada aquí. Para Hughes (1998), lo esencial es encontrar “relaciones filogenéticas” mediante un análisis cladístico.

En gran medida, estas diferencias revelan posiciones filosóficas distintas: una histórica, que busca entender la especiación como un proceso, y otra ahistórica, que busca relaciones idealizadas y estáticas. Para Zárata (1994), la evidencia histórica es fundamental para enunciar hipótesis de origen y relación entre especies, mientras que Hughes (1997b, 1998), incorpora el uso de la historia sólo parcialmente al suponer que la hibridación es relevante sólo en casos de cultivo contiguo de taxa distintos. Es decir, pese a que intenta expresar las relaciones filogenéticas, pareciera no concebir a la evolución del género como un proceso en marcha, en el cual la hibridación ha jugado, y juega, un papel importante, más allá de los casos de hibridación en cultivo.

En cuanto a la delimitación de especies, Zárata (1994), propone un sistema de categorías subespecíficas, mientras que Hughes (1998), se adhiere al concepto llamado “especie filogenética”. Tal concepción define como especie válida a: “the smallest aggregation of populations (sexual) or lineages (asexual) diagnosable by a unique combination of character states in comparable individuals” (Hughes, 1997). Resulta difícil justificar porqué esta definición se llama “filogenética”, en qué difiere esencialmente esta definición del concepto de especie utilizado por Zárata (1982, 1994), y cómo afecta ello los resultados. La ventaja de este concepto aplicado por Hughes (1997b), radica, según él, en que no requiere basar la delimitación de especies en la “intuición” del taxónomo. Si bien esto pudiera representar una ventaja, Hughes (1998), traiciona su principio, ya que es evidente que muchas de sus decisiones taxonómicas no se basaron exclusivamente en sus cladogramas, como se ejemplifica en la aplicación que él hace de los conceptos de subespecie y variedad o en la aplicación de excepciones a las reglas a las cuales se adhiere. Por otra parte, la expresión de las mencionadas relaciones filogenéticas se limita a enlistar los taxa según su supuesta afinidad y en forma más bien inconexa.

Hughes (1997b, 1998), reconoce dos obstáculos principales para aplicar la definición que adoptó como válida:

- La definición de taxa subespecíficos, los cuales utiliza, a pesar de sus argumentos en contra, incluyendo la no aceptación de tales categorías dentro del concepto de especie filogenética en sentido estricto
- El rechazo de los usuarios de los sistemas a nivel de aplicaciones prácticas (agrónomos, forestales, zootecnistas). Este último punto puede ser irrelevante ya que, en general, los usuarios no botánicos se rehusan a usar cualquier sistema, prefiriendo adherirse al primer nombre con el cual conocieron a las plantas que utilizan.

Hughes (1997b, 1998) utiliza las categorías de subespecie y variedad, mismas que fueron inicialmente utilizadas por Zárata (1982). La derivación de estos conceptos es lograda por Hughes (1997b), ensanchando el concepto “filogenético”, con lo cual encuentra el espacio para relajar sus definiciones (véase abajo).

Otro problema mencionado por Hughes (1997b, 1998), es la incapacidad de la cladística en su forma actual para manejar la evolución reticulada, es decir los casos de hibridación. Esta limitación puede llamarse el “paradigma de Adán y Eva”, ya que supone que todos los linajes son monofiléticos y no hay hibridación. Este problema puede ser grave, dado que el género muestra evidencia clara de tal reticulación, y es una de las razones de Zárata (1994) para proponer trinomios. Por este motivo, Hughes (1998), separa en su análisis cladístico a las especies diploides de los híbridos conocidos y de los taxa tetraploides incluyéndolos después, uno a uno, en los árboles “diploides”. En el caso de estos últimos taxa, tal procedimiento se basa en la suposición de que los taxa tetraploides pueden ser producto de la hibridación. Sin embargo, ello desestima, a priori, el que

las diploides pudieran muy bien estar en dicho caso, o el que pudiera haber existido hibridación, o infiltración génica, a nivel diploide.

Si bien Hughes (1998), insiste en segregar como especies a algunos taxa considerados subespecíficos por Zárate (1994), sus cladogramas y en particular los fenogramas basados en características del ADN cloroplástico, apoyan la existencia de taxa cercanamente relacionados. A estos, Harris et al. (1994) y Hughes (1997b, 1998) los designan con "etiquetas cruzadas" sin validez taxonómica: las "alianzas".

Basado en el análisis cladístico (Hughes, 1998) y en el análisis del ADN cloroplástico (utilizando RFLP) (Harris et al., 1994), Hughes rechaza la "naturalidad" de las secciones establecidas por Zárate (1994). En cambio, propone que *L. retusa*, *L. greggii* y *L. cuspidata* forman un grupo primitivo, concibiendo la hipótesis de que *Leucaena* se originó en el norte del área actual de distribución (Harris et al., 1994). Los argumentos a favor de mantener las secciones deben discutirse más ampliamente en otra publicación, sin embargo, en el cuadro comparativo (véase abajo) se anotan algunos elementos al respecto.

La elección y codificación de caracteres es la base del análisis cladístico. En ello, Hughes (1998), encuentra algunas dificultades como la existencia de ramillas angulares en taxa definidos como de ramillas teradas (*L. pallida*, sensu Hughes, y *L. X mixtec*). La solución adoptada por Hughes (1998) fue: "... circumvented by omitting these two taxa . . . and coding *L. pallida* as missing for this character . . ." Pero es de esperar que la clave de identificación de taxa de Hughes (1998), falle al encontrarse con ejemplares de "*L. pallida*" con ramillas teradas, frecuentes en Oaxaca.

Así, el método de Zárate (1994), basado en "supuestos procesos y escenarios" no es menos frágil que el de Hughes (1997b, 1998), basado en supuestas relaciones filogenéticas parcialmente expresadas en un número de cladogramas elegidos de entre decenas de éstos mediante parsimonia, árboles de consenso o búsquedas heurísticas. Las diferencias, que son preferidas por Hughes (1997b, 1998), respecto a las similitudes supuestamente enfatizadas por Zárate (1994), son, en realidad, una expresión del mismo fenómeno: la relación genética entre las especies del género.

Otro tipo de divergencias son de carácter nomenclatural y ameritan un análisis más detallado (véase abajo). Adicionalmente, la falta de claridad acerca del número cromosómico de algunos taxa plantea problemas de fondo. Hughes (1998) no profundiza en este aspecto, quedando dudas al respecto. Mientras que segrega especies basado en número cromosómico, describe especies nuevas sin definir el nivel de ploidía, aspecto que como se explica brevemente en el cuadro comparativo, resulta fundamental.

En el cuadro 1 se comparan los taxa reconocidos como válidos en cada uno de estos dos sistemas de clasificación.

Referencias citadas en el apéndice

- HARRIS, S. A., C. E. HUGHES, R. INGRAM Y R. J. ABBOTT. 1994. A phylogenetic analysis of *Leucaena* (Leguminosae: Mimosoideae). *Pl. Syst. Evol.* 191:1-26.
- HUGHES, C. 1991. Two new subspecies of *Leucaena* (Leguminosae: Mimosoideae) from Guatemala. *Kew Bull.* 46:547-557.
- HUGHES, C. 1997a. Variation in anther and pollen morphology in *Leucaena* Benth. (Leguminosae: Mimosoideae). *Bot. J. Linn. Soc.* 123:177-196.
- HUGHES, C. 1997b. Species delimitation, and new taxa and combinations in *Leucaena* (Leguminosae). *Contr. Univ. Michigan Herb.* 21:277-290.
- HUGHES, C. 1998. Monograph of *Leucaena* (Leguminosae-Mimosoideae). *Syst. Bot. Monogr.* 55:1-244.

- HUGHES, C. Y S. HARRIS. 1994. The characterization and identification of a naturally occurring hybrid in the genus *Leucaena* (Leguminosae-Mimosoideae). *Pl. Syst. Evol.* 192:177-197.
- HUGHES, C. Y S. HARRIS. 1998. A second spontaneous hybrid in the genus *Leucaena* (Leguminosae-Mimosoideae). *Pl. Syst. Evol.* 212:53-77.
- PALOMINO, G., G. ROMO Y S. ZÁRATE. 1995. Chromosome numbers and DNA content in some taxa of *Leucaena* (Fabaceae, Mimosoideae). *Cytologia* 60:31-37.
- ZÁRATE, S. 1982. Las especies de *Leucaena* Benth. de Oaxaca con notas acerca de la sistemática del género para México. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias, UNAM. México.
- ZÁRATE, S. 1987a. Clarification of the taxonomy of *Leucaena salvadorensis* Standley ex Britton et Rose. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74:449.
- ZÁRATE, S. 1987b. Taxonomic identity of *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit with a new combination. *Phytologia* 63:304-306.
- ZÁRATE, S. 1994. Revisión del género *Leucaena* en México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* 65(2):83-162.

Cuadro 1. Comparación entre los taxa de *Leucaena* en los sistemas de clasificación de Zárate (1994) y Hughes (1998)

Zárate (1994)	Hughes (1998)	Comentarios
<i>Leucaena</i> Benth. Sect. <i>Macrophylla</i> - Zárate (1994) <i>Leucaena</i> Benth. Sect. <i>Leucaena</i>		Para Zárate (1994), representan grupos naturales de especies con morfología, ecología y distribución geográfica distintiva. Es muy probable que su existencia obedezca a causas históricas complejas relacionadas con la distribución de elementos arbóreos tropicales a nivel del continente americano. Su rechazo, y la aceptación del "grupo" primitivo <i>L. retusa</i> - <i>L. greggii</i> - <i>L. cuspidata</i> (Harris et al., 1994), dejaría sin explicación las disyunciones Norte-Sudamérica y oriente-occidente de México, además de subutilizar la evidencia histórica proporcionada por las poblaciones centroamericanas, aparentemente intermedias. El escenario y proceso de esta historia se sustenta en la evidencia geológica y sinecológica disponible.
<i>L. macrophylla</i> Benth. subsp. <i>macrophylla</i>	<i>L. macrophylla</i> Benth. subsp. <i>macrophylla</i>	Aceptada por Hughes (1998). La indefinición entre esta especie del occidente de México y la especie de Sudamérica <i>L. trichodes</i> es reconocida por él, quien admite que en ello viola su principio "filogenético". Con ello, deja de apreciar la evidencia histórica aportada por la ubicación fitogeográfica y la geomorfología.
<i>L. macrophylla</i> Benth. subsp. <i>nelsonii</i> (Britton et Rose) Zárate (1994)	<i>L. macrophylla</i> Benth. subsp. <i>istmensis</i> Hughes (1997b)	Hughes (1997b), descalificó el tipo escogido por Zárate (1994), para designar este taxon, que por otra parte, es aceptado como válido por ambas revisiones. La restricción de la distribución del taxon sensu Hughes (1997b) respecto al de Zárate (1994) pretende evitar áreas donde la variación es problemática para definir el taxon. Por ello, en sentido biológico, estos dos taxa deben considerarse idénticos y la nomenclatura debe revisarse.
<i>L. lanceolata</i> S. Watson subsp. <i>lanceolata</i> <i>L. lanceolata</i> S. Watson subsp. <i>sousae</i> Zárate (1994)	<i>L. lanceolata</i> S. Watson var. <i>lanceolata</i> <i>L. lanceolata</i> S. Watson var. <i>sousae</i> (Zárate) Hughes (1997b)	Hughes (1997b), "degrada" a variedad a la subespecie de Zárate (1994), basado en su definición de categorías subespecíficas. Sin embargo, el empleo de subespecie y variedad es

Zárate (1994)	Hughes (1998)	Comentarios
<p><i>L. shannonii</i> J.D. Smith subsp. <i>shannonii</i> <i>M. shannonii</i> J.D. Smith subsp. <i>salvadorensis</i> (Standley ex Britton et Rose) Zárate (1987a)</p>	<p><i>L. shannonii</i> J.D. Smith <i>L. salvadorensis</i> Standley ex Britton et Rose <i>L. magnifica</i> (Hughes) Hughes (1997b) <i>L. lempirana</i> Hughes (1997b)</p>	<p>inconsistente, ya que este taxon (asignado a variedad) tiene una situación muy similar a la de la subespecie anterior, la cual sí es considerada subespecie.</p> <p>Esta especie, junto con otras de distribución centroamericana son consideradas subespecíficas por Zárate (1987a, 1994), como publicado formalmente para el caso de <i>L. s. salvadorensis</i> (Zárate, 1987a), y con una historia fitogeográfica relacionada al llamado "puente centroamericano". Hughes (1991), inicialmente aceptó a <i>L. magnifica</i> como subespecie de <i>L. shannonii</i>, pero después (Hughes, 1998), las segrega como especies. No obstante, Harris et al. (1994) encuentran evidencia de su estrecha relación, requiriendo de ser etiquetadas como "alianza".</p>
<i>L. retusa</i> Benth.	<i>L. retusa</i> Benth.	<p>Para Zárate (1994), esta especie es parte de la sección <i>Macrophylla</i>. Para Hughes (1998), forma un grupo parafilético hermano con otras especies norteñas. Tal consideración puede estar basada en convergencia adaptativa (véase discusión en la revisión presentada arriba).</p>
<p><i>L. leucocephala</i> (Lam.) de Wit subsp. <i>leucocephala</i> <i>L. leucocephala</i> (Lam.) de Wit subsp. <i>glabrata</i> (Rose) Zárate (1987b)</p>	<p><i>L. leucocephala</i> (Lam.) de Wit subsp. <i>leucocephala</i> <i>L. leucocephala</i> (Lam.) de Wit subsp. <i>glabrata</i> (Rose) Zárate (1987b) <i>L. leucocephala</i> (Lam.) de Wit subsp. <i>ixtlahuacana</i> Hughes (1997b)</p>	<p>Harris et al. (1994), postularon la hipótesis de que este taxon tetraploide surgió como híbrido en cultivo, sin aportar evidencia alguna para ello. Ambas revisiones consideradas aquí reconocen la relación estrecha de esta especie tetraploide con <i>L. pulverulenta</i>, especie diploide contemplada incluso como-progenitora del taxon tetraploide. Hughes (1997b), nombra una subespecie nueva (<i>L. l. ixtlahuacana</i>), a pesar de que, según su criterio geográfico, ésta debiera ser una variedad. Esta subespecie de Hughes (1997b) pudiera estar relacionada con, o incluso ser idéntica a, las formas glabrescentes de <i>L. l. leucocephala</i> detectadas en la región del istmo de Tehuantepec (Zárate, 1987b, 1994).</p>
<i>L. greggii</i> S. Watson	<i>L. greggii</i> S. Watson	<p>Esta especie presenta algunas características afines a <i>L. retusa</i>, las cuales son discutidas en la revisión de Zárate (1994), así como los motivos</p>

Zárate (1994)	Hughes (1998)	Comentarios
<p><i>L. esculenta</i> (Mociño et Sessé ex A.D.C.) Benth. subsp. <i>esculenta</i></p> <p><i>L. esculenta</i> (Mociño et Sessé ex A.D.C.) Benth. subsp. <i>paniculata</i> (Britton et Rose) Zárate (1994)</p> <p><i>L. esculenta</i> (Mociño et Sessé ex A.D.C.) Benth. subsp. <i>matudae</i> Zárate (1994)</p>	<p><i>L. esculenta</i> (Mociño et Sessé ex A.D.C.) Benth.</p> <p><i>L. pallida</i> Britton et Rose</p> <p><i>L. matudae</i> (Zárate) Hughes (1997b)</p>	<p>para considerarla parte de la sección <i>Leucaena</i>.</p> <p>Zárate (1994), agrupa como subespecies a estos tres taxa (véase revisión arriba). Hughes (1998), rechaza esta clasificación considerándolas especies separadas, pero requiriendo la etiqueta de "alianza". Con ello, se dejan sin resolver los casos de plantas intermedias, frecuentes sobre todo en Oaxaca. Adicionalmente, no se explica el hecho de que en este estado las poblaciones de <i>L. e. esculenta</i> son tetraploides, mientras que en el resto de su distribución, son diploides (Palomino et al., 1995). El epíteto <i>pallida</i> es sinónimo de <i>paniculata</i>, Zárate (1994), eligió este último debido a que en su localidad tipo existen aún poblaciones del taxon. Hughes (1998), acertadamente, anota la confusión de Zárate (1994), respecto al origen de las placas de corteza que se desprenden de los árboles de <i>L. e. matudae</i> de modo natural, y no por acción humana como anotó este último autor, actividad que deja marcas distintas en la corteza (véase revisión).</p>
	<p><i>L. pueblana</i> Britton et Rose</p>	<p>Corresponde a poblaciones de <i>L. esculenta</i> las cuales son consideradas naturalizadas en esta área (Zárate, 1994), y que forman parte del complejo <i>L. esculenta</i> del estado de Oaxaca (valle de Cuicatlán). Hughes (1998), no contó los cromosomas de este taxon (al cual incluye en la alianza de <i>L. esculenta</i>), con lo cual queda en duda su afinidad. En cuanto al nombre, según Zárate (1994), es sinónimo de <i>L. d. stenocarpa</i> por lo cual se requiere de una revisión detallada del material tipo.</p>
<p><i>L. involucrata</i> Zárate (1994)</p>	<p><i>L. involucrata</i> Zárate (1994)</p>	<p>Ésta es una especie de Sonora relacionada con <i>L. esculenta</i>. Hughes (1998), quien reconoce la inclusión de este taxon en la "alianza" de <i>L. esculenta</i>, anota que no encontró diferencias entre el involucre de esta especie y el de otras especies del género, véase, sin embargo, la ilustración en Zárate (1994).</p>

Zárate (1994)	Hughes (1998)	Comentarios
<i>L. collinsii</i> Britton et Rose subsp. <i>collinsii</i>	<i>L. collinsii</i> Britton et Rose subsp. <i>collinsii</i> <i>L. collinsii</i> Britton et Rose subsp. <i>zacapana</i> Hughes (1991)	En este taxon hay consenso, así como para el taxon centroamericano descrito por Hughes (1991). La historia de esta disyunción entre el sur de México y Guatemala no ha sido aclarada.
<i>L. cuspidata</i> Standley subsp. <i>cuspidata</i> <i>L. cuspidata</i> Standley subsp. <i>jacalensis</i> - Zárate (1994)	<i>L. cuspidata</i> Standley	Especie del norte de México incluida por Hughes (1998; Harris et al., 1994), en un agrupamiento parafilético hermano (véase arriba). Zárate (1994), la considera relacionada a <i>L. confertiflora</i> . Hughes (1998), no acepta a la subespecie <i>jacalensis</i> (véase revisión arriba).
<i>L. confertiflora</i> Zárate subsp. <i>confertiflora</i> <i>L. confertiflora</i> Zárate subsp. <i>adenotheloidea</i> Zárate (1994)	<i>L. confertiflora</i> var. <i>confertiflora</i> <i>L. confertiflora</i> Zárate var. <i>adenotheloidea</i> (Zárate) Hughes (1997b)	Otro caso de cambio de rango hecho por Hughes (1997b), basado en la variación que presenta este taxon dentro de su área de distribución. Lo anterior, a pesar de que este taxon tiene una distribución geográfica conocida, lo cual según el criterio definido por el mismo Hughes (1994b), le asignaría el rango de subespecie (Hughes, 1994b).
<i>L. diversifolia</i> (Schldl.) Benth. subsp. <i>diversifolia</i> <i>L. diversifolia</i> (Schldl.) Benth. subsp. <i>stenocarpa</i> (Urban) Zárate (1994)	? <i>L. trichandra</i> (Zuccarini) Urban	Esta es la mayor divergencia entre las revisiones en cuestión, en cuanto al sentido biológico de los taxa. Hughes (1998), confunde el concepto de los taxa de Zárate (1994), suponiendo que el primero se refiere a un taxon tetraploide y el segundo a uno diploide. En mi opinión, Hughes debe revisar esta decisión, ya que confunde la distribución meridional de <i>L. pulverulenta</i> con el supuesto taxa tetraploide. Los conteos cromosómicos de Zárate (inédito) y de Palomino et al. (1995) no dejan dudas al respecto. El nombre elegido por Hughes (1997b, 1998), para el taxon diploide (<i>L. trichandra</i>) es asignable a <i>L. d.</i> subsp. <i>diversifolia</i> (sensu Zárate, 1994). Algunas preguntas son: ¿contó los cromosomas de cada colecta?, ¿cómo escogió a Misantla, Veracruz, como el límite entre distribuciones? En parte, esta confusión puede deberse a la hibridación de <i>L. d. diversifolia</i> (sensu Zárate, 1994) con <i>L. pulverulenta</i> (ambas, diploides).
<i>L. pulverulenta</i> (Schldl.) Benth.	<i>L. pulverulenta</i> (Schldl.) Benth. (en parte)	En la discusión de este taxon, y del siguiente, la confusión mencionada arriba es relevante ya que para Hughes (1998), corresponde (en parte) a <i>L. d.</i>

Zárate (1994)	Hughes (1998)	Comentarios
		<p>subsp. <i>diversifolia</i>. Sin duda alguna el taxon es diploide y su distribución abarca desde Nuevo León hasta el norte de Oaxaca. La relación de este taxon con <i>L. leucocephala</i> es reconocida en ambas revisiones.</p>
<i>L. X brachycarpa</i> (Urban) Zárate (1994)	<i>L. X spontanea</i> Hughes et Harris (1998)	<p>Dadas las confusiones mencionadas acerca de <i>L. pulverulenta</i> estos dos taxa pueden considerarse idénticos. El hecho de que le material tipo proceda de Jamaica (y de Córdoba, Veracruz) no es extraño, ya que, como menciona el propio Hughes (1998), los híbridos de <i>L. pulverulenta</i> (sensu Zárate, 1994) y <i>L. l. glabrata</i> son comunes en estas áreas y presentan dificultades para su identificación.</p>
	<i>L. X mixtec</i> Hughes et Harris	<p>Híbrido espontáneo en cultivo entre <i>L. e. esculenta</i> y <i>L. l. glabrata</i> (Hughes y Harris, 1994 ; Hughes, 1998)</p>

**3. ARQUEOBOTÁNICA: REVISIÓN DE LOS RESTOS ARQUEOLÓGICOS DE
*LEUCAENA***

Munuscrito enviado a *Economic Botany*

Archaeological findings of *Leucaena* (Fabaceae; Mimosoideae) previously published (Tamaulipas, Tehuacán Valley and Oaxaca Valley) which are housed at the Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Mexico City, were reexamined. Selected remains from Tehuacán were observed with scanning electron microscopy and ultrastructural features compared to material from herbarium specimens. External epidermis near margins of legume valves provided identification characters (stomata abundance and morphology, texture, pubescence). In Tehuacán, besides two previously reported taxa—*L. esculenta* and *L. diversifolia* subsp. *stenocarpa* (*L. pueblana*)—*L. leucocephala* subsp. *glabrata* was found. *Acacia sericea*, a wild tree with edible legumes, was frequently misidentified as *Leucaena*. In Guilá Naquitz, Oaxaca, all samples reported as *L. esculenta* were identified as another edible, wild legume tree, *Conzattia multiflora*. Chronology was assigned following published reports, and for Tehuacán, also a copy of the field catalog. Possible use was recorded through evidence of chewing and insect damage, indicating ripeness of legumes. No direct evidence of cultivation was found. However the presence in Tehuacán of *L. esculenta*, (since ca. 4000-1000 B.C.), and of *L. l. glabrata* (since ca. 300 B.C.-A.D. 780), suggests its introduction there, and thus, its cultivation.

Se reidentificaron las muestras arqueológicas asignadas a *Leucaena* (Fabaceae; Mimosoideae) en estudios previamente publicados (Tamaulipas, valles de Tehuacán y Oaxaca), mismas que se conservan en el Departamento de Prehistoria del Instituto Nacional de Antropología e Historia, México. Algunas muestras de restos arqueológicos de Tehuacán se examinaron mediante microscopía electrónica de barrido, para comparar sus rasgos ultraestructurales con los de muestras de ejemplares de herbario. La epidermis cercana al margen de las valvas de las legumbres aportó las características diagnósticas (densidad y morfología de los estomas, textura, pubescencia). En Tehuacán, además de los taxa previamente reportados—*L. esculenta* y *L. diversifolia* subsp. *stenocarpa* (*L. pueblana*)—, se confirmó la presencia de *L. leucocephala* subsp. *glabrata*. Mezclada con las muestras de *Leucaena*, se identificó a *Acacia sericea*, un árbol silvestre de legumbres comestibles. Todas las muestras de Guilá Naquitz, Oaxaca identificadas como *L. esculenta* se reidentificaron como *Conzattia multiflora*—árbol silvestre también con legumbres comestibles—. La cronología de las muestras se obtuvo de los resultados publicados y, en el caso de Tehuacán, también de una copia del catálogo de campo. Se discute el posible uso de estas plantas mediante indicadores de la madurez del fruto (masticación y actividad de insectos). No se encontró evidencia directa del cultivo. Sin embargo, la presencia de *L. esculenta* en Tehuacán desde 4000-1000 a.C., y de *L. l. glabrata* desde 300 a.C. - 780 d.C., sugiere su introducción allí y su cultivo.

THE ARCHAEOLOGICAL REMAINS OF *LEUCAENA* REVISED

Tree species seem to have been important in the economy of early cultivators in Continents of both sides of the Atlantic, as much as in the Pacific area, but relative timing of their initial domestication, the predominant modes of their management, and of their propagation, seem to vary in each region of the World. In the Near East, archaeological remains suggest that initiation of tree domestication was preceded by several millennia of cereal cultivation. All of the fruit trees initially cultivated in that region are vegetatively propagated (olive, grape, fig, pomegranate and date palm) (Zohary and Hopf 1988). This mode of propagation for trees is interpreted (Zohary and Spiegel-Roy 1975; Spiegel-Roy 1985; Zohary and Hopf 1988) as a practical method to avoid genetic segregation caused by open pollination. Thus, given that tree seedlings will require several years for their characteristics to be fully expressed, sexual (seed) propagation is impractical for their selection (Zohary and Spiegel-Roy 1975; Spiegel-Roy 1985; Zohary and Hopf 1988). According to Zohary and Hopf (1988), the late tree domestication in the Middle East region is due to the long life cycle of trees, the need of sedentism for tree cultivation, and, the incompatibility of sexual propagation with quick selection in these long-cycle plants. Thus, for some time trees would have been unattractive to Neolithic cultivators. Vegetative reproduction became the method of choice for tree propagation, because in this way the desired characteristics could be fixed easily. The genetic differentiation achieved by means of this propagation method is expected to be limited, as well as the expansion of the original ecological range (Zohary and Hopf 1988).

In the East Indies, at Massau Islands, Kirch (1989), studied archaeological plant remains from the Lapita culture—characterized by arboriculture and taro-yam cultivation (Yen, quoted by Kirch 1989). Remains date from 1600-500 B.C. Kirch (1989), concluded that an advanced arboriculture was an integral part of the economy of these people. The pattern found in the archaeological site of Talepakemalai (Kirch 1989) agrees with Yen's (1974) findings in present arboriculture at Santa Cruz, including the most important fruit tree genera in the area, such as: *Inocarpus*, *Canarium*, and *Spondias*, among others. The antiquity suggested for these "village tree gardens" in the area is of 3,500 years B.P., perhaps from the beginning, as a feature of the taro-yam agriculture, and they could have undergone differential intensification in several times and places (Kirch 1989).

In the New World, at the Tehuacán Valley, early tree cultivation seems to have been coetaneous with herbaceous crops (Smith 1967), although more evidence is needed. Among the tree species found in dry caves from the Tehuacán Valley (MacNeish 1967), a few showed clear signs of being selected under cultivation. These fruit producing tree species are the avocado, *Persea americana* Mill., the "chupandilla," *Cyrtocarpa procera* H.B.K., and the "cosahuico," *Sideroxylon capiri* (A.DC.)Pitt. Smith (1966, 1969), studied avocado seeds from Coxcatlán, Purrón and El Riego caves to determine if there was a basis for assuming cultivation of this fruit, postulating that avocado was introduced—perhaps from the barrancas on the eastern side of the Tehuacán Valley—and concluding that it was cultivated at Tehuacán by about 7000 B.C.—chronology of the earliest strata in the Tehuacán caves has been reviewed by Long et al. (1989), based on AMS dating of maize remains. Similar conclusions were reached by Smith (1968) about cultivation and selection of "chupandilla" and "cosahuico," whose seeds increase in size and change in shape, from 900 B.C. to

A.D. 1500. According to Smith (1968), the “chupandilla” is considered to be part of the native vegetation of the Tehuacán Valley, while “cosahuico” may not be native there but may have been part of gallery forests along the valley floor.

Thus the important difference between tree cultivation in the Middle East and in the Americas, is that in the latter area early tree cultigens were seed propagated. This is the case of *Leucaena* spp. (Zárate 1994; Casas and Caballero 1996). The genetic basis of this mode of cultivation, and of how early tree cultivators could have overcome the problem of segregation are discussed elsewhere (Zárate et al. 1998; Zárate 1998).

Archaeology of Leucaena

A critical revision of the available archaeological macro-remains of *Leucaena* (Fabaceae; Mimosoideae) from the collection at the Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Mexico City was made. The purpose was to re-identify putative remains of the genus previously reported from archaeological excavations, in Tamaulipas (MacNeish 1958), the Tehuacán Valley (Smith 1967), and the Oaxaca Valley (Smith 1986) in Mexico. This reexamination was considered necessary because of recent changes in taxonomic understanding of the genus (Zárate 1994), and in order to find paleoethnobotanical evidence about the domestication process of some of its taxa (Zárate 1998). This is part of a study of the domestication process of taxa of *Leucaena* in Mexico, which includes taxonomy (Zárate 1994), population genetics (Zárate et al. 1998), ethnohistory (Zárate 1997), and ethnobotany (Zárate 1996). The main questions arising from conclusions of published accounts were concerning *L. esculenta* (Mociño et Sessé ex A.D.C.) Benth.: was this species cultivated at Tehuacán? when? was it native? were the cultigens similar to recent local trees present there?

In Tehuacán, Smith (1967) identified remains as *L. esculenta* and *L. pueblana* Britton et Rose. The first name is applied to three subspecies: *esculenta*, widely cultivated; *paniculata* (Britton et Rose) Zárate, cultivated only at high altitudes; and *matudae* Zárate, a wild tree endemic from central Guerrero (Zárate 1994). In the Tehuacán Valley at present *L. e. esculenta* is cultivated and is thought to have been introduced. Subspecies *paniculata* occurs in cultivation in the mountains around the valley. However, further south, in Oaxaca, ample variation is observed in cultivated trees, including some forms with mixed characteristics (Zárate 1994). Thus, the relatively ancient presence of *L. esculenta* in Tehuacán leads to additional questions: which subspecies?, and, since when?

At Guilá Naquitz, Flannery (1986a) credits *L. esculenta* —identified by Smith (1986)— with being in third place as a protein supplying seed by volume for people living in the caves. No photograph is provided, but an artistic illustration is labeled “*Guaje (Leucaena esculenta)*” (Flannery 1986a:Figure 4.11, page 53), yet this drawing does not seem to be of the named taxon, or even a *Leucaena* species at all. However, in Mitla, Oaxaca, near Guilá Naquitz cave, local people currently cultivate both subspecies, although none of them grows wild in the area (Zárate 1994). Together with this species, another *Leucaena* sp. was identified by Smith (1986:Figure 19.8), such samples are identified here as *L. diversifolia* (Schldl.) Benth. subsp. *stenocarpa* (Urban) Zárate. This species does occur wild in Mitla, and is rarely gathered and consumed (Zárate 1994). Given these inconsistencies, it would be useful to ascertain if the nutritional analysis of “*guajes*” (Robson and Elias 1986) was made on *L. esculenta*.

The value of existing archaeological plant remains of *Leucaena* in reconstructing the history of the domestication process, depends on both the accuracy of their identification, and of their assigned chronology. For the study of domesticated plants, the heuristic value of archaeological material is proportional to: (1) the extent of morphologic modification of cultivated plant parts putatively attributable to cultivation-selection; (2) the clues given by the geographic origin of cultigens found—considering the geographical distribution of wild and cultivated extant populations; and (3) the evidence they give about past uses and knowledge. At this point, the archaeological accounts of floor reconstructions and of the associated artifacts (ceramic, tools), are almost the only existing clues. However, plant material itself provides with visible hints, both by analyzing the origin of structural modifications of plant structures—such as chewing, tearing, insect-poked holes—, as well as by the identification of the associated plant materials.

Hypotheses.

Along with the purpose of finding answers to the questions stated above, this study focused on in the evaluation of hypotheses related to the domestication process of *Leucaena* spp., which are derived mainly from phytogeographical and ethnobotanical evidence (Zárte 1998): (1) a broad spectrum of legume trees belonging to several genera were being utilized as food by hunter-gatherer peoples, over large areas, and for a long time period (i.e., utilization has a wide systematic, geographic and historical context); (2) some taxa of legume trees were selected and preferred as food, among them, *Leucaena* spp.; (3) in some areas, where these trees were ecologically important in the vegetation, selection of cultigens occurred in an extensive way, and, with respect to sites of cultivation, mainly in an allopatric mode; (4) the different species of *Leucaena* had both different place of origin, and different domestication history, given that they have distinct ecological and reproductive adaptations (Zárte 1994; 1998; Zárte et al. 1998); (5) the Tehuacán Valley was not the place of origin of the cultivation of *L. leucocephala* (Lam.) de Wit subsp. *glabrata* (Rose) Zárte, and very likely, neither that of *L. e. esculenta*; thus, their cultivation there is due to diffusion.

MATERIALS AND METHODS

Macroscopic remains housed at the Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Mexico City, labeled as *Leucaena* were examined macroscopically, or by stereoscopic microscope. A study of ultrastructure was necessary because some remains from the Tehuacán caves presented structural modification—caused, in part, by chewing—so their identity was difficult to ascertain with the use of lenses. Also, because some of the legume samples were pubescent, a characteristic which was unexpected in the taxa of *Leucaena* known from this area (Zárte 1994). The search for ultrastructural features with scanning electron microscopy (SEM) was initially conducted on reference samples (herbarium specimens). Reference samples were examined first, then archaeological samples and, finally, more reference samples for verification. After diagnostic characters were defined, 25 archaeological samples of the collection from Tehuacán were examined by SEM. All herbarium specimens were provided by the Herbario Nacional de México, Instituto de Biología (MEXU), at the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), in Mexico City. Archaeological samples from Guilá Naqitz and Tamaulipas were examined only macroscopically because these remains were not chewed nor highly modified.

Sample Documentation

A total of 113 samples (i.e., individually catalogued items found in the excavation, that could be either single legumes, fragments of these, seeds, quids, or a mixture of these) labeled as *Leucaena* were found in the collection. From Tehuacán 66 samples were examined, as follows: seven from El Riego cave (Tc35e), two of which with SEM; 36 from Coxcatlan cave (Tc50), 10 with SEM (four of which provided two sub-samples each); 19 from San Marcos cave (Tc254), four with SEM (obtaining two sub-samples from each one); and four from Purrón cave (Tc272) one of these with SEM (in two sub-samples). From the Oaxaca Valley, 37 samples were from Guilá Naquitz cave (Oc43), one from Atzompa, two from Cueva Blanca (Oc03), three from Cueva Silvia (Oc47), and three from Cueva de los Afligidos (Oc45). Two samples were from Cueva Romero in Tamaulipas (Appendix 1).

The study was made by listing each bag containing individual samples (assigning to each one an arbitrary number by site), annotating the data on label(s), and observing the morphology of the contents. Information on field and museum labels for the material from Tehuacán was checked against a copy of MacNeish's field catalogue available at the museum. This information was compared with published accounts for the same materials. Chronology of samples for each cave at Tehuacán was assigned by correlating collection data with available documents, namely: MacNeish's field catalog, Smith's (1967) plant remain identifications and archaeological interpretation (MacNeish 1967; MacNeish et al. 1970; MacNeish and Cook 1972a, b). Chronology of Guilá Naquitz material followed Flannery (1986b).

Ultrastructure

Samples (both initial reference and archaeological material) were coated with gold during 10 minutes and examined with a JEOL, JSM-35C Scanning Microscope, observed and photographed (using Kodak Verichrome Pan 120 ISO 125 film) at the Instituto de Geología, UNAM. Further reference samples of *Acacia sericea* Mart. et Gal., pubescent *L. e. esculenta* and *L. confertiflora* Zárate subsp. *adenotheloidea* Zárate were coated with approximately 60 nm of gold-palladium in a Polaron E5100 SEM Coating Unit; observed, and photographed (using Polaroid film) with a Cambridge Stereoscan 250 Mk2 Scanning Microscope at the Biology Department, Indiana University, Bloomington. In all cases, a few square millimeters of the marginal zone of the legumes was used. Archaeological legume samples for SEM were obtained, either from fragments or by excision of a portion. A preliminary SEM study of herbarium samples indicated that the external zone adjacent to the legume margins shows features of epidermal texture, stomata density, their form and dimensions, which were sufficient to attempt identification of samples. Accordingly, archaeological samples of this legume region were obtained and the external side coated, observed and photographed as described above.

RESULTS

Results from the examination of archaeological material are summarized in Appendix 1, containing data for each sample (numbered by site), information sources, notes, identifications, and inconsistencies and level of verification for each sample. Tables 1 and 2 summarize data of ultrastructural observations. Gross chronological placing of samples identified as *Leucaena* in this study is summarized in Table 3, it was possible with the available sources mentioned above.

Characteristics for Identification: Macroscopic Morphology.

Some remains were easily identified as belonging to a genus or species (e.g. *Conzattia multiflora* Robinson in Guilá Naquitz, and *L. pulverulenta* (Schldl.) Benth. in Tamaulipas), but distinguishing between legumes of *L. esculenta* and *A. sericea* was much more difficult, especially when these were chewed or considerably modified. In these last cases, macroscopic morphological observations were not enough to arrive to conclusions.

Legumes of species of the genus *Leucaena* were identified observing relative dimensions. Legume width and distance between seed cavities were useful because, very often, samples were incomplete. The pattern of venation on the surface of the valves, particularly on the area adjacent to the margin was also useful. In *L. esculenta*, the legume margins usually present a concentration of venation which extends close to the margin, and from which the transverse venation runs towards the center of the valves. Such a marginal plexus is lacking in *L. leucocephala* legumes, instead, these have a more or less smooth surface adjacent to the margins (Zárate 1994). Other macroscopic observations were made comparing the general appearance between reference and archaeological samples, taking decisions using judgment from taxonomic expertise. This approach seemed adequate, given the difficulty of measuring many of the samples due to their modification or fragility, particularly in quids.

Legumes of the subspecies of *L. esculenta* were identified by dimensions, and the degree of development of the marginal plexus. Legume width of *L. e. esculenta* is of 1.4-2.5 cm; that of *L. e. paniculata* is of 0.8-1.9 cm. Margin plexus is always present in subspecies *esculenta*, but less developed in subspecies *paniculata* (Zárate 1994).

Another taxon mentioned in previous reports—as *L. pueblana* in Tehuacán (Smith 1967), and as *Leucaena* sp. in Guilá Naquitz (Smith 1986:269, Fig.19.8)—corresponds to the wild species *L. d. stenocarpa* (Zárate 1994), which is easily distinguished by legume dimensions (7.5-10 cm long, 2-4 cm wide).

Acacia sericea was identified macroscopically by comparing with herbarium specimens. Its legumes have linear oblong shape, and its width overlaps with that of *L. esculenta*; but *A. sericea* has pubescent legumes, which lack the marginal plexus, and their venation is more similar to that of some species of *Albizia* (because it runs parallel from the margin and with little vein merging), than to that of *Leucaena* (running parallel from the margin, but branching and anastomosing towards the center of the legume). Seeds of *A. sericea* are also distinctive, lenticular in shape and with a smaller horseshoe-like mark than that of *Leucaena* seeds (Zárate 1994).

General aspect of legumes of *C. multiflora* is distinctive enough, in shape —attenuate-elliptic—, texture and color. This legume was frequently present in Tehuacán remains and dominant in Guilá Naquitz samples.

Several other leguminous legumes were found in mixtures and in smaller amounts, but no attempt was made to identify all of them, except those readily recognized to genus.

Ultrastructure of Reference Samples.

Measurements of ultrastructural features of reference samples (stomata density, stomata length, guard cell width, maximum aperture length and trichome presence) are shown in Table 1. However,

considering the small sample size, the difficulties for standardizing the zone observed, controlling legume age, and for estimating dimensions from a few photographs, comparisons with archaeological samples were based mainly in qualitative aspects such as surface features, relative abundance of stomata and trichome presence-absence. Nevertheless, the data in Table 1 show that stomata density and epidermis texture are diagnostic to distinguish between *L. esculenta* and *L. l. glabrata*. The legumes of *L. esculenta* have low stomata density and their surface shows striate venation, which conform the marginal plexus (Figure 1a-c). These striae are ornamented with finer striation (Figure 1d). Subspecies of *L. esculenta* present some small differences, but these are not well known. Cuticle ornamentation is somewhat diagnostic (Figure 1a, d) because *L. e. paniculata* tends to have less striation and a reticulate aspect (Figure 1e). Stomata of *L. e. paniculata* are slightly longer and their guard cells are narrower than in *L. e. esculenta* (Table 1 and Figure 1f-h). However, no attempt was made to identify subspecies of *L. esculenta* based on SEM characteristics, for it would have required of a more extensive study of reference samples.

In *L. l. glabrata*, stomata are more abundant, and the cuticle surface is smoothly undulate (Figure 1i, j). Close to the margins, some striation can be noticed, but this is not ornamented. Stomata length is larger in both subspecies of *L. esculenta* (average 30.25 μm) than in *L. l. glabrata* (average 25 μm); guard cells are narrower in the former (average 6.75 μm) than in the latter (average 7.5 μm) (Table 1 and Figure 1f-h, k, l). All this mentioned taxa have in common the usual presence of a peristomatic pit, i.e., a furrowlike cavity surrounding the guard cells of the stomata, which is rarely covered with cuticle. *Acacia sericea* has trichomes, and its surface is nearly smooth. Stomata subsidiary cells are covered by a cuticle which borders guard cells, thus the peristomatic pit, described above for *Leucaena* spp., is absent and stomata appear to rise at cuticle level (Figure 1m, n). Due to these characteristics, stomata length may be underestimated in measurements (Table 1).

Two additional samples were observed with SEM to corroborate their possible presence in remains: the pubescent form of *L. e. esculenta* which is not known occurring in the area at present (Zárate 1994), but that could have been confused with *A. sericea*; and, *L. c. adenotheleidea*, a species from the Sierra de Zongolica, which limits to the north and east with the Tehuacán Valley (Zárate 1994), and which could have been carried to caves in the valley. Compared to *A. sericea*, the pubescent legumes of *L. e. esculenta* have less and smaller trichomes. The surface and stomata have the same characteristics as in glabrous legumes of the species (Table 1 and Figure 1o). *Leucaena c. adenotheleidea* has short pubescence on legumes, and stomata are provided with the peristomatic pit typical of *Leucaena* spp., while epidermis is undulate to striate (Figure 1p). Neither of these two taxa of *Leucaena* was found among the archaeological samples studied with SEM.

Ultrastructure of Archaeological Samples.

The diagnostic ultrastructural characteristics in reference samples helped in identifying most of the archaeological samples examined with SEM. However, in some cases identity was doubtful and were correspondingly annotated (e.g. aff. *A. sericea*, aff. *L. esculenta*). Table 2 summarizes the information obtained from the samples examined and their identification.

El Riego Cave (Tc35e). Two samples were examined, ER1 (SEM sample A1) was identified as *A. sericea*; the other, ER2 (SEM sample A2), as *L. esculenta* (Appendix 1). Sample A1 shows trichomes, characteristic surface and absence of peristomatic pit. Chewing is macroscopically apparent and is reflected in the truncated trichomes, except for the nascent ones (Figure 2a, b). Sample A2 is structurally modified, thus, its identification is based on the observation of

Table 1. Scanning Electron Microscopy data from reference material

Collector, number and State	<u>Zárate 178</u> Michoacán	<u>Soto and Zárate 58</u> Guerrero	<u>Zárate 72</u> Morelos	<u>Sousa 9375</u> Puebla:	<u>Iltis and McNee 1397</u> Jalisco	<u>Hughes 898</u> Guerrero	<u>Cabrera et al. 81</u> Puebla	<u>Sousa 6923</u> Puebla
Taxon	<i>L. leucocephala glabrata</i>		<i>L. esculenta paniculata</i>	<i>L. esculenta esculenta</i>			<i>L. confertiflora adenotheloidea</i>	<i>Acacia sericea</i>
Relative stomata abundance ^a	A	A	S	S	R	S	S	S
Stomata length ^b	24	26	33	29	27	32	29	22 ^c
Guard cell width ^b	6	7	5	7	8	7	9	6
Aperture length ^b	16	18	12 ^c	20	10 ^c	17	16	21
Trichomes ^c	0	0	0	0	0	1	1	1

Note: All reference material from herbarium specimens in the Herbario Nacional de México (MEXU).

^aRelative stomata abundance was rated from photographs of fields at intermediate magnification (180 X-250 X) with maximum number of stomata in sample, as follows: R = rare, 0-1; S = scarce, 2-3; A = abundant, 4-8. ^bMeasurements in μm . ^cPart of stoma is covered by cuticle, so total length is underestimated. ^d 0 = absent; 1 = present.

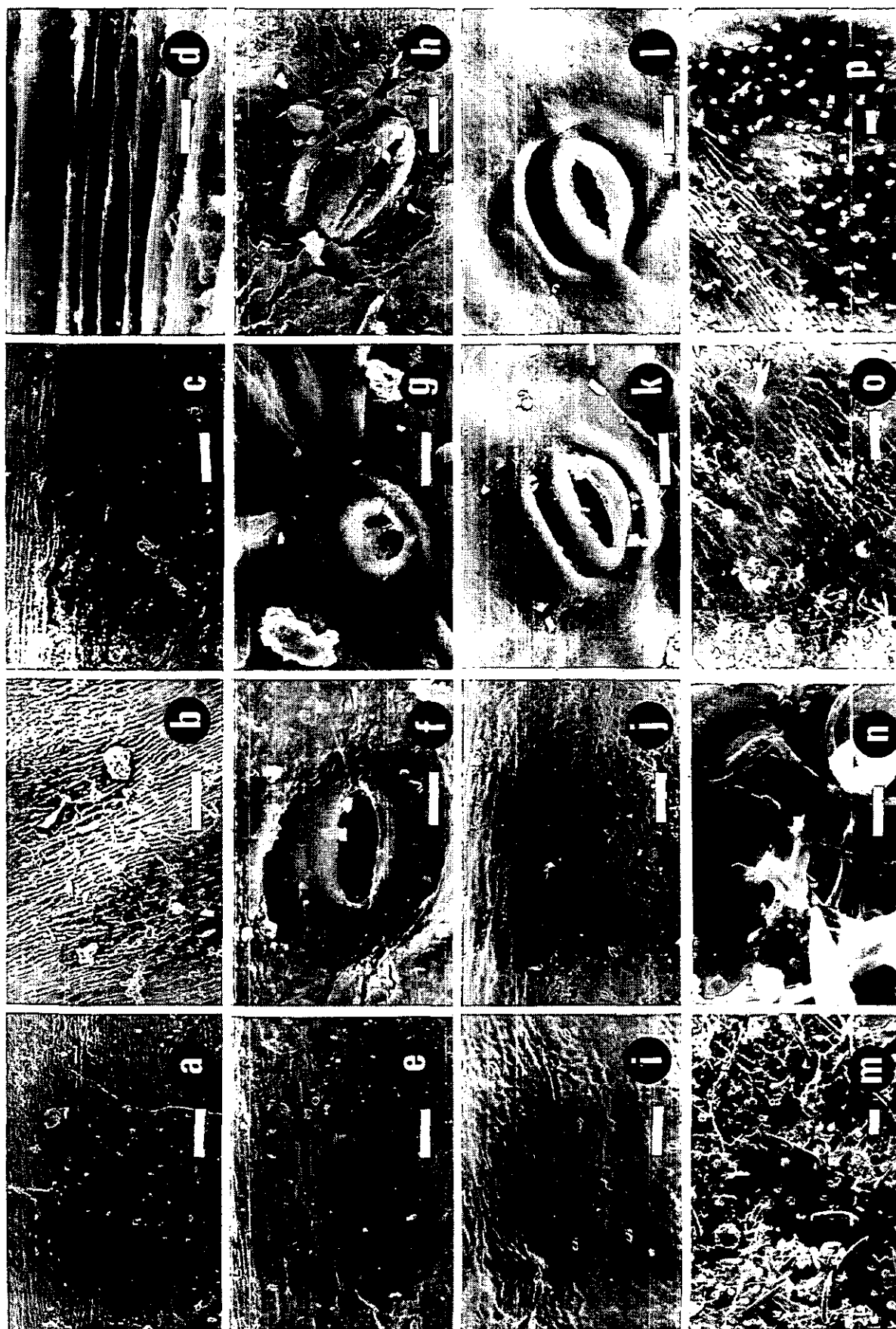


Figure 1. Electron micrograph of reference material: (a) Leucaena esculenta esculenta, stoma with radiate cuticle arrangement; (b) L. e. esculenta, marginal plexus; (c) L. e. esculenta, marginal plexus and stomata; (d) L. e. esculenta, margin with ornamented striation; (e) L. e. paniculata, marginal plexus and stomata; (f) L. e. esculenta, stoma with peristomatic pit; (g) L. e. esculenta, stoma with cuticle cover; (h) L. e. paniculata, stoma with peristomatic pit; (i) L. leucocephala glabrata, undulate cuticle with abundant stomata; (j) L. l. glabrata, striate marginal region with undulate cuticle and abundant stomata; (k) and (l) L. l. glabrata, stoma with peristomatic pit; (m) Acacia sericea, pubescent surface; (n) A. sericea stoma covered by cuticle; (o) L. e. esculenta, pubescent, striate surface with one stoma visible; (p) L. confertiflora adenotheleidea, short pubescence and striation in margin region. Scale: a, b, c, e, i, j, o, bar = 100 μm ; d, f, g, h, k, l, n, bar = 10 μm ; m, p, bar = 40 μm .

Note: a, b and g, Iltis and MacNee 1397; c and d, Sousa 9375; e and h, Zárate 72; i and l, Soto and Zárate 58; j and k, Zárate 178; m and n, Sousa 6923; o, Hughes 898; p, Cabrera et al. 81

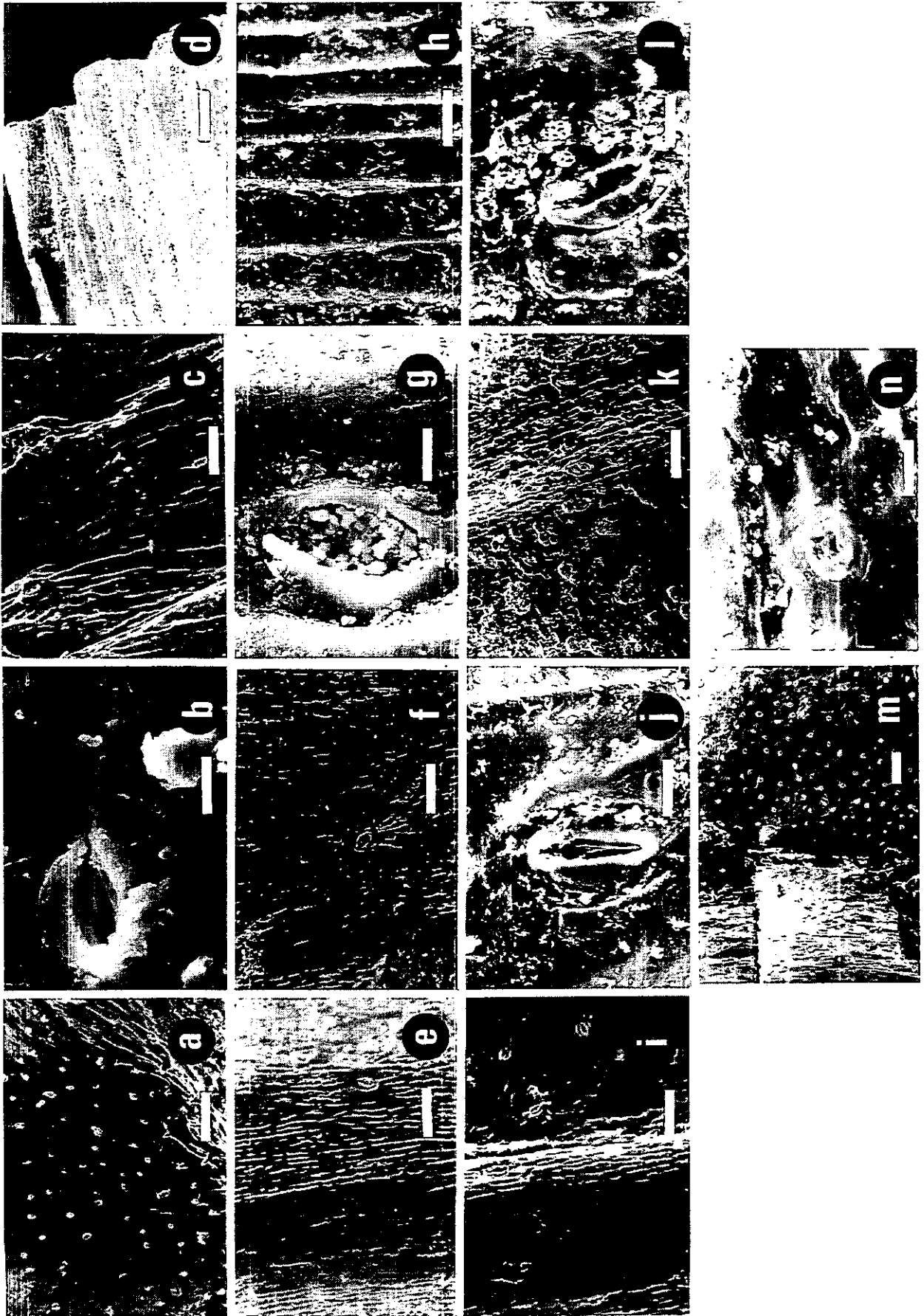


Figure 2. Electron micrograph of archaeological material from the Tehuacán Valley. (a) and (b) Acacia sericea, ER2/A1; (c) Leucaena esculenta, ER3/A2; (d) L. esculenta, CO1a/A13; (e) L. esculenta, CO33a/A23; (f) L. esculenta, CO25/A20; (g) L. esculenta, CO33a/A23; (h) L. esculenta, CO1b/A14; (i) L. leucocephala glabrata, CO1b/A14; (j) L. l. glabrata, CO14b/A18; (k) L. l. glabrata, CO9/A15; (l) aff. A. sericea, CO9/A15; (m) A. sericea, SM2b/A6; (n) A. sericea, SM14/A11. Scale: a, c, d, e, f, i, k, m, bar = 100 μm ; b, g, h, j, l, n, bar = 10 μm .

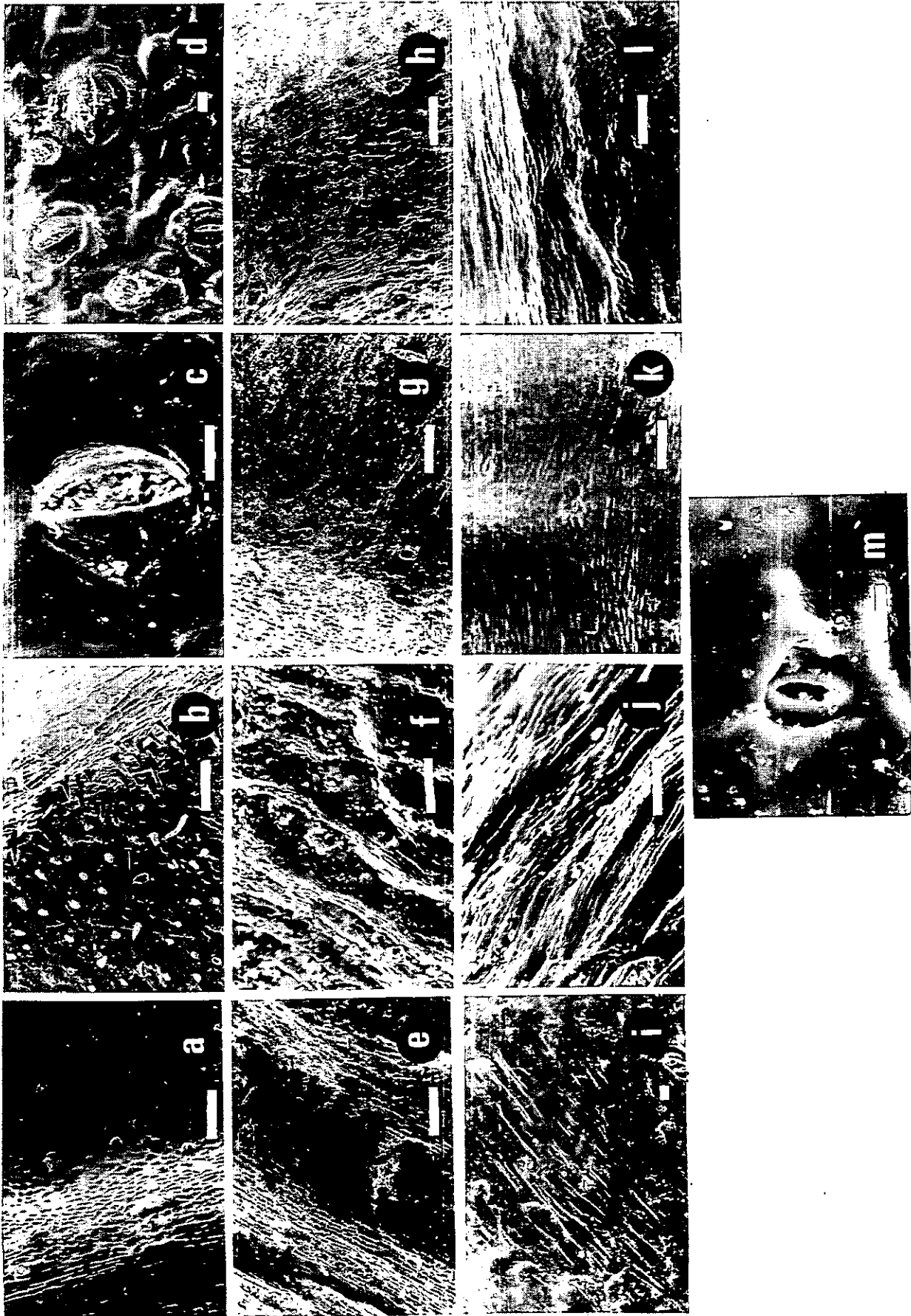


Figure 3. Electron micrograph of archaeological material from the Tehuacán Valley. (a) aff. Acacia sericea, SM3a/A5; (b) A. sericea, SM16/A12; (c) A. sericea, SM3a/A5; (d) A. sericea, SM16/A12; (e) and (f) aff. Leucaena esculenta, SM7a/A7; (g) aff. Leucaena esculenta, SM7b/A8; (h) and (i) aff. Leucaena esculenta SM9b/A10; (j) aff. Leucaena esculenta SM9a/A9; (k) L. esculenta, PU4a/A3; (l) and (m) L. l. glabrata, PU4b/A4. Scale: a, b, e, g, h, k, l, bar = 100 μm ; c, d, f, i, j, m, bar = 10 μm .

characteristics present in *L. esculenta*: lack of trichomes, a striate but not bullate surface, low stomata density, and radial striae surrounding stomata (Figure 2c).

Coxcatlán Cave (Tc50). A total of 13 samples were examined from this site, and identified as follows. Sample CO18a (SEM sample A19) was identified macroscopically as *C. multiflora*, and no reference samples were examined of this species. Its surface has no features and appears darker than that of *Leucaena* spp. or *A. sericea*. Its stomata are covered by a scaly cuticle. Seven samples corresponded to *L. esculenta*: CO1a, (SEM sample A13), CO26 (SEM sample A20), CO27 (SEM sample A21), CO29 (SEM sample A22), CO33a (SEM sample A23), CO33b (SEM sample A24), and CO35a (SEM sample A25a). These showed striate surface ornamentation on margin (Figure 2d), and on marginal plexus (Figure 2e), radiate epidermal ornamentation surrounding trichomes (Figure 2e, f), and peristomatic pits (Figure 2g). Five samples were identified as *L. l. glabrata*: CO1b (SEM sample A14), CO13 (SEM sample A16), CO14a (SEM sample A17), CO14b (SEM sample A18), and CO35b (SEM sample A25b). These featured simple striation in margins, characteristic undulate surface, abundant stomata (Figure 2h, i), and peristomatic pits (Figure 2j). Sample CO9 (SEM sample A15) was, although doubtfully, identified as aff. *A. sericea* because it showed atypical prominences on the epidermis—which may represent the bases of trichomes remaining after legumes were chewed—, an undulate surface and a peristomatic pit, which, again, would result from total removal of cuticle by mastication (Figure 2k, l).

San Marcos Cave (Tc254). Eight samples were examined from this site: SM3a (SEM sample A5), SM3b (SEM sample A6), SM7a (SEM sample A7), SM7b (SEM sample A8); SM9a (SEM sample A9), SM9b (SEM sample A10), SM14 (SEM sample A11), and SM16 (SEM sample A12). Samples A6 and A11 showed characteristics such as trichomes and absence of peristomatic pit, that identify them as *A. sericea* (Figure 2m, n). Identity of samples A5 and A12—which were recovered from quids—is doubtful since they appear to have no trichomes (Figure 3a, b), but these may have been lost due to chewing. Additionally, there is no evidence of fine striation and a peristomatic pit seems to be present in A5 and in parts of A12 (Figure 3c, d). Once more, this may be attributable to partial to total removal of the cuticle by chewing, as can be comparatively observed in Figure 2n, in which a small tear of the cuticle is seen close to the stoma, and in Figure 3b and d, of sample A12, showing some stomata are devoided of peristomatic pit, but not others. Identity of samples A7, A10 and A8 are doubtful because of considerable structural modification. All come from chewed samples (Appendix 1).

Samples A7 and A8 are the earliest ones identified as *L. esculenta* in this study, but their identity is still uncertain. Sample A7 shows ornamented striate margins suggesting that it belongs to *L. esculenta* (Figure 3e, f-h), but structural modification is strong and other features were not observed clearly. Sample A8 is equally unrevealing, except for striae and a single stoma (Figure 3g). Nevertheless, both A7 and A8 have striate margins suggesting affinity with *L. esculenta*.

Sample A10 was also identified as *L. esculenta* because of surface striation and presence of peristomatic pit (Figure 3h, i). Sample A9, is less modified and assigned to a more recent stratum (Appendix 1). This sample is more confidently assigned to *L. esculenta* because striation in margins (Figure 3j), and what appears macroscopically as a marginal plexus.

Purrón Cave (Tc272). Only two samples from this site were examined using SEM: PU4a (SEM sample A3), and PU4b (SEM sample A4). Sample A3 had all the diagnostic characteristics of *L. esculenta*: radial ornament surrounding some stomata, all of these with a peristomatic pit (Figure 3k), and fine striation. Sample A4 was clearly identified as *L. l. glabrata* because of its

Table 2. Ultrastructural characters for archaeological samples from Tehuacán Valley caves studied with SEM.

Sample number ^a	Relative stomata abundance ^b	Stomata length ^c	Guard cell width ^d	Maximum aperture length ^e	Trichomes ^d	Taxon
ER2/A1	A	27	5	15	1	<i>Acacia sericea</i>
ER3/A2	R	33	-	25	0	<i>Leucaena esculenta</i>
CO1a/A13	N	-	-	-	0	<i>Leucaena esculenta</i>
CO1b/A14	A	35	8	-	0	<i>L. leucocephala</i> subsp. <i>glabrata</i>
CO9/A15	S	21	5	-	M	aff. <i>A. sericea</i>
CO13/A16	A	21	6	-	0	<i>L. l. glabrata</i>
CO14a/A17	S	28	7	21	0	<i>L. l. glabrata</i>
CO14b/A18	S	28	7	19	0	<i>L. l. glabrata</i>
CO18a/A19	R	-	-	-	0	<i>Conzattia multiflora</i>
CO25/A20	R	47	-	37	0	<i>L. esculenta</i>
CO27/A21	R	-	-	41	0	<i>L. esculenta</i>
CO29/A22	R	36	7	30	0	<i>L. esculenta</i>
CO33a/A23	R	40	9	-	0	<i>L. esculenta</i>
CO33b/A24	R	26	8	15	0	<i>L. esculenta</i>
CO35a1/A25a	A	17	5	12	0	<i>L. l. glabrata</i>
CO35a2/A25b	R	31	8	18	0	<i>L. esculenta</i>
SM3a/A5	S	29	7	26	1	aff. <i>A. sericea</i>
SM3b/A6	S	40	-	-	1	<i>A. sericea</i>
SM7a/A7	N	-	-	-	0	aff. <i>L. esculenta</i>
SM7b/A8	R	33	-	19	0	aff. <i>L. esculenta</i>
SM9a/A9	R	40	-	-	0	aff. <i>L. esculenta</i>
SM9b/A10	R	26	-	19	M	aff. <i>L. esculenta</i>
SM14/A11	S	26	-	-	1	<i>A. sericea</i>
SM16/A12	A	35	-	-	1	aff. <i>A. sericea</i>
PU4a/A3	S	27	-	-	0	<i>L. esculenta</i>
PU4b/A4	A	17	5	10	0	<i>L. l. glabrata</i>

Note: All from archaeological material catalogued as *Leucaena* in the Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México City. ^aSample data in Appendix 1. ^bRelative stomata abundance was ranked from photographic fields at intermediate magnification (180 X) with maximum number of stomata in sample, as follows: R = rare, 0-1; S = scarce, 2-3; A = abundant, 4-8; N = Identification based on venation characteristics, no stomata were photographed. ^cMeasurements in μm . ^d0 = absent; 1 = present; M = absence of trichomes due to mastication.

characteristic undulate cuticle and stomata (Figure 31, m). Both samples were well preserved and are from a relatively late stratum (Level A-B, Palo Blanco phase) (Appendix 1 and Table 3).

DISCUSSION

Part of the difficulties involved in this revision were that, as mentioned by Asch and Asch (1989), remains were collected in bulk samples and considerable sorting and labeling went on long before the plant specialist came in contact with them. However, it is better to actually examine the material and confront the numerous problems of gathering information, than simply quote existing accounts without any certainty about the identity of museum collections, even when conspicuous doubts exist about this matter. In particular, the results presented here were limited by the mixture of samples due to previous sorting and re-labeling, and because the samples examined were only those previously identified as *Leucaena*. Another important limitation is that subspecies of *L. esculenta* could not be consistently distinguished. At this respect, it seems that more recent samples (particularly those from Coxcatlán and Purrón caves) are more likely to be of subspecies *esculenta*. This assumption is supported by macroscopic legume characteristics (i.e., CO1a, CO26, CO29) (Appendix 1).

Some samples from Tehuacán were not localized in the collection: "*L. pueblana*" (Tc50 zones I and II; Venta Salada phase, and Tc254 zone B Palo Blanco phase, and E, Abejas phase), and all Tecorral Cave (Tc255) samples from zone A, Venta Salada phase (MacNeish 1967); from El Riego, Tc35e, samples assigned to zone C, Venta Salada phase, which are mentioned by MacNeish (1967) but not by MacNeish and Cook (1972a), and all *L. esculenta* from this same site at phases E and D, Palo Blanco phase, and in zone F, Santa Maria phase (MacNeish and Cook 1972a); from Coxcatlán Cave, *L. esculenta* from zone XIII, Coxcatlán phase (MacNeish 1967; Fowler and MacNeish 1972), and from zone XVI, El Riego phase (Fowler and MacNeish 1972); from San Marcos, Tc254 38-3j is mentioned in MacNeish's field catalogue, but was not found in the collection; from Purrón Cave, *L. esculenta* from zone F, Palo Blanco phase, mentioned in MacNeish (1967), but not by MacNeish's field catalogue. From Guilá Naquitz, Smith (1986), reports 11 fragments from zone D, all absent from the collection.

Although preliminary, the results of this study are useful to arrive to several conclusions, some of which are relevant for testing the hypotheses mentioned above. These conclusions concern the identity of taxa, their possible origin and their uses.

Identity, Origins and Management of Taxa

This study accomplished little to answer the question of which subspecies of *L. esculenta* were present in Tehuacán. However, the information seems to support that the subspecies *esculenta* arrived to the Valley later than the more likely native subspecies *paniculata* (Zárate 1994). The earliest remains of *Leucaena* identified in this study are those from the San Marcos cave, obtained from the late Coxcatlán phase (4150 ± 200 B.C.), later than the time accepted by Smith (1967) for the first appearance of avocado (ca. 7000 B.C.), and later than the putative onset of tree cultivation in the area (6000-5000 B.C.). However, as discussed above, the identity of these remains (SM7a and b) is not completely conclusive. The next earlier better documented *L. esculenta* sample (SM9a and b) is from the same site and from the lower Ajalpan phase (1025 ± 200 B.C.). By this time, maize agriculture and probably tree cultivation had long been present in this area. The cultivation of *Leucaena* therefore occurred surely about the first millennium B.C., but maybe before the third millennium B.C. Earlier remains of *Leucaena* mentioned by Smith (1967) from the El Riego phase were not found in the collection.

MacNeish (1967), argued that since no increase in size was observed in *Leucaena* legumes no evidence of intensive cultivation exists. However, he considers that the cultivation of *Leucaena* would be more likely

Table 3. Chronological Placing of Samples Re-identified as *Leucaena*

Phase	Guilá Naquitz ^a	San Marcos ^b	Coxcatlán ^c	Purrón ^d	El Riego ^e
Venta Salada (Tehuacán)	-	-	<i>L. esculenta esculenta</i> <i>L. e. paniculata</i> <i>L. leucocephala glabrata</i>	-	<i>L. esculenta</i>
Palo Blanco (Tehuacán)	-	<i>L. esculenta</i>	<i>L. esculenta</i> <i>L. l. glabrata</i>	<i>L. esculenta</i> <i>L. l. glabrata</i>	-
Santa María (Tehuacán)	-	-	<i>L. esculenta</i> <i>L. l. glabrata</i>	-	-
Ajalpan (Tehuacán)	-	aff. <i>L. esculenta</i>	-	-	-
Coxcatlán (Tehuacán) Ícaras (Guilá Naquitz)	<i>L. diversifolia</i> <i>stenocarpa</i>	aff. <i>L. esculenta</i>	-	-	-
Naquitz (Guilá Naquitz)	<i>L. d. stenocarpa</i>	-	-	-	-

Note: Phases from MacNeish (1967ed.) and Flannery (1986). Zone placement not tabulated (See Appendix 1).

^aSmith (1986) mentions 11 fragments in level D (Naquitz), not found in collection. ^bMacNeish (1967) mentions *L. esculenta* from zone F (Palo Blanco) but this is absent from collection as from MacNeish's catalogue; same taxon mentioned by MacNeish (1967) on zone C (Palo Blanco), but only *Acacia sericea* was identified at that level. Sample SM2 (*A. sericea*) could not be chronologically placed. ^cMacNeish (1967) and Fowler and MacNeish (1972) mention *L. esculenta* in zone XIII (Coxcatlán), and Fowler and MacNeish (1972) mention same taxon in zone XVI (El Riego), but neither was found in collection. ^dMacNeish (1967) mentions *L. esculenta* in zone F (Coxcatlán) but this is absent from collection and MacNeish's catalogue; MacNeish and Cook (1972b) mention same taxon in level C (Ajalpan), but at this level only *A. sericea* was identified. ^eMacNeish (1967) mentions *L. esculenta* in level C (Venta Salada), and MacNeish and Cook (1972a) mention same taxon in levels E, D (Palo Blanco), and F, all absent from collection.

than that of other trees, since at present it is "cultivated on a small scale." But his assumption that this tree "grows best under well-watered conditions" appears to be applicable to *L. l. glabrata* more than to any of the subspecies of *L. esculenta*, which may be hindered by excessive soil humidity (Zárate 1994). *L. l. glabrata* depends on water supply, and it is not native to the Tehuacán Valley (Zárate 1994).

In general, MacNeish (1967) assumes that perennial and annual plant cultivation occurred near the caves, but in terms of "orchards for trees-gardens for crops." However, it is more likely that the food-producing systems were like the orchard-gardens existing at present in the Tehuacán Valley. Only fleshy fruits seem to have had an increase in size (Smith 1966, 1968, 1969), supposedly because of artificial selection. According to DeCandolle (1959), it is precisely fleshy organs which tend to grow more rapidly under cultivation. Thus, only limited change in legume size would be expected in the rather dry legumes of *Leucaena*, and this change would be largely due to introduction of selected trees, and to a lesser extent, to prolonged intense selection (Casas and Caballero 1996).

A significant, and unexpected, result is the unquestionable presence of *L. l. glabrata* in the Southern Tehuacán Valley (Purrón and Coxcatlán caves), apparently beginning between the Santa María phase (level VII in Coxcatlán cave, 300-100 B.C.) and the Palo Blanco phase (level A-B in Purrón cave, 150 B.C.-A.D. 780) (Johnson and MacNeish 1972), if the chronological placements assigned here are valid (Appendix 1 and Table 3). This finding is consistent with the fact that this taxon is not native to the area, and that in this portion of the Tehuacán Valley temperatures are milder and rain is more abundant, in correspondence with the habitat of this species. As suggested by ceramics (MacNeish et al. 1970), during the Palo Blanco phase, cultural contacts were stronger with the Oaxaca Valley while connections with the Gulf of Mexico diminished. This shift started during the late Santa María phase. Previous to this period, the Tehuacán Valley was under the influence of the Olmec culture from the central Veracruz coast region. This could imply that *L. l. glabrata* was introduced to Tehuacán, hence to the Gulf of Mexico coast, from a region under the influence of Mixtec or Nahuatl dynasties (MacNeish et al. 1970). However this political change may have been, the agricultural systems shifted from predominant slash-and-burn agriculture to irrigated systems (MacNeish et al. 1967). Thus, the evidence strongly suggests that *L. l. glabrata* was brought to the Tehuacán Valley in association with irrigation. The date of appearance of *L. l. glabrata* in the caves at Tehuacán coincides with the only occurrence of *Psidium guajava* L. (guava) (Smith 1967). Undoubtedly, this plant was introduced as a tree crop to the Tehuacán Valley.

The results from this study discard the presence of *L. esculenta* in the archaeological remains from Guilá Naquitz. In this case, it is evident that the two subspecies presently found cultivated there (Zárate 1994) were introduced at a later date than the time period covered by Flannery's excavations. Samples from other sites in Oaxaca indicate a similar array of material, except for Cueva de los Afligidos (Oc45) in which *L. esculenta* was identified, although SEM verification is still needed. This sample was assigned to Monte Albán IV phase — contemporaneous with Late Venta Salada (Flannery 1986b) (Appendix 1).

The two samples from Cueva Romero in Tamaulipas (MacNeish 1958) were identified as *L. pulverulenta*, a species naturally distributed along the Sierra Madre Oriental. Within its range it is used for food but not cultivated by people (Alcorn 1984; Zárate 1994). Little documentation

about this remains was found. The presence of *L. pulverulenta*, but not of *L. l. glabrata* in this area strengthens the conclusion that this last species was diffused to the Gulf Coast.

Possible Uses

The most important conclusion about the possible uses of the several legumes identified from the archaeological remains is that some were mainly consumed as immature legumes, while others were probably used as source of seed. The presence of *A. sericea* in quids is consistent, indicating that this legume was probably consumed as a immature legume, chewed with other plant materials—such as *Agave* leaves, other legumes and grasses—and spit on the floor of the caves. The effects of mastication can be appreciated both macroscopically and ultramicroscopically, leaving little doubts about this fact. As to *Leucaena* species, most are from mature legumes, which is indicated by insect perforations and absence of chewing, and thus were likely used as seed sources. The chewing of young legumes of *Leucaena*—still practiced today (Zárate 1994; Casas and Caballero 1996)—was registered in a few samples of *L. esculenta* (SM7a and b, SM9a) and of *L. l. glabrata* (CO2, CO9, CO11, CO12, CO16, CO20, and perhaps others), but is less frequent than in the case of *A. sericea* (Appendix 1). At Guilá Naquitz, *C. multiflora* is abundantly represented by numerous mature legume valves, indicating consumption of seeds. This interpretation agrees with that stated by Flannery (1986c), although this author thought that these remains corresponded to *L. esculenta*. However, Arellano (1987) reported that immature legumes of *C. multiflora* are at present consumed by people in Tzitzio, Michoacán. One sample of this legume from the Tehuacán Valley is chewed (CO19) (Appendix 1).

Despite only remains *previously identified* as *Leucaena* were examined, the assemblage of legume trees found in the collection is evidence of a broad spectrum of taxa of legume trees used as food, over which a process of selection must have occurred. This supports the hypothesis that selection favored some species of *Leucaena* as edible seed sources. Ethnobotanical and ethnohistorical evidence also support this hypothesis. Messer (1978) documents among Zapotec speakers of Mitla, Oaxaca—only a short distance from Guilá Naquitz cave—that *Senna polyantha* (Colladon) Irwin et Barneby and *Lysiloma divaricata* (Jacq.) J.F. Macbr. are both known as “*Lya gis*,” which are at present considered as edible and not-edible, respectively. Remains of *S. polyantha* were identified among the *Leucaena* samples from the Oaxaca Valley, while *L. divaricata* among remains from Guilá Naquitz (Appendix 1). In this site, the folk generic lexeme for *Leucaena* is “*Lya*”—glossed as “*Làha*” by Ford (1978). The modifier “*gis*” in “*Lyagis*” denotes that the plant belongs to native or “wild” vegetation. This means that there is a distinction between wild and cultivated legume trees, a concept which is somewhat associated to food quality by Zapotec Mitleños at present, but whose use may have changed through time, being that in the past, a wider spectrum of trees was utilized as food.

The understanding of some aspects of the domestication process of *Leucaena* spp. is aided by archaeological data, as it is exemplified by this study. However, this depends, firstly, on the recovery of more archaeological remains of the plants in new excavations of prehistoric sites. In the case of *Leucaena*, it is particularly important to explore the Balsas River Basin, the region that presumably is the center of biological origin of *L. e. esculenta* (Zárate 1994), and where it may be highly probable to find prehistoric caches of its seeds, which are at present collected from wild trees and prepared for storage by Nahuatl and Mixtec people (Casas and Caballero 1996).

Secondly, the archaeological recovery of useful evidence for the study of the domestication process of these, or any other plants, ideally requires the close collaboration of archaeologist and botanist. If dry caves are unlikely to render monumental or spectacular findings beyond somewhat preserved plant material, they remain to be crucial for the study of the origins of agriculture and cultigens; a goal which, despite some opinions, is far from being achieved: even for the highly important maize.

Acknowledgments

This research was supported in part by CONACyT (Registro 49993). Scanning Electron Microscopy provisions were facilitated by the Instituto de Geología, UNAM, where Margarita Reyes provided patient technical assistance, and by the Department of Biology, Indiana University, Bloomington through, Paul G. Mahlberg as Program Director of the SEM National Science Foundation grant PCM8212660. Special recognition is due to Lorena Mirambell and Fernando Sánchez, Departamento de Prehistoria, INAH, for permitting access to the archaeological collection. The Herbario Nacional de Mexico (MEXU), Instituto de Biología, UNAM, provided reference samples. Osvaldo Téllez and Lourdes Rico aided in identification of non-*Leucaena* legumes. To A. Casas for his fastidious reading of the manuscript.

Appendix 1

Collection data, level of verification and present identification of archaeological samples catalogued as *Leucaena* from Tamaulipas, the Tehuacán Valley and the Oaxaca Valley.

Sample number ^a	Site, catalogue number, square, level and zone ^b	Verification ^c	Identification	Notes on material
RO1	-, 247(L), S30W5(L), L3 N5E10(L)	-	<i>L. pulverulenta</i>	legume valves
RO2	-, -, S2PW5(L), L1(L)	no field label	<i>L. pulverulenta</i>	legume
ER1	Tc35e, 12-9j, S2E5, A(L)	(Y)“quids” or “vegetal”	Fabaceae	legume fragments; appear chewed
ER2/A1	Tc35e, 22-6j, OE3, E	(Y)“vegetales varios”	<i>Acacia sericea</i>	as ER1, better preserved, venation visible
ER3/A2	Tc35e, -, S2E1(P), B(L)	-	<i>L. esculenta</i>	-
ER4	Tc35e, -, S2E1(P), B(L)	-	<i>L. esculenta</i>	legume fragment very modified
ER5	Tc35e, 10-1j(C), S2E3(L) S1.67E2.8(C), “0.20- fondo”(L)	(YC)“vegetable ” or “vegetal”	<i>A. sericea</i>	dehiscent legume, pubescent
ER6	Tc35e, 15-2j, S3E3(P), A?	(NF)	<i>A. sericea</i>	torn or chewed
ER7	Tc35e, 36-4j, N3/E1, Venta Salada(L)	(Y)“semillas”	<i>L. esculenta</i>	semi-carbonized seeds
CO1a/A13CO1 b/A14	Tc50, 83-2j, S3W1, B2	(Y)	a) <i>L. e. aff.</i> <i>esculenta</i> ; b) <i>L. l.</i> <i>glabrata</i>	mixed legume fragments: a) dark color; with margin plexus; b) light color
CO2	Tc50, 83-4j, S3W1, D4	(Y)“huaje”; “veg. varios”; “quid maguey”	a) - b) <i>Albizia sp.</i> c) <i>L. l. glabrata</i>	a) mixed chewed fibers; b) legume fragment, 10 cm long; c) chewed legume fragment
CO3	Tc50, 82-3j, OS3, C-D3	(Y)“veg. varios” or “quid maguey”	<i>L. l. glabrata</i>	legume fragment with stipe

Sample number ^a	Site, catalogue number, square, level and zone ^b	Verification ^c	Identification	Notes on material
CO4	Tc50, 177-1j, W5, C1(L) C/II(C)	(Y)"cáscara de huaje"	<i>L. l. glabrata</i> and <i>A. sericea</i>	mixed legume fragments
CO5	Tc50, 143-2j, S2E12, C/II	(Y)"cáscara de huaje"	<i>L. l. glabrata</i>	fragments of two valves with abortive seed
CO6	Tc50, 177-2j, W5, D2	(Y)"cáscara de huaje"	aff. <i>A. sericea</i>	legume fragment
CO7	Tc50, 68-3j, SeE6, D-E	(Y)"quids"	aff. <i>A. sericea</i>	legume fragment with two valves (proximal), with constrictions, abortive seed
CO8	Tc50, 136-2j, S1E15, C-D2	(Y)"cáscara de huaje"	<i>L. l. glabrata</i>	very modified, perhaps chewed, legume fragment
CO9/A15	Tc50, 11-2i(C), S1W3, Palo Blanco(L)	(YM)"guaje"	aff. <i>A. sericea</i>	legume fragments, one with two joined valves containing a seed
CO10	Tc50, 181-1j, W8, Venta Salada(L)	(YM)"huaje"	<i>L. esculenta</i>	legume fragments
CO11	Tc50, 82-3j, OS3(C) S3(L), D3(C and L)	(Y)"veg. varios"	a) <i>L. l. glabrata</i> ; b) <i>Albizia</i> sp. or <i>Acacia</i> sp.; c) <i>Corzattia multiflora</i> ; d) aff. <i>Mimosa</i> sp.; e) -	mixed legumes: a) legume fragments, possibly chewed; b) legume fragment with insect orifice; c) attenuate elliptic legume with insect orifices; d) two legume fragments; e) various smaller legume fragments

Sample number ^a	Site, catalogue number, square, level and zone ^b	Verification ^c	Identification	Notes on material
CO12	Tc50, 135-2j, S1.5E14, C-D III(C)	(Y)"huaje"	aff. <i>L. l. glabrata</i>	very modified legume fragments and fibers, abortive seeds
CO13/A16	Tc50, 67-1j(C), S2E7, A & B(C)	(Y)"huaje"	<i>L. l. glabrata</i>	well preserved legume fragments, abortive seeds
CO14a/A17 CO14b/A18	Tc50, 68-3j, SeE6, D-E	(Y)"quids"	a) and b) <i>L. l. glabrata</i>	a) legume fragment with stipe; receptacle remains; b) various legume fragments
CO15	Tc50, 127-5j, S1E8, F V(C) Palo Blanco(L)	(Y)"huaje"	aff. <i>L. l. glabrata</i>	very modified legume fragments
CO16	Tc50, 25-7j, N1W2(C), Santa María(L) VII(P)	(Y)"quids" or "vegetables" (several such)	aff. <i>L. l. glabrata</i>	very modified, perhaps chewed, legume fragment, seeds and other plant materials including monocot leaves
CO17	Tc50, 11-4j, S1W3(C), Palo Blanco(L) 4c-4d(C) IV(P)	(Y)"guaje"	aff. <i>L. l. glabrata</i>	modified legume fragments
CO18a/A19 CO18b	Tc50, 183-2j, S1W8, BCD2 II(C)	(Y)"cáscara huaje"	a) <i>C. multiflora</i> , b) <i>L. esculenta</i>	a) legume fragment; b) various legume fragments, some with stipe and receptacle fragment
CO19	Tc50, 142-2j, S2E11, C2(L) II(C): Catalogue has both: C2 and B2	(Y)"huaje"	a) <i>C. multiflora</i> ; b) <i>A. sericea</i>	chewed legume fragments a) and b)

Sample number ^a	Site, catalogue number, square, level and zone ^b	Verification ^c	Identification	Notes on material
CO20	Tc50, 97-3j, Feat. 40 top(C), E9(C) Palo Blanco(L) II(C) IV(C): listed in catalogue as zone II, new zone correlation assigns this to IV	(YM)"huaje"	aff. <i>L. l. glabrata</i>	very modified legume fragments, some with stipe, perhaps chewed
CO21	Tc50, 101-2j, E14(C), Palo Blanco(L) E(C) IV(C)	(Y)"huaje"	aff. <i>A. sericea</i>	very modified legume fragments
CO22	Tc50, 185-2j, S2W7, B-F2, II(C)	(YM)"semilla de huaje"	<i>C. multiflora</i>	seeds
CO23	Tc50, 142-2j(L), S2E11(C), B II(C)	(YM)"huaje"	aff. <i>Acacia</i> sp.	legume fragment
CO24	Tc50, 141-2j, S2E10, B II(C)	(YM)"huaje blanco"	aff. <i>Acacia</i> sp.	legume fragment
CO25	Tc50, 13-4?(L), OW3(C), Palo Blanco(L) 4b & 4c(C)	(YM)"vegetal" or "vegetal & quids"	aff. <i>L. l. glabrata</i>	legume fragment
CO26/A20	Tc50, 71-11j, Feat. 21/S2E3(C), Venta Salada(L) H, E & F? (sic.) (C)	(YM)"quid maguey" several such	<i>L. e.</i> aff. <i>esculenta</i>	legume fragment with stipe, margin plexus
CO27/A21	Tc50, 68-6j(L), S2E6(C), Santa Maria(L) H(C)	(YM)"vegetal" or "quids maguey"	<i>L. e.</i> aff. <i>paniculata</i>	legume fragment
CO28	Tc50, 181-3j, W8, C-D-G	(Y)"huaje"	a) <i>C. multiflora</i> ; b) <i>L. l. glabrata</i>	a) legume fragments; b) legume fragment with stipe
CO29/A22	Tc50, 11-3i, S1W3(C), Santa Maria(L) 4a-4b(C)	(YM)-	<i>L. e.</i> aff. <i>esculenta</i>	legume fragments
CO30	Tc50, 128-3j, S1E9(C) Feat. 40(C), D III(C) Palo Blanco(L)	(YM)"huaje"	<i>L. l. glabrata</i>	modified legume fragments
CO31	Tc50, 88-5j, S3E5(C), E-F5(C) Palo Blanco(L)	(YM)"huaje"	<i>A. sericea</i>	very modified legume fragment
CO32	Tc50, 145-3j, S2E3(C), E IV(C)	(YM)"cáscara de huaje (sic.)"	aff. <i>L. l. glabrata</i>	torn legume fragment

Sample number ^a	Site, catalogue number, square, level and zone ^b	Verification ^c	Identification	Notes on material
CO33a/A23 CO33b/A24	Tc50, 7-1j(L), S1W5(L), Venta Salada(L)	(NM)page missing; annotated with pencil on first page: "#7 missing (sic.)"	a) and b) <i>L. esculenta</i>	a) and b) legume fragments
CO34	Tc50, 145-6j, S2E13(C), Santa María(L) H VII(C)	(Y)"huaje"	<i>C. multiflora</i>	legume fragments
CO35a1/A25a CO35a2/A25b	Tc50, 7-2j(L), -, -	(NM) page missing (see CO33)	a1) <i>L. l. glabrata</i> ; a2) <i>L. esculenta</i> ; b1) <i>L. l. glabrata</i> b2) <i>L. esculenta</i> ; c) <i>Quercus</i> sp.; d) aff. Malvaceae; e) Poaceae	a) well preserved legume fragments, some with stipe; b) legume seeds; c) empty acorn; d) dicot leaf fragments, stellate trichomes; d) fragment of spike
CO36	Tc50, 142-9j, S2E11(C), I(C) VIII(C)	(YM) "vegetal masticado" "quids" "cáscara de árbol"	aff. <i>A. sericea</i>	legume fragments
SM1	Tc254, 7-1j(L), N1W5-S(L) N1W1.5(C), B1(L) F1-B(C)	(Y)"vegetal"	<i>A. sericea</i>	chewed legume fragment
SM2	Tc254, 17-1j, W3, -	(Y)"vegetal"	aff. <i>A. sericea</i>	chewed legume fragment
SM3a/A5 SM3b/A6	Tc254, 24-1j, S2W4(C), B1	(Y)"maguey masticado"	a) aff. <i>A. sericea</i> ; b) <i>A. sericea</i>	a) chewed legume fragments; insect orifice; b) not chewed legume fragments
SM4	Tc254, 38-2j, N1E2(C), C2(C)	(Y)"huaje"	<i>A. sericea</i>	chewed legume fragment
SM5	Tc254, 1-1j,-, oE1(C) E1 level I(L)	(Y)"masticado (quids)"	<i>A. sericea</i>	chewed legume fragment
SM6	Tc254, 23-3j, S1W4(C), C2	(Y)"maguey masticado"	<i>A. sericea</i>	chewed legume fragment

Sample number ^a	Site, catalogue number, square, level and zone ^b	Verification ^c	Identification	Notes on material
SM7a/A7 SM7b/A8	Tc254, 1-1j S1/2(L), WiB(L), E1(L) oE1(C)	(Y)"masticado" or "vegetal"	a) and b) aff. <i>L. esculenta</i>	several chewed or torn legume fragments
SM8	Tc254, 22-1j, W4, B1(P) Floor 1(?)C)	(Y)"huaje"	<i>A. sericea</i>	well preserved nearly complete legume valves and fragments, pubescent
SM9a/A9 SM9b/A10	Tc254, 16-3j, S1W2(C), C(C)(P) lower C(L)	(Y)"huaje" or "maguey masticado"	a) aff. <i>L. esculenta</i> ; b) aff. <i>L. esculenta</i> ; (quid with <i>Agave</i> sp.)	very large quid
SM10	Tc254, 18-1j, S1W3, B1(P) floor1(?)C)	(Y)"vegetal"	<i>L. esculenta</i>	legume fragments
SM11	Tc254, 1-1j, N1SO wh1/2(L), oE1(C), square does not match catalogue level	(N)-	aff. <i>A. sericea</i>	chewed and , maybe, not chewed legume fragments
SM12	Tc254, 16-2j, S1W2, C2	(Y)-	aff. <i>A. sericea</i>	chewed legumes
SM13	Tc254, 7-1/2j, W1.5(C), B1	(Y)"huaje"	<i>A. sericea</i>	chewed legume fragment
SM14/A11	Tc254, 23-1j, S1W4, B1	(Y)"huaje"	<i>A. sericea</i>	chewed legume fragment
SM15	Tc254, 16-2j, S1W2, C2	(Y)"huaje"	<i>A. sericea</i>	chewed legume fragment
SM16/A12	Tc254, 23-1j, S1W4(C), B1	(Y)-	aff. <i>A. sericea</i>	not chewed but torn legume fragment
SM17	Tc254, 6-4j, 0-0(C), D3	(Y)"huaje (vegetal)"	<i>A. sericea</i>	chewed, legume fragment
SM18	Tc254, 7-1j, W1.5(L) W1 (East ½)(C), B1	(Y)"huaje"	<i>A. sericea</i>	chewed legume fragment
SM19	Tc254, 3-1aj(C), N1E1(C), B1 1a.00.022(C)(P)	(YM)-	<i>A. sericea</i>	chewed legume fragment
PU1	Tc272, 77-4j, N6E1, E4	(Y)"huaje"	<i>A. sericea</i> maybe mixed with <i>L. esculenta</i>	chewed legume
PU2	Tc272, 75-3j, N5E2, C3	(Y)"huaje"	<i>A. sericea</i>	legume fragment with stipe

Sample number ^a	Site, catalogue number, square, level and zone ^b	Verification ^c	Identification	Notes on material
PU3	Tc272, 30-1j, N2E2(3?)(L) N2E3(C), A-B	(Y)"huaje"	<i>L. esculenta</i>	legume valves with insect remains
PU4a/A3 PU4b/A4	Tc272, 25-1j, N1E3, A-B	(Y)"huaje"	a) <i>L. esculenta</i> ; b) <i>L. l. glabrata</i>	a) well preserved legume fragments, mixed, several widths. b) separated fragment
GN1	OC43,-, F6, B	-	<i>C. multiflora</i>	legumes
GN2	OC43,-, E11, A	-	<i>C. multiflora</i>	legumes
GN3	OC43,-, D9, B3	-	<i>C. multiflora</i>	legumes
GN4	OC43,-, E7, B3	-	<i>C. multiflora</i>	legumes
GN5	OC43,-, E9, C	-	<i>C. multiflora</i>	legumes
GN6	OC43,-, D11, B2	-	<i>C. multiflora</i>	legumes
GN7	OC43,-, D8, B2	-	<i>C. multiflora</i>	legumes, one seed
GN8	OC43,-, E8, C	-	<i>C. multiflora</i>	legumes
GN9	OC43,-, E12, A	-	<i>C. multiflora</i>	legumes
GN10	OC43,-, C8, B1	-	<i>C. multiflora</i>	legumes
GN11	OC43,-, E9, B2	-	<i>C. multiflora</i>	legumes
GN12	OC43,-, F10, C	-	<i>C. multiflora</i>	legumes
GN13	OC43,-, E10, C	-	<i>C. multiflora</i>	legumes
GN14	OC43,-, F6, C	-	<i>C. multiflora</i>	legumes
GN15	OC43,-, F9, C	-	<i>C. multiflora</i>	numerous legumes, some with stipe
GN16	OC43,-, Feature 17b,-	-	a) <i>L. diversifolia stenocarpa</i> ; b) <i>Lysiloma divaricata</i>	a) legume fragments; b) other fragments

Sample number ^a	Site, catalogue number, square, level and zone ^b	Verification ^c	Identification	Notes on material
GN17	OC43,-, Feature 17a,-	-	a) <i>L. divaricata</i> ; b) <i>Leucaena d. stenocarpa</i>	a) legume valve with abortive seed, margin detached; b) complete legume with seeds, and legume fragments
GN18	OC43,-, Feature 20,-	-	<i>L. d. stenocarpa</i>	legume fragment
GN19	OC43,-, D10, B1	-	a) <i>C. multiflora</i> ; b) <i>Lysiloma divaricata</i>	a) legume fragments; b) legume valves, margin detached
GN20	OC43,-, E10, B2	-	<i>C. multiflora</i>	legume fragments
GN21	OC43,-, C11, B1	-	<i>C. multiflora</i>	legume fragments
GN22	OC43,-, F9, lower C	-	<i>C. multiflora</i>	legume fragments
GN23	OC43,-, E10, A	-	a) <i>C. multiflora</i> ; b) <i>Leucaena d. stenocarpa</i>	a) legume fragments; b) legume with two seeds
GN24	OC43,-, E6, B2+B3	-	aff. <i>C. multiflora</i>	small legume fragments
GN25	OC43,-, D5, A	-	a) <i>L. d. stenocarpa</i> ; b) Fabaceae	a) 20 seeds, some with an insect orifice; b) legume seed, with insect orifice
GN26	OC43,-, Feature 6,-	"grass bed with corncobs and other plants"	-	mixed legume fragments
GN27	OC43,-, Feature 19,-	-	-	seeds
GN28	OC43,-, D6, Super A	-	Fabaceae	legume fragments, two seeds
GN29	OC43,-, Feature 1,-	"Intrusive postclasic storage pit"	<i>L. d. stenocarpa</i>	legume fragments, insect orifices

Sample number ^a	Site, catalogue number, square, level and zone ^b	Verification ^c	Identification	Notes on material
GN30	OC43,-, Feature 12,-	-	a) <i>L. d. stenocarpa</i> ; b) aff. <i>Cesalpinia</i> sp.	a) legume fragments; b) other legume fragment
GN31	OC43,-, D5, A	-	a) <i>L. d. stenocarpa</i> ; b) Fabaceae	a) and b) legume fragments
GN32	OC43,-, E10, B2	-	Fabaceae	mixed legume fragments
GN33	OC43,-, D10, A	-	Fabaceae	two seeds
GN34	OC43,-, D9, B2	-	a) <i>C. multiflora</i> ; b) <i>L. d. stenocarpa</i>	mixed legume fragments
GN35	OC43,-, Feature 19,-	"maguey pit"	<i>L. d. stenocarpa</i>	legume fragments
GN36	OC43,-, C11, A	-	Fabaceae	two seeds
GN37	OC43,-, Feature 13,-	-	a) <i>C. multiflora</i> ; b) <i>L. d. stenocarpa</i>	mixed legume fragments
AT1	-, -, Fill around burial 36, Tierras Largas(L)	-	Fabaceae	carbonized seed
AF1	OC45,-, 3-4, 10-20 cm Monte Albán IV(L) early Venta Salada(P)	-	a) aff. <i>L. esculenta</i> ; b) aff. <i>L. d. stenocarpa</i> ; c) <i>Senna polyantha</i>	mixed legume fragments
BL1	OC03,-, -, Monte Albán V(L) late Venta Salada(P)	-	aff. <i>S. polyantha</i>	seeds
BL2	OC03,-, F3A, Monte Albán V(L) late Venta Salada(P)	-	<i>S. polyantha</i>	legume fragment
SI1	OC47,-, -, Monte Albán IV(L) early Venta Salada(P)	-	aff. <i>S. polyantha</i>	seeds
SI2	OC47, 3, 0-10 cm, Monte Albán IV early(L) Venta Salada(P)	-	-	seed

Sample number ^a	Site, catalogue number, square, level and zone ^b	Verification ^c	Identification	Notes on material
SI3	OC47, 1, 0-20 cm, Monte Albán IV(L) early Venta Salada(P)	-	aff. <i>L. d stenocarpa</i>	legume fragment, abortive seeds

Note: All material in collection at the Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México City.

^aArbitrary sample numbers by site, and for Tehuacán Valley, SEM sample numbers. RO = Cueva Romero, Tamaulipas; ER = El Riego cave, Tehuacán Valley; CO = Coxcatlán cave, Tehuacán Valley; SM = San Marcos cave, Tehuacán Valley; PU = Purrón cave, Tehuacán Valley; GN = Guilá Naquitz cave, Oaxaca Valley; AT = Atzompa, Oaxaca Valley; AF = Cueva De Los Afligidos, Oaxaca Valley; BL = Cueva Blanca, Oaxaca Valley; SI = Cueva Silvia, Oaxaca Valley.

^bL = based on museum (or field) label; C = based on catalog, not on label; P = Based on publication: for Tehuacán Valley, either Smith (1967) or MacNeish (1967); for Oaxaca Valley, Flannery (1986 ed.).

^cQuotations: for Tehuacán Valley sites, MacNeish's field catalogue (copy in the Departamento de Prehistoria, INAH, México City); for Guilá Naquitz cave, Flannery (1986 ed.). Y = listed in catalogue; N = not listed in catalogue; YC = listed in catalogue, information not based on museum or field label; NF = not in catalogue, with field label; YM = listed in catalogue, no field label; NM = not listed in catalogue, no field label.

REFERENCES CITED

- ALCORN, J. 1984. *Huastec Mayan Ethnobotany*. University of Texas Press, Austin.
- ARELLANO, J. M. 1987. Etnobotánica de Leguminosas: Notas sobre algunas de las especies utilizadas en la alimentación en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 57:123-142.
- ASCH, D. L. AND N. ASCH. 1989. Archaeological Plant Remains: Application to Stratigraphic Analysis. In *Current Paleoethnobotany*, edited by C. A. Hastorf and V. S. Popper, pp.86-96. Chicago University Press, Chicago.
- CASAS, A. AND J. CABALLERO. 1996. Traditional Management and Morphological Variation in *Leucaena esculenta* (Fabaceae: Mimosoideae) in the Mixtec Region of Guerrero, Mexico. *Economic Botany* 50:167-181.
- _____, J. CABALLERO, C. MAPES AND S. ZÁRATE. 1997 Manejo de la vegetación, domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 61:31-47.
- DECANDOLLE, A. 1959 *Origin of Cultivated Plants*. Originally published in French 1886. Hafner, New York.
- FLANNERY, K. V. 1986a Physical Environment of The Cave Group. In *Guilá Naquitz*, edited by K. V. Flannery, pp. 43-61. Academic Press, New York.
- _____. 1986b Guilá Naquitz in spatial temporal and cultural context. In *Guilá Naquitz*, edited by K. V. Flannery, pp. 31-42. Academic Press, New York.
- _____. 1986c Wild food resources of the Mitla caves: Productivity, seasonality, and annual variation. In *Guilá Naquitz*, edited by K. V. Flannery, pp. 255-264. Academic Press, New York.
- FORD, R. Y. 1978 Ethnobotany: Historical Diversity and Synthesis. In *The Nature and Status of Ethnobotany*, edited by R. I. Ford, pp. 33-49. Anthropological Papers of the Museum of Anthropology, University of Michigan No.67, Ann Arbor.
- FOWLER, M. L. AND R. S. MACNEISH. 1972 Excavations in the Coxcatlán locality in the alluvial slopes. In *Environment and subsistence*, edited by D. Byers, pp. 219-340. The Prehistory of the Tehuacán Valley, vol. 1. University of Austin Press, Austin.
- JOHNSON, F. AND R. S. MACNEISH. 1972 Chronometric dating. In *Chronology and Irrigation*, edited by F. Johnson, pp. 3-55. The Prehistory of the Tehuacan Valley, vol. 4. University of Texas Press, Austin.
- KIRCH, P. V. 1989 Second Millenium B.C. Arboriculture in Melanesia: Archaeological Evidence from the Massau Islands. *Economic Botany* 43:225-240.
- LONG, A., B. F. BENZ, D. J. DONAHUE, A. J. T. JULL, AND L. J. TOOLIN. 1989 First Direct AMS Dates on Early Maize from Tehuacán, Mexico. *Radiocarbon* 31:1030-1035.
- MACNEISH, R. S. 1958 *Preliminary Archaeological Investigations in the Sierra de Tamaulipas, Mexico*. The American Philosophical Society Transactions, vol. 48, part 6, Philadelphia.
- _____. 1967 A summary of the subsistence. In *Environment and subsistence*, edited by D. Byers, pp. 290-309. The Prehistory of the Tehuacan Valley, vol. 1. University of Texas Press, Austin.
- _____, F. A. Peterson and K. V. Flannery. 1970 *Ceramics*. The Prehistory of the Tehuacan Valley, vol. 3. University of Texas Press, Austin.
- _____, and A. G. Cook. 1972a Excavations in the locality of the El Riego oasis. In *Excavations and reconnaissance*, edited by R. S. MacNeish et al. pp. 14-65. The Prehistory of the Tehuacan Valley, vol. 5. University of Texas Press, Austin.

- _____. 1972b Excavations in the Lencho Diego locality in the dissected alluvial slopes. In *Excavations and reconnaissance*, edited by R. S. MacNeish et al. pp. 66-136. The Prehistory of the Tehuacan Valley, vol. 5. University of Texas Press, Austin.
- MESSER, E. 1978 Zapotec Plant Knowledge: Classification, Uses and Communication about Plants in Mitla, Oaxaca, Mexico. In *Prehistory and Human Ecology of the Valley of Oaxaca*, vol. 5, part 2, edited by K. V. Flannery and R. Blanton.
- ROBSON, J. R. K. AND J. N. ELIAS. 1986 Nutritional Significance of the Guilá Naquitz Food Remains. In *Guilá Naquitz*, edited by K. V. Flannery, pp.297-301. Academic Press, New York.
- SMITH, C. E., JR. 1966 Archaeological Evidence for Selection in Avocado. *Economic Botany* 20:169-175.
- _____. 1967 Plant Remains. In *Environment and Subsistence*, edited by D. S. Byers, pp. 220-255. The Prehistory of the Tehuacan Valley, vol. 1. University of Texas Press, Austin.
- _____. 1968 Archaeological Evidence for Selection of Chupandilla and Cosahuico under Cultivation in Mexico. *Economic Botany* 22:140-148.
- _____. 1969 Additional Notes on Pre-Conquest Avocados in Mexico. *Economic Botany* 23:135-140.
- _____. 1986 Preceramic Plant Remains. In *Guilá Naquitz*, edited by K. V. Flannery, pp.268-274. Academic Press, New York.
- SPIEGEL-ROY, P. 1985 Domestication of Fruit Trees. In *The Origin and Domestication of Cultivated Plants*, edited by C. Barigozzi, pp. 201-211. Developments in Agricultural and Managed-Forest Ecology No. 16. Elsevier, New York.
- YEN, D. E. 1974 Arboriculture in the Subsistence of Santa Cruz, Solomon Islands. *Economic Botany* 28:247-284.
- ZÁRATE, S. 1994 Revisión del género *Leucaena* en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 65:83-162.
- _____. 1996 Ethnobotany and Domestication Process of *Leucaena* in Mexico. Ms. on file, Apdo. Postal 95-3, Morelia, Michoacán, C.P. 58089, México.
- _____. 1997 The Domestication Process of the Cultivated Taxa of *Leucaena* in Mexico: Sixteenth Century Historical Background. *Economic Botany* 51(3):238-250.
- _____. 1998 La domesticación de *Leucaena* (Fabaceae, Mimosoideae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 62: in press
- _____, N. PÉREZ AND A. CASAS. 1998 Genetics of *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* Under Traditional Management: in La Montaña Region, Guerrero, Mexico. Ms. on file, Apdo. Postal 95-3, Morelia, Michoacán, C.P. 58089, México.
- ZOHARY, D. AND P. SPIEGEL-ROY. 1975 Beginnings of Fruit Growing in the Old World. *Science* 187:319-327.
- _____. AND M. HOPF. 1988 *Domestication of Plants in the Old World*. Clarendon Press, Oxford.

**4. ETNOHISTORIA: LA DOMESTICACIÓN DE LAS ESPECIES CULTIVADAS DE
LEUCAENA EN MÉXICO: LOS DOCUMENTOS DEL SIGLO XVI**

Econ. Bot. 51(3):238-250, 1997.

DOMESTICATION OF CULTIVATED *LEUCAENA* (LEGUMINOSAE) IN MEXICO: THE SIXTEENTH CENTURY DOCUMENTS¹

SERGIO ZÁRATE

Zárate, Sergio (Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 95-3. Morelia, Michoacán C.P. 58089. México). DOMESTICATION OF THE CULTIVATED *LEUCAENA* (LEGUMINOSAE) IN MEXICO: SIXTEENTH CENTURY DOCUMENTS. *Economic Botany* 51(3)238–250, 1997. The distribution, and the morphological and genetic variation of the cultivated taxa of the genus *Leucaena* (especially *L. esculenta*, *guaje rojo* and *guaje colorado*, and *L. leucocephala*, *guaje verde* and *guaje blanco*, are discussed in terms of their long history as arboreal food resources. In order to understand the domestication process it is essential to understand the changes in management, diffusion and importance of this natural resource throughout the prehistoric, prehispanic, colonial, modern and contemporary periods of Mexican history. In this article the principal documents of the contact period (Florentine Codex, writings of Francisco Hernández and sixteenth century *Relaciones Geográficas*) are analyzed to examine the effect of culture change on the domestication process. The persistence of Prehispanic uses and management of *Leucaena* as a source of food is documented. Today's patterns appear to be both a product of neglect of the plant by the conquerors, and the cultural resilience of the native people.

El proceso de domesticación de los taxa cultivados de *Leucaena* en México: antecedentes históricos del siglo dieciseis. La actual situación de los taxa cultivados del género *Leucaena*—principalmente *Leucaena esculenta* (*guaje rojo*, *guaje colorado*) y *L. leucocephala* (*guaje verde* o *g. blanco*)—en términos de distribución, variación y genética, resulta de una larga historia. Para estudiar el proceso de domesticación se deben conocer los cambios en el manejo, la difusión y la importancia de este recurso natural a lo largo de los principales periodos históricos: prehistórico, prehispánico, colonial, moderno y actual. En este artículo se analizan los documentos más importantes del periodo de contacto; Códice Florentino, obra de Francisco Hernández y *Relaciones Geográficas* del siglo XVI; permitiendo tener un panorama de los cambios desde la conquista ocurridos como consecuencia del proceso de aculturación, para contribuir al estudio del proceso de domesticación. Se encontró conservación del uso y del manejo de estos árboles utilizados como alimento. Esto parece ser resultado tanto del desinterés de los colonizadores por el uso de la planta como de la resistencia cultural de los indígenas.

Key Words: Sixteenth Century; Ethnohistory; Domestication process; Guajes; *Leucaena*.

This article presents the principal sixteenth century documentary evidence available on the knowledge, utilization and management of the genus *Leucaena* Benth. by indigenous people in Mexico. It is part of a multidisciplinary study of domestication in *Leucaena*, comprising systematics (Zárate 1994), ethnobotany, archaeobotany, and genetics (Zárate, in preparation) and history. The ethnohistorical documents discussed here will be compared with taxonomic and biogeographic data of the extant wild and cultivated populations of *Leucaena*, in order to: 1) assess

the past and present importance of each cultivated taxon, 2) propose areas of origin and diffusion routes for the cultivated taxa, and 3) suggest a probable sequence of events leading to their cultivation.

HISTORY AND THE STUDY OF DOMESTICATION

Terms such as, *Leucaena*, *oaxin* (the Nahuatl name), *ndwa* (Mixtec name), *efe* (Otomí name), and others, represent different culturally based concepts of the plants. Even in western scientific usage, the word "leucaena" used by agronomists and veterinarians is distinct from the botanist's genus. Terminology is a culturally

¹ Received 22 January 1996; accepted 3 March 1997.

evolved concept influenced by historical events. Both the evolution of cultivated plants and their ethnobiological status—involving both cultural views and changes in plant genetics—are affected by the history of the social groups. Thus, the historical approach is essential to the study of cultivated plants (and animals) (cf. De Candolle 1967; Vavilov 1951; Zohary and Hopf 1988) and has to be combined with the approaches of biological systematics in order to understand the process of domestication.

THE PERIOD OF CONTACT

In the sixteenth century, the Spanish Conquest brought with it a process of cultural adjustment in which values, tastes, convenience and enforcement led to the formation of Mexican mestizo culture through contact with selective acceptance, passive or active rejection, syncretization, or reinterpretation by either or both groups—acculturation (Aguirre-Beltrán 1992).

Whatever the origin of cultivation of guajes and the methods used for their management and selection by the Native Americans, along came the Spaniards to congregate, plow, and impose monoculture (mainly of wheat) and cattle raising in the conquered land (Crosby 1991) in substitution of the traditional agricultural methods (Rojas 1988). The analysis of the most relevant ethnohistorical documents for the period, the *Florentine Codex* (FC) (Anon. 1979; Martínez 1982; Dibble and Anderson 1963; Sahagún 1979), the writings of Francisco Hernández (1960a,b), and, the *Relaciones Geográficas del Siglo XVI* (RG) (Acuña 1984a,b,c 1985; 1986a,b 1988), are reviewed and discussed below with the following questions in mind: How did the Conquest affect the cultural status of *Leucaena* and what was that status before the Conquest? Which taxa were cultivated before the Spanish Conquest? How were they managed and cultivated? How did the Conquest affect the importance, uses, management and cultivation?

METHODS

The method used in this study is based on the comparative analysis of the main ethnohistorical sources for the period of contact in Mexico noted above. From these documents, probable identifications were made based on the comparison of the historical data and the systematics of *Leucaena* (Zárate 1994).

The geographic distribution in the sixteenth

century was, for the most part, determined from the information in the RG. The relative cultural and economic importance of taxa was inferred from the frequency of citation and textual details. The contemporary ethnobotanical data are to be reviewed elsewhere (Zárate, in preparation) although such data will be considered in the conclusions reached here. Scattered ethnobotanical information can be found in Zárate (1982, 1994) and in Casas (1992).

Data on *Leucaena* from the FC was derived from the English version of Dibble and Anderson (1963), a translation by the author using the Nahuatl dictionary of Rémi Siméon (1984) and the expertise of P. Baliñas.

DISCUSSION

ETHNOHISTORY

De Candolle's use of the ethnohistorical method recognizes the differences among research methods (De Candolle 1967:8), their unequal value (De Candolle 1967:26, 27), and the fact that the natural scientist is here "... no longer in his ordinary domain" (De Candolle 1967: 8, 27). However, he did not precisely define the differences between the historian's and the scientist's procedures in methodological terms, beyond stating that each approach involved "... leads to probabilities" (De Candolle 1967: 27), which can only approach certainty through the coincidence of these probabilities.

THE FLORENTINE CODEX (1540)

The FC (Anonymous 1979) is the manuscript containing the Nahuatl (Mexican) and Spanish versions of the compilation of testimonials of elder Mexicans about the history, religion and culture of the conquered people (Martínez 1982). The compiler was Fray Bernardino de Sahagún, who initiated interviews about 1540; by 1565 he edited the Spanish text known today as the *Historia General de las Cosas de la Nueva España* (Sahagún 1979). In Book Eleven of the FC, containing the description of the natural history of the New Spain, Sahagún includes a brief description of *uaxin* in Spanish, vaguely mentioning its use for food and its sale in the markets. From this Nahuatl term the Spanish *guaje* was derived. The Nahuatl version is more extensive and rich in information (Appendix 1). In it the tree is described in detail based on bark appearance, leaves, legumes, use and smell; the closing statements, referring probably to the two



Fig. 1-4. 1-2. Uaxin in the Florentine Codex. 3. *Leucaena esculenta* ssp. *esculenta* in Mitla, Oaxaca. 4. Red guaje (*Leucaena esculenta* ssp. *esculenta*) in a Mexican market.

accompanying illustrations (Fig. 1, 2), explicitly discusses the gathering and selling of guajes.

The upper illustration in the FC (Fig. 1) represents a guaje tree with its foliage (but no inflorescences), bearing racemes of hanging red legumes (Fig. 3). The tree is overflowed by two classes of insects, perhaps Coleoptera and Hymenoptera or small Lepidoptera. It also shows the sale of an unidentified product (presumably from the tree), perhaps the leaves (*oaxquilitl* [Zárate 1994]) or, more likely, the "bread" preparation described by Casas (1992). It may also represent the wrapped legume bundles.

The lower illustration (Fig. 2) repeats the image of the tree, and it shows two women. One of them (to the right) is in the act of handing the legume bundles to a second woman, who carries them in her tunic (huipil), presumably after having gathered them from the tree. The second woman (to the left) is tying the racemes with fiber and placing them in a basket (Fig. 2). These tied bundles are the common presentation of the guajes in markets (Fig. 4).

Together, text and images in the FC allow the identification of *uaxin* as *L. esculenta* subsp. *es-*

culenta (see Appendix 1). This subspecies of guaje is seasonal, flowering, while leafless, in response to short day-length, but the development of the legumes is synchronous with that of the leaves, thus giving more accuracy to the graphic representations (Compare Fig. 1 and 2 with Fig. 4).

The FC does not mention cultivation of guajes, and the illustrations do not clearly suggest a cultivated field or orchard (Fig. 1, 2). However, in another section of the manuscript describing the activities of the produce sellers (*suchicualnamacaque*) (Anonymous 1979:Book Ten, p. 57), the planting of trees (*quauhtoca*) is mentioned. The products of these cultivated trees are intended for sale by the merchants.

LEUCAENA IN FRANCISCO HERNÁNDEZ (1570)

The first compilation dedicated to native Mexican plants and animals was made by Francisco Hernández, beginning in 1570 (Somolinos D'Ardois 1960). Among the plants mentioned, some can be identified as *Leucaena*. Some of these identifications differ from those made previously (cf., Valdés and Flores 1984), as noted.

The most important mention is that of the *hoaxin* itself (while Sahagún writes *uaxi* Hernández spells *hoaxin*, and both *-huaxin*, and *-oaxin* in combinations). This Nahuatl name is also the generic name given to the species of *Leucaena*, sometimes with epitomes added to denote which of the *hoaxins* is named.

The description of *hoaxin* made by Hernández (1960a:Book Three, Chpt. CXXI) is detailed and readily identified with *Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé ex A.DC) Benth. subsp. *esculenta*, the "guaje rojo" or "guaje colorado." The information allowing identification of *hoaxin*, is the descriptions of the use, the morphology and the phenology (Appendix 2). Previous studies identified *hoaxin* with this taxon (cf., Valdés and Flores 1984:78).

Referable to this same subspecies is *hoeioaxin* (Hernández 1960a:Book Three, Chpt. CXXIII), literally translated as "large guaje." The Nahuatl name *hueyoaxin* (cf. *hoeioaxin*) is today applied to forms of *L. esculenta* with large legumes (longer than 30 cm and about 2.5 cm wide), considered to be of the highest quality. These prized cultigens come from the higher altitude areas of the Balsas Basin region (Temascaltepec, Mexico; Chilapa, Guerrero; Cuernavaca, Morelos), and are found in places where they have been brought by cultivators. Hernández mentions it from the Tepecuacuilco region (Gerhard 1986), where it is found today (Appendix 2). The plant referred to by this name was formerly identified as *Leucaena* sp. (cf., Valdés and Flores 1984:78).

Tlapaloaxin, (Hernández 1960a:Book Three, Chpt. CXXXII) (Appendix 2) is also *L. esculenta* subsp. *esculenta*. In Guerrero the name *tlapaloaxin* (*tlapalli*, means pigment and by extension red) is used for *L. esculenta* subsp. *esculenta*, and the medicinal use of its bark for wounds as described by Hernández is still seen (Appendix 2). The term *morbilos* is of unknown meaning. *Leucaena esculenta* subsp. *matudae* Zárate was not identified with certainty among Hernández's descriptions. It may be assumed that its use as a ritual medicine today (Zárate 1994) dates to prehispanic times. Perhaps it was kept secret and thus escaped the attention of the Protomedic. There is a small probability that Hernández refers to this taxon under *tlapalhoaxin*. The identification of this name as *L. pulverulenta* (Schlecht.) Benth. made previously (cf.,

Valdés and Flores 1984:79) is untenable because of distribution of this taxon (Zárate 1994).

Under *pepetoaxin* (Hernández 1960a:Book three, Chpt. CXXV), two trees are described. The first is identified with *L. esculenta* subsp. *paniculata* (Britton et Rose) Zárate. The second tree included under this name is identified as *L. macrophylla* Benth. subsp. *macrophylla*, which is found in low deciduous forests of the area mentioned by Hernández (Appendix 2) (Zárate 1982, 1994). While the name *pepetoaxin* (probably from *pepetzic*, smooth, shiny [Siméon 1977]) has not been recorded recently, *L. esculenta* subsp. *paniculata* is called "guaje barbero" (meaning shaving guaje) in the municipality of Tepoztlan, Morelos, suggesting its depilatory activity (Zárate 1982, 1994). This, together with the description (see Appendix 2) gives basis to its identification as *pepetoaxin*, in part. In this same area *L. macrophylla* subsp. *macrophylla*, a small tree with large leaves, is gathered wild and the leaves and dry seeds are eaten toasted (called *guaxizquitl* [cf. Casas 1992; Zárate 1994]), which supports the identification made here. (Appendix 2). Identification of this plant as *L. glauca* (L.) Benth. (a synonym of *L. leucocephala*) (Valdés and Flores 1984:78) is not considered as probable on the basis of ethnobotanical data of the geographic area involved.

Itzoaxin (Hernández 1960b:Book 11, Chpt. XC) (Appendix 2) is possibly *L. esculenta* subsp. *paniculata*. The name *itzoaxin* either refers to dark, hardened legumes (from *iztli*, obsidian), or to the locality of Izucar (*Itzocan*) de Matamoros, Puebla. In this place a native population of *L. esculenta* subsp. *paniculata*—with dark, paperlike legumes—is found growing wild. In this description Hernández mentions a *zacahoaxin*, which is not described elsewhere in his writings. This name is given to some forms of *L. e.* subsp. *paniculata* in the Valley of Tehuacan in the State of Puebla, reinforcing the identification made. Hernández did travel to the Valley of Tehuacan and to Izucar de Matamoros (Somolinos D'Ardois 1960). Another possible identity for *zacahoaxin* is *L. confertiflora* Zárate, a species from dry, high altitude sites in Puebla and Oaxaca, gathered from the wild, and cultivated (subsp. *adenotheloidea* Zárate) in some places in the southern fringes of the Sierra de Zongolica, Puebla. This latter taxon is presently

named "guaje zacatzin" (Zárate 1994). No previous identification is known for this plant.

Aoaxin (water guaje, from the Nahuatl *atl*, water) is identified here as *L. leucocephala* (Lam.) de Wit subsp. *glabrata* (Rose) Zárate (Hernández 1960a:Book Three, Chpt. CXX). This shrub or small tree whose establishment depends on the reliable availability of water, is still called *aoaxin* or *calloaxin* (domestic guaje, from the Nahuatl, *calli*, house), names which emphasize both their association with water and their domestic status (Appendix 2). This plant was only identified as belonging to the Fabaceae (Valdés and Flores 1984:77).

The taxon of *Leucaena* that has had greatest economical and cultural importance for the Mexicans is certainly *L. esculenta* subsp. *esculenta*. The significance of this tree is emphasized by Hernández' mention of the use of its legumes among Mexicans (Nahuatl speakers) (see Appendix 2), and by the fact that *oaxin* is the generic Nahuatl name for these plants. The area of distribution of its use is Central Mexico, particularly around the Balsas Basin; this is also the area of native distribution (Zárate 1994).

It seems clear that *Leucaena leucocephala* subsp. *glabrata* was also important as a food plant but less so than the former taxon. The little attention given to *aoaxin* by Hernández suggests that it was of minor importance for the Mexicans in the sixteenth century.

THE "NAO DE CHINA" 1565-1815

Since the onset of exploration of the New World, the principal object of the Spanish Crown was the Spice Islands. Yet, over forty years elapsed before Fray Andrés de Urdaneta was able to plan and carry on the "tornaviaje" (round trip) from Mexican Pacific coasts to the Philippines and back. Beginning in 1565 and continuing until 1815, the "Galeón de Acapulco" arrived to the Philippines and returned as the "Galeón de Manila" or "Nao de China." Its objective was to trade gold and silver from Mexico for spices and various merchandises which strongly influenced the culture and economy of the New Spain and provided considerable profits for Spain (Bernal 1965).

Among the exchanged goods were plants. One of the Mexican plants that arrived in the Philippines was *L. leucocephala* subsp. *leucocephala*. This plant found abundant habitat opportunities for colonization and quickly became

naturalized, not only in the Philippines but also on many other Pacific Islands. It is commonly thought that it was transported by the "Galeón de Manila." If true, most probably this plant, of minor importance in Mexico, was an involuntary passenger, perhaps contained in the sand used for ballast (Zárate 1987). Plant migration and subsequent naturalization through sand ballast has been involved in other cases, such as that of species of *Cakile* (Sauer 1988). Was it likely that *L. leucocephala* subsp. *leucocephala* seeds were carried in the sand used for ballast in the "Galeón de Manila?" The native distribution of this taxon is known to include the Caribbean islands, the Yucatan Peninsula, the Gulf of Mexico coast and the Tehuantepec Isthmus (Zárate 1994). Subspecies *glabrata* does occur along the Pacific coasts (Zárate 1994), from where the sand ballast was more likely obtained. Another possibility is that subspecies *leucocephala* was not carried by the Spanish vessels directly from New Spain, but by ships sailing in the Caribbean and in the West Indies. Commercial ships such as those owned by the "Indies" or "Western Company" navigated both in the Antilles and in African coasts (Oexmelin 1953). Portuguese, English, Flemish or Dutch pirates could have been involved also (Oexmelin 1953). A less parsimonious possibility is that the Spanish galleons did carry ssp. *glabrata*—either purposely or by chance—and that ssp. *leucocephala* also found its way to the Philippines; subsequently a process of species replacement could have occurred (similar to that in the genus *Cakile* [Sauer 1988]). In this case, preadaptation of subspecies *leucocephala* to calcareous beaches and sandy shores would have favored its dominance over subspecies *glabrata* (Zárate 1987).

In any case, the consequences of the aggressive naturalization of *L. l.* ssp. *leucocephala* would be an international effort to control its advancement and, later, to introduce the less aggressive subspecies *glabrata*. This colonization resulted in subsequent collection, selection and re-introduction of cultivars to Mexico (Zárate 1987).

THE SIXTEENTH CENTURY RELACIONES GEOGRÁFICAS 1579-1582

The RG comprises a series of documents compiled in New Spain by the Royal administration in the Colony, in response to an *Instrucción y Memoria* (IM) designed by the Spanish

Crown. This IM is a questionnaire containing 50 items (called chapters) about the geography, history, natural resources, population, economy, medicine and other topics. It was sent to the New World around 1577 and the answers gathered between 1579 and 1582 (Acuña 1984–1988).

Twenty-three references suggesting *Leucaena*, but not specifically identifying the species, are listed in Table 1 and mapped in Fig. 5 (following Gerhard 1986). Of these references only one is doubtful as to the genus (see below). Most frequent records of guajes come from within the area of distribution in Central Mexico and there are reports of the use and properties of the leaves, seeds and wood.

Three toponyms are mentioned: Huaxtepec (Acuña 1985:197), Tzicaputzalco (formerly Pindexco: about this toponym see the note by Paso y Troncoso [1979:94, note 3]) (Acuña 1985:269), and San Sebastián Huaxyuhtiliocan (Acuña 1986a:123). In the case of the latter two, the trees are also named as an edible fruit tree present in the sites (Acuña 1985:273, 1986a:128) (Table 1).

Fifteen references are included in Chpt. 22 of the IM (the chapter in the questionnaire referring to wild trees) (Acuña 1984a:38, 45, 79, 204, 211, 354–55, 203, 235; 1985:266, 273, 288, 296; 1986a:128; 1986b:199, and 1988:286). Six references are in Chpt. 23 of the IM (the chapter dedicated to cultivated fruit trees) (Acuña 1984b:235; 1984c:70, 74, 115–16, 273, and 1986a:88). One reference is in Chpt. 24 of the IM (the Chpt. for reporting on edible seeds and orchards) (Acuña 1984c:101). Finally, one is included in Chpt. 26 of the IM (the chapter dealing with medicinal plants) (Acuña 1985:320) (Table 1). This last mentioned does not tell of a therapeutic property, but its toxic property as depilatory of horses (cf. *pepetoaxin* described by Hernández, see above).

In two references the trees are considered food and medicine (Acuña 1984a:354–55, and 1988:286), of these, the first quoted does not mention the illness in which it is used, but only calls it *pahli* (meaning medicine in Nahuatl). The second, refers to the depilatory effects on horses with detail: "... Horses like to eat the bark and branches of this tree, which, if they continue to do so during 10 or 12 days, lose their tails and manes ...". A therapeutic indication follows: "... The resin of this tree is like yellow

wax; it is useful for many ailments that come from cold [cause], and to heal broken bones and luxations ...". (Table 1).

Three RG citations of the use of wood are as follows: "... their wood is very hard and immortal for buildings and engineering, it is heavy wood ..." (Acuña 1984c:38); also, "... for silver mining engineering ..." (Acuña 1986a:128), and, "... to make handles for axes and for *coas* [planting sticks] ..." (Acuña 1985:273). One comment describes the properties of wood as follows: "... its wood is dark yellowish and makes waters [it sinks] as the *chamelote*. It is very hard and sweet to work, and incorruptible ..." (Acuña 1984c:79). One reference includes the use of guajes as food and firewood (Acuña 1984c:79) (Table 1).

In total there are 15 references to the tree as wild food, seven as cultivated fruit tree, three as medicinal, four as structural wood, one as firewood, and three as a toponym (Table 1).

The parts used most which are frequently mentioned are the fruit and the seeds. In only one case are the tender leaves mentioned as food (Acuña 1984a:354–55) (Table 1).

Of the 23 records of guaje analyzed, one is doubtful as to the genus. According to Acuña (1985:288), in Oztuma (today in the state of Guerrero) the tree mentioned as "*guaxin.te*" could refer to the *ojite* or *oxitl*; however Paso y Troncoso (1979) believes this to be a misspelling of guaje (*Leucaena*). *Ojite* (also, *ox*, *oxitile*, and *oxotzin*) is identified as *Brosimum alicastrum* Sw. (Martínez 1977) with edible fruits.

The remaining references can be identified with some certainty (Table 1). In Nexapa (Oaxaca) (Acuña 1984a:354–55) the plant referred is *L. lanceolata* S. Wats. (both subspecies *lanceolata* and subspecies *sousae* Zárate occur in this area), which is still used as wild food and as firewood (Zárate 1994). Most reports seem to refer to *L. esculenta* subsp. *esculenta*; the size of the tree, and, the size and color of legumes are characters that help identify this taxon. In two cases (Chilapan and Tistla, both in Guerrero) green and red legumes are mentioned, suggesting that both the "guaje rojo" (*L. esculenta* subsp. *esculenta*) and the "guaje verde" (*L. leucocephala* subsp. *glabrata*) were present (both cultivated) (Acuña 1984c:115–116; 273). The RG of Cuezala (within the Ichcateopan jurisdiction in Guerrero) refers to a small, wild tree,

TABLE 1. REFERENCES TO *LEUCAENA* IN THE *RELACIONES GEOGRÁFICAS DEL SIGLO XVI*.

Diocese, region, locality*	Reference	Uses**	Status	Taxa
1 Antequera, Nexapa, Ville de Santiago	Acuña 1984a:354-355	Food: fruit & tender leaves. Medicinal. Wood	wild	<i>L. lanceolata</i>
2 Antequera, Teutilan, Teutilan	Acuña 1984b:203	Food: fruit	wild	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>
3 Antequera, Tilantongo, Tilantongo	Acuña 1984b:235	Food: fruit	cult	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i> (<i>paniculata</i> ?)
4 Tlaxcala, Acatlán, Acatlán	Acuña 1984c:38	Food: fruit; wood: con, ind	wild	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>
5 Tlaxcala, Acatlán, Chila	Acuña 1984c:45	Food: fruit; wood: con, ind	wild	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>
6 Tlaxcala, Ahuatlán, Ahuatlán	Acuña 1984c:70	Food: fruit	cult	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>
7 Tlaxcala, Ahuatlán, Texaluca[n]	Acuña 1984c:74	Food: fruit	cult	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>
8 Tlaxcala, Ahuatlán, Zoyatitlanapa	Acuña 1984c:79	Food: fruit; Firewood	cult	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>
9 Tlaxcala, Cuicatlan, Cuicatlan	Acuña 1984c:101	Food: seed	cult	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>
10 Tlaxcala, Chilapan, Chilapan	Acuña 1984c:115-116	Food: seed	cult	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i> & <i>L. leucocephala</i> subsp. <i>glabrata</i>
11 Tlaxcala, Quatlatlauca, Quatlatlauca	Acuña 1984c:204	Food: fruit	wild	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>
12 Tlaxcala, Quatlatlauca, Huehuetlán	Acuña 1984c:211	Food: seed	wild	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>
13 Tlaxcala, Tistla y Mochitlan, Tistla	Acuña 1984c:273	Food: seed	cult	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i> & <i>L. leucocephala</i> subsp. <i>glabrata</i>
14 México, Cuatro Villas, V. de Huaxtepeque	Acuña 1985:197	Toponym		<i>L. esculenta</i>
15 México, Ichcateupan, Ichcateupan	Acuña 1985:266	Food: fruit	wild	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>
16 México, Ichcateupan, Tzicaputzalco	Acuña 1985:269, 273	Toponym; wood: tools	wild	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>
17 México, Ichcateupan, Oztuma	Acuña 1985:288	Food: fruit	wild	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>
18 México, Ichcateupan, Coatepeque	Acuña 1985:296	Food: seed	wild	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>
19 México, Ichcateupan, Cuezala	Acuña 1985:320	Medicinal: lvs, tox eq depil;	wild	<i>L. macrophylla</i> ? <i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i> ?
20 México, Ocopetlayuca, Ocopetlayuca	Acuña 1986a:88	Food: fruit	cult	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i> <i>paniculata</i> ?
21 México, Minas de Tasco, M. de Tasco	Acuña 1986a:128	Toponym; wood: ind	wild	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>
22 México, Minas de Zumpango, Z. del Río	Acuña 1986b:199	Food: fruit	wild	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>

TABLE 1. CONTINUED.

Diocese, region, locality*	Reference	Uses**	Status	Taxa
23 Nueva Galicia, Tenamaztlán, Tena- maztlán	Acuña 1988:286	Food: seed (prepara- tion: "with roasted maize"). Medicinal: lvs, tox eq depil; medicinal: resin, orthopedic, ("for many ail- ments derived from cold")	wild	<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>

* Numbers refer to location in Fig. 5.

** Key to uses: tox = toxic; eq depil = equine depilatory; orth = orthopedic, fractures and luxations.
con = construction; ind = industrial use; wild = wild; cult = cultivated.

which may be different from *L. esculenta*; may-
be it is *L. macrophylla* (Acuña 1985:320).

Many RG within the expected area of occur-
rence do not mention *Leucaena*, but it may have
been present and escape the attention of the in-
formers. The most frequently referred to taxon
is *L. esculenta* subsp. *esculenta*. The distribution
of the reports (Fig. 5), again, reinforces the con-
cept that the area of major importance is south-
central Mexico. The mention of guajes as "trees
of the land," implying nativeness, does not ex-
clude that they could have been introduced there
in the past.

It may be inferred that, among the remarks on
guajes in the RG, the recorder occasionally con-
sidered these trees as cultivated; most of the ref-
erences are to "Wild Trees." Nonetheless, some
fall within the chapter for cultivated trees (Chpt.
23 of the IM) or cultivated food plants (Chpt.
24 of the IM). Their reference as wild, does not
exclude some form of management, including
planting.

EVOLUTION OF CULTURAL STATUS

Cultural status of the plants—as defined
above—underwent changes, particularly in the
general acceptance and appreciation by the con-
trasting cultures and societies involved in the
contact (mainly the Mexican and the Spanish)—
i.e., it went through a process of acculturation
(Aguirre-Beltrán 1992). Comparative historical
analysis should then help to discern between the
degree of acculturation involved for each culture
and plant during this period. A similar analysis
has been made for market plants in Mexico (Bye
and Linares 1990).

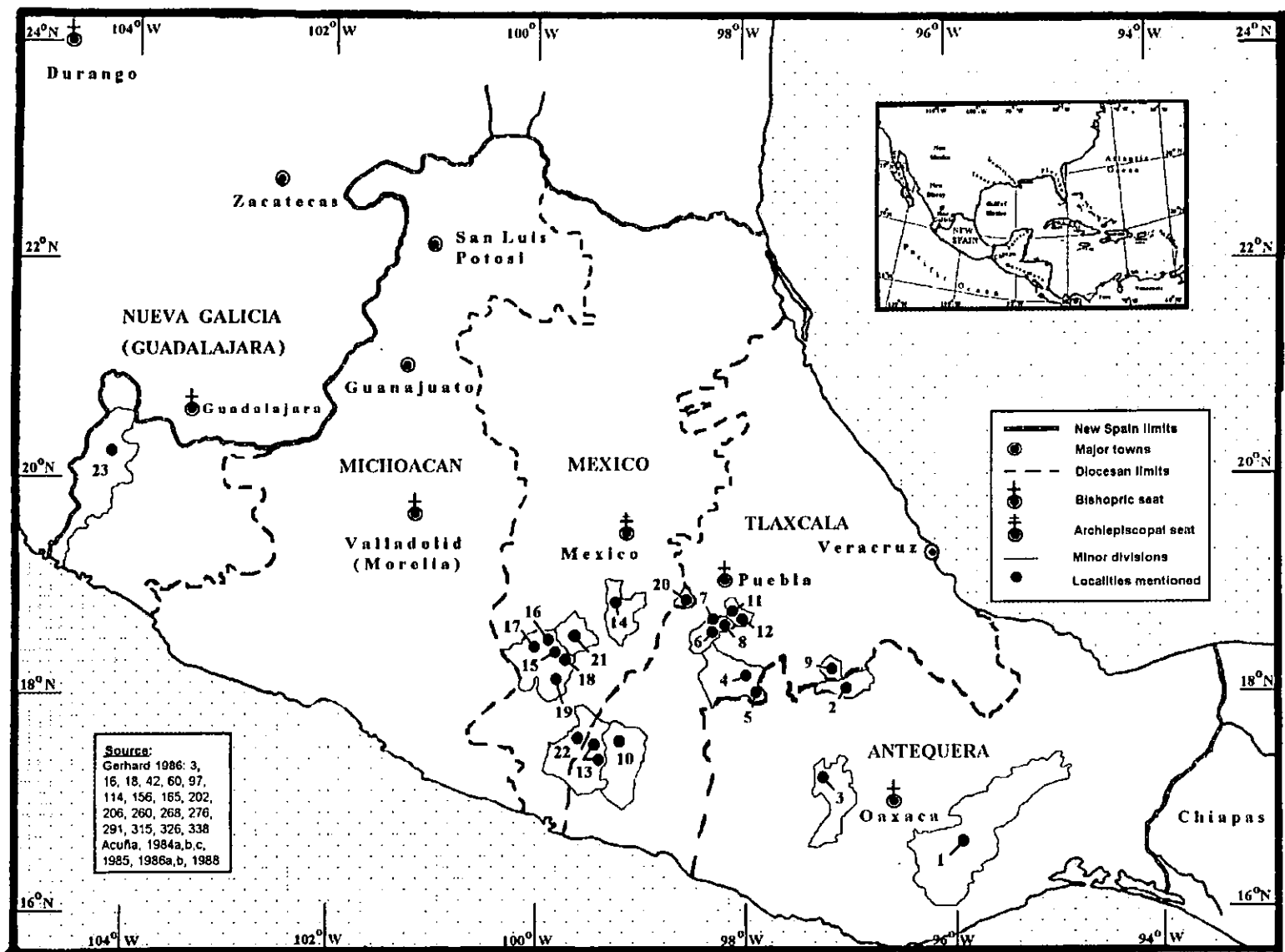
It is apparent that the conquerors largely ignored

the guajes, never adopting them as food items, ex-
cept as a replacement of garlic (see Appendix 2);
but even this use was not widely adopted. Yet gua-
je was not seen as an evil, as was *Amaranthus*
spp. the *uauhtli*, whose decline in importance (Ro-
jas 1988) was probably due to its relevance in na-
tive religious rituals (Early 1992). Guaje trees, as
consequence, were left relatively undisturbed. It is
not known if some cultigens were indirectly re-
jected or destroyed because of the introduction of
plowing and cattle. It may be assumed that rejec-
tion and destruction occurred to some extent, both
because of their reputation as an animal depilatory
and because their palatability for domestic bo-
vines, caprines and equines. On the other hand the
subjugated Indians and the Mestizos maintained
traditional uses and management. This retention
has promoted both cultural and genetic conserva-
tion.

CONCLUSIONS

The ethnohistorical documents analyzed and
discussed show both the importance for the in-
digenous Mesoamerican cultures of *Leucaena*
and also that Europeans neglected these trees.
Such neglect prevented *Leucaena* from becom-
ing more socially acceptable by socio-economi-
cally dominant classes. But, at the same time,
this allowed for the plant's persistence, and thus
cultural resilience permitted the conservation of
their use and knowledge. Hence it may be con-
cluded that, use and management of the taxa of
Leucaena has undergone minimal acculturation
in the sense that that process is defined by
Aguirre-Beltrán (1992).

While it is not known to what extent this pro-
cess had genetic consequences, contemporary



genetic diversity probably reflects that which existed at the moment of cultural contact. The distribution area of the traditional cultivation also seems to be similar to that in the past.

While the above statements are true for *L. esculenta*, the case of *L. leucocephala* is different. The spread of *L. leucocephala* subsp. *glabrata* to the Old World had an effect of raising international interest for this species (later on the genus itself); however, this interest was mainly for uses other than human consumption. Once again the Old World sense of taste was not attracted to the guajes; rather non-human consumption uses of economic interest promoted the introduction of Mexican plants to the tropical world, and later back to their native land. This movement and selection certainly must have had an effect in the genetic variation of this taxon and others, both in Mexico and elsewhere. The presence of collections of germplasm of *Leucaena* in some tropical areas has produced centers of contact for taxa formerly not present there, allowing for the generation of hybrids. Thus, *L. leucocephala* subsp. *glabrata* shows signs of partial cultural disjunction when modern uses are involved, such as its utilization as a fodder plant in modern livestock production systems, while continuity is seen in traditional contexts.

From the analyzed documents it is apparent that the forms of management varied from gathering wild plants to their cultivation. However, no explicit data are known about the exact forms of management. It may be safe to assume that the forms of management were similar to those encountered today (Casas 1992; Zárate 1994).

Table 2 summarizes the main events affecting the cultural status of the genus *Leucaena* from the period of contact presented together with their associated vestigial evidence, i.e., the synchronic manifestations of the acculturation process. Spanish neglect for *Leucaena* from the onset of the Conquest is evident in the distribution among socio-cultural groups of the sale and use of the resource, the limited diffusion of elaborated products from the guajes (cured and dried seeds and "bread" preparations) and in the lack of incorporation of guajes in the mestizoized "Mexican

food." Ethnobotanical evidence (Zárate in preparation) validates the conservation of knowledge, uses, management and diffusion. The cultural disjunction initiated by the dispersion of *L. leucocephala* is evident in the nonhistorical focus of extension programs worldwide, the lack of efforts towards breeding *Leucaena* taxa for human consumption and indiscriminate introduction of cultivars to native areas (Table 2).

Leucaena in Mexico offers an opportunity for combining tradition and modern science to achieve the goals of conservation and production, which are of so much importance, not only for Mexico, but for the world. If this is to happen, scientists must recognize the value of traditional knowledge, while advancing the scientific understanding of the biology and genetics of these economically promising trees and shrubs. The significant efforts that the international community is making in developing the use of *Leucaena* as a multipurpose natural resource are considerably short of the potential that they could be if the historical perspective were incorporated in research projects.

ACKNOWLEDGMENTS

This work is part of the author's Doctoral Dissertation at the Facultad de Ciencias, UNAM, and received support in part from CONACyT (Reg. 49993). This research was possible through the cooperation of Mexican peasants who shared with me their knowledge, and because of the many botanical collectors: to both my special thanks. I am in debt with the libraries that opened their doors and stacks to me, both within and outside of UNAM. Special thanks are due to Nidia who read the many early versions of this work, to Alejandro Casas who made useful suggestions for the organization of the data. Polo Baliñas aided me in the reading of the *Florentine Codex* in Nahuatl. Robert Bye provided valuable guidance for comparative historical analysis.

LITERATURE CITED

- Acuña, R., ed. 1984a. Relaciones geográficas del siglo XVI: Antequera, tomo primero. Vol. 2. Instituto de Investigaciones Antropológicas. Etnohistoria. Serie antropológica, núm. 54. UNAM. Mexico.
- . 1984b. Relaciones geográficas del siglo XVI: Antequera, tomo segundo. Vol. 3. Instituto de Investigaciones Antropológicas. Etnohistoria. Serie antropológica, núm. 58. UNAM. Mexico.
- . 1984c. Relaciones geográficas del siglo XVI: Tlaxcala, tomo segundo. Vol. 5. Instituto de Investigaciones Antropológicas. Etnohistoria. Serie antropológica, núm. 59. UNAM. Mexico.

←

Fig. 5. New Spain in the sixteenth century. Numbered places indicate where guajes are mentioned in the *Relaciones Geográficas del siglo XVI*. Diocesan limits and localities following Gerhard (1986), approximate limits of minor political divisions ca. 1579–1582 after Acuña (1984a,b,c, 1985, 1986a,b). See Table 1 for details.

- . 1985. Relaciones geográficas del siglo XVI: México, tomo primero. Vol. 6. Instituto de Investigaciones Antropológicas. Etnohistoria. Serie antropológica, núm. 63. UNAM. Mexico.
- . 1986a. Relaciones geográficas del siglo XVI: México, tomo segundo. Vol. 7. Instituto de Investigaciones Antropológicas. Etnohistoria. Serie antropológica, núm. 65. UNAM. Mexico.
- . 1986b. Relaciones geográficas del siglo XVI: México, tomo tercero. Vol. 8. Instituto de Investigaciones Antropológicas. Etnohistoria. Serie antropológica, núm. 70. UNAM. Mexico.
- . 1988. Relaciones geográficas del siglo XVI: Nueva Galicia. Vol. 10. Instituto de Investigaciones Antropológicas. Etnohistoria. Serie antropológica, núm. 65. UNAM. Mexico.
- Aguirre-Beltrán, G.** 1992. Obra antropológica. VI. El proceso de aculturación y el cambio socio-cultural en México. Universidad Veracruzana. INI. Gobierno del Estado de Veracruz. Fondo de Cultura Económica. Mexico.
- Anonymous.** 1979. Códice Florentino. Edición facsimilar hecha por el Gobierno de la República Mexicana del manuscrito 218–20 de la colección Palatina de la Biblioteca Medicea Laurenziana.
- Bernal, R.** 1965. México en Filipinas. Estudio de una transculturación. Cuadernos, serie histórica, núm. 11. Instituto de Investigaciones Históricas. UNAM. Mexico.
- Bye, R. A. Jr., and E. Linares.** 1990. Mexican market plants of 16th century. I. Plants recorded in *Historia Natural de Nueva España*. J. Ethnobiol. 10(2):151–168.
- 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, UNAM Mexico.
- Crosby, A.** 1991. El intercambio transoceánico. Consecuencias biológicas y culturales a partir de 1492. Instituto de Investigaciones Históricas. Serie Historia General núm. 16. UNAM. Mexico.
- De Candolle, A.** 1967. Origin of cultivated plants. Hafner Publishing Company. New York.
- Dibble, C. E., and J. O. Anderson.** 1963. Florentine Codex. General history of the things of New Spain. Fray Bernardino de Sahagún. Book 11—early things. Translated from the Aztec into English, with notes and illustrations. Núm. 14, parte XII. The School of American Research and The University of Utha. Monographs of the School of American Research and the Museum of New Mexico. Santa Fe.
- Early, D.** 1992. The Renaissance of Amaranth. Pages 15–33 in N. Foster and L. Cordell, eds., *Chilis to Chocolate: Food the Americas Gave the World*. U. of Arizona Press, Tucson.
- Gerhard, P.** 1986. Geografía histórica de la Nueva España 1519–1821. Primera edición en español. Instituto de Investigaciones Históricas, Instituto de Geografía. Espacio y tiempo/1. UNAM. Mexico.
- Gobet, P. R.** 1982. El peregrinar de las flores mexicanas. José Mariano Mociño y Losada 1757–1822. INIREB, CECSA. Mexico.
- Hernández, F.** (1959–) 1960a. Obras Completas. Tomo II. Pages 128, 129, 131. Historia natural de Nueva España. Vol. I. UNAM. Mexico.
- . (1959–) 1960b. Obras Completas. Tomo III. Page 21. Historia natural de Nueva España. Vol. II. UNAM. Mexico.
- Martínez, J. L.** 1982. El “Códice Florentino” y la “Historia General” de Sahagún. Archivo General de la Nación. Colección Documentos para la Historia, 2. Mexico.
- Martínez, M.** 1979. Catálogo de los nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. Pages 634, 646. Fondo de Cultura Económica. Mexico.
- Oxmelin, A.-O.** 1953. Historia de los aventureros-filibusteros y bucaneros de América. Editora Montalvo. Trujillo.
- Paso y Troncoso, F. del.** 1979 (1890). Relaciones geográficas de México. Editorial Cosmos. Mexico.
- Rojas, R. T.** 1988. Las siembras de ayer. La agricultura indígena del siglo XVI. Secretaría de Educación Pública, Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social. Mexico.
- Sahagún, Fray B. de.** 1979. Historia general de las cosas de la Nueva España. Porrúa. Mexico.
- Sauer, J. D.** 1988. Plant migration. The dynamics of geographic patterning in seed plant species. Univ. of California Press. Berkeley.
- Simón, R.** 1984. Diccionario de la lengua nahuatl o mexicana. 4ª edición en español. Siglo XXI. Mexico.
- Somolinos D'Ardois, G.** 1960. Vida y obra de Francisco Hernández. In Francisco Hernández, ed., *Obras completas*. Vol. I.
- Valdés, J., and H. Flores.** 1984. Francisco Hernández: Obras completas. Vol. VII. Comentarios a la obra de Francisco Hernández.
- Vavilov, N. I.** 1951. Estudios sobre el origen de las plantas cultivadas. ACME Agency. Buenos Aires.
- Zárate P. S.** 1982. Las especies de *Leucaena* Benth. de Oaxaca con notas sobre la sistemática del género para México. Tesis. Facultad de Ciencias. UNAM. Mexico.
- . 1987. Taxonomic identity of *Leucaena leucocephala* (Lam.) De Wit, with a new combination. *Phytologia* 63(4):304–306.
- . 1994. Revisión del género *Leucaena* Benth. en México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* 65(2):83–162.
- Zohary, D., and M. Hopf.** 1988. Domestication of plants in the old world. Clarendon Press, Oxford.

APPENDIX 1

NAHUATL TEXT AND ENGLISH TRANSLATION OF THE DESCRIPTION OF *UAXI* IN THE FLORENTINE CODEX

Uaxi uaxquauitl: xixipetz/tic, xipetzuhqui: iniquillo guaje, guaje tree: [it is] very smooth¹, . . . : its foliage *miz/quiquiltic, pipitzaoc, matzaltzaiianqui*, is green as that of "mezquite"², thin, indented, with numerous divisions³

caiaztic, caiaoaoc, calciltic, cãcaciltic, caciliuhqui. sparse, . . . drooping, they swing. . .⁴

luiuichtic, exoio: in itlaaquillo patlahtic, ueueiac, [it's legumes] are like string-beans: the legume is flat [and wide], long⁵ *iollo, eiolihiltic*: with seeds [a heart or center], like beans, [the legumes] are red⁶

ieh iniollo qualolni, quecinami achitonchipaliac: their seeds [the center] are edible, although they stink a little⁷:

nioaxtequi, nioaxmalma, nioaxnamaca; I cut the guaje, I carry it, I sell it; *nioaxlqua, nictequi, niccotona in/oaxin*, I eat the guaje, I cut it, I gather it *centlapilolli, cemoholli/in* hanging units, in clusters (racemes)⁸

APPENDIX 2

AUTHOR'S ENGLISH TRANSLATION OF THE PLANT DESCRIPTIONS IN FRANCISCO HERNÁNDEZ'S WRITINGS IDENTIFIED AS *LEUCAENA*

Hoaxin

(Hernández, 1960:Vol. 2, Book Third, Chapter CXXI)

"Of Hoaxin

This large tree, very well known in New Spain and

¹ This statement refers to the bark of *L. esculenta* subsp. *esculenta*, which is rather shiny metallic grey and of a smooth texture (See Fig. 1, 3).

² "Mezquite" is mesquite, *Prosopis* spp., a mimosoid genus. The leaves of the latter are once-pinnate, while those of *Leucaena* spp. are twice-pinnate.

³ The leaflets of *L. esculenta* subsp. *esculenta* are small and numerous.

⁴ This is quite descriptive of the leaves which are thin, flexible and hang freely.

⁵ The legumes of *L. esculenta* subsp. *esculenta* are among the longest (up to over one foot long) and widest (up to an inch wide) in the genus.

⁶ Again this phrase depicts *L. esculenta* subsp. *esculenta* which legumes are scarlet red, hence the name "red guaje" (guaje rojo, or, guaje colorado).

⁷ The characteristic smell of the seeds, and leaf of the genus *Leucaena* is comparable of that of garlic. When eaten it leaves a more or less strong odor in the mouth of the consumer, which some people dislike and others enjoy.

⁸ The infrutescences of *Leucaena* are born from a peduncle bearing numerous florets on a single receptacle, sometimes developing up to twenty legumes in some species.

which is named hoaxin because it produces legumes⁹, has small leaves similar to those of rew, but somewhat longer and arranged in rows on both sides of the axis, such as those of mizquitl¹⁰ or of the tamarind; the legumes are one palm long and two fingers wide, and are born in the Spring¹¹. They are eaten by Mexicans in place of bread, in the same manner as the Chichimec eat those of the tree called mizquitl¹². It is said that eaten green and with their cortex [legume valves] they soothe stomach pain caused by cold agents; they are extremely hot, aid in digestion and open obstructions¹³. The seeds smell like garlic, and since they have nearly the same properties as this, when mixed with food they favor, as mentioned, their digestion. The wood of this tree is resistant and like that of ebony, but it is red and appropriate for carvings. When burnt it exhales as far as four thousand steps a smell similar to that of gunpowder with which the war machines produce killings and terrifying thunder. There are many other trees having nearly the same name, of which will be said in their place¹⁴. It is born in temperate or warm regions, in fields¹⁵.

Hoeihoaxin

(Hernández, 1960:Vol. 2, Book Third, Chapter CXXIII)

"Of Hoeihoaxin or large hoaxin

It is a tree similar to hoaxin, but with much larger pods and smaller leaves and thinner. It seems to belong to the genera of the acacias. The bark of the root is cold and astringent. It is born in warm regions, such as the tepecuacuicense¹⁶. There are many other trees similar to the hoaxin and of the same form and temperment, of some of which will be spoken in their corresponding places, because covering them all would be very difficult and not completely necessary for our purpose."

⁹ The word *uaxin* is used as a generic name for *Leucaena*, but it also applies to the legumes themselves.

¹⁰ See footnotes 2 and 3 on Appendix 1.

¹¹ This datum is of great significance in the identification of this tree as *L. esculenta* subsp. *esculenta* (see text).

¹² The seeds and legumes of *Prosopis* spp. are prepared in bread-like fashion, and presumably this mention refers to the "bread" prepared with the seeds of *L. esculenta* subsp. *esculenta*, still seen in some parts of Mexico (Casas 1992).

¹³ Field informs confirm that the seeds of *Leucaena* spp. are an effective stimulant of bile secretion.

¹⁴ This statement confirms that *oaxin* is a generic name for the folk-genus.

¹⁵ The ecologic range of *L. esculenta* subsp. *esculenta* comprises temperate regions up to about 1500 m of altitude (Zárate 1994).

¹⁶ The tepecuacuicense region is the old province of Tepecuacuico (Gerhard 1986).

Tlapaloaxin

(Hernández, 1960:Vol. 2, Book Third, Chapter CXXXII)

"Of *Tlapalhoaxin* or scarlet hoaxin

It is a large tree with hoaxin leaves and belonging to their species, and with small white flowers. The bark is very bitter, hot and dry in third degree; macerated in water, it is used to wash exanthems and those which feel what the moderns call morbilos¹⁷. It is born in Oapan."

Pepetoaxin

(Hernández, 1960:Vol. 2, Book Third, Chapter CXXV)

"Of *Pepetoaxin* or mucilaginous hoaxin

The *Pepetoaxin* is a small tree with cinder-color branches, rounded strong leaves¹⁸, white flowers and rounded that break-up into awns¹⁹, and small scarlet-color legumes²⁰ that when eaten frequently cause the hair to fall down, the same falls off from horses scratching or scrubbing on this tree. The bark, which is somewhat acid and of a cold and dry temperment,

¹⁷ In Spanish as in the original. The term is of unknown meaning (see text).

¹⁸ The leaflets of *L. esculenta* subsp. *paniculata* are of a more coriaceous texture than those of subspecies *esculenta* which are membranaceous.

¹⁹ This may refer to the fact that the protruding legumes look like awns emerging from the capitulum.

²⁰ The legumes of *L. esculenta* subsp. *paniculata* are red, hence they are called "guaje colorado" in some places (Zárate 1994).

crushed and made into flower cures ulceration when sprinkled on them²¹, more so if they are first washed with urine. It is born in all parts in the warm regions of Acatlicpac and Yahutepec²². There is another small tree with the same name, but with oblong edible leaves eight inches long, which we did not paint for considering it superfluous²³."

Itzoaxin

(Hernández, 1960:Vol. 3, Book 11th, Chapter XC)

"Of *Itzhoaxin* or obsidian legumes

This plants bears legumes similar to those of zaca-hoaxin, but smaller, leaves like those of mizquitl, and flowers resembling those of brambleberry, from where the legume is eventually produced. Its nature is the same as of the hoaxin."

Ahoaxin

(Hernández, 1960:Vol. 2, Book Third, Chapter CXX)

"Of *Ahoaxin* or aquatic hoaxin

It is a small species of hoaxin that is born by the water, whose legumes are also edible, raw or boiled, and often replace garlic, to whom they are conspicuously similar in odor and flavor. They are not recommended for anything, for which we did not want to paint this plant."

²¹ The bark of all the subspecies belonging to *L. esculenta* are used as a vulnerary, both on humans as in animals. It is very effective.

²² Today in the State of Morelos (Gerhard 1986).

²³ About this tree, see text. The paintings accompanying the text were lost (Somolinos D'Ardois 1960), and the one known of the "hoaxin" (Hernández 1960: 128) is certainly inaccurate.

**5. ETNOBOTÁNICA: ETNOBOTÁNICA Y EL PROCESO DE
DOMESTICACIÓN DE *LEUCAENA* EN MÉXICO**

Manuscrito enviado a *Journal of Ethnobiology*

RESUMEN

Este artículo analiza la información etnobotánica disponible acerca del género de árboles tropicales *Leucaena* (Fabaceae, Mimosaceae), con énfasis en los taxa cultivados. Es parte de un estudio taxonómico, arqueobotánico, etnohistórico y genético del proceso de domesticación de estas plantas en México. En general, sus usos son como alimento y medicina, la madera sirve como leña, para construcción y para manufacturar utensilios. Las hojas, flores, legumbres y semillas tiernas se comen frescas, crudas o cocinadas; las semillas se almacenan preparadas enteras —consumidas tostadas—, o molidas y secadas al sol —consumida cocinada—; la corteza es vulneraria; las hojas y semillas son antisépticas y parasiticidas. Dentro del ámbito de distribución de los taxa, las etnias locales reconocen y utilizan las poblaciones silvestres, indicando la antigüedad de este conocimiento. Asociado a esto existe variación en la importancia cultural de los taxa, siendo los más importantes en cultivo *L. esculenta* subsp. *esculenta* y *L. leucocephala* subsp. *glabrata*. La primera es cultivada en el centro y sur de México, su área de origen biológico y donde se recolecta extensivamente, se prepara y almacena. La segunda es cultivada en las zonas cálidas a templadas del país, probablemente originaria de la costa sur de México. Algunos taxa han sido recientemente incorporados a sistemas de manejo, con lo cual se amplía la variabilidad en las formas tradicionales de manejo.

Palabras clave: Etnobotánica; proceso de domesticación; *Leucaena*; México.

ETHNOBOTANY AND DOMESTICATION PROCESS OF *LEUCAENA* IN MEXICO.

This paper analyzes the ethnobotanical information available for species of the genus *Leucaena* Benth. in Mexico. Its specific objective is to examine local people's knowledge of these legume trees, including classification, ecology, utilization and management, with emphasis on the cultivated taxa. It is part of a study of the domestication process of these plants (Zárate 1998), which also includes systematics (Zárate 1994), archaeobotany¹, ethnohistory (Zárate 1997) and genetics². Its general objective is to contribute to the understanding of the origins and diffusion of traditional cultivated taxa, and of the evolution of the cultural counterpart of the *Leucaena* spp.-people interrelation.

Domestication

Domestication is a process occurring in an ethnobiological hyperspace; humans and plants interact, each one of these moieties having its particular and independent principles. Plants are an economic incentive needed for human subsistence, however, interaction between people and plants (and the ecosystem in general) occurs as a socially mediated process, driven by human work, i.e., management. Like all cultural processes, management evolves through the acquisition, transformation and transmission of information by social groups as part of the economic activities in an ecological context. Management —of both vegetation and each kind of plant— causes changes in both the plant's environment and the genetic structure of plant populations (i.e., evolution, which is analogous to ecotypic differentiation). The historical trends of the cultural aspects of the domestication process may be studied by comparison of ethnobotanical and historical aspects. This cultural sequence of change finds expression in genetic processes which become perceivable as taxonomical identity, morphological, ecological and genetical variation.

The cultural context

Mesoamerica has been a distinct center of civilization in which the use of natural resources is characterized by the exhaustive use of biological diversity and by a diverse spectrum of management intensity, both of the vegetation and of individual plant species (Caballero 1994; Casas *et al.* 1997). Thus a number of plant (and animal) taxa have been utilized in this area in conditions of diversified production which range from gathering to full domestication (Hernández-X. 1993), in close interaction with ecological and economic conditions. The results of this long history are a number of valuable and nowadays important crops, and a tradition of diversified ecological use of soil and vegetation (Bye 1993; Hernández-X. 1993). This is the context in which *Leucaena* spp. has been known, used and managed. Within this context, use as food of these trees is noteworthy because

¹ Véase capítulo 3.

² Véase capítulo 6.

tender pods and seeds may be eaten uncooked. Other legume trees are eaten immature today, and maybe were more so in the past (Messer 1978; Felker 1981), but this is not frequent and trees are not cultivated nor extensively gathered. The fleshy legumes of mesquite (*Prosopis* spp.) are chewed to extract the sugar they contain, but seeds only become edible after being toasted and ground; so are seeds of other legume trees, such as *Lysiloma candida* and *Cercidium* spp. (Parra 1983). The soft edible pulp surrounding seeds (arils) of the genera of legume trees *Inga* and *Pithecelobium* are frequently eaten, gathered, sold and managed. The appreciable consequences of the Spanish conquest on the ethnobotany of the genus are discussed elsewhere (Zárate 1997, 1998).

Taxonomy and ecology

The genus—in Fabaceae, Mimosaceae—comprises about 24 taxa of trees and shrubs—22 in Mexico; including 14 species and 18 subspecies, plus a number of little studied, Central and South American taxa—in two sections, Sect. *Leucaena*, and Sect. *Macrophylla* Zárate (Zárate 1994). It is distributed from Southern United States to Northern South America. The taxa grow in a range of tropical environments, from arid to humid, forming part of a range of vegetation types including matorrales, low deciduous forests, sub-deciduous humid forests, gallery forests, mangrove edges, sandy shores and road-side vegetation (Zárate 1994; Hughes 1993; Rzedowsky 1978). In humid environments, *Leucaena* taxa belong mostly to secondary vegetation, their dominance increasing with aridity. Most cultivated taxa belong to section *Leucaena*, characterized by having small leaflets (Zárate 1994).

Ethnobotany

Most taxa of *Leucaena* in Mexico are reported as edible by people, and some are gathered more or less intensely (Zárate 1994) (Appendix 1). The main cultigens are: the *guaje*³ *rojo* or *g. colorado*, “red *guaje*,” *L. esculenta* (Moc. et Sessé ex A. DC.) Benth., with two subspecies, *L. e.* subsp. *esculenta* and *L. e.* subsp. *paniculata* (Britton et Rose) Zárate (1994); and the *guaje verde*, “green *guaje*,” or *g. blanco*, “white *guaje*,” *L. leucocephala* (Lam.) de Wit subsp. *glabrata* (Rose) Zárate (1987, 1994).

METHODS

Ethnobotanical information was obtained from diverse sources: literature (ethnographical and ethnobotanical), floristic studies, herbarium specimen labels—mainly from the Herbario

³ The Spanish name *guaje* is derived from the Nahuatl *uaxin* which is the generic name for *Leucaena* trees, applied also to the legumes and to *L. e. esculenta* (Siméon 1977; Zárate 1997). Nahuatl derivatives are known, such as *uaxin chichiltic* “red *guaje*”, *calluaxin* “house *guaje*”, etc. Some of these names apply to other genera, such as *tepeuaxin* (*Lysiloma* spp.). Gloss variations are found in sixteen century documents: *uaxi*, *hoaxin*, *-huaxin*, *-oaxin* (Zárate 1997).

Nacional de Mexico (MEXU). Field work provided information derived from open and structured interviews (Martin 1995), mainly during rapid surveys and, in some case study sites, for longer periods. Where possible, ethnographical works were compared with field data. Common names were recorded from literature, herbarium labels and field work. Established phonetic equivalencies were used when available. Transcription of field records followed Spanish phonetic approximations. Whenever possible, the identification of the plants corresponding to ethnobotanical data —i.e. names, uses, knowledge, management— was authenticated by the examination of plant material, vouchers of which were deposited in MEXU. Literature reports were compared with field data, when available. The taxa were identified following Zárte (1994). A comparative analysis was made of the ethnobotanical information thus compiled.

RESULTS AND DISCUSSION

Ethnographic studies of several peoples of Mexico give information about the use of several species of *Leucaena*. The data range from detailed descriptions of uses to the mention of the plant's names. Field work confirmed the knowledge and uses of species in the genus by a number of ethnic and mestizo groups in many areas (Appendix 1). This knowledge is seemingly ancient and mostly shows a low degree of acculturation (Zárte 1997).

Local classifications

Local people living in areas where one or more wild native taxa of *Leucaena* are found, have local names for them, some in native languages. Local people's perception of variation and identification of plants is, in general, precise and usually it agrees with taxonomic criteria. The exceptions to this statement seem to be due to lack of exploration, rather than to peoples ignorance of the plants (Zárte 1994) (Appendix 1).

The better known folk classifications of *Leucaena* are the Nahuatl, Mixtec and Zapotec (Messer 1978; Casas and Caballero 1996; Zárte 1997). The generic names in these languages are respectively, *uaxin*, *nduva*, and *lya*, which are applied with modifiers to species and subspecies in the genus, and to legumes in other genera.

Within the area of cultivation of the *guaje rojo* and the *guaje verde* these are known by the Nahuatl-derived Spanish name *guaje*. A noticeable exception to this is in the Yucatan Peninsula where the putative Maya name for *L. l. leucocephala* is *uaxim* or *xaxim*, probably borrowed from the Nahuatl. Similar Nahuatl derivatives are *guash* in Puebla and Veracruz, and *guashe* in Chiapas, where names are known in non-Nahuatl local native languages. Some designation distinguish local native wild taxa from introductions by epithets denoting this, i.e., in Chiapas the native *guash de monte*, *L. collinsii* Britton et Rose subsp. *collinsii* (Zárte 1994), is distinguished from the *guash de Castilla*, *L. e. esculenta*.

Uses and parts used

Use for food is consistent, except in a few cases in which it is mostly medicinal. In the Yucatan Peninsula the leaves of *uaxim* (*L. l. leucocephala*) are fed to chicken as a systemic ectoparasiticide to kill lice, and for other medicinal applications (Barrera *et al.* 1976; Martínez 1979). Also, in the Balsas River Basin *L. e.* subsp. *matudae* Zárata is not eaten but the bark is used as remedy for witchcraft and as vulnerary (Zárata 1994). Flower buds and young leaves of some taxa, and tender pods and seeds of most taxa are eaten. The seeds, after being salt- or ash-cured and sun-dried, are known as *cacalas* or *guajesquite* —from Nahuatl *uaxizquitl* composed of *uaxin*, *guaje* and *izquitl*, roasted seeds (particularly, maize), derived from *icequi*, to roast something (Simèon 1977). In the native area of *L. e. esculenta*, *guajesquite* is prepared and sold, derived mainly from wild trees. In Morelos, mature seeds gathered from wild trees of *L. macrophylla* Benth. subsp. *macrophylla* are likewise consumed (Zárata 1994). In Baja California Sur, the immature legumes of *L. lanceolata* S. Watson subsp. *lanceolata* are eaten raw, while dry seeds are eaten after being toasted and ground (Parra 1983). The galls produced by insects on the developing legumes of *L. e. esculenta*, called *bolochocos* or *polochocos*, are eaten raw in combination with other foods, such as beans (Messer 1978, Vázquez 1986, Casas *et al.* 1987, Zárata 1994; Casas and Caballero 1996) (Appendix 1).

Culinary tradition includes several recipes, the most relevant being the *guaxmole* —from Nahuatl, *uaxmolli*, composed of *uaxin* and *molli*, stew (Simèon 1977)— prepared with pork, beef or goat meat. Several kinds of sauces (*salsa de guajes*) are made with or without chili peppers, sometimes including tomato, onion and spices, usually with garlic. The *tortas de guaje* is a “guaje omelet” made with immature seeds beaten with egg and cheese, and fried on a pan. *Guajesquite* is washed and drained, roasted on a flat metal or earthenware pan (*comal*) until they burst like popcorn, and eaten in *tacos* with chili pepper sauces, or alone adding lemon juice, salt and powdered chili pepper (Kennedy 1992). In the Tehuacan Valley, Puebla, during the season when goats are sacrificed (*matanza*), *guaje rojo* seeds are cooked with their meat (Paredes-Colín 1977). In this region, *guaxmole* is flavored with avocado leaves (*Persea americana* Mill.).

In general, when *Leucaena* spp. products are used for food they supplement the diet, due to its content in some important vitamins —and perhaps minerals too (Kelly and Palerm 1952). While this may be valid for most cases, *L. e. esculenta* is sometimes more important in the diet, contributing protein. Such is the case of the elaborate products which may be stored (the *guajesquite* and the “bread” described below). This alimentary pattern corresponds with a strategy based on main staple foodstuffs, usually of agricultural origin, supplemented with seasonally available foods, frequently gathered.

The wood is used as firewood, and that of *L. esculenta*, is used by the Popoloca in Puebla for house construction (Jäcklein 1974). Utensils and tools are also reported made from the wood of *L. lanceolata* cultivated by the Huaves (Zizumbo and Colunga 1982). Similar uses and properties of wood of *Leucaena* spp. are known from Sixteen Century documents (Zárata 1997).

Medicinal uses are also common and widespread. In general, leaves and seeds of these plants are used to fight infections both of the digestive and of the respiratory systems. Topic use of the ground bark of all three subspecies of *L. esculenta* (Zárata 1994) (sometimes mixed with honey) is recommended for infected wounds (vulnerary). The seeds of these last named taxa are considered an eupeptic and aphrodisiac (Díaz 1976, Hernández 1960). The original illustration of “*Mimosa esculenta*” (slide no. 6331-627, Hunt Institute for Botanical Documentation), which forms part of the *Iconografía de la Flora Mexicana* compiled by Sessé and Mociño (1887, 1893), mentions both the

edibility and the aphrodisiac properties of *L. esculenta* subsp. *esculenta*. The bark of *L. e. matudae* is used in magic medicine for treatment of witchcraft, which is associated with Nahuatl invocation repeated in silent by the healer when gathering, preparing, giving the remedy to the patient, and ending the ritual. *Leucaena c. collinsii* from Chiapas is reported as antirheumatic (Díaz 1976) (Appendix 1).

These medicinal uses contrast with reports of toxicity of the leaves, seeds and pods for cattle, a fact already known by Spanish conquerors (Zárate 1997): When eaten, it causes hair-loss and, in ruminates, goiter. The responsible of this effect is the mildly toxic amino acid mimosine, which in ruminants is degraded to the potent goiterogen 3-hydroxy-4-1H pyridone (DHP). Toxic effects in ruminants may be avoided inoculating cattle with the bacteria *Synergistes jonesii*, which is capable of degrading DHP (Jones and Megarrity 1986). Biological activity of mimosine in animal cells has been attributed to the decondensation of chromatin and nucleolar fibrillar component (Vogt 1991). This highly specific protein synthesis inhibition may explain the loss of hair and the reported properties against infections and a broad range of parasites. This fact strongly suggests that *Leucaena* spp. have potential in the treatment of tumors.

Economic importance

Sale of several species of *Leucaena* is common in markets of many parts of Central Mexico. Among these markets are local weekly and daily marketplaces as well as established markets. In markets, *guajes* are sold in permanent stalls and by temporal vendors. In the main supply centers in Mexico City, *guajes* are traded in large scale by specialized merchants called *acaparadores*, who buy *guajes* from local producers. In this and other large towns and cities *guajes* are usually offered together with ethnic plant and animal foodstuffs. Less frequently, they may be found along more common vegetables such as potatoes, carrots, celery, tomatoes, etc., rarely, in supermarkets.

The legumes of the short day plant *L. e. esculenta*, and those of *L. e. paniculata* which mature during the rainy season, are replaced during most part of the year by *L. l. glabrata*, which produces legumes all year round, as long as water is provided. Regionally, the legumes of *L. m. macrophylla* (State of Mexico) are offered; so are the leaves, pod galls (*bolochocos*) and dry seeds of *L. esculenta* (*guajesquite*) (Guerrero, Morelos and Puebla); the fresh legumes of *L. cuspidata* Standley are sold in the weekly market of Ixmiquilpan, Hidalgo, during the production season (September). Legumes of *L. confertiflora* Zárate subsp. *adenotheloidea* Zárate (1994), both cultivated and gathered wild at Chapulco, Puebla, and nearby locations, are sold in local markets in the area of the Tehuacan Valley. Sold products come mainly from cultivated populations, but may also have wild or somewhat managed provenance. In the first case are all instances of *L. l. glabrata*, and most cases of sale of *L. esculenta* and *L. c. adenotheleidea*. Wild provenance is dominant in sold products of *L. macrophylla* and *L. cuspidata*. *Guajesquite* made from *L. e. esculenta* is mainly from wild trees, although there is evidence of possible long history of management of some populations (Casas and Caballero 1996). The pods of *L. c. adenotheleidea* sold in markets come from both cultivated and wild trees. Most taxa are known to be considered edible and are gathered from wild or somewhat altered populations (Appendix 1).

Leucaena esculenta

This species is native to the Balsas Basin at mid elevations (up to about 2000 m), it is found cultivated in this area and in Central Mexico, in Zacatecas, Jalisco, Hidalgo, Puebla, Veracruz, Michoacán, México, Guerrero, Morelos, Oaxaca and Chiapas (Zárate 1994:132, figure 6). Outside of this area it is occasionally found cultivated. The subspecies *esculenta* is common in the northern and western part of the distribution, the subspecies *paniculata* is found at higher altitudes in Zacatecas, Puebla, Guerrero, Morelos and Oaxaca. In Oaxaca, the characteristics distinguishing subspecies *esculenta* and *paniculata*—respectively, angled branches and red flowers vs. terete branches and reddish flowers, among others—are frequently combined in cultivated individual trees. Local wild populations of *L. e. paniculata* do not have such mixed characteristics (Zárate 1994). This fact, together with the above mentioned overlap in phenology, may be due to hybridization between both subspecies, as suggested by the polyploidy of these southern populations of the *guaje rojo*. Archaeobotanical evidence supports that such hybridization would have derived from the diffusion of *L. e. esculenta* to areas with native *L. e. paniculata* populations (Zárate 1994). Subspecies *paniculata* is sometimes cultivated, particularly in the margins of the distribution of subspecies *esculenta*, at or above 2000 m, in the states of Morelos, Puebla and Oaxaca. Subspecies *matudae*, is endemic to the Central Balsas Basin area, and has not been seen cultivated (Zárate 1994).

The *guaje rojo* is gathered from wild and managed trees for consumption of the fresh (green) seeds, which are eaten raw or cooked. The reddish legumes—tied up in bundles—are sold in markets in many parts of Mexico. Subspecies *esculenta*, is deciduous, flowering while leafless—an adaptation of tropical dry tropical forest trees. Legumes of most highly prized *L. e.* subsp. *esculenta* trees (*hueyuaxin*) mature in the Spring, while other populations—having lower quality—mature later. Thus, the legumes of *guaje rojo* are available from August to March. Subspecies *paniculata* matures during the Summer and Fall. The Valley Zapotec from Mitla, Oaxaca, take advantage of both subspecies, recognizing them as *lya gusghi* (*lya*, Valley Zapotec generic name, and *gusghi*, rainy season; “rainy season *guaje*”) and *lya kures* (similarly, “dry season *guaje*”) (Messer 1978; Zárate 1994).

Within the heartland of the *guaje rojo*, in the Cañada Region in Guerrero, the seeds of subsp. *esculenta* are extensively gathered from wild and managed populations to be prepared as *guajesquite* which may be stored for further use. It is sold in local markets (e.g., Iguala, Guerrero and Cuernavaca, Morelos) by seed merchants. Within this area, another form of storable preparation is known: the fresh seeds are ground into a bread-like cake and stored wrapped in plastic after being sun-dried. This preparation is consumed in stew-like dishes, with or without meat. According to Casas and Caballero (1996), these two preparations are the only wild food resources stored by the Mixtec people in Guerrero. This “*guaje* bread” may be the same noticed during the sixteenth century by Hernández (1960; Zárate 1997).

Management. These trees (both subspecies) are managed in various agricultural systems, grading in intensity, including follow cultivation in dry tropical forests (Casas and Caballero 1996), home gardens, and in high density pure stands. Frequently, it is planted along water channels (*apantles*) and in furrow ridges between *milpas* (*bordos*). Vegetative propagation is not practiced for any species of the genus, always being seed-propagated, commonly planted directly, but they can also be transplanted; in some cases, the presence of a seed-bank makes planting unnecessary; in these cases, selection of stands is by means of elimination-favoring.

Diffusion. Cultigens of the species seem to have been dispersed from some parts of the Balsas Basin to all parts of the range of cultivation. Some places of origin of cultigens known today are the upper valleys of Morelos (Cuernavaca and surrounding areas), an area in the State of Mexico (Temascaltepec area), and the Tierra Caliente region of Guerrero and Michoacán (Teleolapan-Tiquicheo area), all regions where Nahuatl is spoken.

Leucaena leucocephala

Subspecies *leucocephala* is native along the Caribbean Coast of Mexico, the Antilles, and Florida, while the subspecies *glabrata* is widespread in Mexico, but its native area is not completely certain (see below) (Zárate 1987, 1994). The subspecies *glabrata* is cultivated and has recently been dispersed as a weed. While being typical of humid tropical environments, in cultivation it has a broad ecological range. A cultigen initially identified as subspecies *leucocephala* (Zárate 1987, 1994) is known cultivated by the Coast Totonac of Veracruz, and by the Totonac and the Nahua from the Sierra Norte de Puebla region. (Zárate 1987, 1994). However, the identity of this plant is questionable, and it is likely that it is a hybrid of the subspecies *glabrata* and *L. pulverulenta*. In the Maya area native *L. l. leucocephala* is part of homegardens (Barrera 1980; Rico-Gray *et al.* 1990).

Management. In the Totonac region subspecies *glabrata* is managed in slash and burn milpas, acahuales (managed secondary vegetation) and in managed pastures (Kelly and Palerm 1952; Medellín 1990); elsewhere within its distribution it is mainly found in patios, homegardens and in pure stands (Lazos *et al.* 1988; Zárate 1994). Its establishment and production seem to depend largely on available water. In Jalcomulco, Veracruz, pure stands of *L. l. glabrata* are grown on the Jalcomulco River banks, apparently forming spontaneous hybrids with native *L. diversifolia* (Schldl.) Benth. subsp. *diversifolia* (Zárate 1994).

Diffusion. This species colonized the tropics of the World through European introduction via Philippines (Zárate 1987, 1997, 1998). However, the aggressive subspecies *leucocephala* has become a problem for some countries, causing the introduction of the more useful subspecies *glabrata* (Dijkman 1950, Anonymous 1984, Hughes 1993). This trend has reached Mexico, where importation of germplasm is occurring even today.

Cultigens of subspecies *glabrata* probably originated along rivers in the Sierra Madre del Sur or along the southern Pacific Coast of Mexico. From here, it reached its present area of traditional cultivation along Michoacán, Guerrero, Morelos, Puebla and Oaxaca. Archaeological evidence suggests that *L. l. glabrata* was introduced to the Tehuacan Valley during the Postclassic, and perhaps to the Gulf of Mexico area, associated to irrigation agriculture (Zárate 1998). The cultivation of *L. l. glabrata* occurs where water is available and low temperatures do not limit its growth. Conversely, however, cultivation of *L. esculenta* does not occur at low elevations and may be damaged by excessive humidity (Zárate 1994).

Other cultivated taxa

Other taxa are cultivated in lower degree, some newly introduced cultigens, others seeming traditional. In the first case, the *guaje zacatzin*, *L. c. adenotheleidea* is a small, multiple-stemmed tree cultivated at 1800–2000 m above sea level in Chapulco, Puebla (Zárate 1984, 1994). The ethnobotanical evidence indicates that this shrubby tree was initially planted at the beginning of the present century. It is grown in home gardens with other trees in borders limiting the milpas. Native populations exist in the neighboring Sierra de Zongolica, where it has traditionally been gathered for consumption, trade and sale (Zárate 1994). Irrigation seems to be causing the preference of the *guaje zacatzin* over the older cultigens of the *guaje colorado* (*L. e. paniculata*), because the latter is damaged by constant moisture while the first responds with luscious growth and abundant legume production (Zárate 1994).

In the same case is *L. cuspidata* Standley, a small tree from arid vegetation in San Luis Potosí, Querétaro and Hidalgo (Zárate 1994), of incipient cultivation at the Mezquital Valley (Hughes 1993). As a tradition, the Otomi people gathered this shrub's legumes (Zárate 1994) and currently are turning to their cultivation.

Of unknown antiquity in cultivation, *L. lanceolata* —belonging to *Leucaena* Section *Macrophylla* Zárate (1994)— is grown in green fences for fodder by the Huaves of San Mateo del Mar, Oaxaca (Zizumbo and Colunga 1982).

Two other taxa are grown in living fences in Southern Mexico: *L. c. collinsii*, and *L. shannonii* J. D. Smith subsp. *shannonii*. Both taxa are of Central American affinity and are Mexican subspecies (Zárate 1994) disjoint from other subspecies in Central America (Hughes 1993). Antiquity of their cultivation is unknown.

Management and agricultural systems

Production of *guajes* occurs in various types of managed systems. The degree of intention and the effectiveness of these systems ranges from individual selection of trees *in situ* (without planting) — *L. e. esculenta* (Casas and Caballero 1996), and *L. l. leucocephala* (Kelly and Palerm 1952; Medellín 1990; Zárate 1994); the favoring and encouragement of volunteer recruits in culture — *L. e. paniculata* in Chapulco, Puebla (Zárate 1994); to the planting of seeds, directly to the fields — *L. e. esculenta* (Casas and Caballero 1996), *L. l. glabrata*, and *L. c. adenotheleidea*— or *ex situ* to be transplanted — *L. c. adenotheleidea*.

Physical factors such as climate, soil and vegetation influence the decision about which taxa to cultivate, but the choice is also influenced by cultural factors. The main types of agricultural systems in which *Leucaena* spp. are cultivated are: slash and burn systems such as managed acahuales, vanilla stands and milpas — *L. l. glabrata* (Medellín 1990); in mixed permanent “bordos” —with or without irrigation— in tropical dry forest fallow cultivation, home gardens, and mixed orchard-milpa systems — *L. e. esculenta* and *L. e. paniculata* (Casas and Caballero 1996; Zárate 1994) and *L. c. adenotheleidea* (Zárate 1994), and; in permanent monoculture stands — *L. e. esculenta*, *L. e. paniculata* and *L. l. glabrata* (Casas and Caballero 1996; Zárate 1994).

CONCLUSIONS

Relative importance of taxa.—The taxon with most ethnobotanical relevance in Mexico is *L. e. esculenta*, followed in order of importance by *L. l. glabrata*. The native area of *L. e. esculenta*; has been approximately outlined, also it has been determined that the highly prized cultigens of this species (the *hueyuaxin*) originate in the higher portions along the northern border of this region.

The geographic origin of *L. l. glabrata* and of its cultivation is less certain. Most probably, the taxon is native along the rivers draining from the Mexican Pacific slopes. As mentioned, the reviewed archaeological evidence suggest that this cultigen did not originate in the Gulf of Mexico area, rather, it was likely introduced to Eastern Mexico from some place within the Balsas Basin area during the Postclasic. However, *L. l. leucocephala* seems native to the Yucatan Peninsula and across the Tehuantepec Isthmus (Zárte 1994).

A Central American cultivation area is recognized which is characterized by management in living fences of native taxa. Mexican subspecies of *L. collinsii* and *L. shannonii* (Zárte 1994) are cultivated in the northern portion of this area extending into Guatemala (Hughes 1993). The tradition associated to this area seems independent from those in the Balsas and Gulf of Mexico regions. History of migrations of the Pipil Nicarao (Fowler 1989) could have influenced this cultivation tradition, but this is unknown. While *L. esculenta* did not diffuse beyond Mexico, the knowledge of the genus did: the Pipil language from El Salvador records the word *wa:xin*, plural, *wahwa:xin*, meaning *guaje* tree (Campbell 1985).

The ethnobotanical evidence and the domestication of Leucaena.—A model for the process of domestication of the taxa in *Leucaena* has been proposed (Zárte 1998), which is based on extensive selection of taxa and cultigens —i.e., occurring in an ample geographic region (the distribution range of the taxa) and over a long time period—; *in situ* selection of populations; and eventual diffusion of cultigens out of their areas of origin. These inferences are supported by phytogeographical (distribution populations), ethnohistorical, archaeobotanical, and genetical evidences (Zárte 1994, 1997, 1998). Ethnobotany of the genus in Mexico uncovers a geographic mosaic of taxa-cultures composed of wild, native taxa, in areas where local people gather and know each one as part of their knowledge of the environment. Overlapped with this pattern, some taxa are mostly found under more intense forms of management, and genetic variation present is apparently more or less determined by the history of such management. These facts may be observed as ethnobotanical manifestations: people recognize and apprise the quality of their plants, and of those from the region and beyond; accordingly, people make attempts to improve the quality of their plantings either by introducing genetic material (seeds in this case), by elimination and favoring of present trees; or by a combination of both. Thus land race populations in areas where these were introduced are usually accompanied by introduced higher quality cultigens. The distribution of these prized cultigens aid in charting their provenance and diffusion patterns.

Culturally, this situation in which a few taxa are widespread and cultivated, while other are gathered and relevant only at local scale, is the consequence of the historical interaction between economic tradition, species distribution, ecological importance, and relative importance of cultural groups. There is a noticeable cultural identity of the most relevant taxa, their uses and their management with Nahuatl speakers in Central Mexico. The magic-medicine use of *L. e. matudae*

Culturally, this situation in which a few taxa are widespread and cultivated, while other are gathered and relevant only at local scale, is the consequence of the historical interaction between economic tradition, species distribution, ecological importance, and relative importance of cultural groups. There is a noticeable cultural identity of the most relevant taxa, their uses and their management with Nahuatl speakers in Central Mexico. The magic-medicine use of *L. e. matudae* mentioned above is an important geographical and cultural indicator because it matches with the area of major alimentary relevance of the *guajes*, and because it provides cultural identity clues. The context of the use of these magic medicine is similar in many respects to that described by Aguirre-Beltrán (1992) for *Ollololqui* (*Ipomoea corimbosa*). In general, such similarities include invocation, ritual performance, participants attitudes, patient motivations and effects of treatment.

Other clues come from: Sixteen Century accounts of its importance for Nahuatl speakers (Zárate 1987); phytogeography (Zárate 1994); and, previously discussed archaeological evidence of diffusion of *L. e. esculenta* to neighboring Mixtec and Zapotec peoples. Also, evidence of diffusion of *L. l. glabrata* to the Tehuacán Valley, putatively through irrigation, has been associated to Nahuatl or Mixtec speakers on the basis of ceramic findings (MacNeish *et al.*, 1970).

The cultivation of the *guaje verde* is, in general, associated with that of *L. e. esculenta* in the areas where both exist. However due to ecological conditions, *L. l. glabrata* is cultivated in places where the *guaje rojo* would not grow, areas which include many ethnic groups besides Nahuatl speakers. The Nahuatl identity of this species is weaker than that of *L. e. esculenta*. It seems to have been of relative secondary importance to the Sixteen Century Nahuatl speakers (Zárate 1997), yet its diffusion could have been also associated with these ethnic groups, as suggested by archaeology (Zárate 1998). All this indicates that Nahuatl speakers have been the main diffusers of the knowledge, use and cultivation of *L. e. esculenta* and *L. l. glabrata*. It remains to be known if ancient gatherers of *guaje rojo* seeds were actually Nahuatl speakers, since when they did this, and whether they learned this from other people; question which may only be answered by archaeology.

New domestication processes and production systems are being generated for the trees and shrubs of the genus *Leucaena* in Mexico, apparently, even faster than the promotion of the "modernized" uses, i.e. those praised by International researchers—which are sometimes largely ignorant of traditional uses in Mexico; this brings about incipient domestication of taxa formerly gathered from the wild. In this last case there are at least two taxa, both from dry environments: *L. cuspidata* in the Mezquital Valley, and *L. c. adenotheloidea* near the Tehuacan Valley. In the latter case, innovation is observed as variation in the management techniques used, a diversification which contrasts with more or less fixed traditional management of previously established cultigens in the same place.

ACKNOWLEDGMENTS

This paper is part of the author's doctoral dissertation in the Facultad de Ciencias, UNAM, supported, in part, by CONACyT (reg. 49993). It was made possible by numerous field informants. The Herbario Nacional (MEXU) and the Jardín Botánico, Instituto de Biología, UNAM gave support to the ethnobotanical exploration in Mexico. The Hunt Institute for Botanical Documentation kindly

- AGUIRRE-BELTRÁN, G. 1992. Obra Antropológica. VIII. Medicina y Magia: El Proceso de Aculturación en la Estructura Colonial. Universidad Veracruzana. Instituto Nacional Indigenista. Gobierno del Estado de Veracruz. Fondo de Cultura Económica. pp.126-133.
- ALCORN, J. 1984. Huastec Mayan Ethnobotany. University of Texas Press. Austin.
- BARRERA, A. 1980. Sobre la unidad de habitación tradicional campesina y el manejo de los recursos bióticos en el área maya yucatanense. I. Árboles y arbustos de los huertos familiares. *Biótica* 5 (3):115-128.
- _____, A.V. BARRERA and R.M. LÓPEZ-FRANCO. 1976. Nomenclatura etnobotánica Maya. Una interpretación taxonómica. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Colección Científica. Etnología. No. 36. Mexico City.
- BYE, R. 1993. The role of humans in the diversification of plants in Mexico. In T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, and J. Fa, eds. *Biological Diversity of Mexico*. Oxford University Press. N.Y. pp. 707-731.
- CABALLERO, J. 1994. La dimension culturelle de la diversité végétale au Mexique. *Journal D'Agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquee, Nouvelle Série* 36:145-158.
- CAMPBELL, L. 1985. The Pipil Language of El Salvador. Mouton Publishers. N.Y. pp. 564.
- CASAS, A. 1992. Etnobotánica y procesos de domesticación en *Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé ex A. DC.) Benth. M. Sc. thesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico City.
- _____, and J. CABALLERO. 1996. Traditional Management and Morphological Variation in *Leucaena esculenta* (Fabaceae: Mimosoideae) in the Mixtec Region of Guerrero, Mexico. *Economic Botany* 50(2):167-181.
- _____, J.L. VIVEROS, E. KATZ and J. CABALLERO. 1987. Las plantas en la alimentación Mixteca: una aproximación etnobotánica. *América Indígena* 47 (2):317-343.
- _____, _____, and J. CABALLERO. 1994. Etnobotánica mixteca: Sociedad, cultura y recursos naturales en La Montaña, Guerrero. Colección Presencias. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes. Instituto Nacional Indigenista. Mexico City.
- _____, J. CABALLERO, C. MAPES and S. ZÁRATE. 1997. Manejo de la vegetación, domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 61:31-47.
- 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 Mexico. Monografías Científicas. Instituto Mexicano para el Estudio de las Plantas Medicinales, A. C. Mexico City.
- DIJKMAN, M., 1950. *Leucaena* a promising soil erosion control plant. *Economic Botany* 4:337-349.
- FELKER, P., 1981. Uses of tree legumes in semiarid regions. *Economic Botany* 35:174-186.
- FOWLER, W. R. 1989. The cultural evolution of ancient Nahua civilization. Pipil-Nicarao of Central America. The civilization of the American Indians, volume 194. University of Oklahoma Press.
- GONZÁLEZ-ORTEGA, J. 1929. Catálogo Sistemático de las Plantas de Sinaloa. Imprenta de la Escuela Preparatoria. Mazatlán.
- HERNÁNDEZ, F. 1960. Obras Completas. Tomo II. Historia natural de Nueva España, volume I. Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico City. pp. 128, 129, 131.
- HERNÁNDEZ-X., E. 1993. Aspects of plant domestication in Mexico: a personal view. In T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, and J. Fa, eds. *Biological Diversity of Mexico*. Oxford University Press. N.Y. pp. 733-753.
- HUGHES, C.E., 1993. *Leucaena* Genetic Resources: The OFI *Leucaena* Seed Collections and a Synopsis of Species Characteristics. Oxford Forestry Institute. Department of Plant Sciences. University of Oxford. Oxford.
- JÄCKLEIN, K., 1974. Un Pueblo Popoloca. Colección SEPINI. Serie antropología social, no. 25. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Mexico City.

- JONES, R.J. and MEGARRITY, R.G. 1986. Successful transfer of DHP-degrading bacteria from Hawaiian goats to Australian ruminants to overcome the toxicity of *Leucaena*. *Australian Veterinary Journal* 63(8):259-262.
- KELLY, I. and A. PALERM, 1952. The Tajin Totonac. Institute of Social Anthropology, publication no. 13.
- KENNEDY, D. S. 1992. Recetas rescatadas, 5: Guajes. *México Desconocido* 14 (185):48-51.
- LAZOS, C., E. and M.E. ÁLVAREZ-BUYLLA R. 1988. Ethnobotany in a tropical-humid region: The home gardens of Balzapote, Veracruz, Mexico. *Journal of Ethnobiology*. 8 (1):45-79.
- MACNEISH, R. S. 1970. *Ceramics. The Prehistory of the Tehuacán Valley*, vol. 3. University of Texas Press, Austin.
- MARTIN, G. J. 1995. *Ethnobotany: A Methods Manual*. Chapman and Hall. N.Y.
- MARTÍNEZ, M. 1979. *Catálogo de Nombres Vulgares y Científicos de Plantas Mexicanas*. Fondo de Cultura Económica. Mexico City.
- 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 and R. Blanton (eds.). Prehistory and Human Ecology of the Valley of Oaxaca, volume 5, part 2. Memoirs of the Museum of Anthropology. University of Michigan, no. 10. Ann Arbor. 140 p.*
- PAREDES-COLÍN, J., 1977. *Apuntes Históricos de Tehuacán*. Third edition. B.-Costa-Amic. Mexico City.
- PARRA, H. 1983. Especies nativas de utilidad alimenticia de Baja California Sur. Segunda reunión nacional sobre ecología, manejo y domesticación de las plantas útiles del desierto. Special publication no. 43. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. Mexico City. pp. 53-68.
- RICO-GRAY, V., J. G. GARCÍA-FRANCO, A. CHEMAS, A. PUCH and P. SIMA, 1990. Species composition, similarity, and structure of Mayan homegardens in Tixpeual and Tixcacaltuyub, Yucatan, Mexico. *Economic Botany* 44(4):470-487.
- RZEDOWSKY, J. 1978. *La Vegetación de México*. Limusa. Mexico City.
- SESSÉ, M. and J. M. MOCIÑO. 1887. *Flora Mexicana*. First edition. Oficina Tipográfica de la Secretaría de Fomento. Mexico City. pp. 257.
- _____ and _____. 1893. *Plantae Novae Hispaniae*. Second edition. Oficina Tipográfica de la Secretaría de Fomento. Mexico City. pp. 165.
- SIMÉON, R. 1977. *Diccionario de la Lengua Nahuatl o Mexicana. Siglo XXI*. Mexico City.
- STANDLEY, P. 1922. *Trees and Shrubs of Mexico*. Contributions of the United States National Herbarium 23:366-369.
- VÁZQUEZ, R., M. C. 1986. El uso de plantas silvestres y semicultivadas en la alimentación tradicional en dos comunidades campesinas del Sur de Puebla. B. Sc. thesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico City.
- VINES, R. A. 1960. *Trees, shrubs and woody vines of the Southwest*. University of Texas Press. Austin.
- VOGT, G. 1991. *In vivo* decondensation of chromatin and nucleolar fibrillar component by *Leucaena leucocephala* ingredient. *Biol Cell* 72:211-215.
- ZÁRATE, S. 1984. Domesticación incipiente del "Guaje zacatzin" Resúmenes del 9º Congreso Mexicano de Botánica, Mexico City. Contribution number. 381. pp. 237-238.
- _____. 1987. Taxonomic identity of *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, with a new combination. *Phytologia* 63 (4): 304-306.
- _____. 1994. Revisión del género *Leucaena* Benth. en México. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica* 65 (2):83-162.
- _____. 1997. Domestication of cultivated *Leucaena* (Leguminosae) in México: The sixteenth century documents. *Economic Botany* 51(3):238-250.

- _____. 1998. La domesticación de *Leucaena* (Fabaceae Mimosoideae) en México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 62, in press.
- ZIZUMBO, D. and P. COLUNGA. 1982. Los Huaves: apropiación de los recursos naturales. Departamento de Sociología Rural-Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo.

Appendix 1. Names, uses and distribution of *Leucaena* spp.

Taxon ¹	Common names ² /Language/ Meaning	Locality	Distribution	Uses	Management status
<i>L. macrophylla</i> Benth. subsp. <i>macrophylla</i>	<i>guaje blanco</i> ^a /Spanish/ "white <i>guaje</i> "	Morelos	Sierra Madre del Sur, from Nayarit to Oaxaca, Sierra Norte de Puebla.	Dry seeds eaten toasted; tender leaves eaten raw	Wild
	<i>guajillo</i> ^b Spanish/"small <i>guaje</i> "	Guerrero		Tender seeds eaten raw	"
	<i>zacaguaje</i> ^b /Spanish, from Nahuatl: <i>zacatl</i> , and <i>uaxln</i> <i>nduva cuallf nduva</i> <i>cuallo</i> ^d /Mixtec/"horse <i>guaje</i> "	Oaxaca		"	"
	<i>guaje de</i> <i>venado</i> ^a /Spanish/"deer's <i>guaje</i> " -	Mexico		Tender seeds eaten raw; fresh pods sold in local markets ^e	
<i>L. macrophylla</i> Benth. subsp. <i>nelsonii</i> (Britton et Rose) Zárate	<i>guaje risa</i> ^a /Spanish/"laughter <i>guaje</i> "	Guerrero	Sierra Madre del Sur, from Guerrero to Chiapas; Veracruz.	tender seeds eaten raw or cooked	Wild
<i>L. lanceolata</i> S. Watson subsp. <i>lanceolata</i>	<i>guajillo</i> ^f /Spanish/"small <i>guaje</i> "	Baja California Sur	Baja California Sur, Sierra Madre Occidental and Sierra Madre del Sur, from Chihuahua to Chiapas, Veracruz	Immature legumes eaten raw; dry seeds eaten toasted and grinded to powder ^f	Wild
	<i>guajillo</i> ^g /Spanish/"small <i>guaje</i> "	Sinaloa, Michoacán, Guerrero		Tender seeds eaten raw	"
	<i>bolillo</i> ^g /Spanish/"small-balls tree"	Sinaloa		"	"
	<i>nasiva</i> or <i>vasina</i> ^g /Guarigia/ <i>guaje</i> <i>guaje</i> ^a	Sonora Costa		" Forage	" Favored in pastures

Taxon ¹	Common names ² /Language/ Meaning	Locality	Distribution	Uses	Management status
	<i>napajteam</i> ^h /Huave/ unknown	Grande, Guerrero San Mateo del Mar, Oaxaca		Forage; living fence; wood for utensiles	Cultivated in living fences
	<i>yaga-la-sha-xi</i> ^a /Coast Zapotec/"rainy-season guaje"	Tehuantepec Isthmus, Oaxaca		Tender seeds eaten raw	Planted along irrigation channels
	<i>angelito</i> ^a /Spanish/"little angel"	Tehuantepec Isthmus, Oaxaca		Quality firewood	Wild
	<i>guaje</i> <i>sabanero</i> ^a /Spanish/"savanna <i>guaje</i> "; <i>ejote</i> ^a /Spanish/"string- bean tree"	Pochutla, Oaxaca		Tender leaves and seeds eaten raw; medicinal: for infections	"
	<i>guaje de</i> <i>zopilote</i> ^a /Spanish/"vulture <i>guaje</i> " <i>da yuuh</i> ^a /Chatino/"wild <i>guaje</i> "	Llano Grande, Oaxaca		Tender seeds and leaves eaten raw	"
<i>L. lanceolata</i> S. Watson subsp. <i>sousae</i> Zárate	<i>guaje</i> ; <i>ejote</i> ^a /Spanish/"string- bean tree"	Pochutla, Oaxaca	Southern Pacific Coast from Michoacán to Chiapas	Tender leaves and seeds eaten, taste sweeter (less pungent than that of subsp. <i>lanceolata</i>)	Wild
<i>L. retusa</i> Benth. ex A. Gray	golden-ball lead tree ¹	Texas and New Mexico	Texas, New Mexico, Coahuila, Chihuahua	Browsed by cattle	Wild
<i>L. shannonii</i> J. D. Smith subsp. <i>shannonii</i>	<i>cascahuite</i> ¹ /Spanish, from Nahuatl <i>uaxcuahuitl</i> /" <i>guaje</i> tree" <i>guaje</i> ^{a,j}	El Salvador	Chiapas to Nicaragua	Unknown	Wild
		Chiapas, Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua		Living fence	Wild and cultivated in living fences
	<i>frijolillo</i> ^j /Spanish/"small bean"	Honduras		Unknown	Wild

Taxon ¹	Common names ² /Language/ Meaning	Locality	Distribution	Uses	Management status
	<i>guajillo</i> ¹ /Spanish/"small <i>guaje</i> "	Guatemala		"	"
	<i>vaina</i> ¹ /Spanish/"legume"	Nicaragua		"	"
<i>L. shannonii</i> J. D. Smith subsp. <i>salvadorensis</i> (Standley ex Britton et Rose) Zárate	<i>guacamaya de montaña</i> ^k /Spanish/"mountain <i>guacamaya</i> " <i>sepia</i> ¹ /Spanish/probably refers to dye or color <i>guaje</i> ¹	Jocoro, Morazán, El Slavador, Estelí, Nicaragua	El Salvador, Honduras and Guatemala	Unknown "	Wild "
<i>L. shannonii</i> J. D. Smith subsp. <i>magnifica</i> Hughes	<i>guaje</i> ¹ ; <i>vainillo</i> ¹ /Spanish/"small-legume tree"	El Rincón, Guatemala	Chiquimula Valley, Guatemala	Unknown	Favored
<i>L. leucocephala</i> (Lam.) de Wit subsp. <i>leucocephala</i>	<i>huaxtl, uaxtlm, xaxim</i> ^{b,n} /probably derived from Nahuatl/ <i>guaje</i>	Yucatán	Gulf of Mexico, Yucatán Peninsula and Tehuantepec Isthmus	Medicinal, antiparasitary and against chicken lice. Not eaten	Favored in slash and burn milpas and intensely managed pastures
<i>L. leucocephala</i> (Lam.) de Wit subsp. <i>glabrata</i> (Rose) Zárate	<i>guaje verde</i> ^{a,c,d} /Spanish/"green <i>guaje</i> " <i>telekes</i> or <i>lll^k kiwilllak lllake</i> ^{a,m} /Totonac/ "smelly legume" <i>guash</i> ^a /Nahuatl/ <i>guaje</i> <i>guaje blanco</i> ^a /Spanish/"white <i>guaje</i> " <i>auaxin</i> ^{a,o} /Nahuatl/"water <i>guaje</i> ;" <i>calluaxin</i> ^a /Nahuatl/"house <i>guaje</i> " <i>nduva cult</i> ^{a,c,d} /Mixtec/"green <i>guaje</i> " <i>nduva manso</i> ^c /Spanish/"tame <i>guaje</i> "	Morelos, Guerrero Papantla, Veracruz Northern Puebla Oaxaca Guerrero Puebla Guerrero	Widespread in lowlands, Central and Southern Mexico to Nicaragua	Tender seeds eaten raw or cooked; leaves eaten raw; medicinal; sold in markets " " " " "	Cultivated and probably escaped in disturbed environments or native in riparian environments Favored and planted in slash and burn milpas " Cultivated Cultivated, escaped or native in riparian environments "

Taxon ¹	Common names ² /Language/ Meaning	Locality	Distribution	Uses	Management status
<i>L. esculenta</i> (Moc. et Sessé ex A. DC.) Benth. subsp. <i>esculenta</i>	<i>guaje rojo</i> ; <i>guaje colorado</i> ^{a,j} /Spanish/"red <i>guaje</i> "	Jalisco, Michoacán, Guerrero, Puebla, Oaxaca	Sierra Madre del Sur, Jalisco, Hidalgo, Puebla, Veracruz, Michoacán, México, Morelos, Guerrero, Oaxaca	Seeds and leaves eaten raw; tender seeds cooked; dry seeds eaten toasted; sold in markets	Wild, planted, favored, escaped
	<i>uaxin</i> ^{a,o} /Nahuatl/ <i>guaje</i>	Guerrero, Morelos, Puebla			
	<i>uaxin chichiltic</i> ^a /Nahuatl/"red <i>guaje</i> "				
	<i>hueyuaxin</i> ^{a,o} /Nahuatl/"large <i>guaje</i> "				
	<i>guaje de Castilla</i> ^a /Spanish/"Castilian <i>guaje</i> "				
	<i>lya kures</i> ^{a,p} /Mitla Zapotec/"dry season <i>guaje</i> "	Oaxaca		"	Planted, favored, ruderal
	<i>nduva cuad</i> ^{a,c,d} /Mixtec/"red <i>guaje</i> "	Guerrero, Puebla, Oaxaca		"	planted, favored, wild
	<i>nduva cuad</i>	Guerrero		"	"
	<i>na^nu</i> ^a /Mixtec/"wide red <i>guaje</i> "; <i>nduva cuad</i>				
	<i>cuatl</i> /Mixtec ^c "thin red <i>guaje</i> "				
<i>libad lo</i> ^a /Coast Mixtec/"red <i>guaje</i> "	Oaxaca		"	Planted, favored	
<i>al pa la</i> ^b /Chontal/unknown					
<i>pa la</i> ^b /Chontal/unknown					
<i>yaga la</i> ^{a,b} /Zapotec/" <i>guaje</i> "					
<i>éfe</i> ^a /Otomi/" <i>guaje</i> "	Hidalgo		"	"	
<i>L. esculenta</i> (Moc. et Sessé ex A. DC.) Benth. subsp. <i>paniculata</i> (Britton et Rose) Zárate	<i>guaje barbero</i> ^a /Spanish/"barber's <i>guaje</i> " <i>pepetoaxin</i> ^a /Nahuatl/"mucilaginous <i>guaje</i> "	Morelos	Zacatecas, Puebla, Morelos, Oaxaca	Believed to cause hair to fall when eaten	Wild

Taxon ¹	Common names ² /Language/ Meaning	Locality	Distribution	Uses	Management status
	<i>guajal de campo</i> ^a /Spanish/"wild <i>guaje</i> " <i>lobada le eg</i> ^a /Zapotec/"wild <i>guaje</i> " <i>lya gusgh</i> ^{a,p} /Mitla Zapotec/"rainy-season <i>guaje</i> "	Oaxaca		Tender seeds occasionally eaten	Wild
	<i>guajal de cerro</i> ^a /Spanish/"wild <i>guaje</i> tree" <i>guaje colorado</i> ^a /Spanish/"red <i>guaje</i> "	Puebla		Tender seeds eaten; sold in markets	Favoured and planted
	<i>nduva nducht</i> ^{c,d} /Mixtec/"bean <i>guaje</i> " <i>guaje de guanduchi</i> ^c <i>guajentuchi</i> ^A /Spanish/"bean <i>guaje</i> " <i>guaje rojo</i> ^a /"red <i>guaje</i> "	Guerrero		"	Wild
<i>L. esculenta</i> (Moc. et Sessé ex A. DC.) Benth. subsp. <i>matudae</i> Zárate	<i>guaje retinto</i> ^a /"dark-red <i>guaje</i> " <i>chiquimoluxin</i> ^a / Nahuatl/"nightingale <i>guaje</i> " or "cleft-wood <i>guaje</i> " <i>guaje</i> <i>jilguero</i> ^j /Spanish/"nightingale <i>guaje</i> " <i>guaje</i> <i>chismoso</i> ^a /Spanish/"gossiping <i>guaje</i> " <i>guaje brujo</i> ^{a,i} /Spanish/"witch <i>guaje</i> " <i>nduva</i> <i>ticuanda</i> ^q /Mixtec/unknown <i>guaje ticuanda</i> ; <i>guaje de</i> <i>hielote</i> ^q /Spanish/unknown	Guerrero	Central Balsas Basin, Guerrero	seldom eaten; bark vulnerable and in magic medicine	wild
<i>L. collinsii</i> Britton et	<i>guaje</i> ; <i>guaje colorado</i> ^a /"red	Chiapas	Chiapas to Northern	Tender seeds eaten raw	Wild and planted in living

Taxon ¹	Common names ² /Language/ Meaning	Locality	Distribution	Uses	Management status
Rose subsp. <i>collinsii</i>	<i>guaje</i> ^a <i>guash</i> ^{a,j} /Nahuatl/ ^a " <i>guaje</i> " <i>guash de monte</i> ⁱ /Nahuatl and Spanish/ ^a "wild <i>guaje</i> " <i>chijllp</i> ⁱ /Tojolabal/chij means sweet: "sweet <i>guaje</i> "		Guatemala		fences
<i>L. cuspidata</i> Standley subsp. <i>cuspidata</i> and <i>L. cuspidata</i> Standley subsp. <i>jacalensis</i> Zárate	' <i>éfé</i> ^e /Otomi/ <i>guaje</i> ; ' <i>éfé de cerro</i> ^j /Spanish/ ^a "wild <i>guaje</i> " <i>uaxi</i> ^a /Nahuatl/ ^a " <i>guaje</i> "	Hidalgo	San Luis Potosi, Hidalgo, Queretaro,	Tender seeds eaten raw; sold in markets	Wild, cultivated
<i>L. confertiflora</i> Zárate subsp. <i>confertiflora</i>	<i>guaje</i> ^a	Oaxaca, Puebla	Oaxaca, Puebla	Unknown	Wild
<i>L. confertiflora</i> Zárate subsp. <i>adenotheloidea</i> Zárate	<i>guaje zacatzin</i> ^a /from Nahuatl/ ^a "wild <i>guaje</i> "	Puebla	Sierra de Zongolica, Puebla	Tender seeds eaten raw or cooked; sold in markets	Wild, planted
<i>L. diversifolia</i> (Schldl.) Benth. subsp. <i>diversifolia</i>	<i>guaje</i> ; <i>guaje blanco</i> ^a /Spanish/ ^a "white <i>guaje</i> "	Jalapa, Veracruz	Central Veracruz	Tender seeds eaten raw	Wild, tolerated
<i>L. diversifolia</i> (Schldl.) Benth. subsp. <i>stenocarpa</i> (Urban) Zárate	<i>La-aye-ti</i> ⁱ /Zapotec/ ^a "small <i>guaje</i> "; <i>lobadaviyin</i> ^a / Zapotec/ ^a "bird <i>guaje</i> " <i>shashib</i> ; <i>shashibtez</i> ; <i>xaxib</i> ; <i>ch'ich'né</i> ⁱ /Tzeltal/unknown	Oaxaca Chiapas	Sinaloa, Durango, Jalisco, México, Morelos, Guerrero, Oaxaca, Chiapas. Guatemala, Honduras, El Salvador	Tender seeds eaten raw "	Wild "
<i>L. pulverulenta</i> (Schldl.) Benth.	<i>guañas</i> ^a /Chichimec/ <i>guaje</i>	San Luis Potosí	Eastern flank of the Sierra Madre Oriental, Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, Hidalgo, Veracruz, Oaxaca	Tender flower buds and seeds eaten raw	Wild

Taxon ¹	Common names ² /Language/ Meaning	Locality	Distribution	Uses	Management status
	<i>guaje</i> ; <i>guashe</i> ; <i>huache</i> /from Nahuatl/" <i>guaje</i> "	Puebla and Hidalgo (Sierra Norte de Puebla)		"	"
	<i>illiakwi</i> ^{a,m} /Totonac/" <i>guaje</i> tree"	Totonacapan in Veracruz		"	"
	<i>tze</i> ^a /Mazatec/ <i>guaje</i>	Oaxaca, Sierra de Huautla		"	"
	<i>thuk</i> ^r /Huastec/ <i>guaje</i>	San Luis Potosí		Tender leaves and seeds eaten raw; leaves in medicinal preparations	"
<i>L. X brachycarpa</i> (Urban) Zárate	Unknown		Oaxaca, Eastern Sierra Mazateca	Unknown	Wild
<i>L. greggii</i> S. Watson	Unknown		Coahuila, Nuevo León	Unknown	Wild
<i>L. involucrata</i> Zárate	<i>barra blanca</i> /Spanish/"white bar"	Sonora	Sonora	Unknown	Wild

¹Taxa follow Zárate (1994). Central American taxa are included for completeness.

²Sources: a. Field observation; b. Martínez 1979; c. Casas and Caballero 1996; d. Casas *et al.* 1994; e. R. Bye and E. Linares, personal communication; f. Parra 1983; g. González-Ortega 1929; h. Zizumbo and Colunga 1980; i. Vines 1960; j. Herbarium label; k. Standley 1925; l. Hughes 1993; m. Kelly and Palerm 1952; n. Barrera *et al.* 1980; o. Hernández 1960; p. Messer 1978; q. Casas 1992; r. Alcorn 1984.

**6. GENÉTICA: GENÉTICA DE POBLACIONES SILVESTRES Y MANEJADAS DE
LEUCAENA ESCULENTA EN LA MONTAÑA DE GUERRERO, MÉXICO**

Manuscrito en preparación para *Amer. J. Bot.*

ABSTRACT

In order to analyze the possible genetic consequences of in situ management of *L. esculenta* subsp. *esculenta*, eight allozyme loci were studied in half-sib families from one wild and one managed (in situ selectively cleared) population from La Montaña de Guerrero and from a reference sample (wild, feral and cultivated) from Morelos, Puebla and Guerrero, Central Mexico. Genetic variation, population structure and mating system were analyzed. All loci showed high variation (80% polymorphic loci at 95% level; 2.4-2.8 mean number of alleles per locus). All progenies showed heterozygous deficiency, but wild and managed parental inbreeding coefficients were negative, suggesting heterosis. Progenies of managed populations differ from those of the wild and reference samples (Nei's unbiased identities 0.874-0.934). Biparental endogamy is suggested by outcrossing rate estimations: $t_m = 0.644$ (S.E. 0.094), and 0.645 (S.E. 0.193); $t_s = 0.576$ (S.E. 0.189), and 0.523 (S.E. 0.182) for managed and wild samples respectively; and Wright's statistics ($F_{IS} = 0.304$). Subpopulation differentiation is significant ($F_{ST} = 0.142$). The species is self-incompatible and deviations from the mixed mating model were found. Indirect estimates of products of effective population size (N_e) by the proportion of migrants (N_m) were moderate, as were the N_e values. Variation due to ecotypic differentiation (related to altitude), prolonged artificial selection, and introduction from other areas was supported. A model of domestication of seed-propagated trees is suggested, based on extensive and in situ selection of locally adapted populations, and their diffusion to other areas.

Key words: genetics of tree domestication; isozymes; *Leucaena*.

GENETICS OF WILD AND MANAGED POPULATIONS OF *LEUCAENA ESCULENTA* SUBSP. *ESCULENTA* (FABACEAE; MIMOSOIDEAE) IN LA MONTAÑA OF GUERRERO, MEXICO¹

Use and cultivation of the *guaje rojo*, “red *guaje*,”— *Leucaena esculenta* (Mociño et Sessé ex A. DC) Benth. subsp. *esculenta* (Zárate, 1994) (*L. e. esculenta*), is widely represented in human cultures of Central Mexico since ancient times (Zárate, 1997, 1998). Its young leaves, floral buds, immature legumes, and mature seeds—either green or dried—are used as food by people. Leaves, pods and bark are medicinal for humans and domestic animals. Wood is valued as construction material and as firewood. Within its natural geographic range in Central Mexico (Fig. 1) its cultivation is represented in yards, corn field borders and as pure stands (Zárate, 1982, 1994; Vázquez, 1986; Casas, 1992). Wild populations are distributed throughout the Balsas River Basin (Fig. 1).

Studies of gathering, management and cultivation of the *guaje rojo* among Mixtec and Nahuatl people's in La Montaña region, Guerrero, Mexico (Casas and Caballero, 1996) described how these *guaje* trees are classified by the quality of their fruits and seeds, which are used as food. Based on characteristics of these parts, people use *guajes* from wild, tolerated and cultivated populations. A morphological analysis made by Casas and Caballero (1996) showed that preferred phenotypes—trees with larger legumes and fewer, but larger, seeds—were more abundant in the managed population, compared with the unmanaged (wild) population studied. Cultivated populations were considered by Casas and Caballero (1996) to be putatively derived mainly from local unmanaged populations. These authors suggest that such long term selective tolerance of trees in the managed population involves an in situ domestication process. Respect to unmanaged and managed in situ populations, morphological characters of trees cultivated in orchards showed a broader variation range, which was interpreted as a consequence of the diversity of seed provenance. Because similar phenotypes were found in all three management conditions, the authors considered the observed differences to be more probably genetical than environmental (Casas and Caballero, 1996).

Given the above, in situ selection may speed-up the otherwise slow process of character fixation typical of outbreeding trees such as *L. e. esculenta*. While the possibility of gene flow was considered by Casas (1992), the consequence of the mating system in cultivated stands remained to be investigated—i.e., the effects of genetic segregation in cultivated trees, which are mostly first generation, or descendants from a low number of planted generations. However, in cultivated tree populations, the effect of gene flow may also be diminished due to the fact that progeny from orchards is not necessarily sown. Also, given the length of the life cycle, the effects of segregation,

¹ Sergio Zárate, Nidia Pérez-Nasser, Alejandro Casas. Instituto de Ecología, Departamento de Ecología de los Recursos Naturales, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 95-3, Morelia, Michoacán 58089, México.

The authors thank Luis E. Eguiarte and Daniel Piñero for their valuable comments on the manuscript. Juan Luis Viveros, Jorge Cabrera and José Arellano for field work assistance, and José Garza for digitizing the gel pictures. The first author thanks Gerald Gastony for technical training and laboratory access, and Charles Heiser for his stimulating attention. This paper forms part of the first author's doctoral dissertation in the Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México. Partial support was received from CONACyT (Reg. No. 49993).

and the fact that seeds from selected trees do not necessarily express the same quality of the mother, would suggest that while both the cultivated and the tolerated populations have been under artificial selective pressure, the differences observed were due to the duration of the period of selection (Casas, 1992).

This paper addresses the possible effect of differential management histories in the genetic composition and structure of the same in situ managed and unmanaged populations from Guerrero, Mexico studied by Casas and Caballero (1996; Casas, 1992), including a reference sample from Morelos, Guerrero and Puebla, Mexico. The results are analyzed in relation to the systematics and evolutionary biology of the genus (Zárate, 1994), and to the historical evidence on the domestication process of the genus *Leucaena* in Mexico (Zárate, 1997; 1998). An artificial selection model of the process of domestication of *L. e. esculenta* is proposed, which may be made extensive to other seed-propagated trees in the New World (Zárate, 1998).

MATERIALS AND METHODS

Plant Material—Seed progenies (half-sib families) were sampled from single mother-trees, which had been previously marked in the field, and, for some of which morphology had been assessed (Casas, 1992; Casas and Caballero, 1996). These half-sib families were collected in a population in situ managed near Alcozauca de Guerrero with a long management history, and in a wild population near San Jose Laguna. Both localities are in La Montaña de Guerrero region, Mexico (Casas, 1992; Casas and Caballero, 1996). Seeds from trees from other localities were studied as reference samples (Appendix 1; Fig. 1). Appendix 1 contains information on collection number, population designation and number, number of seeds per half-sib family screened, locality, elevation, and management status of mother trees sampled.

Tissues used—Prior to electrophoresis, seeds were hand-scarified and left in water overnight to soften the tissues. After this, a small transverse section (1-2 mm) of seed was cut from the extreme opposite to the embryo, and the green cotyledonary tissue was ground as described below. Preliminary tests were conducted with leaflets from plants obtained by sowing seeds, which were ground in the same buffer described below, but this process was more laborious, and enzyme expression was similar in both types of tissue.

Enzyme extraction—Seed cotyledons were ground in weighing boats over ice, in a few drops (2-5) of chilled grinding buffer, using either a test tube, a Plexiglas rod, or a glass rod. The Tris-HCl grinding buffer was prepared according to Soltis et al. (1983). The grindate was soaked into Whatman 3 MM chromatographic paper wicks which were used fresh.

Electrophoresis—Starch gel and electrode buffers used were system I of Shaw and Prasad (1970), modified according to system 2 of Soltis et al. (1983). Electrode buffer: 0.135 M Tris (16.35 g), 0.032 M citric acid (6.10 g, anhydrous) in 1 liter, pH adjusted to 8.0. Gel buffer, 0.009 M Tris, 0.001 M citric acid, prepared diluting 67 ml of electrode buffer to 1 liter of distilled water, adjusting pH to 8.0. Starch concentration was 13.2% (for thick gels, 59.4 g in 450 ml of gel buffer). Protein grindate in wicks was extracted by running during 12 minutes at 60 mA and 200 V, after which current was turned off, wicks were removed, and gels continued to run at 35-50 mA and 200-250 V during 7-8 hours.

Staining—Slices were cut from gels, and each one was stained following Soltis et al. (1983) staining schedules for aconitase E.C. 4.2.1.3 (aco), phosphoglucoseisomerase E.C. 5.3.1.9 (pgi), and phosphoglucosomutase E.C. 2.7.5.1 (pgm).

Gel interpretation—Chloroplastic isozyme loci were identified experimentally by differential centrifugation following Gastony and Darrow's (1983) method. Other isozymes were assigned by determining gel zones where putative isozyme loci migrate. These zones—except for that corresponding to chloroplastic *pgi1* which did not resolve satisfactorily and was not interpreted—expressed a number of putative alleles, and this behavior was consistent in both: 1) showing segregation in half-sib families, and 2) having a maximum of two alleles per zone (i.e., no more than two activity bands). Exceptions to this were consistent with gene silencing, i.e., the observation of activity variation as variable staining intensity of bands, which expresses either as normal, partially or totally inactive forms (Fig. 2). Information given by allele activity was used to perform a phenetic analysis of individual seed (seedling) electrophenotypes using the UPGMA procedure with Euclidean distances of the computer program STATISTICA.

Genetic analysis—Genetic data were analyzed using the computer program BIOSYS (Swofford and Selander, 1981). For mating system analysis, Ritland's (1990) computer program (MTL) was used to calculate single and multilocus outcrossing rates (respectively, t_s and t_m). Estimations were made of: (1) allelic frequencies for seeds; (2) per locus and average fixation index ($F = 1 - (H_o/H_e)$); (3) single and multilocus unbiased genetic identities (I) (Nei, 1978); (4) hierarchical analysis at the levels of population (Tolerated, Wild, Reference) and of family (subpopulation) (Wright, 1978); and (5) Wright's F -statistics (Wright, 1965; Nei, 1977). Significance of fixation indexes was determined using the formulas of Li and Horvitz (1953) (F , F_{IS} , F_{IT}), and of Workman and Niswander (1970) (F_{ST}).

Subpopulation samples were assorted as follows: 1) Group Total, comprising 14 families and 140 individuals from the wild subpopulation (W1-W14); 19 families and 287 individuals from the tolerated subpopulation (T1-T19), and, 12 families, 48 individuals from the regional subpopulation (R1-R12), from the states of Morelos, Puebla, and Guerrero (other than from the tolerated and wild populations) (Appendix 1 and Fig. 1). 2) Group Guerrero, the same as group Total but excluding samples from the states of Morelos and Puebla (R3-R12) (Appendix 1 and Fig. 1). 3) Group Montaña, including 12 families from the tolerated (T2-T4, T6, T10-14, T16, T17, T19) and eight families from the wild (W1, W2, W4, W6-8, W10, W11) subpopulations, and the two families from elsewhere in the state of Guerrero (R1, R2), but pooled together (Appendix 1 and Fig. 1).

The results of the genetic interpretation of zymograms, was analyzed for each of these sample groups, as follows: 1) For all sample groups and using eight loci (*aco1*, *aco2*, *aco3*, *pgi2*, *pgi3*, *pgm1*, *pgm2*, *pgm3*): comparative analysis of genetic variation of pooled half-sib families per population, per locus; Hardy-Weinberg equilibrium tests, estimation of F , per locus, and averaged for all loci. 2) For groups Total, and Guerrero, using the same eight loci, and for pooled half-sib families per population: calculation of I and the corresponding UPGMA cladograms, and of F_{IS} , F_{ST} , F_{IT} for each subpopulation group. 3) For the population sample Montaña with individual half-sib families (i.e., not pooled by subpopulation as in previous analyses), and for the eight loci mentioned: calculation of I and the corresponding UPGMA cladogram. 4) For a subset of the Tolerated (T1-4, T6, T10-12, T14, T16, T17, T19), and Wild (W1-5, W7, W8, W10, W11) subpopulation samples (Appendix 1 and Fig. 1)—and using five loci (*pgi2*, *pgi3*, *pgm1*, *pgm2*, *pgm3*)—estimations were made of t_s and t_m , average F values across loci of parental population

samples, and the maternal genotypes for these families were inferred by Brown and Alard's (1970) method, using MTL (Ritland, 1990). Deviations from the mixed-mating model were calculated following Ritland (1983). Additionally, biparental endogamy was assessed by the statistical significance of the difference $t_m - t_s$, and by the comparison of the average value of F across loci — from BIOSYS (Swofford and Selander, 1981)— with the fixation index predicted at inbreeding equilibrium by the formula: $F_{eq} = 1 - T_{eq} / 1 + T_{eq}$ (Hedrick, 1984).

The same formula was used to estimate the average values of the outcrossing rate at inbreeding equilibrium, in the form: $t_{eq} = 1 - F / F + 1$, where t_{eq} is the estimate of the average outcrossing rate at equilibrium, and F is the average fixation index across loci. Also, weighted average of F per sample was similarly used to estimate outbreeding rate at inbreeding equilibrium (t_{meq}).

The effect of gene flow on population differentiation was analyzed using the formula of Crow and Aoki (1984) which, assuming a stepping-stone model, indirectly estimates the product of the effective population size by the proportion of migrants (Nm), from F_{ST} values: $F_{ST} = 1 / (4 a Nm - 1)$, and, $Nm = (1 / F_{ST}) - 1 / 4a$; where $a = (n / n - 1)^2$; n = number of subpopulations. It is assumed that values of Nm greater than 1 would constrain genetic differentiation of subpopulations (Eguiarte, 1990). Effective population size (N_e) was estimated indirectly by Slatkin and Barton's (1989) formula: $N_e = 2 \eta Nm$; where $\eta = 3.14162$, and Nm = indirect estimate of gene flow of Crow and Aoki (1984; Eguiarte, 1990).

Altitude and genotype grouping—Significance of altitude differences between clusters in the UPGMA cladogram obtained from Nei's (1978) unbiased genetic identities for the Guerrero sample group were tested by means of a two-tailed Wilcoxon-Mann-Whitney test with tied ranks (Zar, 1984).

RESULTS

Genetic interpretation of enzyme bands—As in all studied species of the genus (data to be published elsewhere), *L. e. esculenta* displays duplication of isozyme loci. Aconitase expresses three, seemingly cytosolic loci (*aco1*, *aco2*, *aco3*); PGI and PGM, two cytosolic loci (*pgi2*, *pgi3*; *pgm2*, *pgm3*), and one chloroplastic locus each (*pgi1*, not analyzed; *pgm1*) (Fig. 2). Gene silencing was observed in dimeric PGI by the presence of heterodimeric bands, but not of one of the putative allelic homodimers. These null enzyme forms appeared to co-migrate with observed putative alleles, i.e., they appear as having identical electrophoretic mobility. Because of this, in strict sense, co-migrant enzymes may not be electrophoretically assigned to different alleles respect to normal staining forms. Further, these null forms grade from fully to partially inactive, as has been observed in other plants (Goodman et al., 1980; Wendel et al., 1986). These activity variants were pooled together and scored as the corresponding active allele. In a few cases, individuals were found which were apparently silenced for one locus, in which an expected heterodimer was completely absent (Fig. 2). Appendix 2 contains allelic frequencies per locus per population sample, and the number of individuals per locus for each population sample.

Genetic variation—All eight enzyme loci studied were highly variable (Table 1); $P = 62.5$ -100%, average 80% (using 95% criterion), $N = 1.8$ -2.8. Observed heterozygosity was less than expected for all populations. The largest difference was observed in the Tolerated sample ($H_o = 0.227$, $H_e = 0.335$), followed by those in the Reference ($H_o = 0.141$, $H_e = 0.227$), and the Wild (H_o

= 0.203, $He = 0.264$) samples. Differences observed in the Tolerated sample were statistically significant.

Table 1. Genetic variability in subpopulation samples analyzed. Standard errors in parentheses

Pop. ^a	Fams.	Inds. ^c	P.99%	P.95%	N ^d	He ^e	Ho ^f	Loci ^g
Tolerated	19	178.8 (19.9)	100	87.5	2.8 (0.3)	0.335 (0.043)	0.227 (0.028)	8
Wild	12	88.5 (10.2)	100	75.0	2.4 (0.3)	0.264 (0.056)	0.203 (0.052)	8
Reference	14	32.9 (0.7.6)	75.0	75.0	2.4 (0.4)	0.227 (0.068)	0.141 (0.043)	8
Guerrero	2	15 (0.24)	62.5	62.5	1.8 (0.3)	0.147 (0.071)	0.176 (0.067)	8
Tolerated (T)	13	161	100	80	2.4 (0.24)	0.292 (0.053)	0.243 (0.028)	5
Wild (T)	10	102.0 (1.2)	100	100	2.2 (0.2)	0.411 (0.065)	0.361 (0.0--)	5

^aSample processed: Tolerated = selectively tolerated subpopulation; Wild = gathered, wild subpopulation; Reference = reference samples from the states of Morelos, Puebla and Guerrero; Guerrero = reference sample from Guerrero; T = subsamples from Tolerated and Wild populations used for estimating crossing rates (see Appendix 1 and Fig. 1).

^bTotal number of families. ^cMean number of individuals per locus. ^dMean number of alleles per locus.

^eExpected heterozygosity (Nei, 1978) unbiased estimate. ^fObserved heterozygosity (direct count). ^gNumber of loci on which estimates are based (see text).

Progeny and parental fixation index—Table 2 shows the values of F for progenies (seeds and seedlings), estimated for population samples with pooled half-sib families—both per locus and averaged over sample—and chi-square analyses per locus of the significance of the difference from 0 of F values. Average values of F indicate that an excess of homozygous individuals is observed in all the progenies, however, small negative values are observed for some loci. Average across loci F estimates were not significantly different from 0, except for sample Tolerated (Table 2). Not all individual loci F values were significantly different from 0; noticeably, only one negative F value was significant (*pgm3* for Tolerated sample; Table 2). The Wild population sample has small negative values for *aco1*, *aco3*, *pgi3*, and *pgm2*, but these were not significant. Accordingly, the average deviation from Hardy-Weinberg equilibrium in the Tolerated population is larger than in the Wild population.

In contrast, the F values estimated for parents—whose genotypes were inferred by MLT (Ritland, 1990)—were negative, suggesting heterosis: $F = -0.254$ (0.061) for the Wild, and $F = -0.226$ (0.103) for the Tolerated samples.

Genetic identities among populations—For the Total sample group, the range of genetic identities go from 0.922 to 0.874, which is comparable to identities measured in other cases of wild-crop populations (Doebley, 1989). The maximum value for the genetic identity is between the Regional and the Wild population samples ($I = 0.934$), followed by that between the Regional and the Tolerated population samples ($I = 0.922$). The less similar are the Tolerated and the Wild population samples ($I = 0.874$).

Table 2. Fixation indexes per locus per population sample, and average per population sample for progenies. Estimates for eight loci, except Tolerated and Wild subsamples used for estimation of outcrossing rates in which five loci were used (see Appendix 1 and Fig. 2). Standard error of means, in parentheses. Chi-square tests for significance of difference from 0 follow Li and Horwitz (1953)

Population	aco1	aco2	aco3	pgi2	pgi3	pgm1	pgm2	pgm3	Mean
Tolerated	0.491 ***	0.107	0.651 ***	0.136 *	0.288 ***	0.230 *	0.270 ***	-0.040 ***	0.267 (0.077)
Wild	-0.016	0.808 ***	-0.038	0.054	-0.032	0.494 ***	-0.151	0.308 ***	0.178 (0.117)
Reference	-0.077	-	-	0.292 *	0.443 ***	0.800 ***	0.224	-0.044	0.273 (0.133)
Guerrero	-0.077	-	-	-	-0.073	0.869 ***	-0.143	-0.288	0.058 (0.206)
Tolerated (t)	-	-	-	0.223 **	0.180 *	0.061	0.239 **	-0.043	0.132 (0.054)
Wild (t)	-	-	-	0.006	0.209 *	0.446 ***	-0.090	-0.013	0.112 (0.097)

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

Table 3. Mating system estimates for a subsample of half-sib families from the Tolerated and the Wild population samples (Appendix 1 and Fig. 1). Estimates for five loci (pgi2, pgi3, pgm1, pgm2, pgm3). Standard errors (in parentheses) based on 1000 bootstraps (Ritland, 1990).

Population	tm	ts^a	$tm-ts$
Tolerated (t)	0.644 (0.094)	0.576 (0.189)	0.068 (0.022)
Wild (t)	0.645 (0.193)	0.523 (0.182)	0.122 (0.153)

^a Average single locus outcrossing rate estimate (Ritland, 1990).

When the Guerrero reference sample is used instead of the Regional sample (i.e., when excluding samples from Morelos and Puebla), the same relation of identity is observed, but identities between the Reference and both the Wild and the Tolerated samples are inferior (I range, 0.874-0.893). The least similar samples remain to be the Tolerated and the Wild populations ($I = 0.874$), followed by those from Tolerated and Guerrero samples ($I = 0.879$); the most similar being the samples from the Wild population and the Guerrero plants ($I = 0.893$). An interesting fact is that both the Tolerated and the Wild samples are more similar to the Reference sample group — including samples from Morelos, Puebla and Guerrero— than the Reference sample is similar to the Guerrero sample alone. The corresponding UPGMA cladograms are shown in Fig. 3.

Genetic identities among families—The familie's cladogram (Fig. 4) shows two main groups, one with all the tolerated families (12) for which data for all loci were available, and one Wild family (W11); the second main branch includes the remaining wild families (from a total of 8 wild families for which data for all loci were available), and pooled individuals from the Guerrero half-sib families.

Phenetic analysis of electrophenotypes—When activity variants of putative alleles (active, partially null, and null) were used for cluster analysis of individual multiple electrophenotypes, the resulting grouping (not shown) was consistent with family grouping in that wild and tolerated individuals mostly group together. However, some tolerated individuals grouped with the wild progeny and viceversa.

Mating system—Estimated outcrossing rates (Table 3) are similar in both Tolerated ($t_s = 0.576$; $t_m = 0.644$) and Wild ($t_s = 0.523$; $t_m = 0.645$) samples. The SE of t_m and t_s of the Tolerated and Wild samples indicate that, at the 95% confidence limits, both estimates are not significantly different from 0, but t_m of the Tolerated sample is significantly different from 1. Estimates observed would indicate mixed mating, with slight predominance for outcrossing (52-64%) over selfing (46-48%) (Table 3). The SE of the differences $t_m - t_s$ indicate that these are significantly different from 0 in both the Managed ($t_m - t_s = 0.068 \pm 0.022$), and the Wild ($t_m - t_s = 0.122 \pm 0.053$) population samples. A further test for biparental endogamy was made based on the comparison of the observed average F values (from BIOSYS) with the expected value of F at inbreeding equilibrium, estimated by means of t_m values (from MLT) (Hedrick, 1984). For both Tolerated and Wild samples, expected F at inbreeding equilibrium equals 0.216. This value is greater than the average across loci for both the Tolerated ($F = 0.132 \pm 0.053$) and the Wild ($F = 0.112 \pm 0.097$) samples (Table 2), i.e., less heterozygous deficiency is observed, than would be expected if all inbreeding were caused by the mating system alone. The values of F for the parental populations were significant and negative in both Tolerated and Wild samples, i.e., there is an excess of heterozygous individuals

Some loci and for some samples show single locus t_{eq} values above 1 (Table 4) —meaning an excess of heterozygous individuals, perhaps due to selection or assortative mating— while other loci and samples show low t equilibrium values —compatible with near fixation due to either drift, selection or assortative mating. Average t_{eq} values are above the estimated t_m , except in the Tolerated sample (Table 4). All samples have values above, but not significantly off, inbreeding equilibrium, suggesting more homozygous genotypes than expected.

Genetic structure—Average values of F_{ST} range from 1.31 to 0.193 (Table 5). These estimates indicate that only a small amount of variation is due to subpopulation differentiation (11-19%), the remaining variation was found within subpopulations (71-89%). Differentiation is more evident when reference samples are included in the analysis, having a maximum of 19.3% when the Guerrero reference sample is considered, and decreasing to 14.2% when the Regional sample is analyzed. Differentiation between the Tolerated and the Wild subpopulations is 13.1%. Most average F -statistics were significant at $p < 0.001$, except F_{IS} for the sample used for estimating outcrossing rates, but this was significant at $p = 0.05$. Individual loci estimates were mostly significant exceptions being: F_{IS} for *pgi2*, *pgm2* and *pgm3* for sample group Guerrero, and for *pgi2* for sample group Montaña; F_{IT} for *pgm2* and *pgm3* for sample group Guerrero; and, F_{ST} for *pgm2* for sample group Montaña. Positive values of both F_{IS} and F_{IT} indicate an excess of homozygous individuals, either because of selection, inbreeding or other causes.

Genetic structure and gene flow—Estimates of Nm are all less than 1 for the average F_{ST} values (Table 6). For sample group Total, Nm values for individual loci range from 0.148 to 15.762

Table 4. Values of outcrossing rate at inbreeding equilibrium (Hedrick, 1984), per locus and estimated by the arithmetic mean (t_{eq}), for all sample groups (see Appendix 1 and Fig. 1). The weighted average of F was used in calculation of t_{meq} . In parentheses, standard error of means.

Sample	<i>aco1</i>	<i>aco2</i>	<i>aco3</i>	<i>pgi2</i>	<i>pgi3</i>	<i>pgm1</i>	<i>pgm2</i>	<i>pgm3</i>	t_{eq}	t_{meq}
Tolerated	0.341	0.807	0.211	0.761	0.553	0.626	0.575	1.083	0.619 (0.090)	0.578
Wild	1.032	0.106	1.079	0.897	1.066	0.339	1.355	0.529	0.800 (0.142)	0.698
Reference	1.166	-	-	0.548	0.386	0.111	0.634	1.092	0.656 (0.152)	0.571
Guerrero	1.166	-	-	-	1.157	0.070	1.334	1.809	1.1072 (0.255)	0.890
Tolerated (t)	-	-	-	0.635	0.695	0.885	0.614	1.090	0.784 (0.081)	0.767
Wild (t)	-	-	-	0.988	0.654	0.383	1.198	1.026	0.850 (0.131)	0.798

Table 5. Wright's F -statistics (Wright, 1965; Nei, 1978) for all sample groups (see Appendix 1 and Fig. 1) calculated both per locus, and by the mean values across loci. Chi-square analyses for significance of difference from 0 of F_{IS} and F_{IT} , according to Li and Horvitz (1953), the same of F_{ST} , according to Workman and Niswander (1970).

Locus	Total			Guerrero			Montaña		
	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
<i>aco1</i>	0.300***	0.347***	0.066***	0.300***	0.347***	0.066***	0.445***	0.492***	0.086***
<i>aco2</i>	0.377***	0.432***	0.088***	0.377***	0.432***	0.088***	0.337***	0.389***	0.019*
<i>aco3</i>	0.567***	0.753***	0.429***	0.567***	0.753***	0.429***	0.567***	0.720***	0.353***
<i>pgi2</i>	0.138**	0.161**	0.027***	0.104	0.164**	0.067***	0.104	0.115*	0.012**
<i>pgi3</i>	0.225***	0.455***	0.297***	0.099*	0.445***	0.384***	0.129**	0.377***	0.285***
<i>pgm1</i>	0.555***	0.564***	0.021***	0.557***	0.664***	0.196***	0.375***	0.379***	0.007**
<i>pgm2</i>	0.127**	0.133**	0.007*	0.029	0.044	0.018***	0.078	0.081*	0.003
<i>pgm3</i>	0.149***	0.201***	0.061***	0.014	0.076	0.064***	0.258***	0.324***	0.089***
Mean	0.304	0.402	0.142	0.247	0.393	0.193	0.279	0.374	0.131

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

(mean 0.671). In sample group Guerrero these values range from 0.148 to 6.062 (mean 0.465). For sample group Montaña the range of Nm per locus is from 0.114 to 20.771 (mean 0.415). Largest values of Nm in all sample groups correspond to the locus *pgm2* (range across sample groups of 6.062-20.771). The next largest values for loci across sample groups are for *pgm1* (0.456-8.866), followed by those for *pgi2* (1.547-5.146).

Effective population size N_e was indirectly estimated from Nm values. Low values of N_e were observed, which range from 2.607 for sample group Montaña to 4.216 for sample group Total, being intermediate (2.922) for sample group Guerrero.

Altitude and genotype grouping--With the exception of the pooled families of the reference samples from the state of Guerrero, results from the two-tailed Wilcoxon-Mann-Whitney test for differences in altitude at collection sites (1360-1440 m for the Wild, and 1420-1580 m for the Tolerated samples) within branches of the two main clusters of Nei's (1978) unbiased I (Fig. 4), indicate significant differences ($p = 0.005$) (Appendix 1). Average altitude within main branches was 1468.8 m for the cluster containing all Tolerated families and one wild family (W7), and

1404.3 m for the branch grouping the remaining families from the Wild sample and the Guerrero reference sample. Differences between average cluster altitude was not significant (Zar, 1984).

Table 6. Values of indirect estimates of gene flow (N_m) from F_{ST} values, according to Crow and Aoki (1984), and estimates of effective population size (N_e) (Slatkin and Barton, 1989) for sample groups analyzed (see Appendix and Fig. 1). In parentheses, the number of subpopulations in each sample group. All F_{ST} values used in calculations significant at $p < 0.05$, except that of *pgm2* for sample group Montaña.

	Total (3)	Guerrero (3)	Montaña (2)
<i>aco1</i>	1.572	1.572	0.664
<i>aco2</i>	1.151	1.515	3.227
<i>aco3</i>	0.148	0.148	0.114
<i>pgi2</i>	4.004	1.547	5.146
<i>pgi3</i>	0.263	0.178	0.157
<i>pgm1</i>	5.180	0.456	8.866
<i>pgm2</i>	15.762	6.062	20.771
<i>pgm3</i>	1.710	1.625	0.640
Mean N_m	0.671	0.465	0.415
N_e	4.216	2.922	2.607

DISCUSSION

Genetic interpretation—A previous study of the genus *Leucaena* (Harris et al., 1994) failed to interpret isozyme patterns genetically. Other study was published reporting isozyme variation in *L. shannonii* Donn. Smith and allies (Chamberlain, Hughes and Galeway, 1996). This is the first report of allozyme markers in *L. e. esculenta*. Ideally, genetic interpretation requires crosses, but in some cases progeny segregation analysis may be sufficient (Stebbins, 1989), and was the strategy followed here.

The finding of consistent duplication in all enzyme systems and in all *Leucaena* species studied (data to be published elsewhere) suggests polyploidy as a cause (Weeden and Wendel, 1989), which is consistent with observed chromosome numbers (references in Zárate, 1994; Palomino, Romo and Zárate, 1995). The apparent disomic inheritance observed suggests allopolyploidy (Weeden and Wendel, 1989).

Including null forms with their corresponding active forms as a single allele should have little effect in the genetic analysis, due to the fact that the number of heterozygous individuals should not vary, i.e., an individual heterozygous for the inactive or partially active form would still be heterozygous when coded as active. If activity variants were recorded, the classes of heterozygous-homozygous individuals would be greater, i.e., N would increase. However, as discussed, assigning these activity variants to different alleles would be unwarranted by the technique used.

Duplicated loci recorded were assumed not to be linked because no significant correlation was observed between their putative genotypes.

Genetic variation—The proportion of polymorphic loci found in *L. e. esculenta* is biased by the selection of enzyme systems, due to the fact that only polymorphic systems were recorded.

However, our experiments in the genus *Leucaena* indicate that high variation is found in a number of systems (data to be published elsewhere). With the gel system described here, five isozyme systems were resolved in a single thick gel, the three reported here, plus isocitrate dehydrogenase (IDH) and 6-phosphoglucose dehydrogenase (6PGD). However, these last two systems could not be interpreted as satisfactorily as the above mentioned, and were excluded from analyses.

The estimate of the average number of alleles per locus, is also biased because only polymorphic systems were analyzed, thus it is larger than that previously reported for other plants (Weeden and Wendel, 1989; Eguiarte, 1990).

Estimation of H_e is affected by the number and polymorphism of enzyme systems used, and by sample size (Eguiarte, 1990). In this study, H_e was calculated only for the polymorphic enzymes employed, and is higher than that reported previously for other plants (Eguiarte, 1990). In general, H_e is larger as the sample size increases (Tolerated > Wild > Reference > Guerrero), except for that of the Wild subsample used for mating system analysis. A similar trend is observed in the SE, which increase as the sample size decreases, except in the case mentioned. The observed number of heterozygous individuals (H_o) is smaller than the corresponding H_e values in all samples, except in the Guerrero reference sample, once more, this may be a function of sample size. The sample which more deviates from Hardy-Weinberg equilibrium is that from the tolerated population.

Fixation indexes--The sample size may bias estimates of F . Comparing F values from subsamples of tolerated and wild subpopulations used for mating system analysis indicate that, merely removing families (with the criterion of completeness of data sets for all loci needed by computer programs), has an effect in the value (and sign) of F . Average F for progenies in all samples analyzed are positive, indicating an excess of homozygous plants, however inferred F values for the parents are negative. A similar situation was found in *Bertholletia excelsa* Humb. et Bonpl. by O'Malley et al. (1988). Such differences may be due to selection favoring heterozygous trees, acting in post-germination stages of the life cycle, thus constraining the survival of homozygous individuals (heterosis). The action of selection over individual loci is also suggested by negative F values in certain enzyme loci. Other possible factors involved relate to the mating system, such as negative assortative mating.

Genetic identities--Dendrograms in Fig. 3 show differences between the tolerated and wild population samples, and also the grouping of the wild population sample with both the regional and the Guerrero samples. This result seems robust given that several analyses are coincident at this respect, including F_{ST} values, family and individual grouping, and inferred maternal genotype differences between tolerated and wild samples.

Pooled families from the tolerated population group together, as do those from wild trees, with the exception of one wild family (W7) which groups along with tolerated families (Fig. 4). Electromorphs, including null forms, (multiple electrophenotypes) also group similarly despite that alleles are scored as phenotypes. This results are similar to those obtained by Casas and Caballero (1996) based on morphology.

Ecotypic differentiation-- Since it is assumed that genetic markers used are independent from phenotypic variables selected by people, this differentiation should be interpreted as the result of ecotypic differentiation upon which artificial in situ selection may have acted during the prolonged management history. Alternatively, the assumed lengthy management process in the study site (Casas and Caballero, 1996) may have, by itself, caused differentiation. One ecological

difference between the tolerated and the wild populations is altitude—which was shown to have some relevance for the grouping of families. This result is consistent with previous ethnobotanical and morphological data suggesting that high quality *guaje rojo* trees originate in the higher altitude regions within the geographic range for the taxon (Zárate, 1994, 1998). Thus, while the fact that morphological change in the populations may be due to prolonged selection as suggested by Casas and Caballero (1996), this selection may have been aided by—and acted upon—ecotypic differentiation related to altitude. Consequently, families from the tolerated and wild populations differ in their putative genetic composition in a similar way as they were shown to differ in their morphology (Casas and Caballero, 1996). Further, if ecotypic differentiation is relevant for the domestication process of *Leucaena*, diffusion of locally selected high-quality trees must have been frequent.

Mating system—The results are, in general, consistent with sexual mating, and were expected from the observed allelic segregation. Further, since diploid species of *Leucaena* are known to be self-incompatible (Sorensson and Brewbaker, 1994), departures from the mixed-mating model (Ritland, 1983) are expected. The significant difference t_m-t_s indicates biparental endogamy, i.e., the crossing of related plants. According to these results, the biparental endogamy is larger in the Wild population sample. However, the average per locus F value (Table 2) is larger in the Tolerated sample, which may be due to selection, drift or both. It is likely that these estimates relate more to inbreeding than to selfing.

Similarities of t in both Tolerated and Wild samples may be interpreted to suggest that the mating system is little affected by either the management history or the ecotypic differences. However, the most critical effect of management (gathering and selective tolerance and shift cultivation of ancient clearings) is on the population density (15 individuals/ha in the Wild and 0.8 individuals/ha in the Tolerated samples). Theoretically, density may cause genetic changes in the population, i.e. alone, density may cause differential rates of endogamy gain per generation, and of selection rates due to competition, predation, pollination, dispersion, and a number of attributes all of which contribute to total fitness. However, despite that outcrossing estimates are similar at both densities, endogamy seems to be stronger in the wild population. This suggests that the management may be constraining inbreeding through density changes (diminishing density decreases endogamy). Yet, over time, artificial selection is expected to generate further endogamy which would compensate in part for the decrease in endogamy caused by lowering density.

The finding of less endogamy than that expected at inbreeding equilibrium is compatible with negative assortative mating, heterosis or selection.

Genetic structure—The observed positive values of F_{IS} indicate differentiation due to local endogamy, which is also suggested by the analysis of the mating system. The observed range of F_{IS} values is considerably higher than that known for other tropical trees (Eguiarte, 1990), except for the fig tree (*Ficus carica* L.) ($F_{IS} = 0.28$) (Valizadeh, 1977). If any, the outstanding resemblance between *Leucaena* and the fig tree are the numerous minute florets and, most likely in the former (Zárate, 1994), pollination by small insects.

Values of F_{IT} observed indicates about 23–40% differentiation due to either genetic drift or endogamy.

Per locus variation of F_{ST} indicates that selection is contributing to local differentiation, rather than drift, particularly at *aco3* and *pgi3*.

The genetic structure observed in the *guaje rojo* agrees with that found in other tropical trees such as *Pithecellobium pedicellare* (O'Malley and Bawa, 1987) and *Bertholletia excelsa*

(Buckley et al., 1988; O'Malley et al., 1988), which are typically outcrossing, have low densities, high genetic variation and marked structure, mainly due to inbreeding. Endogamy and low density are compensated by self-incompatibility, dispersion, mechanisms such as negative assortative mating, and heterosis. In olive trees Ouazzani et al. (1993) found a correlation between vigor and heterozygosity in a locus of esterase (*estI*), which probably is common to other systems and tree species. Genetic structure of human-dispersed trees may be lower than that expected from values of t , as is suspected in *Bertholletia excelsa* in Brazil (Buckley et al., 1988).

In the case studied here, the finding of genetic differences between populations subject to distinct forms of management with long history, is consistent with in situ selection (elimination-toleration), migration, and in situ dispersal of favored genotypes. The genetic differences of the tolerated sample respect to the wild and reference samples, and the correlation of altitude with UPGMA grouping, suggest both migration and a correlation of high-altitude with quality. This is in agreement with the hypothesis that preferred cultigens of *L. e. esculenta* come from the upper fringes of the Balsas River Basin (Zárate, 1994).

The genetic structure observed is consistent with known reproductive biology of *Leucaena*, characterized in natural populations by slow dispersal —aided by gravity and runoff, and—in diploids— by self-incompatibility. In people-dispersed and selected trees, endogamy should increase considerably both in tolerated stands as in seed-propagated tree groves due to the reduction of the population effective number.

Population structure and gene flow—The low values of estimated Nm observed contrast with moderate (but significant) values for F_{ST} , and suggest limited gene flow between populations (Tables 8 and 9). This implies that differentiation is due not to gene flow but to either drift, selection or ecotypic differences. However, a low value of Nm may imply either limited gene flow, or low effective number. High values of Nm observed for certain loci suggest that a certain amount of gene flow may be constraining population structure, thus the effective number is expected to be low. Selection may be acting to increase migrant proportion of some but not other loci. Estimations of N_e are low compared to those in other tropical trees (Eguiarte, 1990).

A model of domestication of seed-propagated trees—Plant domestication, in general, is here considered as the process of interaction of people with plants during a period of time, leading to evolutionary changes in managed plant populations. This process involves several degrees of management intentionality (inventiveness) and intensity (amount of work invested), and it is closely related with a given economic (sustenance), and cultural relevance (Zárate, 1998).

From the genetic perspective, tree domestication is influenced by the length of the plant life cycle, which makes intensive selection more difficult than in annual plants. Also, typically, by open pollination and high levels of genetic variation, which make seed propagation unrewarding, or at best, a slow selection procedure (Torres, 1989; Casas et al., 1977). Thus, except for grafting and vegetative propagation, tree domestication should be a difficult and lengthy process (Spiegel-Roy, 1985). In the Old World, tree domestication occurred mainly through asexual propagation, until the discovery and diffusion of grafting (Zohary and Hopft, 1988). However, in the New World, tree cultivation tradition makes almost exclusive use of seed propagation (Smith, 1966, 1968, 1969; Zárate, 1998).

The results presented here suggest that the inconveniences of sexual reproduction —such as segregation, crossing with wild trees and length of time needed for quality assessment— may be avoided to some extent by traditional cultivators of trees such as the *guaje rojo*. The proposed model involves the combination of the following processes: 1) extensive selection, the time and

space extensive sampling (i.e., prolonged and over large areas) of population throughout their geographic range; 2) in situ management and selection —as suggested by Casas and Caballero (1996) and Casas et al. (1997); and, 3) diffusion of high quality trees. Through these procedures, the desired characteristics should be fixed at some rate, overcoming the negative effects of segregation and inbreeding. Local land races may be the result of gradual molding of populations of introduced high quality trees, and of local selected trees, in interaction with local environmental conditions. As an alternative, seed propagation may be equivalent to vegetative propagation due to agamospermy. In this later case, fixation of characters is achieved by merely planting. Extreme cases would be those in which a fixed lineage becomes established in the seed bank, making planting totally unnecessary, such as in the *guaje colorado*, *L. esculenta* subsp. *paniculata* in Chapulco, Puebla (Zárate, 1994). In the case of Alcozauca, high-quality trees are introduced from other regions —such as from Cuernavaca, Morelos (Casas and Caballero, 1996), which seems better than planting seeds from the open pollinated, better quality trees in either the tolerated and the wild vegetation, or from other cultivated stands. In practice, all these procedures have been observed to happen and, thus are believed to contribute to land race differentiation and adaptation to local environmental and cultural conditions.

The role of diffusion—In the domestication process of *L. e. esculenta* dispersal must have been, and still is, playing a definite role because of the long life cycle, the high rates of outcrossing, and segregation. Likewise, diffusion is relevant because endogamy will cause a loss in quality of local populations due to inbreeding depression or adaptive selection processes acting together with artificial selection. However, parallel to diffusion, independent cultivation of stands along the distribution range of wild populations, and even along the range of cultivation (planting) increases genetic variation (Blumler, 1992), differentiation, and adequacy of cultigens to a range of environments. This complements with gene flow across land races and even subspecies or species (Hughes and Harris, 1994).

The *guaje rojo* has its most probable biological origin within the Balsas River basin (Zárate, 1994), and ethnographic documentation points to this same area as that of maximum relevance in terms of antiquity, diversity and both cultural and economic significance of its knowledge and use. Further genetic studies may aid in determining provenance of the diffused cultigens of “superior” *guaje rojo* —e.g., the *Hueyoaxin* (from Nahuatl, meaning “large *guaje*”) of Hernández (1960; Zárate, 1997). It would not be surprising if these populations may be today extinct and remain only as cultivated derivatives, however, the low deciduous forests of southern Jalisco and northern Michoacan may still hold some of the originating populations. In any case, an in situ management process may conclude in the existence of limited numbers of descendants of the original individuals, appearing today totally removed from the wild condition.

Limitations—While it is possible to measure genetic change —evolution— in different conditions —selective landscapes— in terms of allelic variation of isozyme markers, it is difficult to assign direction to such change. Since the estimation of genetic structure was made from allozyme phenotypes, and nothing is known about the correlation of the specific or grouped morphological characters, the casuistic relation between peoples’ selection and genetic differentiation can not be ascertained. This fundamental limitation arises from the fact that we do not know if the observed syndrome is due to polygenes nor if there exists one or more lineages of these polygenes or adaptive supergenes, either due to historical causes or to epistasis (Fenster et al., 1997). Thus, the quantitative genetic approach is most promising in arriving to a genetic model of artificial selection, despite difficulties involved, for which several strategies are available such as

comparison of F_{ST} values for quantitative and neutral monogenic traits (Podolsky and Holtsford, 1995; Yang et al., 1996), and quantitative trait loci mapping (Mitchell-Olds, 1995; Fenster et al., 1997).

Conclusions— The results suggest that populations of *L. e. esculenta* are subject to adaptive selection at local level, which may be caused by polygenic structure and heterosis, aided by some gene flow. While inbreeding due to mating among relatives seems to be present, it is opposed by reproductive mechanisms and selection. Thus, cultivation must count with adequate founding lineages to start with, and maintain quality by selective tolerance and, where ecotypes are absent or inadequate, by dispersal. This evolutionary scenario agrees with findings in other tropical trees (Eguiarte et al., 1992).

Overall, in the Tolerated population the process of management seems to have involved several steps: 1) ecotypic differentiation; 2) decrease in density by selective clearing; 3) continued selective tolerance and diffusion of high-quality trees.

LITERATURE CITED

- BLUMLER, M. A. 1992. Independent invention and recent genetic evidence on plant domestication. *Economic Botany* 46:(1):98-111.
- BROWN, A. H. D. AND R. W. ALLARD. 1970. Estimation of the mating system in open-pollinated maize populations using isozyme polymorphism. *Genetics* 66:133-145.
- BUCKLEY, D. P., D. M. O'MALLEY, V. ASPIT, G. T. PRANCE AND K. S. BAWA. 1988. Genetics of Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb. et Bonpl.: Lecythidaceae) 1. Genetic variation in natural populations. *Theor. Appl. Genet.* 76:923-928.
- CASAS, A. 1992. Etnobotánica y procesos de domesticación en *Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé ex A.D.C) Benth. MSc Thesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico City.
- _____, AND J. CABALLERO. 1996. Traditional management and morphological variation in *Leucaena esculenta* (Fabaceae: Mimosoideae) in the Mixtec Region of Guerrero, Mexico. *Economic Botany* 50(2):167-181.
- _____, J. CABALLERO, C. MAPES AND S. ZÁRATE. 1997. Manejo de la vegetación, domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 61:31-47.
- CHAMBERLAIN, J. R., C. E. HUGHES AND N. GALEWAY. 1996. Patterns of isozyme variation in the *Leucaena shannonii* alliance (Leguminosae: Mimosoideae). *Silvae Genetica* 45:1-7.
- CROW, J. F. AND K. AOKI. 1984. Group selection for a polygenic behavioral trait : Estimating the degree of population subdivision. *Proceedings of the National Academy of Science USA.* 81:6073-6077.
- DOEBLEY, J. 1989. Isozymic Evidence and the Evolution of Crop Plants. In: D. E. Soltis and P. S. Soltis, editors, *Isozymes in Plant Biology*. Advances in Plant Sciences Series, Vol. 4. General editor, T. R. Dudley. Dioscorides. Oregon. pp. 165-191.
- EGUIARTE, L. E. 1990. Genética de poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* Liebm. en Los Tuxtlas, Veracruz. Doctoral dissertation. Centro de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México.

- _____, N. PÉREZ-NASSER AND D. PIÑERO. 1992. Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and conservation. *Heredity* 69:217-228.
- FENSTER, C. B., L. F. GALLOWAY AND L. CHAO. 1997. Epistasis and its consequences for the evolution of natural populations. *Trends in Ecology and Evolution* 12(7):282-286.
- GASTONY, G. J. AND D. C. DARROW. 1983. Chloroplastic and cytosolic isozymes of the homosporous fern *Athyrium filix-femina* L. *American Journal of Botany* 70(9):1409-1415
- GOODMAN, M. M., C. W. STUBER, C. N. LEE AND F. M. JOHNSON. 1980. Genetic control of malate dehydrogenase isozymes in maize. *Genetics* 94:153-168.
- HARRIS, S. A., C.E. HUGHES, R. J. ABBOTT AND R. INGRAM. 1994. Genetic variation in *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. (Leguminosae: Mimosoideae). *Silvae Genetica* 43:159-167.
- HEDRICK, P. W. 1989. *Genetics of Populations*. Sinauer Books International. Boston.
- HORMAZA, J. Y., L. DOLLO AND V. S. POLITO. 1994. Determination of relatedness and geographical movements of *Pistachia vera* (Pistachio; Anacardiaceae) germplasm by RAPD analysis. *Econ. Bot.* 48 (4):349-358.
- HUGHES, C. E. AND S. A. HARRIS. 1994. The characterization and identification of a naturally occurring hybrid in *Leucaena* Benth. (Leguminosae: Mimosoideae). *Pl. Syst. Evol.* 192:177-197.
- LI, C. C. AND D. G. HORVITZ. 1953. Some methods of estimating the inbreeding coefficient. *American Journal of Human Genetics* 5:107-117.
- MITCHELL-OLDS, M. 1995. The molecular basis of quantitative genetic variation in natural populations. *Trends in Ecology and Evolution* 10(8):324-328.
- NEI, M. 1977. *F*-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Annals of Human Genetics* 41:225-233.
- _____. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89:583-590.
- O'MALLEY, D. M. AND K. S. BAWA. 1987. Mating system of a tropical rain forest tree species. *American Journal of Botany* 74(8):1143-1149.
- _____, D. P. BUCKLEY, G. T. PRANCE AND K. S. BAWA. 1988. Genetics of Brazil nut (*Bertholetia excelsa* Humb. et Bonpl.: Lecythidaceae). 2. Mating system. *Theoretical and Applied Genetics* 76:929-932.
- OUAZZANI, N., R. LUMARET, P. VILLEMUR AND F. DI GIUSTO. 1993. Leaf allozyme variation in cultivated and wild olive trees (*Olea europaea* L.). *J. Hered.* 84:34-42.
- PALOMINO, G., G. ROMO AND S. ZÁRATE. 1995. Chromosome numbers and DNA content in some taxa of *Leucaena* (Fabaceae Mimosoideae). *Cytologia* 60:31-37.
- PODOLSKY, R. H. AND T. P. HOLTSFORD. 1995. Population structure of morphological traits in *Clarkia dudleyana* I. Comparison of F_{ST} between allozymes and morphological traits. *Genetics* 140:733-744.

RITLAND, K., 1983. Estimation of mating systems. *In*: S. D. Tansley and T. J. Orton, editors, *Isozymes in Plant Genetics and Breeding*. Part A. Elsevier, Amsterdam. pp. 289-302.

_____. 1990. A series of FORTRAN computer programs for estimating plant mating systems. *Journal of Heredity* 81:235-237.

SHAW, C. R. AND R. PRASAD. 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes —a compilation of recipes. *Biochemical Genetics* 4:297-320.

SLATKIN, M. AND N. H. BARTON. 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average gene flow. *Evolution* 43:1349-1368.

SMITH, C. E. 1966. Archaeological evidence for selection in avocado. *Economic Botany* 20:169-175.

_____. 1968. Archaeological evidence for selection of chupandilla and cosahuico under cultivation in Mexico. *Economic Botany* 22:140-148.

_____. 1969. Additional notes on pre-conquest avocados in Mexico. *Economic Botany* 23:135-140.

SOLTIS, D. E., C. H. HAUFLE, D. C. DARROW AND G. J. GASTONY. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: a compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers and staining schedules. *American Fern Journal* 73:9-27.

SPIEGEL-ROY, P. 1985. Domestication of fruit trees. *In*: C. Barriagozzi, editor, *The origin and domestication of cultivated plants*. Developments in Agricultural and Managed-Forest Ecology No. 16. Elsevier. New York. pp. 201-211.

SORENSEN, C. T. AND J. L. BREWBAKER. 1994. Interspecific compatibility among 15 *Leucaena* (Leguminosae: Mimosoideae) species via artificial hybridization. *American Journal of Botany* 81:240-247.

STEBBINS, G. L. 1989. Introduction. *In*: D. E. Soltis and P. S. Soltis, editors, *Isozymes in Plant Biology*. Advances in Plant Sciences Series, Vol. 4. General editor, T. R. Dudley. Dioscorides. Oregon. pp. 1-4.

SWOFFORD, D. L. AND R. B. SELANDER. 1981. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *The Journal of Heredity* 72:281-283.

TORRES, A. W. 1989. Isozyme analysis of tree fruits. *In*: D. E. Soltis and P. S. Soltis, editors, *Isozymes in Plant Biology*. Advances in Plant Sciences Series, Vol. 4. General editor, T. R. Dudley. Dioscorides. Oregon. pp. 192-205.

VALIZADEH, M. 1977. Esterase and acid phosphatase polymorphisms in the fig tree (*Ficus carica* L.). *Biochem. Genet.* 15:1037-1048.

VÁZQUEZ, R., M. C. 1986. El usos de plantas silvestres y semicultivadas en la alimentación tradicional en dos comunidades campesinas del sur de Puebla. BSc Thesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico City.

WEEDEN, N. F. and J. F. WENDEL. 1989. Genetics of plant isozymes. *In*: D. E. Soltis and P. S. Soltis, editors, *Isozymes in Plant Biology*. Advances in Plant Sciences Series, Vol. 4. General editor, T. R. Dudley. Dioscorides. Oregon. pp. 46-72.

WENDEL, J. F., C. W. STUBER, M. D. EDWARDS, and M. M. GOODMAN. 1986. Duplicated chromosome segments in maize (*Zea mays* L.): further evidence from hexokinase isozymes. *Theoretical and Applied Genetics* 72:178-185.

WORKMAN, P. L. and J. D. NISWANDER. 1970. Population studies on southwestern tribes. II. Local genetic differentiation in the Papago. *American Journal of Human Genetics* 22:24-49.

WRIGHT, S. 1951. The genetic structure of populations. *Ann. Eugen.* 15:322-354.

_____. 1965. The interpretation of population structure by *F*- statistics with special regard to mating systems. *Evolution* 19:355-420.

_____. 1978. *Evolution and the genetics of populations, vol 4. Variability within and among natural populations*. University of Chicago Press. Chicago.

YANG, R.-C., F. C. YEH AND A. D. YANCHUK. 1996. A comparison of isozyme and quantitative genetic variation in *Pinus contorta* ssp. *latifolia* by *F_{ST}*. *Genetics* 142:1045-1052.

ZAR, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. Englewood Cliffs. pp. 138-141, 551-561.

ZÁRATE, S. 1982. Las especies de *Leucaena* Benth. de Oaxaca con notas sobre la sistemática del género para México. BSc Thesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico City.

_____. 1994. Revisión del género *Leucaena* Benth. en México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* 65(2):83-162.

_____. 1997. Domestication of cultivated *Leucaena* (Leguminosae) in Mexico: The sixteenth century documents. *Economic Botany* 51(3):238-250.

_____. 1998. La domesticación de *Leucaena* (Fabaceae Mimosoideae) en México. *Bol. Soc. Bot. México* 62:141-155.

ZOHARY, D. and M. HOPF. 1988. *Domestication of plants in the Old World*. Clarendon Press. Oxford.

Appendix 1. Collection data of mother trees whose half-sib families were sampled.

Collection number	Population number ^a	Altitude (masl)	Number of individual seeds screened	Locality	Management
<i>Viveros & Casas 605</i>	W1 (W1)	1430	12	25 Km. W of Alcozauca. Mun. Alcozauca, Gro.	Wild in well preserved tropical deciduous forest; gathered.
<i>Viveros & Casas 607</i>	W2 (W2)	1440	14	"	"
<i>Viveros & Casas 610</i>	W3 (W3)	1400	5	"	"
<i>Viveros & Casas 612</i>	W4 (W4)	1400	10	"	"
<i>Viveros y Casas 615</i>	W5 (W5)	1375	5	"	"
<i>Viveros & Casas 606</i>	W6 (W10)	1425	20	"	"
<i>Viveros & Casas 608</i>	W7 (W11)	1435	16	"	"
<i>Viveros & Casas 611</i>	W8 (W13)	1400	10	"	"
<i>Viveros & Casas 613</i>	W9 (W14)	1380	5	"	"
<i>Viveros & Casas 614</i>	W10 (W15)	1375	16	"	"
<i>Viveros & Casas 618</i>	W11 (W16)	1360	4	"	"
<i>Viveros & Casas 619</i>	W12 (W17)	1360	15	"	"
<i>Viveros & Casas 620</i>	W13 (W18)	1360	4	"	"
<i>Viveros & Casas 622</i>	W14 (W20)	1360	4	"	"
<i>Viveros & Casas 599</i>	T1 (T2)	1580	15	Slopes W of Alcozauca, Mun. Alcozauca, Gro.	Tolerated in shifting cultivated maize fields; gathered.
<i>Viveros & Casas 635</i>	T2 (T5)	1460	16	"	"
<i>Viveros & Casas 638</i>	T3 (T6)	1450	12	"	"
<i>Viveros & Casas 640</i>	T4 (T7)	1450	16	"	"
<i>Viveros & Casas 642</i>	T5 (T14)	1420	5	"	"
<i>Viveros & Casas 643</i>	T6 (T8)	1420	30	"	"
<i>Viveros & Casas 595</i>	T7 (T11)	1590	3	"	"
<i>Viveros & Casas 596</i>	T8 (T12)	1580	4	"	"
<i>Viveros & Casas 597</i>	T9 (T1)	1580	10	"	"
<i>Viveros y Casas 598</i>	T10	1580	15	"	"
<i>Viveros y Casas 601</i>	T11	1530	33	"	"
<i>Viveros y Casas 629</i>	T12	1530	16	"	"
<i>Viveros & Casas 634</i>	T13 (T13)	1500	27	"	"

Collection number	Population number ^a	Altitude (masl)	Number of individual seeds screened	Locality	Management
<i>Viveros & Casas 636</i>	T14 (T17)	1450	16	"	"
<i>Viveros & Casas 637</i>	T15	1450	2	"	"
<i>Viveros & Casas 639</i>	T16 (T18)	1440	15	"	"
<i>Viveros & Casas 641</i>	T17 (T19)	1430	27	"	"
<i>Viveros & Casas 644</i>	T18 (T20)	1420	10	"	"
<i>Viveros & Casas 645</i>	T19	1420	5	"	"
<i>Viveros & Casas 572</i>	R1	1350	20	Tlalixtlaquilla-Tlapa Mun. Poza Blanco, Gro.	Wild in tropical deciduous forest; gathered
<i>Viveros & Casas 579</i>	R2	1500	2	Temalacacingo, Gro.	Cultivated in field with no irrigation
<i>Arellano et al. 21</i>	R3	1700	2	5 Km. N Santa Cruz Nuevo Mun. Totoltepec, Pue.	Cultivated in field; seed provenance: San Vicente Coyotepec
<i>Arellano et al. 23</i>	R4	1850	5	7.8 Km. NW Santa Cruz Nuevo Mun. Totoltepec, Pue.	Wild, probably escaped by run-off from San Juan Ixcaquixtla
<i>Arellano et al. 25</i>	R5	1850	5	"	"
<i>Arellano et al., 44</i>	R6	1800	4	10 Km. NW Teloxtoc. Mun. Atexcatl, Pue.	Cultivated in maize field border; seed provenance Atexcatl
<i>Arellano et al. 27</i>	R7	1850	4	San Juan Ixcaquixtla, Pue.	Cultivated in dense pure stand
<i>Arellano et al. 28</i>	R8	1850	2	"	"
<i>O. Dorado unnumbered (1)</i>	R9	-	2	Road Tlayacac-Xalostoc, Mor.	-
<i>O. Dorado unnumbered (2)</i>	R10	-	2	"	"
<i>O. Dorado unnumbered (3)</i>	R11	-	2	"	"
<i>O. Dorado unnumbered (4)</i>	R12	-	1	"	"

^a Vouchers deposited in the Herbario Nacional de México (MEXU). ^b Arbitrary numbers, W = wild population from San José Laguna; T = tolerated population from Alcozauca de Guerrero; R = reference samples. In parentheses, equivalent identification numbers from Casas and Caballero (1996).

Appendix 2. Allelic frequencies per locus, per population sample (see Appendix 1 and Fig. 1). In parentheses, number of individuals per locus.

Sample	Locus Allele	<i>aco1</i>	<i>aco2</i>	<i>aco3</i>	<i>pgi2</i>	<i>pgi3</i>	<i>pgm1</i>	<i>pgm2</i>	<i>pgm3</i>
Tolerated		(112)	(105)	(117)	(211)	(211)	(226)	(222)	(226)
	1	0.196	0.762	0.402	0.810	0.218	0.204	0.739	0.958
	2	0.804	0.238	0.568	0.190	0.765	0.794	0.243	0.038
	3	-	-	0.030	-	0.017	0.002	0.016	0.004
	4	-	-	-	-	-	0.000	0.002	0.000
Wild		(62)	(46)	(54)	(112)	(112)	(109)	(108)	(105)
	1	0.016	0.870	0.963	0.888	0.763	0.275	0.792	0.686
	2	0.984	0.130	0.000	0.112	0.232	0.725	0.208	0.157
	3	-	-	0.037	-	0.004	0.000	0.000	0.152
	4	-	-	-	-	-	0.000	0.000	0.005
Reference		(7)	(7)	(7)	(51)	(50)	(47)	(49)	(45)
	1	0.071	1.000	1.000	0.941	0.130	0.309	0.776	0.811
	2	0.929	0.000	0.000	0.059	0.810	0.606	0.163	0.144
	3	-	-	0.000	-	0.060	0.064	0.000	0.044
	4	-	-	-	-	-	0.021	0.061	0.000
Guerrero		(7)	(7)	(7)	(22)	(22)	(18)	(20)	(17)
	1	0.071	1.000	1.000	1.000	0.068	0.694	0.875	0.706
	2	0.929	0.000	0.000	0.000	0.932	0.306	0.125	0.176
	3	-	-	0.000	-	0.000	0.000	0.000	0.118
	4	-	-	-	-	-	0.000	0.000	0.000
Tolerated (t)		-	-	-	(164)	(164)	(159)	(159)	(159)
	1	-	-	-	0.805	0.238	0.201	0.761	0.956
	2	-	-	-	0.195	0.756	0.799	0.239	0.041
	3	-	-	-	-	0.006	-	-	0.003
Wild (t)		-	-	-	(102)	(101)	(103)	(102)	(102)
	1	-	-	-	0.863	0.693	0.301	0.789	0.446
	2	-	-	-	0.137	0.307	0.699	0.211	0.373
	3	-	-	-	-	.000	-	-	0.181

Fig. 1. Known distribution of *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*, geographic location of sampled sites, and individual composition of sample groups analyzed. Numbers of families as in Appendix 1. In parentheses, number of families/number of individuals analyzed.

TOTAL

WILD	TOLERATED	REFERENCE
W1-W4 (14/140)	T1-T19 (19/287)	Guerrero: R1, R2 Puebla: R3-R8 Morelos: R9-R12 (12/48)

GUERRERO

WILD	TOLERATED	REFERENCE
W1-W4 (14/140)	T1-T19 (19/287)	Guerrero: R1, R2 Puebla: R3-R8 Morelos: R9-R12 (2/22)

MONTANA

WILD	TOLERATED	REFERENCE
W1, W2, W4, W6-W8, W10, W11 (8/112)	T2-T4, T6 T10-T14 T16, T17, T19 (12/201)	Guerrero: R1, R2 2 pooled families/22

WILD	TOLERATED
W1-W5, W7 W8, W10, W11 (9/92)	T1-T4, T6 T10-T12, T14 T16, T17, T19 (12/216)

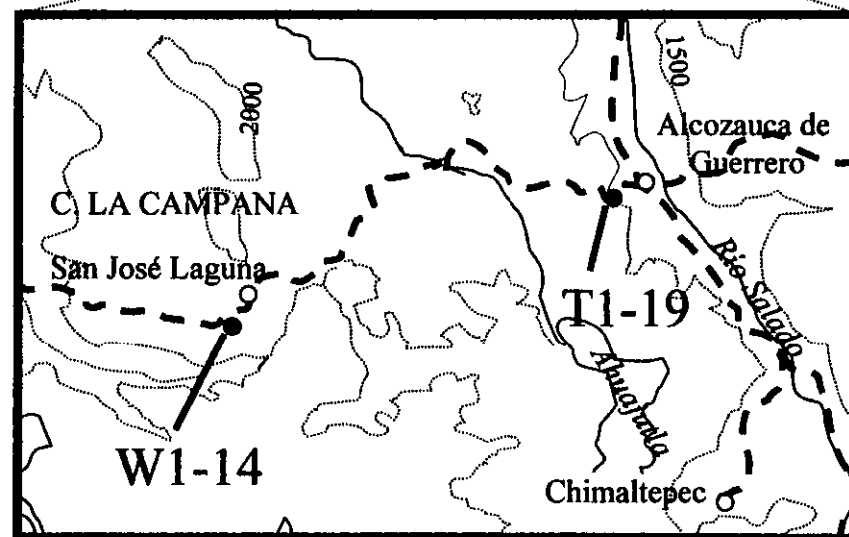
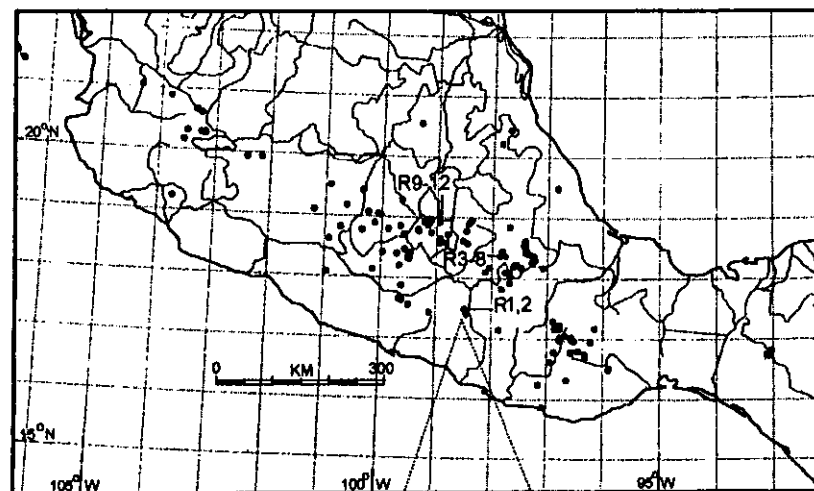


Fig. 2. Electromorphs of ACO, PGM and PGI with electrophoretic zones (isozymes) and allozymes. a. Aconitase. b. Phosphoglucose isomerase.. c. Phosphoglucomutase.

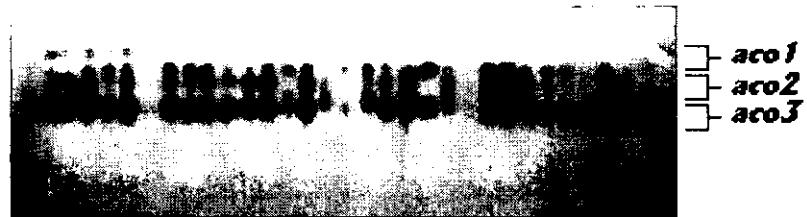
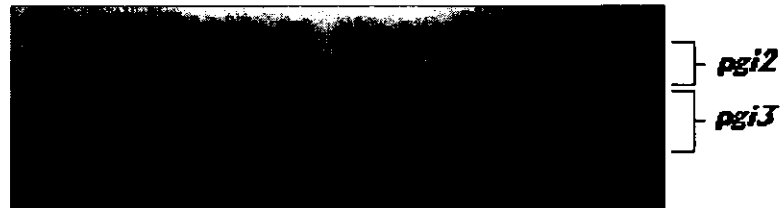
Aconitase (ACO)**A****Phosphoglucoseisomerase (PGI)****B****Phosphoglucomutase (PGM)****C**

Fig. 3. UPGMA cladograms for pooled half-sib families per subpopulation generated from Nei's (1978) unbiased genetic identity for sample groups Total (above), and Guerrero (below).

Unbiased Genetic Identity (Nei, 1978)

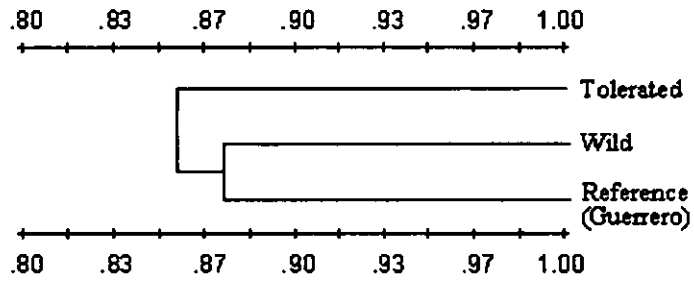
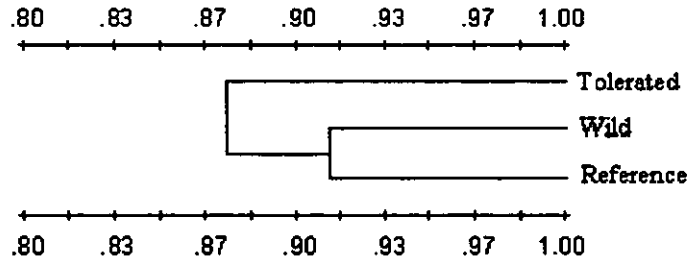
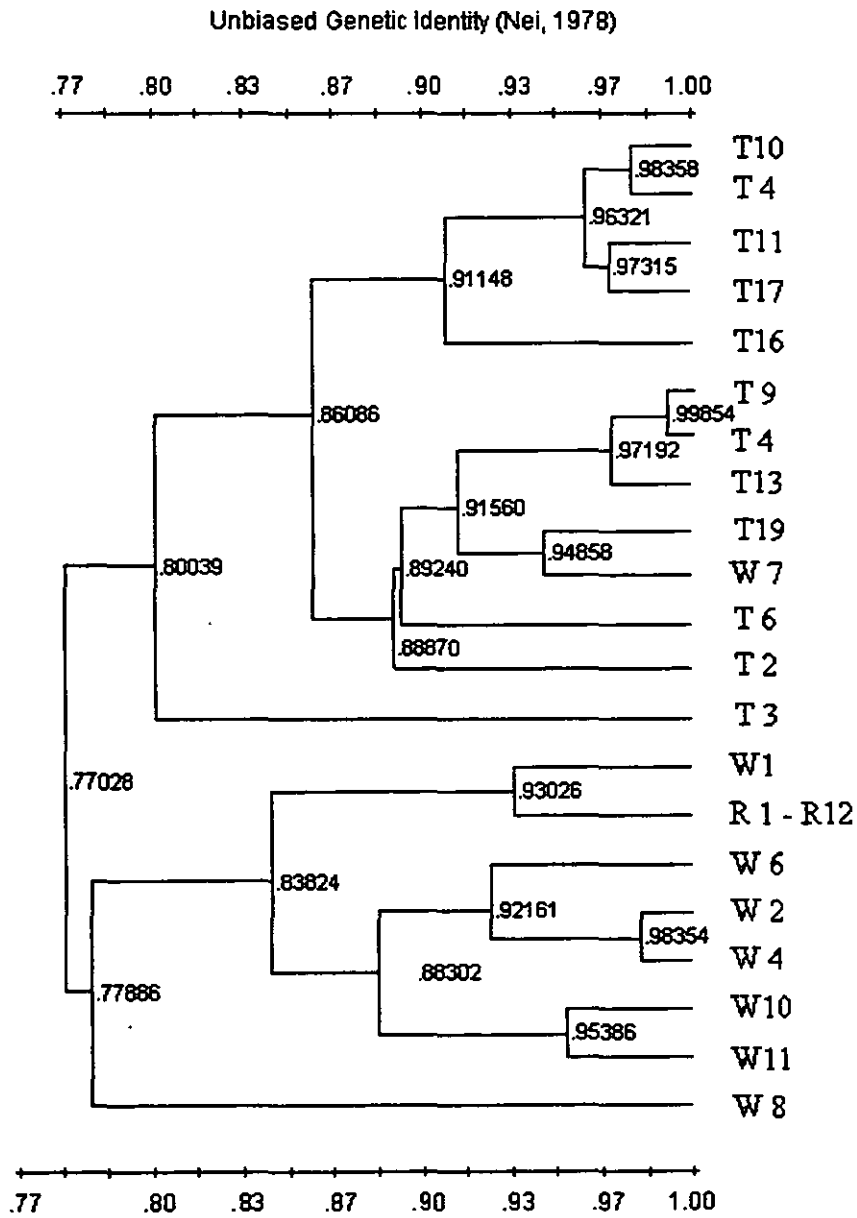


Fig. 4. UPGMA cladogram corresponding to estimates of Nei's (1978) unbiased genetic identities for half-sib families (including pooled individuals in their respective family) for sample group Guerrero. Linkage distances are given above each branch.



**7. CONCLUSIONES: LA DOMESTICACIÓN DE *LEUCAENA* (FABACEAE,
MIMOSOIDEAE) EN MÉXICO**

Bol. Soc. Bot. México 62:141-155, 1998.

LA DOMESTICACIÓN DE *LEUCAENA* (FABACEAE, MIMOSOIDEAE) EN MÉXICO

SERGIO ZÁRATE PEDROCHE

Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 95-3, Morelia Michoacán, 58089, México. email: szarate@miranda.ecologia.unam.mx

Resumen. Se analiza el proceso de domesticación de algunas especies de *Leucaena* (Fabaceae, Mimosoideae) en México integrando evidencia taxonómica, fitogeográfica, arqueobotánica, etnohistórica, etnobotánica y genética (isoenzimas). Se propone un modelo del proceso de domesticación para estos árboles y arbustos. El modelo intenta explicar cómo avanzó este proceso mediante la propagación por semillas, tomando en cuenta la longitud del ciclo de vida y la polinización abierta. Estas características coinciden en la mayoría de los árboles frutales domesticados en Mesoamérica pero contrasta con la propagación vegetativa de los primeros árboles domesticados en el Medio Oriente. Los resultados de esta investigación sugieren que, si bien el favorecimiento *in situ* y el cultivo conducen a mantener a cierto nivel la calidad de los productos deseados en las condiciones locales (aunque a un paso lento), sólo mediante la difusión es posible mejorar dicha calidad. Esta difusión sería responsable de la fundación de cultivos, y debe continuarse o se corre el riesgo de perder la calidad, la productividad, o ambas. Los cultígenos se obtienen mediante un extenso muestreo selectivo de poblaciones naturales y manejadas. A escala local, la difusión y el manejo generan variantes.

Palabras clave: domesticación de árboles, *Leucaena*

Abstract. This paper reviews multidisciplinary information about the domestication process of some species of *Leucaena* (Fabaceae, Mimosoideae) in Mexico. Taxonomical, phytogeographical, archaeobotanical, ethnohistorical, ethnobotanical and genetical (isoenzymes) information was integrated in a model of the domestication process of these trees and shrubs. The model is directed to answer how domestication was achieved by means of seed propagation, given the length of the life cycle and predominant open pollination. Most early domesticated trees in Mesoamerica present these characteristics, in contrast with vegetative propagation which was typical of early domesticated trees in the Middle East. Results of this research suggest that, while *in situ* tolerance and cultivation lead to the maintenance of desired product quality (although at a slow rate), only by diffusion is it possible to enhance such quality. Diffusion would result in the establishing of cultivation, and it must prevail in order to avoid loss of quality, productivity, or both. Cultigens are obtained through an extensive selective sampling; locally, diffusion and management generate variants.

Key words: tree domestication, *Leucaena*

L*eucaena* Benth. es un género de árboles y arbustos perteneciente a la subfamilia Mimosoideae, familia Fabaceae, con dos secciones: *Macrophylla* (Benth.) Zárate (1994) y *Leucaena*. Las poblaciones nativas de ambas secciones se distribuyen en América, en las regiones subtropical (sur de Estados Unidos de América, norte de México) y tropical (México, Centroamérica, y el noroeste de Sudamérica). En Colombia, Ecuador, Perú y Argentina sólo existen especies nativas de la sección *Macrophylla*. La máxima diversi-

dad del género se distribuye en el centro y sur de México, donde el estado con más especies es Oaxaca (Zárate, 1982, 1994). En el Caribe insular, y mundialmente en el trópico, hay poblaciones naturalizadas de varias especies de *Leucaena*. El género continúa siendo objeto de estudios taxonómicos (Zárate, 1994; Hughes, 1998).

En México se encuentran algunos taxa de *Leucaena* que han sido objeto de manejo y selección humana por un tiempo prolongado. Los *guajes* —del náhuatl, *uaxin* (Siméon, 1984), árbol y vaina de *Leu-*

caena— son recolectados y cultivados y se usan como alimento y en otras formas. Su domesticación tradicional presenta un interés especial en el contexto de los cultígenos de origen mesoamericano. Por ser un árbol propagado por semillas, su selección artificial enfrenta el prolongado desarrollo necesario para que la planta alcance su expresión plena, además de la polinización abierta. Se ha planteado que en Medio Oriente la propagación vegetativa fue esencial para la domesticación de las plantas leñosas (i.e., olivo, vid, granada, etc.), las cuales aparecen en el registro arqueológico después de los cereales y legumbres anuales. También se sostiene que hasta la llegada de las técnicas de injerto desde el oriente, probablemente de China, no fue posible lograr con éxito la selección en cultivo de árboles propagados por semillas como la manzana (Zohary y Spiegel-Roy, 1975; Spiegel-Roy, 1985; Zohary y Hopf, 1988).

La propagación por semilla es común en muchos de los árboles frutales domesticados en Mesoamérica. La pregunta crucial es entonces ¿cómo lograron los pueblos mesoamericanos la domesticación de frutales propagados por semillas? Aquí se intenta responder a esta pregunta analizando los casos de las especies cultivadas de *Leucaena*.

La domesticación como proceso evolutivo

Se ha definido a la domesticación como un estado de las plantas en el cual les es imposible dispersarse sin la ayuda del cultivador. Mientras que una planta es *cultivada* en forma instantánea, el ser *doméstica* requiere un largo periodo de selección (Heiser, 1969). Otras definiciones ven a la domesticación como un proceso gradual, que no difiere de la evolución de las plantas según el modelo neodarwiniano (Harlan, 1975). Para otros autores es importante la intensidad de la relación en cuanto a la percepción de la planta (Kimber, 1978; Bye, 1979; Davis, y Bye, 1982). Esta tendencia ha llevado a ampliar el concepto de *domesticación* más allá del de *cultivo*, insertándolo así en el concepto todavía más amplio de *manejo* (Ford, 1985; Casas *et al.*, 1997; Colunga y Zizumbo, 1993). Algunos consideran que el proceso sólo se inicia con el cultivo, y después de un número de generaciones, las plantas llegan a depender de la gente para su dispersión (Harlan, 1975; Blumler y Byrne, 1991; Hammer, 1988). Otros también investigan la posibilidad de su inicio a partir de cambios genéticos inducidos por formas de manejo, previo al cultivo (Ford, 1985; Blumler y Byrne, 1991; Casas *et al.*, 1997). En este trabajo se adopta la definición de domesticación como un proceso evolutivo análogo al que ocurre en las poblaciones naturales, pero activado por el manejo humano. El manejo, en

sentido amplio, activa procesos evolutivos al modificar el ambiente (físico y biótico) y al seleccionar y tomar muestras a distintos niveles del ciclo de vida (propágulos, plántulas, individuos reproductivos, cosecha, etc.) Dicho proceso está determinado por la variabilidad inicial y capacidad de respuesta genética de las plantas; la extensión espacial y temporal (selección extensiva, selección local) e intensidad (formas de selección *in situ*) del muestreo de la variación natural originaria; el número de individuos por unidad de tiempo que pueden ser manejados (el número de generaciones que es posible manejar). La selección artificial dirige la fijación de características útiles, pero es limitada por la variación presente y su efectividad depende de factores genéticos de las plantas, incluyendo las formas de reproducción, el tipo de herencia de los caracteres, y las interacciones génicas. La selección de los productos de consumo o uso es dirigida por factores culturales y productivos, relacionados con el contexto social en que se da el aprovechamiento de los recursos (Colunga y Zizumbo, 1993). También, el manejo induce la acción de selección natural sobre las plantas, la cual está determinada por factores físicos, fisiológicos, ecológicos y genéticos (Harlan, 1975). Es decir, hay yuxtaposición de fuerzas selectivas naturales y artificiales.

Genética del proceso de domesticación

El proceso de domesticación se caracteriza por la pérdida de variación genética en los cultivos respecto a la población silvestre originaria, como es evidente en las estimaciones de la heterocigocidad, el número de genes polimórficos y el número de alelos por locus de isoenzimas (Dobley, 1989). Esto se explica considerando la deriva, la endogamia y la selección implícitas en la propagación de poblaciones finitas provenientes de una muestra de la población silvestre originaria. Al mismo tiempo, mediante selección artificial, el cultivador fija características fisiológicas y morfológicas que le son favorables, en ocasiones ampliando enormemente el ámbito de variación respecto a las formas silvestres (Gepts, 1993). En este proceso, uno de los puntos críticos es la depresión endogámica, es decir, la pérdida de viabilidad, la disminución de la tasa de crecimiento y la baja en productividad debida a que muchos individuos son homocigos para un número alto de loci (Mitton, 1989). Opuestos a la depresión endogámica están la heterosis, i.e., la selección en favor de los individuos con el mayor número de genes heterocigos, y los mecanismos que ayudan a mantener la variabilidad restringiendo el cruzamiento. En otros términos, el proceso de selección artificial es limitado por la can-

LA DOMESTICACIÓN DE *LEUCAENA* (FABACEAE, MIMOSOIDEAE) EN MÉXICO

tividad de variación genética que se pierde y se gana, y esto dependerá en gran medida de las características de las historias de vida, i.e., del sistema de cruzamiento, de los mecanismos de dispersión de polen y propágulos, de la longitud del ciclo de vida, etc. (Hamrick, 1989). El mantenimiento o pérdida de la adecuación puede deberse a poligenes adaptativos o a la heterocigosidad. Es decir, pueden existir poligenes que confieran ventajas en cierto ambiente, o puede haber selección por individuos con mayor número de loci heterocigos (heterosis). Ante esta perspectiva, la simple hibridación para intentar aumentar la adecuación puede tener resultados contrarios debido a la ruptura por recombinación de tales poligenes (Fenster *et al.*, 1997).

La genética de poblaciones —aquella parte de la genética cuantitativa que se encarga de estudiar el comportamiento de los genes en una población a lo largo del tiempo y según múltiples restricciones específicas (Falconer, 1981)— es importante como herramienta heurística al estudiar el proceso de domesticación. Ello por dos razones: permite predecir formalmente dicho cambio, y permite analizar empíricamente las hipótesis históricas (Blumler, 1992; Hormaza *et al.*, 1994). Para ello, se utilizan marcadores neutrales (i.e., en teoría al menos, no sujetos a selección natural), para conocer las relaciones entre poblaciones cultivadas y silvestres, la estructura de la población y el sistema de cruzamiento. Sin embargo, debido a que la correlación entre la variación de las isoenzimas y las características fisiológicas y morfológicas puede ser positiva o no —lo cual, en parte depende del sistema de cruzamiento (Hamrick, 1989)— existe incertidumbre al intentar atribuir a la selección artificial determinada medida de diferenciación genética observada mediante marcadores teóricamente neutrales. A pesar de estas limitaciones, las isoenzimas son valiosas para conocer la distribución de la variación entre poblaciones, i.e., la estructura genética y el sistema de cruzamiento.

En el caso de los árboles, la capacidad de seleccionar lo deseado en pocas generaciones disminuye considerablemente respecto al mismo proceso en las plantas herbáceas. En las poblaciones de plantas leñosas de desarrollo lento actúan más fácilmente la endogamia, la migración tiene mayores efectos y la segregación retrasa considerablemente la selección de propágulos sexuales (Spiegel-Roy, 1985; Zohary y Hopf, 1988). En muchos árboles es evidente la correlación entre el vigor y el crecimiento con la heterocigosidad de las proteínas (Mitton, 1989). El proceso de domesticación de árboles entonces, estará determinado por la cantidad de variación que puede mantenerse sin perder las características favorecidas.

Objetivos e hipótesis

El presente estudio del proceso de domesticación de taxa de *Leucaena* en México busca explorar los aspectos intrínsecos e históricos del manejo de estos árboles. El objetivo es entender el proceso de domesticación de las especies cultivadas del género con base en el análisis de evidencia taxonómica, fitogeográfica, arqueobotánica, etnohistórica, etnobotánica y genética. Este análisis busca también proponer un modelo del proceso sustentado en la evidencia disponible para los casos de *L. esculenta* (Moc. et Sessé ex A. DC.) Bent y *L. leucocephala* (Lam.) de Wit. Estos objetivos generales requieren de alcanzar objetivos particulares para cada tipo de evidencia.

El estudio taxonómico del género *Leucaena* de Zárate (1994) fue la base para identificar los cultígenos, así como para conocer la distribución e identidad de las poblaciones naturales del género conocidas en México. Este trabajo también se usó como base en el análisis de las características reproductivas y ecológicas de las plantas y sus consecuencias para la evolución del género (Zárate, 1994). La compilación del conocimiento, usos y manejo de los taxa de *Leucaena* en México tuvo como objetivo proporcionar un panorama general de la importancia actual de cada taxon, especialmente de aquellos en proceso de domesticación (Zárate, 1982, 1994).

El examen de los restos arqueobotánicos de *Leucaena*, depositados en el Departamento de Prehistoria del Instituto Nacional de Antropología e Historia en la ciudad de México, tuvo como objetivo principal revisar las identificaciones previas (MacNeish, 1958; Smith, 1967; Smith, 1986), dado que estas contradecían hipótesis acerca de la distribución de los taxa mencionados. Otro objetivo fue buscar evidencia para la hipótesis de que las semillas y legumbres de *Leucaena* integraban parte de la dieta junto con una serie de otros árboles de fabáceas, y por lo tanto, de que existió un proceso de selección entre estas plantas alimenticias del cual surgió la preferencia por los guajes, misma que condujo a su manejo intensivo y posteriormente a su cultivo (Zárate, 1998). Se analizó también la información etnohistórica mejor conocida para responder algunas preguntas específicas: ¿qué efecto tuvo la conquista en la situación cultural de *Leucaena*?, ¿en qué situación se encontraba el conocimiento y uso del género antes del contacto?, ¿cuáles taxa eran cultivados entonces?, y ¿cómo eran manejados éstos? y por último, ¿qué efecto tuvo la conquista sobre la importancia, uso, difusión y manejo de los guajes? (Zárate, 1997).

El aspecto evolutivo se abordó en estudios de caso de poblaciones bajo manejo tradicional conocido,

mediante interpretación genética de los zimogramas observados en muestras de estas poblaciones (Zárate *et al.*, 1998). Su objetivo fue obtener descripciones de la variabilidad genética y estructura de las poblaciones, e información acerca de la biología reproductiva.

Materiales y Métodos

Arqueobotánica

Se reexaminaron 113 muestras (66 de Tehuacán, 45 de Oaxaca y 2 de Tamaulipas) de macrorrestos arqueológicos asignados a *Leucaena*. Se hizo un examen comparativo (respecto a muestras de herbario), macro y microscópico, usando microscopía electrónica de barrido (MEB) (Zárate, 1998).

Etnohistoria

Se analizó la información acerca de los guajes contenida en los principales documentos históricos del siglo XVI: El Códice Florentino, las Relaciones Geográficas del siglo XVI y la obra de Francisco Hernández. Dicha información fue integrada y comparada con la evidencia sincrónica disponible (Zárate, 1997).

Genética de poblaciones y biología reproductiva

Mediante electroforesis de isoenzimas en geles de almidón, se obtuvieron marcadores genéticos (aloenzimas) en dos estudios de caso: *L. esculenta* (Moc. et Sessé ex A.D.C.) Benth. subsp. *esculenta* (Zárate, 1994) toleradas y silvestres en La Montaña, Guerrero y *L. leucocephala* (Lam.) de Wit (Zárate, 1987), en Papantla, Veracruz. Se analizaron tres loci de aconitasa EC. 4.2.1.3 (ACO), dos loci de fosfoglucoisomerasa EC. 5.3.1.9 (PGI), y tres loci de fosfoglucomutasa EC. 2.7.5.1 (PGM). Estos estudios de caso contaban con antecedentes etnobotánicos (Casas y Caballero, 1996; Kelly y Palerm, 1952; Medellín, 1990). En el caso de La Montaña de Guerrero, las progenies (semillas) provinieron de árboles estudiados morfológicamente por Casas y Caballero (1996). Mediante el programa BIOSYS-1 (Swafford y Selander, 1989) se estimó la variación genética, las identidades genéticas entre subpoblaciones o muestras, y la estructura de la población. Se estimaron las tasas de entrecruzamiento mediante el programa de Ritland (1990). En el caso de la región de Papantla el análisis se limitó a la interpretación genética (Zárate *et al.*, 1998).

Resultados

En general, los árboles cultivados no presentan problemas de identificación en el sistema de clasificación

adoptado (Zárate, 1994), la única excepción fue la del *liliake* manejado por los totonacas de Papantla, Veracruz, región donde se encuentran poblaciones de afinidad incierta. Algunas de estas plantas se asemejan a la subespecie *leucocephala*, y otras son más parecidas a la subespecie *glabrata* (Rose) Zárate (1987). La razón de tal variación no se comprende del todo aún. Una de las posibles causas de ello que se investigan es la hibridación con poblaciones silvestres de *L. pulverulenta* (Schlecht.) Benth. que crecen en los acahuals contiguos a las milpas (Zárate, 1994).

Los árboles de *Leucaena* son barócoros, polinizados por viento e insectos. En general, tienen distribuciones alopatricas, y forman híbridos interespecíficos con facilidad. Su evolución parece seguir ciclos de dispersión, diferenciación, e hibridación, en gran medida influenciados por la historia biogeográfica y el ambiente (Zárate, 1994). Lo anterior sugiere que las poblaciones de *Leucaena* requieren de mecanismos equilibradores de la variación durante los periodos de aislamiento relativo (i.e., incompatibilidad, cruzamiento selectivo, heterosis), y la diferenciación resultaría de un nuevo ciclo de hibridación.

Etnobotánica de *Leucaena*

La mayoría de los taxa de *Leucaena* son utilizados como medicina y alimento por grupos indígenas y por las poblaciones mestizas del país, quienes las recolectan y cultivan para su consumo y venta. Algunos taxa, además de ser recolectados, son sometidos a varias formas de manejo, y la producción de guajes se da en sistemas muy diversos. El manejo varía en su intencionalidad y alcances incluyendo la tolerancia selectiva de los árboles *in situ* (Casas y Caballero, 1996), el favorecimiento y selección de voluntarios en cultivo, la siembra directa, y la siembra *ex situ* seguida de trasplante (Zárate, 1994).

Los factores climáticos, edáficos y el tipo de vegetación son determinantes en cuanto a los taxa cultivados, influyendo también la tradición cultural. Algunos de los tipos principales de estos sistemas manejados son: sistemas de rotación y roza-tumba-quema (acahuals manejados, vainillares, milpas, e.g., *L. l. glabrata*); bordos mixtos permanentes, con o sin irrigación, (tlacolol, calmiles o solares, e.g., ambas subespecies de *L. esculenta*, *L. confertiflora* subsp. *adenotheloidea*, *L. leucocephala*); y sistemas permanentes de monocultivo (huertos puros y de densidad elevada; e.g., *L. esculenta* subsp. *esculenta*, *L. leucocephala* subsp. *glabrata*).

A partir del interés que despertó *Leucaena* entre los agrónomos del mundo se originó el cultivo de algunas especies del género —en forma notable el de *L.*

LA DOMESTICACIÓN DE *LEUCAENA* (FABACEAE, MIMOSOIDEAE) EN MÉXICO

leucocephala subsp. *glabrata* y en menor medida el de *L. pulverulenta*; *guaje*, *liliakiwi*— en sistemas de producción de forraje y plantaciones forestales (Dijkman, 1950; Anónimo, 1974; Hughes, 1993). Más recientemente se ha promovido el uso de especies de *Leucaena*, y de otras leguminosas arbóreas, como *Gliricidia* y otras, en sistemas agrosilvícolas (Siaw *et al.*, 1991).

Leucaena esculenta, es la especie más importante para los indígenas del centro de México. Son cultivadas dos subespecies, ambas conocidas como *guaje rojo* o *guaje colorado*: *L. esculenta* subsp. *esculenta* y *L. esculenta* subsp. *paniculata* (Britton *et Rose*) Zárate (1994); también se recolectan en varios tipos de vegetación, tanto silvestre como manejada. Sus semillas secadas al sol con la adición de cenizas o sal son almacenadas para consumirse tostadas, preparación llamada *guajesquite* (cuenca del río Balsas y región de La Montaña, Guerrero). Preparadas en una pasta a partir de las semillas frescas son formadas en panecillos y secadas al sol para ser almacenadas y consumidas en guisos. Las semillas son vendidas frescas (dentro de las legumbres) en los mercados, sobre todo en primavera (*L. esculenta* subsp. *esculenta*) así como en el tiempo de lluvias (*L. esculenta* subsp. *paniculata*). También son usadas las hojas tiernas de *L. e.* subsp. *esculenta* como verdura (*guaxquilitl*) y las agallas formadas en los ovarios por acción de insectos (*bolochocos* o *polochocos*). El área de origen de los cultígenos más importantes (todos éstos de *L. esculenta* subsp. *esculenta*) parece estar en las partes altas de la depresión del Balsas, desde Michoacán hasta Morelos. Se ha difundido a muchas partes, sobre todo, a Oaxaca (Zárate, 1982, 1994; Casas y Caballero, 1996).

El cultivo de *Leucaena leucocephala* subsp. *glabrata*, *guaje verde* o *guaje blanco*, está muy difundido. En general, ocupa la zona tropical húmeda (zona en la cual se encuentra restringida la subespecie *leucocephala*), pero la subespecie *glabrata* tiene un amplio ámbito ecológico como planta cultivada. La subespecie *leucocephala* no se conoce en cultivo. Las poblaciones de esta especie en el municipio de Papantla, Veracruz, son manejadas mediante siembra y tolerancia por los totonacas de la costa en milpas de roza-tumba-que-ma, donde es llamado *liliake*.

Leucaena confertiflora Zárate subsp. *adenotheloidea* Zárate (1994), el *guaje zacatzin*, es recolectada en la Sierra de Zongolica, en donde es endémica. En Chapulco, Puebla es cultivada en solares (calmiles) en bordos que dividen las milpas, sobre todo en los sitios que cuentan con irrigación. Su cultivo en esta zona templada subhúmeda a seca a más de 2 000 msnm, se inició a principios del presente siglo (Zárate, 1994).

Leucaena lanceolata S. Watson, incluye a dos subespecies: *lanceolata* y *sousae* Zárate (1994). Es cultivada

en San Mateo del Mar por los Huaves (quienes le nombran *napajteam*) en cercos vivos destinados al ramoneo y para corte de forraje para animales domésticos (Zizumbo y Colunga, 1982). Su tolerancia a la salinidad la hace potencialmente útil en sitios salobres y cálidos. La antigüedad de su cultivo es desconocida. Los cultígenos parecen ser de origen local.

Leucaena cuspidata Standley, cuyo nombre otomí es *efe* es un arbusto que habita en las zonas áridas de San Luis Potosí, Querétaro e Hidalgo (Zárate, 1994). Es recolectada por los otomíes. Sus vainas son vendidas en los mercados de Ixmiquilpan como alimento humano. Hughes (1993) la encontró cultivada en algunas localidades de la zona; cultivo quizás reciente y en expansión local.

Leucaena collinsii Britton *et Rose* subsp. *collinsii* (llamado, *chijlip* en tojolabal, *guash*, *guash de monte*, y de otras formas) es cultivada en cercas vivas en Chiapas, como también lo es *L. shannonii* Donn. Sm. subsp. *shannonii*, *guaje* (Zárate, 1994; Hughes, 1993). La antigüedad de estos cultivos es desconocida.

Arqueobotánica

La identificación de los restos arqueológicos, y la verificación del contexto arqueológico (i.e., el que las muestras examinadas correspondieran a lo publicado respecto a su sitio, número de colecta, ubicación estratigráfica, etc.), se enfrentaron con las dificultades comunes a este tipo de estudio de colecciones de museo. Una de ellas es la modificación de algunos restos por acción de factores físicos y porque algunos se encuentran masticados o muy fragmentados. Otro problema se deriva de que en el museo no siempre puede conocerse toda la información original puesto que las muestras a veces han sido etiquetadas varias veces (i.e., originalmente durante la excavación y posteriormente en el museo). Por estas causas, se anotaron las inconsistencias o dudas para cada muestra examinada. Por ejemplo, algunos restos mencionados para algunos sitios y estratos no se localizaron en la colección. A pesar de estas limitaciones, fue posible identificar con certeza algunas muestras y llegar a algunas conclusiones.

Las dos muestras de Tamaulipas (MacNeish, 1958) se identificaron como *L. pulverulenta*, nativa de la Sierra Madre Oriental y muy posiblemente recolectada. En Tehuacán se comprobó la presencia de *L. esculenta*, aun cuando no fue posible asignar todas las muestras a una u otra subespecie. Algunos de los restos más antiguos registrados por Smith (1967) no se encontraron en la colección; tal es el caso de las fases El Riego y Coxcatlán en las cuevas Coxcatlán y Purrón, en las cuales no se encontró *Leucaena* entre los res-

tos examinados en el museo (Zárate, 1998). La muestra más antigua asignada a esta especie es de la cueva de San Marcos (sitio designado por los arqueólogos como Tc254) y se ubicó en la fase Coxcatlán (4150 ± 200 a.C.). Sin embargo, estas muestras (número de catálogo Tc254 1-1j) son de identidad dudosa ya que presentan un alto grado de modificación, aparentemente por masticación. Esta fecha sería más tardía que la aceptada como Smith (1966, 1967, 1969) para el cultivo del aguacate en Tehuacán. La siguiente muestra más antigua, identificada como *L. esculenta*, es también de la cueva San Marcos (Tc254 16-3j) ubicada en la fase Ajalpan (1025 ± 200 a.C.), fecha para la cual se supone que ya existía agricultura de maíz en el valle de Tehuacán. En muestras más recientes y de otros sitios del valle de Tehuacán (San Marcos, Coxcatlán, Purrón y El Riego) se identifica a *L. esculenta* desde la fase Santa María (ca. 300-100 a.C.) en adelante. En Coxcatlán, se identifica con certeza a la subespecie *esculenta* en muestras excepcionalmente bien conservadas de las fases menos antiguas (cuadro 1).

Se identificó a *L. l. glabrata* la cual no fue registrada previamente por Smith (1967). Se la encontró entre los restos de la parte sur del valle (cuevas de Coxcatlán y Purrón), donde aparece entre las fases Santa María y Palo Blanco (ca. 300 a.C.-780 d.C.) (cuadro 1). Estas fechas coinciden con un supuesto periodo de transición política y cultural. Hacia el final de la fase Santa María se nota una disminución de los contactos con la costa del Golfo de México y se incrementa la relación con el valle de Oaxaca, coincidiendo también con el predominio de la agricultura de irrigación en lugar de la de roza-tumba-quema (MacNeish *et al.*, 1970). Esto sugeriría que *L. l. glabrata*, además de haber sido introducida como planta cultivada, se asoció a la irrigación, hecho reforzado por la información etnobotánica y etnohistórica.

Otra especie de *Leucaena* que se presenta entre los restos del valle de Tehuacán es *L. diversifolia* subsp. *stenocarpa*. Esta especie fue también identificada por Smith (1967) utilizando el sinónimo *L. pueblana*

Cuadro 1. Ubicación cronológica de muestras de *Leucaena* spp. identificadas en este estudio

Fase/Sitio	Guilá Naquitz	San Marcos	Coxcatlán	Purrón	El Riego
Venta Salada (Tehuacán)	—	—	<i>L. esculenta esculenta</i> <i>L. e. paniculata</i> <i>L. leucocephala glabrata</i>	—	<i>L. esculenta</i>
Palo Blanco (Tehuacán)	—	<i>L. esculenta</i>	<i>L. esculenta</i> <i>L. l. glabrata</i>	<i>L. esculenta</i> <i>L. l. glabrata</i>	—
Santa María (Tehuacán)	—	—	<i>L. esculenta</i> <i>L. l. glabrata</i>	—	—
Ajalpan (Tehuacán)	—	aff. <i>L. esculenta</i>	—	—	—
Coxcatlán (Tehuacán)	<i>L. diversifolia stenocarpa</i>	aff. <i>L. esculenta</i>	—	—	—
Jícaras (Guilá Naquitz)					
Naquitz (Guilá Naquitz)	<i>L. d. stenocarpa</i>	—	—	—	—

Notas: Fases basadas en MacNeish (1967 ed.) y Flannery (1986). Debido a: no encontrarse en la colección, no poderse ubicar cronológicamente, o ser de otros géneros, no se incluyen en la tabla los siguientes restos de *L. esculenta* previamente registrados (Smith, 1967, 1986; MacNeish, 1967; Fowler y MacNeish, 1972; MacNeish y Cook, 1972a, b): En San Marcos, fase Palo Blanco, zonas F y C; en Coxcatlán, fases Coxcatlán zona XIII, y El Riego zona XVI; en Purrón, fases Coxcatlán zona F, y Ajalpan zona C; en El Riego, fases Palo Blanco zonas E, D y F, y Venta Salada zona C. Smith (1967) no identificó a *L. leucocephala* subsp. *glabrata*.

LA DOMESTICACIÓN DE *LEUCAENA* (FABACEAE, MIMOSOIDEAE) EN MÉXICO

Britton et Rose (Zárate, 1994). Esta especie es considerada comestible en la actualidad, pero siempre es recolectada y de importancia secundaria.

En la cueva de Guilá Naquitz en Oaxaca, se descartó sin duda alguna la presencia de *L. esculenta* registrada por Smith (Flannery, 1986), ya que el examen mostró que los restos de *Conzattia multiflora*, fueron confundidos con *L. esculenta*. Esto aporta evidencia de que el guaje rojo fue introducido al valle de Oaxaca en una etapa posterior a las fases representadas en Guilá Naquitz. En otro sitio del valle de Oaxaca, la Cueva de los Afligidos (Oc47), se identificó un resto de *L. esculenta* asignado a la fase Monte Albán IV contemporánea con la fase Venta Salada tardía en el valle de Tehuacán.

Entre las muestras analizadas se encuentran varias pertenecientes a otros géneros de Fabaceae, entre los que destacan *Acacia sericea*, *C. multiflora*, *Albizia*, *Lysiloma divaricata*, *Senna polyantha*, *Mimosa*, *Cesalpinia*, y otras no identificadas por este estudio. Esta observación sustenta la hipótesis de que existió un amplio repertorio de legumbres, supuestamente utilizadas como alimento, entre éstas las de *Leucaena*. Además, el que no se conozcan procesos de domesticación para todas estas especies sugiere que hubo un proceso de selección del cual surgió la preferencia por el manejo y difusión de algunas especies de *Leucaena*.

Algunas de las legumbres examinadas fueron consumidas inmaduras, ya que sólo así es factible su masticación, forma de consumo evidente entre los restos. Las legumbres masticadas y después escupidas en el piso de las cuevas en Tehuacán son principalmente las de *A. sericea* y en menor medida las de *L. esculenta*. Otras legumbres se presentan sin evidencia de masticación, caso de las numerosas legumbres de *C. multiflora*. Esto último coincide con la interpretación de Flannery (1986) respecto a que lo que se consumió fueron las semillas, aunque dicho autor consideró que éstas eran las de *L. esculenta*.

Manejo y orígenes. Tanto Smith (1967) como MacNeish (1967) admiten, en distinta medida, la posibilidad del cultivo de los guajes en Tehuacán. Sin embargo, MacNeish argumenta que si bien esta posibilidad debe admitirse, el caso es poco robusto ya que no se encuentran las modificaciones en el tamaño de los frutos que se observan en el caso del aguacate y otros frutos. La evidencia más importante del cultivo de *L. esculenta* y *L. l. glabrata* en Tehuacán es su presencia entre los restos arqueológicos, no obstante que ambas son exóticas al valle de Tehuacán. En el caso del valle de Oaxaca, los resultados son claros a este respecto: *L. esculenta* no aparece en fechas del periodo precerámico.

Evidencia etnohistórica

El análisis efectuado (Zárate, 1997) revela la importancia que tuvo *L. e. esculenta* en el centro de México, seguida de *L. l. glabrata*. Asimismo, es aparente que los guajes no fueron favorecidos por el gusto de los conquistadores, quienes en gran medida los ignoraron. Además, parece que los guajes tampoco fueron considerados como excesivamente nocivos —a pesar de su bien ganada reputación de depilatorio equino— o contrarias a la religión de los españoles (como sugiere el caso de *Amaranthus*). En consecuencia, el conocimiento, usos y formas de manejo de los guajes permanecieron casi sin alteración. Sin embargo, cierta medida de rechazo pudo haber ocurrido debido a la toxicidad de estos árboles para el ganado. Por otro lado, la introducción del ganado y la palatabilidad de los guajes debieron ocasionar la reducción o destrucción de algunas poblaciones nativas. No obstante, los indígenas y mestizos continuaron empleando el guaje, manteniéndose con ello los conocimientos, usos, manejo y rutas de difusión tradicionales: es decir, hubo escasa aculturación —i.e., el proceso de ajuste cultural que siguió al contacto en el cual mediante los valores, gustos, conveniencia y coerción se llega a la aceptación, el rechazo pasivo o activo, la sincretización o la reinterpretación selectiva por uno o ambos grupos culturales (Aguirre-Beltrán, 1992). En contraste, la difusión fuera de México de *L. l. leucocephala* y posteriormente la de *L. l. glabrata*, trajo cambios en la distribución con algunas posibles consecuencias genéticas, tales como la reintroducción a áreas donde había ya germoplasma nativo, o la facilitación de hibridación donde se ponían en contacto especies de *Leucaena* fuera de su ámbito nativo. El uso moderno de *Leucaena* refleja, otra vez, la indiferencia de los occidentales por el uso alimenticio de esta planta: su principal utilidad a nivel internacional es como forraje y recientemente como árboles de uso múltiple en sistemas agrosilvícolas (Zárate, 1997).

Isoenzimas, herencia y estructura poblacional

Interpretación genética de zimogramas. Se observó duplicación en todos los sistemas enzimáticos analizados, consistente con el nivel de ploidía del género (Weeden y Wendel, 1989; Zárate, 1994). Se encontraron también alelos en proceso de silenciación —i.e., de alelos llamados nullos debido a su carencia o menor grado de actividad— (Hamrick, 1989). La herencia observada es disómica, sugiriendo alopoliploidía (Weeden y Wendel, 1989).

Las especies tetraploides del género —incluyendo ambas subespecies de *L. leucocephala*— muestran el

mismo número de loci que las especies diploides, sugiriendo control genético. Asimismo, estas especies no muestran segregación en las progenies, es decir, toda la progenie es idéntica a la madre cualquiera que sea su genotipo —i.e., homocigo o heterocigo—. Las posibles explicaciones son la heterocigosidad fija, i.e., la aparente heterocigosidad causada por un origen alotetraploide (Crawford, 1989), y la agamospermia, i.e., la formación de semillas sin el concurso de la fertilización sexual. La evidencia a favor de uno y otro proceso será publicada en otra parte.

Análisis genético. En *L. esculenta* subsp. *esculenta* se observó segregación mendeliana de las aloenzimas identificadas. La variación encontrada es alta y comparable en poblaciones silvestres y manejadas ($P = 80-95\%$; $N = 2.4-2.8$). Estas estimaciones son altas respecto a los registros conocidos (Hamrick, 1989), debido a que no se incluyeron enzimas monomórficas. Todas las muestras analizadas tienen índices de fijación promedio para todos los loci (F) de signo positivo, es decir hay un exceso de heterocigos (de 0.058 a 0.273). Esta medida de la variabilidad es menos sensible al muestreo, y coincide con el promedio para 100 especies dado por Hamrick (1989) de 0.141. En contraste, el índice de fijación promedio inferido para los progenitores en las poblaciones silvestres y manejada son negativos (-0.226 para la población manejada, -0.254 para la silvestre), es decir hay un exceso de heterocigos. Esto sugiere heterosis y alto grado de endogamia, similar a lo encontrado en *Bertholetia excelsa* (O'Malley *et al.*, 1988). Algunos loci en algunas muestras tienen índices de fijación negativos, lo cual sugiere que puede haber selección natural sobre ellos, es decir, que algunos alelos no son neutrales.

La estructura de la población es significativa, pero moderada (F_{IS} 0.304, F_{IT} 0.402, F_{ST} 0.142). El signo de las F de Wright sugiere exceso de homocigos. La diferenciación observada aquí está de acuerdo con las estimaciones en plantas de vida larga en estadios de sucesión tardíos (Loveless y Hamrick, 1984; Hamrick, 1989). La dispersión humana de los árboles puede ocasionar una menor estructuración que la esperada, como en el caso de *B. excelsa* (Buckley *et al.*, 1988).

Aun cuando las plantas son biológicamente autoincompatibles (cf., Zárate, 1994), las tasas de entrecruzamiento sugieren entrecruzamiento mixto en ambas subpoblaciones manejada y silvestre ($t_m = 0.644-0.645$; $t_s = 0.523-0.576$, respectivamente), similar en silvestres y cultivadas. Sin embargo, hay desviaciones del modelo mixto: aparente selección en algunos loci (revelada por los índices de fijación por locus), y diferencias en las frecuencias alélicas de polen y óvulos (Brown *et al.*, 1989). La endogamia en *L. e. esculenta*

parece entonces ser biparental y no debida a la autopolinización, según lo sugieren la diferencia entre las tasas de entrecruzamiento multiloci (t_m) y de un solo locus (t_s), y los estadísticos de Wright.

La población manejada se diferencia de la silvestre, así como de las muestras de referencia $I = 0.874-0.934$ (Nei, 1978). La mayor diferenciación se observa entre las poblaciones manejada y silvestre ($I = 0.874$). Estas diferencias son similares a las reportadas para otros cultivos respecto a sus poblaciones silvestres correspondientes (Doebly, 1989). Las identidades de Nei (1978) calculadas para las progenies (agrupando los individuos por familia) indica dos grupos distintos, uno formado por todas las familias de la población manejada y una familia silvestre, y otro con el resto de las familias silvestres, mismo grupo donde anida la muestra de referencia (figura 1). Este resultado es similar al obtenido por Casas y Caballero (1996) analizando la morfología. Debido a que no se espera que los marcadores moleculares sean objeto de selección, esta diferenciación puede deberse a diferenciación ecotípica, migración, o a selección prolongada mediante tolerancia selectiva.

La estructura poblacional observada es similar a la de *Pithecellobium pedicellare* (O'Malley y Bawa, 1987) y *B. excelsa* (O'Malley *et al.*, 1988). Estos árboles tienen poblaciones de cruzamiento abierto, baja densidad, alta variabilidad genética y marcada estructura, principalmente debida a la endogamia. Esta endogamia pudiera ser compensada por mecanismos de autoincompatibilidad (Zárate, 1994), dispersión, mecanismos de entrecruzamiento selectivo y heterosis.

Quizás el efecto más dramático del manejo de la vegetación en este caso sea el cambio en la densidad. La densidad en la población silvestre en San José Laguna es de 15 individuos por hectárea, mientras que ésta es de 0.8 individuos por hectárea en la población manejada en Alcozauca, lo cual en sí puede ocasionar diferencias en las tasas de cruzamiento consanguíneo en cada población (Hamrick, 1989). El hecho de que las tasas de entrecruzamiento en ambos casos son similares indicaría que existen mecanismos independientes de la densidad que determinan la endogamia, es decir, control genético del entrecruzamiento.

Discusión

La historia y las huellas visibles del proceso

La evidencia etnográfica, arqueológica e histórica disponible permite esbozar la evolución en México de la relación *Leucaena*-cultura. También, sugiere áreas de origen y posibles direcciones de migración de los

LA DOMESTICACIÓN DE *LEUCAENA* (FABACEAE, MIMOSOIDEAE) EN MÉXICO

principales taxa en cultivo tradicional. En este proceso de observan etapas o acontecimientos que, si bien debieron tener un punto de inicio, pueden en cierta medida continuar en forma vestigial, aportando evidencia del proceso. El cuadro 2 resume estos acontecimientos junto a la evidencia vestigial y las posibles consecuencias evolutivas correspondientes.

En la etapa inicial, la de la recolección, la selección intergenérica y el inicio del manejo, se distinguen cuatro procesos o fases.

1. Proceso de selección entré varios géneros de leguminosas arbóreas por los cazadores-recolectores. Este proceso debió ser dirigido por variables tales como: calidad alimenticia, disponibilidad, abundancia y predecibilidad; su escenario geográfico sería el de la distribución natural del género. La evidencia vestigial de esta fase está en los restos arqueobotánicos y en el conocimiento tradicional de las leguminosas arbóreas distintas a *Leucaena*. En esta fase se daría la selección de los ecosistemas más propicios para la recolección de productos de ár-

boles, y los árboles con legumbres habrían sido favorecidos (cuadro 2).

- Esta fase culminaría con la selección de *Leucaena* spp. como alimento importante, particularmente en zonas donde coincidirían la dominancia del árbol en la vegetación así como el conocimiento y la preferencia por parte de la gente. Quedó como vestigio la preferencia actual de las especies de *Leucaena* como alimento y, en especial, la subsistencia de la recolección masiva de productos almacenables elaborados con las semillas de *L. esculenta*. En esta etapa debió iniciarse la selección tanto de formas de vegetación como de poblaciones de *Leucaena* (cuadro 2).
- Etapa de intensificación del manejo, en especial dentro de esta área, conduciendo a la selección *in situ* de varios taxa, y extensiva de cultígenos, así como al cultivo mismo. Esta fase debió ser influida por factores tales como el aumento de la población y la perturbación de áreas cada vez mayores. Sus vestigios son la existencia de una serie de cultígenos locales y de diversas intensidades de ma-

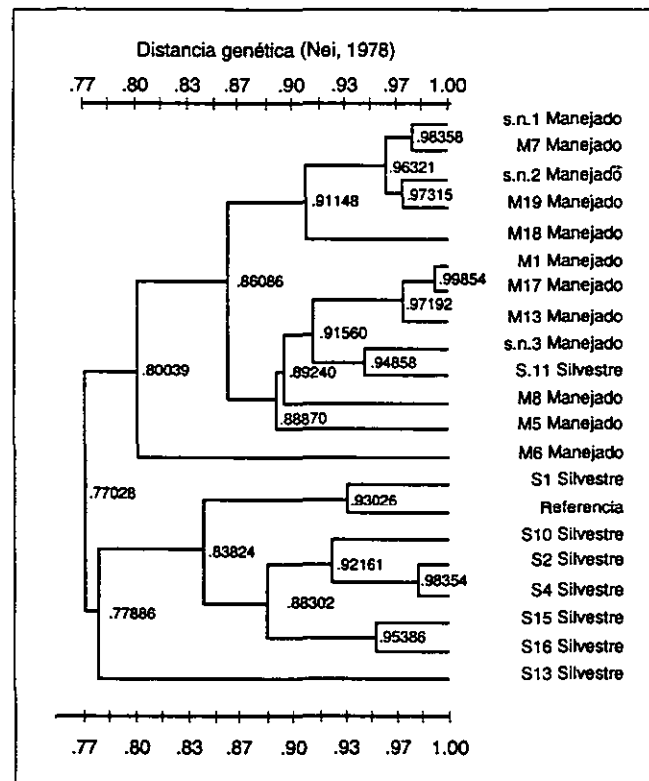


Figura 1. Cladograma UPGMA de familias de *L. e. esculenta* manejadas y silvestres, calculado mediante distancia genética ajustada para muestras pequeñas de Nei (1978). Los números de las familias corresponden a los de los individuos estudiados por Casas y Caballero (1996), excepto donde se anota.

nejo. En esta fase la selección *in situ* debió intensificarse, iniciándose la siembra (cuadro 2).

4. Dispersión, tanto de la práctica del cultivo como de los cultígenos. Esta etapa sería concomitante con la adaptación de cultígenos —y prácticas de manejo— a las condiciones locales. Tanto la difusión como la hibridación tendrían un papel que conduciría a la diferenciación de cultígenos locales. En esta fase influyen los factores sociales y económicos como migraciones y expansiones políticas y comerciales. La evidencia vestigial de esta etapa se ve en la distribución actual de cultígenos, la continuación de su difusión y la existencia de cultígenos en los que se aprecia el efecto de la hibridación (cuadro 2).

Esta fase habría culminado antes de la conquista de México, a la cual siguió otra serie de procesos relacionados con los cambios culturales: la colonización de México y el extensionismo moderno.

5. Los conquistadores ignoraron en gran medida a los guajes, jamás los adoptaron como alimento, sin embargo, los árboles no fueron vistos como un mal, por lo cual no fueron rechazados ni eliminados (Zárate, 1997). Esto se manifiesta vestigialmente en la restricción de la venta y consumo de los guajes a los grupos étnicos y —en menor medida a los mestizos—, así como a la escasa distribución de los usos culinarios más elaborados. También, en la no incorporación del guaje a la corriente dominante de la “cocina mexicana” (cuadro 2).

Cuadro 2. Posibles vestigios y consecuencias del proceso de evolución cultural de la domesticación de *Leucaena* spp.

Acontecimientos propuestos	Posibles vestigios	Procesos evolutivos
1. Selección intergenérica	Conocimiento de usos; recolección de otros géneros de árboles de leguminosas comestibles	Selección de ecosistemas; favorecimiento de los árboles con legumbres
2. Máxima importancia alimenticia	Recolección masiva y almacenamiento; guajesquite, «tortitas de guaje»	Selección de vegetación con los guajes más favorables
3. Manejo intensificado y selección de cultígenos	Cultígenos locales de calidad variable	Selección <i>in situ</i> de árboles mediante preferencia o tolerancia; siembra
4. Dispersión del cultivo y de los cultígenos	Difusión continuada; híbridos cultivados	Diferenciación génica por deriva y endogamia; selección artificial de cultígenos; reducción de la variación génica en los cultivos; hibridación
5. Discriminación cultural	Consumo y venta restringidos a grupos étnicos; escasa difusión de usos culinarios elaborados; no incorporación del guaje a la «cocina mexicana» convencional	Ausencia de programas de mejoramiento o selección sistemática con fines productivos
6. Retención del conocimiento, usos, manejo y difusión	Recolección, venta, usos medicinales y rituales cultivo tradicional; difusión de cultígenos	Conservación en aislamiento relativo de los cultígenos tradicionales; diferenciación creciente de cultígenos locales
7. Dispersión del género e internacionalización de su utilización	Programas de extensión ahistóricos; ausencia de mejoramiento genético como alimento humano; reintroducción como forraje de cultivares de origen nativo	Difusión de cultivares “modernos”; hibridación entre especies exóticas; domesticación sistemática
8. Continuación de la innovación de usos tradicionales	Procesos de domesticación incipiente; adaptación a sistemas agrícolas novedosos	Procesos de domesticación tradicional novedosos

LA DOMESTICACIÓN DE *LEUCAENA* (FABACEAE, MIMOSOIDEAE) EN MÉXICO

6. Los indígenas sujetos a la ley colonial, así como la población mestiza, retienen los usos, el manejo y las rutas de migración de los guajes (Zárate, 1997); ello tuvo un efecto conservacionista, tanto cultural como genético. Esta retención de usos se aprecia en la evidencia etnobotánica indicando la subsistencia de la recolección de productos silvestres de guaje, la venta de guajes, su uso como alimento, como medicina, en rituales y otros, el cultivo tradicional y la difusión de cultígenos (Cuadro 2).
7. La dispersión de *L. leucocephala* fuera de las fronteras de la Nueva España (Zárate, 1997), tuvo el efecto de generar interés internacional en la especie (más adelante en el género mismo), aunque excluyó el uso más común en su lugar de origen: el de alimento humano. Este acontecimiento se ve reflejado en la existencia de programas extensionistas de carácter ahistórico, la ausencia de programas de mejoramiento genético del guaje como alimento humano y la reintroducción a México de cultivares forrajeros cuyo origen fue el propio país (cuadro 2).
8. En México continúan generándose cultígenos mediante procesos de domesticación incipiente. Esto ocurre paralelo —e independiente— al extensionismo transnacional modernizador, y a una velocidad mayor que los alcances de éste. Es decir, los usos preconizados por los investigadores internacionales —en gran medida, ignorantes de la tradición etnobotánica de los guajes en México— no encuentran muchos adeptos entre sus clientes, igualmente ignorantes de dicha tradición, pero los campesinos que sí tienen conocimiento empírico de estas plantas las utilizan en formas novedosas. Este hecho se manifiesta en la existencia de procesos de domesticación incipiente (Zárate, 1994) (cuadro 2).

Áreas de origen y difusión

El escenario de los acontecimientos descritos debió ser extenso, pero es muy probable que el área donde *Leucaena* cobró mayor importancia, tanto económica como cultural, coincidiera con aquélla en la cual se den los siguientes factores: que existan taxa nativos y que sean árboles dominantes, donde haya diversidad de cultígenos, y donde se den las formas de uso más variadas e importantes. En la actualidad, la cuenca del Balsas (en particular en los estados de México, Morelos y Guerrero) reúne estas condiciones. La zona donde se observa la preparación, uso y venta del guaje rojo como *guajesquite* y la preparación de tortitas —descrita por Casas y Caballero (1996)— apuntan al centro del área de máxima importancia histórica y cultural de la especie. Reforzando esta im-

portancia geográfica y cultural está la observación de que entre los mixtecos de la región de La Montaña los únicos recursos vegetales silvestres comestibles que se almacenan son, precisamente, las preparaciones de las semillas de *L. e. esculenta* mencionadas (Casas y Caballero, 1996).

Los taxa más importantes son, sin duda, *L. e. esculenta*, árbol nativo en la cuenca del Balsas y en segundo lugar *L. l. glabrata*. Ya que aún no conocemos con exactitud el área de origen de los cultígenos “superiores” de *L. e. esculenta*, puede ser que, en el pasado, el área de distribución de este taxon fuera más amplia que en el presente, abarcando regiones más al norte, en particular en el estado de Jalisco. Sin embargo, casi no hay duda de que en la cuenca del Balsas se originara el cultivo de *L. e. esculenta*, al menos de algunos de los cultígenos y es muy probable que los cultígenos más importantes de este taxon se originaron en las partes altas de esa región, aun cuando no puede excluirse un origen más septentrional de poblaciones nativas hoy extintas. Quizás la evidencia de ello se encuentre en sitios arqueológicos hoy inexplorados.

En el caso de *L. l. glabrata*, lo más probable es que el área de distribución nativa de este taxon sea la costa sur del Pacífico, sobre todo a lo largo de los ríos que drenan en este litoral. Tal región podría abarcar desde Jalisco hasta Oaxaca. Los datos arqueológicos sugieren que este taxon no provino del Golfo de México, y que pudo ser introducido cultivado de algún lugar dentro de esta zona probable de origen y en tiempos relativamente tardíos.

Existe una zona centroamericana de cultivo de *Leucaena*, de menor importancia, coincidiendo con el área de manejo de taxa distribuidos desde Quintana Roo y Chiapas a Guatemala. En la porción septentrional de esta zona se cultivan las subespecies mexicanas de *L. collinsii* y *L. shannonii*, ambas en cercos vivos. Estas subespecies son disyuntas de las centroamericanas, las cuales también son sujetas a manejo diverso (Hughes, 1993). Esta disyunción es tal vez causada por factores edáficos, pero también puede ser el producto de difusión. La tradición de manejo en estas dos subáreas parece ser independiente de la del centro de México y la costa del Golfo de México, aun cuando la historia de migraciones y expansión cultural de los Pipil Nicarao pudo jugar un papel, de lo cual hay evidencia lingüística (Campbell, 1985). El hecho es que *L. esculenta* no se encuentra difundida en esta área; pero sí el conocimiento de los guajes locales.

Genética y selección artificial

El proceso de domesticación propuesto está basado en: la selección de taxa y cultígenos en un ámbito

extenso, tanto en el tiempo como en el espacio; la selección de poblaciones locales; y la difusión de los cultígenos fuera del área de origen. Estas inferencias se sustentan en la fitogeografía y la distribución de cultígenos (Zárate, 1994); la arqueobotánica (Zárate, 1998); la etnohistoria (Zárate, 1997)—; la etno-botánica (Zárate, 1994); y la genética (Zárate *et al.*, 1998).

Biología reproductiva y formas de selección de cultígenos

Como se mencionó, en el Viejo Mundo la domesticación de árboles se basó en la propagación vegetativa (p. ej., olivo, vid, higos, dátil y granada) la cual permitió avanzar en la selección intensiva, lo que no hubiera sido posible en árboles con propagación sexual (Zohary y Spiegel-Roy, 1975; Spiegel-Roy, 1985; Zohary y Hopf, 1988). En contraste, en el Nuevo Mundo parece que la mayor parte de los árboles frutales domesticados son propagados sexualmente (p. ej., aguacate, tejocote, capulín, zapotes, anonas, guamúchil, ingas, etc.) (Smith, 1966, 1968, 1969).

Es posible explicar la fijación de características deseadas a partir del modelo propuesto aquí: la selección mediante el manejo *in situ*, la selección extensiva de las poblaciones manejadas y la difusión de los cultígenos así obtenidos. En términos simples, cuando se siembra, reditúa más la difusión de árboles de muy alta calidad. Y, si ya existe una población —ya sea ésta silvestre, plantada o naturalizada— es más fácil eliminar aquellos árboles que no son de la calidad deseada. Debe considerarse que en el caso de *Leucaena* la propagación vegetativa nunca se practica, debido al muy bajo éxito de este método.

Este argumento se apoya en la biología reproductiva de *Leucaena* (Zárate, 1994), en la distribución de la variabilidad génica de las poblaciones de *L. e. esculenta*, y en el estudio comparativo de diversas formas de manejo (Casas y Caballero, 1996). En el caso de *L. leucocephala* se ha encontrado fijación de genotipos debido a un mecanismo genético no determinado aún. Esta fijación, ha facilitado la obtención de cultivares de *L. l.* subsp. *glabrata* (Zárate, 1987; Hughes, 1993).

En el caso de *Leucaena*, existieron dos modos básicos de obtener cultígenos, ambos mediante la selección *in situ* y la difusión, como se describió arriba. Pero en un caso, la segregación debida a la polinización abierta obliga a una selección prolongada, mientras que en el otro, la fijación de características deseadas es casi instantánea: precisamente debido a la ausencia de la segregación génica. En el primer caso está *L. e. esculenta*, en el segundo, *L. l. glabrata* (así como *L. e. paniculata* y *L. confertiflora*). En cierto modo, esta dicotomía en el proceso de domesticación es

análoga a la existente entre la seminicultura y la vegeticultura, pero en ambos casos la propagación es por medio de semillas.

Perspectivas

Si bien la interpretación genética de marcadores moleculares neutrales, aunada a lo que se sabe acerca de la biología reproductiva del género, nos da una visión general de los posibles procesos que actúan sobre la estructura genética de las poblaciones, la postulación de un modelo genético de selección artificial está lejos de haberse alcanzado. La razón de ello es que, a pesar de que en algunos casos de manejo se conocen las directrices de la selección (i.e., los caracteres buscados por quienes los utilizan), desconocemos las bases genéticas de estos caracteres, que en su mayoría probablemente muestran herencia poligénica. El enfoque genético cuantitativo ofrece amplias perspectivas para el estudio de la domesticación, como para el de la evolución biológica en general (Núñez, 1995; Fenster *et al.*, 1997), al tiempo que presenta considerables dificultades en su realización. Una forma de lograrlo es comparar mediante isoenzimas las estimaciones de la estructura genética de las poblaciones de plantas sometidas a formas contrastantes de manejo (estadísticos F de Wright), con la estructura genética estimada mediante el componente aditivo de la varianza genética (Falconer, 1981). Con ello, se pueden medir los efectos de la selección (Podolsky y Holtsford, 1995; Yang *et al.*, 1996). Otra forma es a través del análisis de poligenes y su relación con características adaptativas a nivel poblacional (Fenster *et al.*, 1997).

Conservación

No podemos demostrar que a partir de la conquista haya habido pérdidas importantes de germoplasma cultivado de *Leucaena*. En parte, ello se debería al relativo desinterés de la cultura occidental por las plantas (Zárate, 1997). Sin embargo, pudo haber habido pérdida de recursos genéticos por las modificaciones de la vegetación y del uso del suelo. Si estas pérdidas ocurrieron en el pasado, también existen riesgos futuros, mismos que se acentúan por la creciente velocidad a la que ocurren los cambios en el uso del suelo y en las prácticas tradicionales de manejo. En algunos casos puede verse ya esa posibilidad a mediano plazo. Como ejemplo, en las márgenes del río Jalcomulco, en las inmediaciones del poblado del mismo nombre en Veracruz, hace algunos años el cultivo del guaje verde era común. Pero en los años recientes esta práctica se ha reducido debido al uso

LA DOMESTICACIÓN DE *LEUCAENA* (FABACEAE, MIMOSOIDEAE) EN MÉXICO

del río para actividades recreativas "ecoturísticas". En la región de Papantla se observa también una tendencia a la modificación del uso del suelo que supondría la reducción de las áreas bajo manejo tradicional y por lo tanto implicaría pérdida de cultígenos; en general, las milpas y vainillales ceden su lugar a los pastizales —en los terrenos planos— y a los naranjales —sobre todo en donde la topografía es más accidentada—. Ambas formas de manejo conducirían a un cambio en gran medida irreversible. Así, el panorama de la conservación —tanto del uso como de los recursos mismos— no parece catastrófico, pero tampoco es halagador.

Las acciones más evidentes en el sentido de conservar el uso y manejo de las especies de guaje comestibles en nuestro país son la continuación del registro de tales usos y formas de manejo, y el tomar medidas para conservar el manejo tradicional en las áreas donde se practica y existen poblaciones de guajes. Los guajes son un recurso genético valorado por los agrónomos y silvicultores del mundo tropical: es decir, tienen un valor como recurso genético, lo cual significa posibilidades académico-empresariales para el país con mayor diversidad de *Leucaena*. Entre estas posibilidades está la del mejoramiento genético dirigido tanto a los usos tradicionales (alimento humano, leña, construcción de casas, etc.) como a los novedosos (forraje, papel, etc.).

Agradecimientos

Esta investigación forma parte de la tesis doctoral del autor en la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), quien contó con el soporte parcial de CONACYT (reg. 49993). Agradezco el apoyo recibido en aspectos particulares del trabajo de Mario Sousa, Robert Bye (Instituto de Biología, UNAM), Daniel Piñero, Luis Eguiarte (Instituto de Ecología, UNAM) y Fernando Sánchez (Instituto Nacional de Antropología e Historia, Departamento de Prehistoria). Asimismo, mi reconocimiento a Charles Heiser por su valioso estímulo y a Gerald Gastony, (Indiana University, Bloomington), por facilitarme su experiencia técnica y laboratorio.

Literatura Citada

- Aguirre-Beltrán G. 1992. *Obra antropológica. VI. El proceso de aculturación y el cambio socio-cultural en México*. Universidad Veracruzana. INI. Gobierno del Estado de Veracruz. Fondo de Cultura Económica. México.
- Anónimo. 1974. *Leucaena: Promising forage and tree crop for the tropics*. National Academy of Sciences. Washington, D.C. 100 p.
- Blumler M. A. 1992. Independent inventionism and recent genetic evidence on plant domestication. *Economic Botany* 46(1):98-111.
- Blumler M. A. y Byrne, R. 1991. The ecological genetics of domestication and the origins of agriculture. *Current Anthropology* 32:23-54.
- Brown A. H. D., Burdon J. J. y Jarosz A. M. 1989. Isozyme analysis of plant mating system. En: Soltis D. E. y Soltis P. S. Edrs. *Isozymes in plant biology*. Advances in Plant Science Series, vol. 4. Dioscorides. Portland. pp.73-86.
- Buckley D. P., O'Malley D. M., Apsit V., Prance G. T. y Bawa K. S. 1988. Genetics of Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl.: Lecythidaceae). 1. Genetic variation in natural populations. *Theoretical and Applied Genetics* 76:923-928.
- Bye R. 1979. Incipient domestication of mustards in north-west Mexico. *Kiva* 44:237-256.
- Campbell L. 1985. *The Pipil language of El Salvador*. Mouton Publishers. N.Y.
- Casas A. y Caballero J. 1996. Traditional management and morphological variation in *Leucaena esculenta* (Fabaceae: Mimosoideae) in the Mixtec Region of Guerrero, Mexico. *Economic Botany* 50:167-181.
- Casas A., Caballero J., Mapes C. y Zárata S. 1997. Manejo de la vegetación, domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 61: 31-47.
- Colunga P. y Zizumbo D. 1993. Evolución bajo agricultura tradicional y desarrollo sustentable. En: Leff, E. y Carabias, J. Edrs. *Cultura y manejo sustentable de recursos naturales*. CIH, UNAM. Porrúa. México.
- Crawford D. J. 1989. Enzyme electrophoresis and plant speciation. En: Soltis D. E. y Soltis P. S. Edrs. *Isozymes in plant biology*. Advances in Plant Science Series, vol. 4. Dioscorides. Portland. pp.146-164.
- Davis T. y Bye R. 1982. Ethnobotany and progressive domestication of *Jaltomata* (Solanaceae) in Mexico and Central America. *Economic Botany* 36(2):225-241.
- Dijkman M. 1950. *Leucaena* a promising soil erosion control plant. *Economic Botany* 4:337-349.
- Dobley J. 1989. Isozymic evidence and the evolution of crop plants. En: Soltis D. E. y Soltis P. S. Edrs. *Isozymes in plant biology*. Advances in Plant Science Series, vol. 4. Dioscorides. Portland. pp.165-191.
- Falconer D.S. 1981. *Introduction to quantitative genetics*. Longman, N. Y.
- Fenster C. B., Galloway L. F. y Chao L. 1997. Epistasis and its consequences for the evolution of natural populations. *Trends in Ecology and Evolution* 12(7):282-286.
- Flannery K.V. 1986. Wild food resources of the Mitla caves: Productivity, seasonality, and annual variation. En: Flannery, K. V. Edr. *Guilá Naquitz*. Academic Press. Nueva York. pp. 255-264.
- Ford R. 1985. *Prehistoric food production in North America*.

- Anthropological Papers. Museum of Anthropology. Univ. of Michigan. Ann Arbor.
- Fowler M. L. y MacNeish R. S. 1972. Excavations in the Coxcatlán locality in the alluvial slopes. En: Byers D. Edr. *Environment and subsistence*, pp. 219-340. The Prehistory of the Tehuacán Valley, vol. 1. University of Texas Press.
- Gepts P. 1993. The use of Molecular and Biochemical Markers in Crop Evolution Studies. En: Hecht M. K. Edr. *Evolutionary Biology*, vol 27. Plenum. Nueva York. pp. 51-94.
- Hammer K. 1988. Präadaptationen und die Domestikation von Kulturpflanzen und Unkräutern. *Biologisches Zentralblatt* 107:(6):631-636.
- Hamrick J. L. 1989. Isozymes and the analysis of genetic structure in plant populations. En: Soltis D. E. y Soltis P. S. Edrs. *Isozymes in plant biology*. Advances in Plant Science Series, vol. 4. Dioscorides. Portland. pp. 87-105.
- Hancock J. F. 1992. *Plant evolution and the origin of crop species*. Prentice Hall. Englewood Cliffs.
- Harlan J. R. 1975. *Crops and man*. Amer. Soc. of Agron. Madison.
- Heiser C., Jr. 1969. Some considerations of early plant domestication. *Bio Science* 19:228-231.
- Hernández F. (1959-) 1960a. *Obras Completas. Tomo II. Historia natural de Nueva España*, vol. I. UNAM. México. pp. 128, 129, 131.
- Hernández F. (1959-) 1960b. *Obras Completas. Tomo III. Historia natural de Nueva España*, vol. II. UNAM. México. pp. 21.
- Hormaza J. Y., Dollo L. y Polito V. S. 1994. Determination of relatedness and geographical movements of *Pistachia vera* (Pistachio; Anacardiaceae) germplasm by RAPD analysis. *Economic Botany* 48(4):349-358.
- Hughes C. E. 1993. *Leucaena* genetic resources. The OFI *Leucaena* seed collection and a synopsis of species characteristics. Oxford Forestry Institute.
- Hughes C.E. 1998. Monograph of *Leucaena* (Leguminosae-Mimosoideae). *Systematic Botany Monographs* en prensa
- Kelly I. y Palerm A.. 1952. *The Tajin Totonac*. Inst. of Social Anthropol. (Publ. núm. 13).
- Kimber C. 1978. A folk context for plant domestication: Or the dooryard garden revisited. *Anthropological Journal of Canada* 16(4):2-11.
- Loveless M. D. y Hamrick J. L.. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:65-95.
- MacNeish R. S. 1958. Preliminary archaeological investigations in the Sierra de Tamaulipas, Mexico. *Trans. Am. Philos. Soc.* 48 (6):1-209.
- MacNeish R. S. 1967. A summary of the subsistence. En: Byers D. Edr. *Environment and subsistence*. The Prehistory of the Tehuacan Valley, vol. 1. University of Texas Press. pp. 290-309.
- MacNeish R. S., Paterson F. A. y Flannery K. V. 1970. *Ceramics*. The Prehistory of the Tehuacan Valley, vol. 3. University of Texas Press, Austin.
- MacNeish R. S. y Cook A. G. 1972a. Excavations in the locality of the El Riego oasis. En: MacNeish R. S. et al. Edrs. *Excavations and reconnaissance*. The Prehistory of the Tehuacán Valley, vol. 5. University of Texas Press. pp. 14-65.
- MacNeish R. S. y Cook A. G. 1972b. Excavations in the Lencho Diego locality in the dissected alluvial slopes. En: MacNeish R. S. et al. Edrs. *Excavations and reconnaissance*. The Prehistory of the Tehuacán Valley, vol. 5. University of Texas Press. pp. 66-136.
- Medellín M. S. 1990. Manejo agrosilvícola tradicional en una comunidad totonaca de la costa de Veracruz, México. En: Possey D. et al. Edrs. *Ethnobiology: Implications and applications*. Proceedings of the First International Congress of Ethnobiology. Belém, 1988, vol.2. pp. 11-26.
- Mitton J. B. 1989. Physiological and demographic variation associated with allozyme markers. En: Soltis D. E. y Soltis P. S. Edrs. *Isozymes in plant biology*. Advances in Plant Science Series, vol. 4. Dioscorides. Portland. pp.127-145.
- Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89:583-590.
- Núñez-Farfán J. 1995. Ecología evolutiva de *Datura stramonium* (toloache) en México. *Ciencia* 46:197-214.
- O'Malley D. M. y Bawa K. S. 1987. Mating system of a tropical rain forest tree species. *American Journal of Botany* 74(8):1143-1149.
- O'Malley D. M., Buckley D. P., Prance G. T. y Bawa K. S.. 1988. Genetics of Brazil nut (*Bertholetia excelsa* Humb. & Bonpl.: Lecythidaceae). 2. Mating system. *Theoretical and Applied Genetics* 76:929-932.
- Podolsky R. H. y Holtsford T. P. 1995. Population structure of morphological traits in *Clarkia dudleyana* I. Comparison of F_{ST} between allozymes and morphological traits. *Genetics* 140:733-744.
- Ritland K. 1990. A series of FORTRAN computer programs for estimating plant mating systems. *Journal of Heredity* 81:235-237.
- Siaw D.E.K.A., Kang B.T. y Okali D.U.U. 1991. Alley cropping with *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit and *Acacia barberi* (Hook f.) Engl. *Agroforestry Systems* 14 (3):219-232.
- Siméon R. 1984. *Diccionario de la lengua náhuatl o mexicana*. 4ª edición en español. Siglo XXI. México. 783 p.
- Smith C. E., Jr. 1966. Archaeological evidence for selection in avocado. *Economic Botany* 20:169-175.
- Smith C.E. Jr. 1967. Plant Remains. En: Byers D.S. Edr. *Environment and subsistence*. The prehistory of the Tehuacán Valley, vol. 1. Univ. of Texas Press. Austin. Capítulo 12. pp. 220-255.
- Smith C. E., Jr. 1968. Archaeological evidence for selection of chupandilla and cosahuico under cultivation in Mexico. *Economic Botany* 22:140-148.

LA DOMESTICACIÓN DE *LEUCAENA* (FABACEAE, MIMOSOIDEAE) EN MÉXICO

- Smith C. E. Jr. 1969. Additional notes on Pre-Conquest avocados in Mexico. *Economic Botany* 23:135-140.
- Smith C.E. Jr. 1986. Pre-ceramic plant remains. En: Flannery, K.V. Edr. *Guilá Naquitz*. Academic Press. Nueva York. pp.268, 269.
- Spiegel-Roy P. 1985. Domestication of fruit trees. En: Barriagozzi C. Edr. *The origin and domestication of cultivated plants*. Developments in agricultural and managed-forest ecology. 16. Elsevier. Nueva York. pp. 201-211.
- Swafford D. L. y Selander R. B.. 1989. BIOSYS-1 a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *Journal of Heredity* 72:281-283.
- Weeden N. F. y Wendel, J. F. 1989. Genetics of plant isozymes. En: Soltis D. E. y Soltis P. S. Edrs. *Isozymes in plant biology*. Disocorides. Portland.
- Yang R.-C., Yeh, F. C. y Yanchuk A.D.. 1996. A comparison of isozyme and quantitative genetic variation in *Pinus contorta* ssp. *latifolia* by F_{ST} . *Genetics* 142:1045-1052.
- Zárate S., 1982. Las especies de *Leucaena* Benth. de Oaxaca con notas sobre la sistemática del género para México. Tesis de licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM. México, xi + 167 p.
- Zárate S. 1987. Taxonomic identity of *Leucaena leucocephala* (Lam.) De Wit, with a new combination. *Phytologia* 63 (4): 304-306.
- Zárate S. 1994. Revisión del género *Leucaena* Benth. de México. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica* 65 (2):83-162.
- Zárate S. 1997. Domestication of the cultivated *Leucaena* (Leguminosae). in Mexico: The sixteenth century documents. *Economic Botany* 51 (3):238-250.
- Zárate S. 1998. The archaeological remains of *Leucaena* revised. En preparación.
- Zárate S. Pérez N. y Casas A. 1998. Genetics of traditionally managed *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* in La Montaña, Guerrero, Mexico. En preparación.
- Zizumbo D. y Colunga P. 1982. *Los Huaves: apropiación de los recursos naturales*. Departamento de Sociología Rural-UACH. Chapingo, México.
- Zohary D. y Hopf M. 1988. *Domestication of plants in the old world*. Clarendon Press. Oxford. 249 p.
- Zohary D. y Spiegel-Roy P. 1975. Beginnings of fruit growing in the Old World. *Science* 187:319-27.

AGRADECIMIENTOS

Además de los agradecimientos anotados en cada capítulo de esta tesis, quiero expresar mi reconocimiento a quienes me ayudaron en la etapa de corrección, edición e impresión de esta versión final. En primer lugar agradezco, a Aurora, Pepe, Sonia, Yuria, Paola, Félek, Nidia, Pablo, Pedro y Ramón por su paciencia y entusiasmo a lo largo del proceso. También a Ramón por su ayuda al llevar y traer manuscritos y documentos. Agradezco a los revisores por sus comentarios para las correcciones finales: Daniel Piñero, Luis Eguiarte, Robert Bye, Alejandro Casas, Javier Caballero, Fernando Chiang y Alfonso Delgado. También, a Ken Oyama, del Departamento de Ecología de Recursos Naturales del Instituto de Ecología, UNAM, en Morelia, Michoacán, por proporcionarme el equipo y el espacio para la impresión. Gracias a Pablo Alarcón por su tiempo y paciencia para mejorar una de las figuras.