



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

ARQUITECTURA FOLIAR DE 13 ESPECIES DEL GENERO BURSERIA JACQ. ex L.

299297
299297

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

HERNANDEZ LOZANO ARACELI



DIRECTOR: BIOL. AGUSTINA ROSA ANDRES HERNANDEZ
PROF. ASOCIADO UAM. IZTAPALAPA

ASESOR INTERNO: M. en C. DAVID N. ESPINGOSA ORGANISTA
PROF. TITULAR FES-ZARAGOZA

MEXICO, D.F.

NOVIEMBRE 2001



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

DEDICATORIA.

Dedico esta tesis:

A Dios por haberme brindado una nueva oportunidad para disfrutar la vida y poder realizar uno de mis sueños.

A mis padres Miguel M. Hernández y Francisca H. Lozano por su apoyo incondicional, y por haberme alentado para lograr lo que ahora soy. (Por haberme aguantado) Gracias.

A mis hermanos Miguel(Cobis), Claudia(Gandalla), Veronica(Quejona), Angelica (Oni) y Alejandra (Lili), por haber estado a mi lado en los buenos y malos momentos y por ser uno de mis principales motivos para superarme.

A todos y cada uno de mis familiares mas cercanos que no necesito nombrar por qu sabe quienes son y que de una u otra manera influyeron para lograr este triunfo el cual comparto con ellos Gracias.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco primeramente y de manera especial a los Profesores del Museo de Zoología de la FES Zaragoza por haberme enseñado las bases del éxito, por su amistad y por su valiosa ayuda para terminar este ciclo en mi vida sinceramente muchas gracias de todo corazón.

A M. en C. David N. Espinosa Organista por haber tenido fe en mí para dirigir la tesis que hoy llega a su fin, por ser mi ejemplo seguir por cada una de sus experiencias, convivencias, sus enseñanzas y por todo su apoyo. Gracias Profe. (espero no haberlo defraudado)

A M. en C. Agustina Rosa Andrés por haberme permitido crecer a su lado, por todo su apoyo por las experiencias juntas y su amistad. Gracias Rosa.

A M. en C. Alfredo Bueno Hernández por haber sido una de las primeras personas que confío en mí, por sus conocimientos, por sus bromas, apoyo y cariño sincero. Gracias Good

A Dra. Patricia Velazco de León por sus palabras de aliento, por haber aceptado formar parte de este momento crucial en mi vida por las contribuciones que hizo para enriquecer este trabajo, por sus valiosas enseñanzas y por haberme dado su confianza Gracias Profra. Paty.

A Biol. Mercedes Luna Reyes, por su apoyo incondicional, por sus comentarios valiosos para la culminación de esta tesis, por su preocupación, su cariño y los momentos compartidos Gracias Profra Meche

A Biol. Magdalena Ordóñez Reséndiz por su sincera ayuda, por su preocupación, por su amistad, por su ejemplo a seguir y por los momentos compartidos Gracias Profra Magla.

Un agradecimiento muy especial a todos y cada uno de mis grandes amigos que no puedo dejar de nombrar y que saben lo que significan para mí cada uno de ellos. A las juanas: Gisela, Luyila, Normiux, Aurorita, Soni (comadre), Monica, Rita y Vero. A los Pachos: Beto, Mario, Quique, Tepalín, Fernandito, Chimilín, Miguel, Homero por todos los momentos inolvidables por ser más que mis amigos, por haber crecido juntos, por sus consejos muy oportunos por compartir conmigo los buenos momentos y haber hecho menos dolorosos los malos momentos, por ser mis amigos sinceros gracias mis chavitos.

Agradezco también a cada uno de los profesores de la carrera de Biología que influyeron en mi formación profesional, que permitieron la culminación de este logro y a la UNAM.

A todos mis compañeros dentro y fuera del trabajo (HGB), por su apoyo incondicional, por su fe en mí, por haber contribuido en mi crecimiento personal y profesional además de su cariño sincero Gracias

Bursera



INDICE

Lista de cuadros y figurasi
Resumenii
Introducción1
Antecedentes3
Objetivos12
Método13
Aclaramiento de folíolos13
Análisis filogenético14
Resultados17
Aclaramiento de folíolos17
Arquitectura foliar18
Descripción de folíolos21
Análisis de resultados34
Conclusiones38
Literatura citada39
Apéndice I44
Apéndice 245

Lista de tablas y figuras.

Figura 1	Foliolo de <i>B. grandifolia</i>21
Figura 2a	Foliolo de <i>B. longipes</i>22
Figura 2b	Areolas de <i>B. longipes</i>22
Figura 3a	Arreglo de venación <i>B. lancifolia</i>23
Figura 3b	Traqueoblastos de <i>B. lancifolia</i>23
Figura 4	Traqueoblastos en <i>B. morelensis</i>24
Figura 5	Foliolo de <i>B. schlechtendalii</i>25
Figura 5	Traqueoblastos en <i>B. schlechtendalii</i>25
Figura 6	Foliolo de <i>B. aptera</i>26
Figura 7	Foliolo de <i>B. copallifera</i>27
Figura 8	Foliolulos de <i>B. bipinnata</i>28
Figura 9	Arreglo de venación <i>B. diversifolia</i>29
Figura 10	Foliolo de <i>B. bicolor</i>30
Figura 11	Hoja compuesta <i>B. submoniliformis</i>31
Figura 12a	Hoja compuesta <i>B. glabrifolia</i>32
Figura 12b	Ápice y dientes en <i>B. glabrifolia</i>32
Figura 13a	Foliolo de <i>B. aloexylon</i>33
Figura 13b	Arreglo de venación <i>B. aloexylon</i>33
Figura 14	Cladograma parsimonioso37
Cuadro 1	Estados de carácter y polarización16
Cuadro 2	Especies y estados de carácter20

RESUMEN

Se realizó el análisis de caracteres de arquitectura foliar en 13 especies del género *Bursera* con la finalidad de contribuir al esclarecimiento de su filogenia.

El aclaramiento de folíolos se realizó siguiendo la técnica de Dicher (1974). Las especies que presentaron exceso de resina y de tricomas requirieron la utilización de técnicas auxiliares. La descripción de los folíolos se realizó siguiendo el criterio de Hickey (1973); de esta descripción se obtuvo un análisis cladístico basado en el criterio de grupo externo del que se obtuvieron 4 cladogramas con un $L=73$, $IC=50$ e $IR=68$, eligiéndose el más parsimonioso para la interpretación de las relaciones entre las especies del género. En lo referente a la arquitectura foliar se determinaron 16 caracteres de los folíolos retomándose a su vez cinco caracteres morfológicos de distintos autores para observar la tendencia de estas especies a relacionarse entre sí. Se observó la formación de tres grupos dentro del cladograma; un grupo constituido por las especies pertenecientes a la sección *Bullockia* y dos grupos dentro de la sección *Bursera*.

Los grupos que constituyen a la sección *Bursera* son el de los 'mulatos' conformado por *B. grandifolia* y *B. longipes*, unidas por presentar el patrón de venación broquidódromo a broquidódromo-eucamptódromo, margen entero y ápice acuminado, no siendo estos caracteres sinapomorfias. El grupo que conforma a los 'cuajotes' se encuentra sustentado por las sinapomorfias patrón de venación cladódromo, hoja cotiledonar multilobada y presencia de traqueoblastos. Por último el grupo que conforma a la sección *Bullockia* se caracterizó por ser un grupo bien definido con base en sinapomorfias como son el patrón de venación semicraspedódromo, cobertura del arilo y radícula delgada axonomorfa. Este trabajo coincide con la filogenia propuesta por Becerra y Venable (1999) basada en la utilización de caracteres moleculares que separa al género en dos secciones y dentro de estas secciones subgrupos además de coincidir con la hipótesis propuesta por Toledo-Manzur (1982) que divide al género en dos secciones distinguiendo tres grupos dentro de la sección *Bursera* y dos en la sección *Bullockia*.

INTRODUCCIÓN.

La reconstrucción de la filogenia tiene la finalidad de producir sistemas de clasificación basados en relaciones genealógicas que son fundamentales evolutiva y taxonómicamente. Por lo tanto tiene un valor intrínseco innegable para elaborar clasificaciones naturales, dada la importancia que representan estas clasificaciones para establecer la historia evolutiva de los grupos de organismos. En este trabajo se pretende contribuir al estudio de nuevas fuentes de evidencia para la reconstrucción de la filogenia del género *Bursera* dado que, a pesar de los estudios realizados para tratar de esclarecerla, aun se encuentra en discusión.

En la familia Burseraceae se reconocen alrededor de 18 géneros, constituidos por 600 especies distribuidas en los países tropicales del globo. Ocho géneros están representados en el continente americano, seis de los cuales son endémicos; los otros dos (*Dacryodes* y *Protium*) se extienden también al viejo mundo (Cuatrecasas, 1957).

El género *Bursera* comprende alrededor de un centenar de especies distribuidas a lo largo del continente americano, desde el extremo sur de los EE.UU. hasta Perú y las Guayanas, incluidos los archipiélagos de las Antillas, las Galápagos, y las Revillagigedo (Rzedowski & Kruse, 1979), constituyendo uno de los grupos importantes del Neotrópico, que pareciera tener una disyunción en el extremo Noroeste de Brasil, según Rzedowski & Kruse (1979), aunque las especies de tal área, sugiere Gillett (1980), pudiesen pertenecer al género *Commiphora*. Más de 70 especies se distribuyen en México (Daly, 1993) presentando la mayor concentración y diversificación de endemismos sobre la vertiente del Pacífico. La máxima concentración de especies de este género en México, se localiza en la Depresión del Balsas, con 47 especies. Se les encuentra preferentemente en suelos someros de laderas de cerros. Son típicamente árboles

bajos o de estatura mediana (de 5 a 15 metros de altura). Se distribuyen ampliamente en bosques tropicales caducifolios (Selva Baja Caducifolia), donde son dominantes (Rzedowski & Kruse, 1979) y son elementos importantes en comunidades clímax, disminuyendo su frecuencia en sitios alterados. Suelen ser más abundantes en condiciones climáticas con amplio periodo de sequía y pueden ser indicadores de esta situación climática (Toledo-Manzur, 1982).

Son árboles o arbustos caducifolios, perfectamente dióicos o poligamodióicos, resinosos y frecuentemente aromáticos. La corteza externa es exfoliante rojiza o amarillenta, o bien lisa no exfoliante. Las hojas generalmente están dispuestas en rosetas sobre ramillas del año anterior, o bien alternas o esparcidas sobre ramillas vigorosas jóvenes, sin estípulas. Las rosetas a veces están rodeadas en la época de floración por una o varias series de catáfilos caedizos o persistentes. Las hojas son generalmente imparipinnadas, bipinnadas, trifolioladas o unifolioladas, glabras o pubescentes, con el margen de foliolo entero o aserrado, raquis con o sin alas. Las flores son pequeñas; las funcionalmente femeninas o hermafroditas, son trímeras o tetrámeras, y a veces pentámeras, las masculinas por lo común son tetrámeras o pentámeras, a veces trímeras o hexámeras. El cáliz de sépalos libres o fusionados en la parte basal; los lóbulos son generalmente lanceolados, triangulares o lineares. La corola de perfloración es valvada. Los pétalos, en su mayoría, son oblanceolados, oblongos, elípticos o lanceolados, erectos o reflejos en la madurez, blancos, amarillentos o rojizos. Los estambres son dos veces más numerosos que los pétalos. El ovario es bilocular o trilocular. El estilo es cilíndrico o cónico, con estigma bilobulado o trilobulado. Las drupas son dehiscentes, bivalvadas o trivalvadas, con un hueso envuelto por un pseudoarilo carnoso y coloreado que lo cubre totalmente, o bien, lo cubre en la parte inferior y frecuentemente presenta lóbulos en las suturas del hueso pero nunca sobre las caras (Toledo-Manzur, 1982).

ANTECEDENTES.

Engler (1883) reconoció que dentro del género *Bursera* existen algunas especies con fruto trivalvado y otras con dos valvas. Él supuso que el fruto bivalvado en algunas especies se deriva de un ovario trilobular donde uno de los lóculos abortó. Este mismo patrón fue reconocido por Bullock (1936).

Más tarde, McVaugh y Rzedowski (1965) propusieron dos secciones: *Bursera* sección *Bursera* que incluye todas las especies con tres valvas mientras que *Bursera* sección *Bullockia* incluye a las de dos valvas añadieron otros caracteres para cada sección. *Bursera* sección *Bursera*, comprende a las especies con ovario trilobular, fruto trivalvado, flores trímeras, tetrámeras o pentámeras con corteza exfoliante. A su vez, la sección *Bullockia* incluye especies con ovario bilobular, fruto bivalvado, flores tetrámeras y pentámeras con corteza lisa no exfoliante. Una evidencia a favor de tal división es el hecho de que sólo se han consignado casos de hibridación entre especies pertenecientes a la misma sección, e incluso en la taxonomía popular se encuentra un nombre distinto para cada sección: "cuajotes" para *Bursera* y "copales" para *Bullockia*. Además de las dos secciones McVaugh y Rzedowski (1965) distinguieron los siguientes 11 grupos, seis pertenecientes a la sección *Bullockia* y cinco a la sección *Bursera*.

Sección *Bullockia*

1. Hojas bipinnadas. *B. bipinnata*, *B. diversifolia*.
2. Folíolos de 6-8 pares con borde dentado, lanceolado, haz lustroso, envés tomentoso de color blanco. *B. bicolor*.

3. Foliolos de 1-5 pares, con borde prominente pero no doblemente aserrado. *B. penicillata*, *B. citronella*, *B. laxiflora*, *B. glabrifolia*.
4. Foliolos de 2-12 pares, comúnmente doblemente aserrado; inflorescencias cortas y gruesas, más o menos de 10 cm de largo, los frutos con pedicelo de 5 mm o menos. *B. coyucensis*, *B. excelsa*, *B. palmeri*.
5. Foliolos de 1-2 (4) pares, generalmente doblemente aserrados, inflorescencias delgadas y alargadas, frecuentemente de 10 cm o más, los frutos con pedicelos de 5-10 mm o más. *B. sarcopoda*, *B. fragantisima*, *B. heterestes*.
6. Hojas trifoliadas, acuminadas, glabras, prominente o escasamente aserradas desde la base hasta el ápice con numerosos dientes, inflorescencias endebles y caedizas. *B. tecomaca*

Sección *Bursera*

7. Hojas enteras relativamente pocas y grandes, en su materia con seis pares de folíolos, frecuentemente de 5(12) cm de largo y 2.5(-7) cm de ancho: raquis de hojas desnudas (no alados). *B. attenuata*, *B. simaruba*, *B. arborea*, *B. grandifolia*, *B. instabilis*.
8. Hojas simples o trifoliadas, los folíolos en su mayoría obtusos, glabros, elípticos u oblanceolados, finamente crenado-aserrados con numerosos dientes, corteza roja oscura. *B. crenata*, *B. trimera*, *B. subtrifoliata*, *B. staphyleoides*.
9. Hojas unifoliadas o trifoliadas; folíolos en su mayoría de 1-2 cm de largo o menos, obtusos o redondeados en el ápice, escasamente dentados o casi

enteros; inflorescencias cortamente pistiladas, el fruto frecuentemente casi sésil; corteza roja, exfoliación papirácea. *B. trifoliata*, *B. schlechtendalii*.

10. Hojas imparipinadas, los folíolos de uno o varios pares, en su mayoría elípticos, de 2-3 (-5) cm de largo, agudas, acuminadas, marcadamente aunque a veces finamente aserrados, inflorescencias cortamente pedunculadas, corteza roja de exfoliación papirácea. *B. multijuga*, *B. lancifolia*, *B. denticulata*, *B. kerberi*, *B. multifolia*.

11. Hojas imparipinadas, muchos pares o sólo un par de folíolos, levemente aserrulados u ocasionalmente pequeños y enteros; inflorescencias cortamente pistiladas, el fruto frecuentemente casi sésil; corteza color paja o amarilla de exfoliación papirácea. *B. confusa*, *B. fagaroides*, *B. ariensis*, *B. occulta*.

Este agrupamiento obedece a sus afinidades morfológicas sin relación filogenética. Posteriormente se han encontrado diferencias adicionales entre las secciones, como la presencia de catáfilos bien desarrollados en sección *Bullockia* y ausentes en sección *Bursera* (Rzedowski, 1968) y hojas con raquis alado y ariloide que cubre sólo parcialmente la semilla como caracteres frecuentes en *Bullockia* (Rzedowski y Kruse, 1979; Gillett, 1980). Debido a la consistencia de estas diferencias, Gillett (1980) propuso elevar el rango taxonómico de las secciones. La sección *Bullockia* como subgénero *Elaphrium*, conservándose el nombre *Bursera* para el otro subgénero.

Rzedowski y Kruse (1979) sugirieron algunas tendencias evolutivas del género y propusieron la existencia de afinidades entre varias de las especies. Ellos señalaron que posiblemente *Bursera* sea un grupo difilético, con base en la gran diferencia que hay entre sus dos secciones y por la afinidad que existe entre la sección *Bursera* y el género *Boswellia* y entre la sección *Bullockia* y el género *Commiphora*. Gillett (1980), al analizar siete caracteres morfológicos, no coincide con la hipótesis de Rzedowski y Kruse, y concluye que ambas secciones de

Bursera en conjunto son completamente distintas de *Commiphora*. Hutchinson (1969) separa el género por la estivación de la corola, la cual es imbricada en *Bursera* y valvada en *Commiphora*, y todavía de Candolle (1825) describe la corola de *Bursera* como valvada y Hooker (1862) como "induplicatum valvata vel rarissime imbricata".

Toledo-Manzur (1982) distingue sólo tres grupos dentro de *Bursera* sección *Bursera* y dos dentro de la sección *Bullockia*. Él correlacionó las afinidades filogenéticas propuestas por Rzedowski y Kruse (1979) con los patrones ecológicos y biogeográficos de las especies guerrerenses de *Bursera* para establecer áreas fitogeográficas y patrones evolutivos. *Bursera* sección *Bullockia* queda dividida en dos grupos. En el primero, el ariloide cubre sólo 2/3 partes de la totalidad de la semilla (grupo 1). Incluye a los grupos 1, 2 y 4 de McVaugh y Rzedowski: especies de *Bursera* sección *Bullockia* en donde el ariloide cubre la totalidad de la semilla o más de las 2/3 partes, sépalos libres, mayores de 1.5 mm de largo. En el grupo 2 se ubican los grupos 3, 5 y 6; especies de la sección *Bullockia* con las caras de las semillas cubiertas en menos de las 2/3 partes por el ariloide coloreado que frecuentemente cubre también los cantos o suturas; sépalos fusionados, lóbulos generalmente menores de 1.5 mm. Por otra parte *Bursera* sección *Bursera* queda subdividida en "mulatos" especies de folíolos de margen entero frecuentemente con el ápice acuminado, las hojas cotiledonares son trilobadas, los pétalos reflejos, en las flores maduras; la corteza es exfoliante, generalmente rojiza; incluye únicamente el grupo 7 de McVaugh y Rzedowski, y "cuajotes" (con folíolos aserrados y corteza lisa en la mayoría de las especies). A su vez los "cuajotes" se separan según el color de su corteza, en "cuajotes rojos" o "aceitillos" aquí se incluyen a los grupos 8, 9 y 10 de McVaugh y Rzedowski; folíolos aserrados o a veces enteros, las hojas cotiledonares multilobadas, y "cuajotes amarillos" que corresponden al 11 de McVaugh y Rzedowski aunque esta última división no es muy clara.

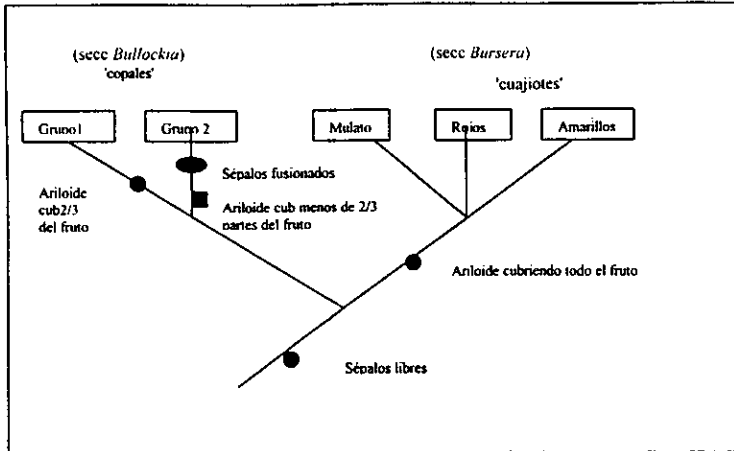


Fig. Estructura taxonómica de *Bursera* (Toledo-Manzur, 1982)

Más tarde, Becerra & Venable (1999) confirmaron el carácter monofilético tanto del género *Bursera* como de sus dos secciones, al analizar la filogenia molecular generada mediante técnicas de parsimonia en secuencias de DNA nuclear ribosomal. El árbol de consenso muestra tres grupos dentro de la sección *Bursera*: el grupo de fragilis el grupo de fagaroides y el grupo de microphilla. Las características que distinguen al grupo fragilis son el margen de los foliolos crenado o serrado que difiere del grupo fagaroides y microphilla que sus foliolos tienen margen entero. Dentro de la sección *Bullockia* se forma un grupo compuesto por especies que presentan un pseudoarilo que cubre la semilla que se clasifico como el grupo copallifera. Sin embargo algunas especies que presentan esta misma característica no participaron en el clado. El resto de la sección presento pocos grupos monofiléticos.

Existen también problemas en el análisis taxonómico como el de sinonimia. Se han publicado 183 nombres de especies dentro del género *Bursera*, pero sólo 167 de ellos son aceptados. Si se considera el porcentaje de sinonimia, el número de éstas rebasaría tan solo a las 100 especies. Por ejemplo, a pesar de haberse descrito *Bursera cinerea* en 1883 por Engler en una recolecta realizada en el Valle

de Cordova, no se había vuelto a identificar con este nombre a plantas de Veracruz. Rose (1906) transfirió el epíteto al género *Terebinthus* y posteriormente Rose (1911) a *Elaphrium*, indicando que la distribución de la especie abarca los estados de Veracruz y Morelos. Standley (1923) ubicó a *B. cinerea* como sinónimo de *Elaphrium grandifolium* Schlecht, seguido por Bullock (1936) quien le restaura el nombre de *B. grandifolia* (Schltdl.) Engl. En recolectas realizadas en 1995, 1996 y años anteriores se documenta la presencia de *B. cinerea* incorrectamente identificadas en municipios pertenecientes a Veracruz. En virtud del ovario trilocular y la corteza exfoliante de su tronco, *B. cinerea* pertenece a la sección *Bursera* y dentro de la clasificación preliminar del género esbozada por McVaugh y Rzedowski (1965) se ubica en el grupo 7, por lo que forma parte del complejo al que pertenece también *B. simaruba* (L) Sarg. , mismo que se considera el más difícil e intrincado para el género desde el punto de vista taxonómico (Rzedowski y Calderón 1996). Otro caso es el de *Bursera macvaughiana* Rzed. que se descubrió en la porción meridional de Jalisco y en comarcas adyacentes de Colima cuyas características no coinciden con la de ninguna especie conocida de este género. Por sus flores tetrámeras, su ovario bilocular, sus catáfilos conspicuamente desarrollados y la corteza del tronco no exfoliante, esta especie encuentra acomodo en la sección *Bullockia* y en la clasificación preliminar de McVaugh y Rzedowski (1965) se ubica en el grupo 3, al lado de *B. glabrifolia* (H.B.K) Engl., con la cual parece estar más relacionada (Cuevas y Rzedowski, 1999).

Bursera laurihuertae, con presencia de corteza roja o rojiza exfoliante, además de presentar al menos algunas hojas unifoliadas, parece pertenecer a la sección *Bursera*, las características de la hoja son muy semejantes a los de *B. schlechtendalii*; la similitud llega a ser tan grande, que a veces resulta difícil la identificación de ejemplares totalmente unifoliados y estériles, procedentes del área en que ambas especies conviven y se plantea que la similitud en la morfología foliar puede obedecer a un proceso evolutivo de convergencia

(Rzedowski y Calderón, 2000).

Con el fin de contribuir a la taxonomía del grupo también se realizó el análisis de caracteres morfológicos en plántulas de 11 especies del género, siendo que para *Bursera* sección *Bursera* se presentó un tipo de germinación faneroepigeal, raíz axonomorfa con un engrosamiento que comienza en la base del cuello, hipocótilo delgado; para el caso de los "Cuajotes" la forma de la hoja cotiledonar es multilobada y para las especies del complejo *simaruba* son trilobadas, en tanto que para *Bursera* sección *Bullockia*, se presentó germinación faneroepigeal, raíz axomorfa delgada, hipocótilo engrosado lenticelado y las hojas cotiledonares trilobadas. Estos caracteres le dan identidad a cada una de las secciones (Andrés-Hernández, 1997).

En cuanto a los estudios sobre arquitectura foliar Von Ettingshausen (1861) resalto la importancia que los patrones de venación y morfología de las hojas tienen en la investigación. Algunas aplicaciones iniciales basadas en el número y la forma de las areolas fueron realizadas por Levin (1929) y Gupta (1961). Foster (1936) publicó una serie de artículos que distinguían los patrones de venación foliar en hojas de plantas modernas. El uso del número terminal de las vénulas fue propuesto por Hall y Melville (1951) como una técnica para asociar la pureza de un fragmento de una hoja fósil particular conocida, de una localidad específica, pero útil también en estudios de caracterización taxonómica. Los trabajos iniciales de Foster (1953) fueron con hojas aclaradas y usadas como referencia para diferenciar angiospermas.

Los caracteres morfológicos de las hojas y los patrones de venación, pueden proveer información fidedigna acerca de las angiospermas cuando son estudiados en conjunto con la venación de orden superior y caracteres cuticulares. En la descripción de las hojas se incluyen características tales como tamaño, forma, naturaleza del margen, condición del ápice, base y peciolo, posición de glándulas y naturaleza de la venación, entre otros. Las características de la

morfología son generalmente fáciles de determinar y algunas combinaciones son distintivas de ciertos taxa (Anderson y Dilcher, 1968).

De los sistemas de terminología morfológica descriptiva, para la forma y el patrón de venación foliar presentados, el más integral y utilizado ha sido el de Hickey (1973). Sobre la base de su experiencia en el estudio de hojas actuales y fósiles propuso una terminología detallada para la descripción de la arquitectura foliar que hoy es importante en taxonomía para estandarizar observaciones. La aplicación inmediata de tal sistema es la posibilidad de generar bancos de información que pueden ser procesados mediante programas de computadora (Dilcher, 1974).

Las hojas de las especies del género *Bursera* son típicamente pinnadas y están constituidas por un número impar de folíolos que, en general, suelen ser de consistencia membranácea y de color verde claro. Sin embargo, existen notables excepciones. Así, en *Bursera bipinnata* las hojas son perfectamente bipinnadas y aunque en la mayoría de las especies hay cinco o más folíolulos, existen varias trifoliadas o unifoliadas en que este carácter se mantiene constante. Entre otras, el número de tales órganos puede variar entre 1 - 3, 3 - 5 y aun entre límites más amplios. Sobre la base de estas características se concluye que la condición de hoja pinnada es primitiva en el género y que las formas bipinnadas, trifoliada o unifoliada señalan líneas evolutivas derivadas. El tamaño y forma de los folíolos ofrece una amplia gama de variaciones, sobre la cual descansa en buena parte la taxonomía del grupo, y se puede encontrar cierta correlación entre la disminución de la superficie foliar y las condiciones de mayor aridez y viceversa (Rzedowski y Kruse 1979). Cabe destacar que estos caracteres nos permiten inferir sobre las posibles condiciones climáticas en las cuales se desarrollaron ciertas especies; Givinish, 1979 postula el margen de hoja serrado como típico de climas microtermales además de estar relacionado con hojas delgadas deciduas, el margen entero se le correlaciona con climas tropicales; el tamaño de la hoja es influenciado ya que disminuye al disminuir la temperatura y la humedad, la

expansión laminar de la hoja se vuelve lenta por la disminución de la humedad (Grier y Running, 1977) el porcentaje elevado de ápices atenuados o acuminados se relaciona con precipitaciones abundantes (Richards, 1952); lo que nos permitiría explicar el posible significado adaptativo de las diferentes variantes de forma general, de márgenes, ápices, bases y venación, así como de algunos caracteres de los folíolos. Hickey (1975) describe las tendencias de la familia Burseraceae a la pérdida de dientes marginales resaltando en la lámina la formación de un patrón de venación de tipo broquidódromo por parte de las venas secundarias. Debido a esta escasa información que existe sobre la arquitectura foliar de este grupo, se pretende describir un mayor número de caracteres de arquitectura foliar para buscar correlaciones con otros caracteres como el tipo de corteza, número de valvas del fruto, forma de la semilla, cobertura del pseudoarilo en la semilla, tipo de inflorescencia y lóbulos del cáliz que ya han sido descritos y que siguen siendo primordiales para la taxonomía de las especies.

Rzedowski y Calderón (2000) señalan que la tendencia a la reducción de folíolos es un carácter que se ha manifestado independientemente en diversos linajes dentro del género. Pero en algunos casos parecen justificar grupos separados que, de acuerdo con el nuevo esquema filogenético propuesto por Becerra y Venable (1999), conforman el conjunto denominado "fragilis" caracterizado por tener generalmente el margen de la hoja serrado o crenado, por otra parte separa a las especies de margen entero en dos grupos "fagaroides" y "microphylla" este último distintivo por sus pequeñas hojas lineares y tronco rojo.

A veces es difícil establecer los caracteres que separan a las especies. De cualquier forma, en este análisis se busca solamente analizar la existencia de grandes grupos dentro del género a la luz de hipótesis postuladas por los diferentes autores ya mencionados, con base en la descripción y análisis de caracteres de arquitectura foliar de trece especies del género *Bursera* que se distribuyen a lo largo de la Cuenca del Río Balsas.

OBJETIVOS.

- ❖ Describir los caracteres de arquitectura foliar de trece especies del género *Bursera* que se distribuyen a lo largo de la Cuenca del Río Balsas.

- ❖ Analizar el comportamiento de los caracteres de arquitectura foliar junto con otros que contribuyan a proponer hipótesis acerca de las relaciones genealógicas entre las especies del genero *Bursera* Jacq ex L.

METODOLOGÍA

a) Recolecta.

La recolecta de los folíolos de las 13 especies del género *Bursera* se realizó en vegetación de selva baja caducifolia que se distribuye a lo largo de la parte Alta de la cuenca del Río Balsas, en los alrededores de los municipios de Chiantla de Tapia, Huehuetlan el Chico, al Sudoeste del estado de Puebla y Axochiapan y Teotlalco, Morelos, donde se citan 13 de las 47 especies que se distribuyen en esta Cuenca, generalmente después de la época de lluvias, los folíolos se obtuvieron de ramas de ejemplares adultos encontrados en dicha zona, además de la consulta de ejemplares de herbario. (apéndice I)

b) Aclaramiento de folíolos.

El aclaramiento de folíolos se realizó utilizando la técnica de Dilcher (1974), que consiste en sumergir los folíolos en una solución de hidróxido de sodio al 10 %, caliente, sin que ésta llegue al punto de ebullición hasta el cambio de color a verde oscuro. Enseguida se sumergieron en una solución de hipoclorito de sodio al 15 % (de la presentación comercial al 6%) El proceso se repitió hasta el cambio de color a blanco. Luego los folíolos se tiñeron con safranina alcohólica al 20% aproximadamente 30 a 120 minutos. La etapa de deshidratación se realizó con alcoholes graduales (50°, 70°, 96°) sumergiéndolos aproximadamente de 10 o 15 minutos en cada uno y se concluyó al introducirlos en un recipiente con alcohol absoluto por 5 minutos, se transfirió a un recipiente con xilol por un minuto y se colocó sobre un porta-objetos utilizando resina sintética o entellan como medio de montaje. La utilización de solventes adicionales desecantes como acetona o tolueno favorecen el aclaramiento de algunas especies, además de la utilización de algunos procedimientos adicionales en ciertas especies, como el cepillado de las láminas cuando el indumento o tricomas son persistentes.

Se realizó la descripción siguiendo la terminología de Hickey (1973,1975) describiendo forma de la lámina, ápice y base de la lámina, tipo de raquis, peciolo, peciólulo, margen del foliolo, patrón general de venación, tipo de dientes, presencia de tricomas, vena primaria y venas secundarias, venas intersecundarias, venación última marginal, ángulo de divergencia de la vena secundaria con respecto a la vena primaria; se tomaron datos como el arreglo general de venación, areolas y venúlas de especímenes de herbario.

c) Análisis Filogenético.

Se seleccionaron las especies del género *Bursera* a analizar, posteriormente se obtuvieron los caracteres de arquitectura foliar de las 13 especies del género *Bursera* mencionadas en el apéndice I. Los caracteres analizados fueron forma del foliolo, margen, ápice, base, presencia de raquis, peciólulo y tricomas, el patrón general de venación, recorrido de vena primaria y secundaria, ángulo de divergencia de las venas secundarias, venas intersecundarias, arreglo de venación, venación última marginal, tipo venúlas, forma de areolas y presencia de traqueoblastos; además se utilizaron caracteres morfológicos como tipo de corteza, número de valvas del fruto, forma de la semilla cobertura de esta por el arilo, la forma de la hoja cotiledonar y radícula estos dos últimos en estadio de plántula. Se obtuvo así una matriz de datos con 23 caracteres para 15 especies, 13 del género *Bursera* y 2 del género *Protium* (renglones) y caracteres (columnas), (Cuadro 1)

Codificación. De estos estados de carácter se determinaron las condiciones apomórficas y plesiomórficas. La codificación se realizó según el criterio de grupo externo propuesto por Wathrous & Wheeler asignando un "0" para los estados compartidos por las especies de los grupos externo e interno, y 1,2, etc., a los estados derivados. En este caso se eligieron a dos especies del género *Protium*,

P. costarricensis* y *P. schipii perteneciente a la misma familia Burseraceae como grupo externo.

Finalmente se establecieron hipótesis de parentesco entre las especies mediante la construcción de cladogramas según el principio de parsimonia obtenidos del procesamiento de los datos en el programa cladístico Hennig86, versión 1.5 (Farris, 1988) para obtener los cladogramas, mediante al algoritmo de enumeración implícita (*ie*) y considerando los caracteres multiestado como desordenados.

CARÁCTER		ESTADO DE CARÁCTER Y SU POLARIZACIÓN			
0	Forma del foliolo (Fi)	a) Ovada = 0	b) Ovobada = 1	c) Lanceolada = 2	d) Linear=3
1	Margen (Mf)	a) Entero = 0	b) aserrado = 1	c) Crenado = 2	
2	Apice (Ap)	a) Acuminado = 0	b) Obtuso = 1	c) Agudo = 2	d) Atenuado = 3
3	Base (Ba)	a) Obtusa = 0	b) Aguda = 1	c) Redondeada = 2	
4	Raquis (Rq)	a) Desnudo = 0	b) Alado = 1		
5	Peciolulo (Pf)	a) Presente = 0	b) Ausente = 1		
6	Tricomias (Tc)	a) Ausentes = 0	b) Simples = 1		
7	Patrón de venación (Pv)	a) Broquidódromo=0	b) Broquidódromo eucamptodro = 1	c) Semicraspedódromo = 2	d) Cladódromo=3
8	Recurvado vena 1° (Vp)	a) Recto = 0	b) Curvado = 1		
9	Recurvado vena 2° (Vs)	a) Curvado = 0	b) Recto = 1		
10	Angulo divergencia (Ad)	a) Agudo ancho = 0	b) Agudo moderado = 1	c) Casi recto = 2	
11	Venas intersecundarias (Vi)	a) Compuestas = 0	b) Simples = 1		
12	Arreglo de venación de las venas de orden mayor (Av)	a) Reticulado ortogonal = 0	b) Reticulado azar = 1		
13	Venación marginal (Vm)	a) Ojalada = 0	b) Incompleta = 1		
14	Venúlas (Vn)	a) Ramificadas = 0	b) Simples = 1		
15	Areolas (Ar)	a) Imperfecta = 0	b) Desarrollada = 1		
16	Traqueoblastos (Tq)	a) Ausentes = 0	b) Presentes = 1		
17	Tipo de corteza (Tz)	a) No exfoliante = 0	b) Exfoliante = 1		
18	No. de valvas del fruto (Vf)	a) Cuatro = 0	b) Tres = 1	c) Dos = 2	
19	Forma de la semilla (Fs)	a) Triangular = 0	b) Subesferico = 1	c) Ovoide = 2	d) Lenticular = 3
20	Cobertura de la semilla por el arilo (As)	a) Cubriendo totalmente = 0	b) Cubriendo mas de 2/3 partes = 1	c) Cubriendo menos de la 1/4 = 2	
21	Hoja cotiledonar (plantula)*	a) Trilobada	b) Multiobada		
22	Radicula (plantula)*	a) Delgada axonomorfa	b) Engrosada axonomorfa		

Cuadro 1. Estado de carácter y su codificación; descripción de 17 caracteres de arquitectura foliar y 6 caracteres morfológicos codificando el estado de carácter para cada uno de ellos en base al análisis del grupo externo.

*Caracteres tomados de Andres-Hernández y Espinosa (aceptado).

RESULTADOS.

a) Aclaramiento de folíolos

El tiempo que requirió cada especie para el aclaramiento de los folíolos fue variado, ya que dependió de la consistencia, composición y tamaño del folíolo.

En el caso general, se requirió una concentración al 25% de hidróxido de sodio, con lo que se logró el cambio de coloración a pardo oscuro en 45 a 60 minutos, como en *B. glabrifolia*, *B. aloexylon*, *B. bipinnata*, *B. copallifera*, *B. submoniliformis*, *B. aptera*. Otras, en cambio, cambiaron de color después de 90 a 120 minutos, como *B. longipes*, *B. schlechtendalii*, *B. grandifolia*, *B. lancifolia*, *B. morelensis*, *B. bicolor*. Al utilizar la concentración indicada en la literatura el tiempo se prolongó hasta 24 horas.

En *Bursera longipes*, *B. lancifolia*, *B. aptera*, *B. morelensis* y *B. schlechtendalii*, fue necesario sumergir los folíolos en agua corriente frotándolas con un cepillo para quitar el exceso de hidróxido de sodio. En las especies restantes, sólo se necesitó sumergirlas dentro de agua corriente por 15 minutos, oprimiendo después con papel secante para extraer el exceso de solución oscura, retenida por el mesófilo. Enseguida se sumergieron en una solución de hipoclorito de sodio al 15% (de la presentación comercial al 6%) a 37°C aproximadamente, hasta lograr un cambio de color a blanco. Como sucedió anteriormente, el tiempo varió según la especie. En el caso de *B. aptera*, *B. bipinnata*, *B. aloexylon*, *B. copallifera*, requirieron 30 a 40 minutos, de 45 a 60 minutos en *B. glabrifolia*, *B. longipes*, *B. lancifolia* y de 2 a 3 hrs. en *B. morelensis*, *B. bicolor*, *B. schlechtendalii*, *B. submoniliformis*, *B. grandifolia*. Posteriormente se realizaron varios cambios de agua corriente para eliminar el exceso de hipoclorito de sodio.

Se procedió a la tinción de los folíolos con safranina alcohólica que actúa más efectivamente a una concentración de 50% de etanol, siendo nuevamente variables los tiempos de exposición para cada especie aunque un poco más uniforme: 15 a 20 minutos en *B. bipinnata*, *B. longipes*, *B. grandifolia*, *B. copallifera*, *B. submoniliformis*, *B. glabrifolia*, *B. aloexylon* y 30 a 45 minutos en *B. schlechtendalii*, *B. lancifolia*, *B. morelensis*, *B. bicolor*, *B. aptera*.

b) Caracteres de arquitectura foliar para el género *Bursera*.

Se describieron 16 caracteres de arquitectura foliar para las 15 especies entre los que se reconocieron la forma del folíolo pudiendo ser ovada, elíptica, ovobada, lanceolada o linear; margen del folíolo serrado, crenado o entero; ápice acuminado, atenuado, obtuso o agudo; base del folíolo aguda, obtusa o redondeada; la presencia de raquis alado o desnudo; presencia ausencia de peciolo, tricomas y traqueoblastos; el patrón general de venación broquidódromo, broquidódromo eucamptodromo, semicraspedódromo y cladódromo; recorrido recto o curvado de la vena primaria y secundaria; el ángulo de divergencia agudo ancho, agudo moderado y casi recto de la vena primaria con respecto a la vena secundaria; las venas intersecundaria compuestas o simples, arreglo reticulado ortogonal o al azar en las venas de orden mayor; la venación marginal ojalada o incompleta; las venúlas ramificadas o simples, aréolas imperfectas o desarrolladas además de la presencia de traqueoblastos; entre los caracteres morfológicos utilizados para las mismas especies están la corteza exfoliante o no exfoliante, número de valvas del fruto (4,3 y 2), forma de la semilla y cobertura de esta por el arilo. En el estadio de plántula se tomaron los caracteres forma de la hoja cotiledonar trilobada o multilobada y radícula pudiendo ser delgada axonomorfa o engrosada axonomorfa. Entre estos caracteres los que distinguen a la sección *Bursera* son el ángulo de divergencia moderado, aréolas desarrolladas, ausencia de peciolulo, ápice obtuso, patrón general de venación cladódromo, arreglo general de venación reticulado al azar en las venas terciarias, venación última marginal incompleta y presencia de traqueoblastos para las especies

pertenecientes a los 'cuajjotes'. Distinguiéndose como variante dentro de esta misma sección el patrón general de venación de broquidódromo a broquidódromo-eucamptodromo para *B. grandifolia* y *B. longipes* perteneciente a los 'Mulatos'.

Para *Bursera* sección *Bullockia* se encontraron los caracteres como son el raquis alado, presencia de tricomas simples, patrón general de venación tipo semicraspedódromo, y el recorrido de la vena primaria curvado para las siete especies de esta sección, encontrando así como caracteres que comparten el margen del folíolo aserrado o crenado y el recorrido de la vena secundaria recto *B. copallifera* y *B. submoniliformis*. La base de la lámina redondeada, presencia de peciolulo y el patrón general de venación broquidódromo relaciona a *B. diversifolia* con *B. bipinnata*. Y por último el margen de la lámina crenado, aréolas desarrolladas y ápice de folíolo agudo relacionan a *B. glabrifolia* con *B. aloexylon*. Finalmente *B. bicolor* presenta como carácter exclusivo la presencia de ápice atenuado y tricomas simples formando un tomento. A continuación se presenta la descripción de los folíolos de las trece especies del género *Bursera* para observar la variación en cuanto a los caracteres de arquitectura foliar que existen entre ellas. (Cuadro 2)

En lo que concierne a la arquitectura foliar de las especies analizadas se obtuvieron cinco cladogramas de los cuales se eligió el mas parsimonioso que muestran las relaciones entre las especies del genero *Bursera* obtenidos a partir de la matriz polarizada con una longitud de árbol $L=73$, índice de consistencia $IC=50$ e índice de retención $IR=68$. (fig. 1)

ESPECIES	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Protium schipii</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Protium costaricense</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Bursera</i> sección <i>Bursera</i>																							
<i>B. longipes</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	b	a	a	a	a	b	a	b	b	a	a	a	b
<i>B. grandifolia</i>	b	a	a	a	a	b	b	b	a	a	b	a	a	a	a	b	a	b	b	a	a	a	b
<i>B. lancifolia</i>	c	b	b	b	a	b	a	d	b	a	a	a	b	b	a	a	a	b	b	a	a	b	b
<i>B. morelensis</i>	d	a	b	a	b	b	a	d	a	a	b	b	b	b	a	a	a	b	b	a	a	b	b
<i>B. schlechtendalii</i>	a	a	b	a	a	b	a	d	a	a	b	b	c	b	a	a	b	b	b	b	a	b	b
<i>B. eptera</i>	a	a	b	a	b	b	a	d	b	a	a	b	b	b	b	a	b	b	b	b	a	b	b
<i>Bursera</i> sección <i>Bullockia</i>																							
<i>B. bicolor</i>	c	b	d	a	b	b	b	c	b	a	a	a	b	b	a	a	a	a	c	c	b	a	a
<i>B. copallifera</i>	a	b	b	a	b	a	b	c	b	b	a	a	b	b	a	a	a	a	c	c	b	a	a
<i>B. diversifolia</i>	a	a	b	c	b	a	b	a	b	a	c	a	a	b	a	a	a	a	c	c	b	a	a
<i>B. bipinnata</i>	a	a	b	c	b	a	b	a	b	a	a	a	c	a	a	a	a	a	c	c	b	a	a
<i>B. submoniliformis</i>	a	b	b	a	b	b	b	c	a	b	c	b	a	b	a	a	a	a	c	c	b	a	a
<i>B. glabnifolia</i>	a	c	c	a	b	b	b	c	a	a	a	a	b	b	b	b	a	a	c	d	c	a	a
<i>B. aloexylon</i>	a	c	c	a	b	b	b	c	b	a	a	a	b	b	a	b	a	a	c	d	d	a	a

Cuadro 2. Especies y estados de carácter; se muestran las 13 especies pertenecientes al género *Bursera* y dos especies pertenecientes al género *Protium* (grupo externo) observándose carácter codificado para cada una de ellas.

Descripción de folíolos de las especies del género *Bursera*.

Bursera sect. *Bursera*

Complejo *B. simaruba* ("Mulatos")

Bursera grandifolia (Schltdl.)Engl. La forma del folíolo es simétrica obovada; la forma del ápice es acuminada; la base es obtusa a redondeada y el margen entero. La hoja presenta raquis y pecíolo desnudo, ausencia de peciolulos, presencia de tricomas simples sobre la lámina. El patrón general de venación de los folíolos es broquidódromo y/o eucamptódromo, aún en el mismo individuo. La vena media es recta sin curvas notorias con 5 a 7 venas secundarias por lado, con ángulo de divergencia moderado (45° a 65°), siendo uniforme a lo largo de la lámina. El grosor relativo de la vena secundaria es moderado, doblándose en un arco suave uniforme. Las venas intersecundarias son compuestas. Las venas terciarias presentan un modelo reticulado ortogonal con ángulos de anastomosis predominantemente rectos relacionándose con la vena media aproximadamente paralela con disposición predominantemente alterna, cada una fusionándose con su equivalente. Orden de venación distinguible hasta cuaternarias, con trayectoria al azar. La venación última marginal es ojalada. Las venúlas son bifurcadas, las aréolas desarrolladas y no tiene traqueoblastos.

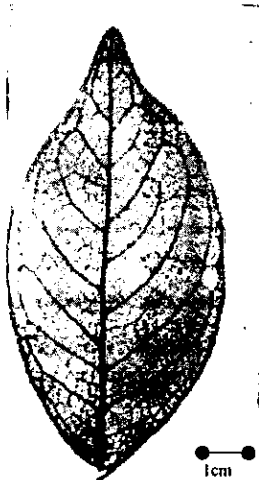


Fig 1. Foliolo de *B. grandifolia* se observa el patrón de venación broquidódromo, presente únicamente en esta especie

***Bursera longipes* (Rose) Stand.** La forma del folíolo es ovada a elíptica, el ápice acuminado, la base obtusa a aguda y el margen entero. Se presentan raquis, peciolo y peciélulos desnudos sin engrosamientos. No hay tricomas. El patrón general de venación es de tipo broquidódromo. La vena media es recta sin curvas notorias con 8 a 12 pares de venas secundarias por lado, con ángulo de divergencia moderado (45° a 65°), siendo uniforme a lo largo de la lámina, el grosor de la vena secundaria moderado teniendo una trayectoria que aumenta gradualmente su radio de curvatura. Existen venas intersecundarias compuestas. Las venas terciarias presentan un modelo reticulado ortogonal con ángulos de anastomosis predominantemente rectos relacionándose con la vena media aproximadamente paralela, con disposición predominantemente alterna, cada una fusionándose con su equivalente. Presentando órdenes de venación, hasta quinquenarias finas con trayectoria al azar. La venación última marginal es ojalada. Las venúlas son ramificadas, aréolas imperfectas y no tiene traqueoblastos.



Fig. 2a Foliolo de *B. longipes*, se observa el patrón de venación broquidódromo característico del grupo de los 'Mulatos'



Fig. 2b Foto de *B. longipes*, se observa la vena secundaria y las venúlas ramificadas además de arreglo de venación reticulado ortogonal

"Cuajjotes"

Bursera lancifolia (Schltdl.) Engl. La forma del foliolo es lanceolada asimétrica, de 7 cm de longitud a 1.2 cm de ancho; el ápice es acuminado, la base aguda y el margen aserrado, con dientes agudos. Presenta raquis, peciolo desnudo y ausencia de peciólulo al igual que de tricomas. El patrón general de venación es cladódromo. La vena media muestra curvas notorias de 13 a 15 pares de venas secundarias por lado, con ángulo de divergencia de 75°; el ancho no varía a lo largo de la lámina, el grosor relativo de las venas secundarias es moderado arqueándose basalmente en una parte de su trayectoria. Existen venas intersecundarias compuestas. Las venas terciarias presentan un modelo reticulado al azar, guardando una relación con la vena media aproximadamente paralela con disposición predominantemente alterna. La venación última marginal es incompleta. Las venúlas son ramificadas, las aréolas imperfectas y traqueoblastos.

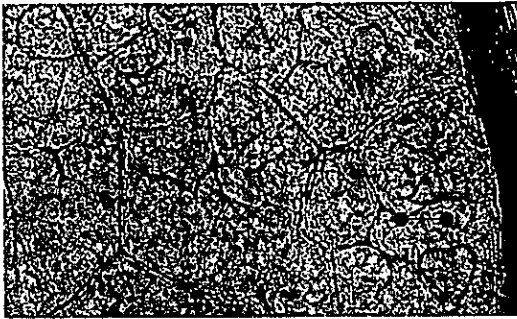
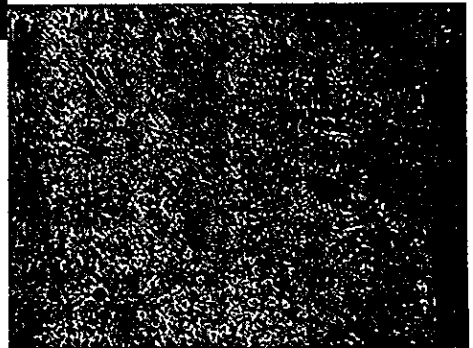


Fig. 3a Se observa el arreglo de venación reticulado al azar, las areolas y las venúlas ramificadas que conforman los traqueoblastos.

Fig. 3b Terminaciones de venúlas formando traqueoblastos, carácter aparentemente exclusivo para los 'Cuajjotes' dentro del género *Bursera*.



Bursera morelensis Ramírez. La forma del foliolo es linear asimétrica, de 0.8 a 1 cm de longitud y de 0.2 a 0.3 cm de ancho. El ápice al igual que la base es obtusa y el margen entero. Raquis alado, peciolo desnudo, peciólulo y tricomas ausentes. El patrón general de venación es cladódromo. La vena media es recta con 6 a 8 pares de venas secundarias por lado con grosor relativo moderado; el ángulo de divergencia agudo moderado, con una trayectoria ligeramente curvada. Existen venas intersecundarias simples. Un arreglo de venación de las venas terciarias reticulado al azar. La venación última marginal es incompleta. Las venúlas son ramificadas, formando areólas imperfectas presentando traqueoblastos.



Fig. 4 Presencia de traqueoblastos, carácter que parece ser una adaptación a condiciones de extrema sequía.

Bursera schlechtendalii Engl. La forma del foliolo es ovada simétrica, de 2.5 a 3 cm de longitud y 1.6 a 1.8 cm de ancho; el ápice obtuso, la base obtusa y el margen entero. El raquis y pecíolo son desnudos, el peciólulo y los tricomas ausentes. El patrón general de venación es cladódromo. La vena media recta con siete a nueve pares de venas secundarias por lado con ángulo de divergencia agudo moderado que no varía, casi uniforme a lo largo de la lámina; el grosor relativo de las venas secundarias es moderado, formando un arco suave. El arreglo de las venas terciarias es ramificado. Las venas intersecundarias son simples. La venación última marginal es incompleta. Las venúlas son ramificadas, formando aréolas imperfectas con presencia de traqueoblastos en la lámina.



Fig. 5a Foliolo de *B. schlechtendalii*, se observa el patrón de venación cladódromo que parece ser una sinapomorfía para los 'Cuajijotes'.

Fig. 5b Se observa en un acercamiento la presencia de traqueoblastos y el arreglo de las venas terciarias ramificado en *B. schlechtendalii*, del grupo de los 'Cuajijotes'.



***Bursera aptera* Ramírez.** La forma del folíolo es ovada simétrica, de 2.0 a 2.3 cm de longitud y 0.7 a 1.1 cm de ancho, el ápice obtuso, la base obtusa y el margen crenado hacia el ápice y predominantemente entero hacia la base, con dientes no agudos. El raquis es alado; el peciolo desnudo. No hay peciólulo. Se presentan tricomas simples y glandulares sobre la lámina. El patrón general de venación es cladódromo. La vena media es curvada con siete a doce pares de venas secundarias por lado, con ángulo de divergencia agudo ancho casi uniforme a lo largo de la lámina; el grosor relativo de las venas secundarias es moderado siguiendo una trayectoria recta. Existen venas intersecundarias simples. Se observa la venación de orden mayor con un arreglo reticulado al azar. La venación última marginal es incompleta. Las venúlas son simples, formando aréolas imperfectas con presencia de traqueoblastos.



Fig. 6 Foliolo de *B. aptera* se observa el patrón de venación cladódromo y margen entero en la base y crenado hacia el ápice

Bursera sect *Bullockia* "Copales"

Bursera copallifera (Sessé & Moc. ex DC.). Bullock La forma del foliolo es simétrica elíptica a ovada, de 3.7 cm de largo y 1.5 cm de ancho, el ápice, y la base obtusos; el margen aserrado con dientes agudos y entero en la parte basal del foliolo. El raquis es alado, el peciolo desnudo y el peciólulo alado. Hay tricomas simples sobre la lámina. El patrón general de venación es semicraspedódromo. La vena media se curva suavemente con siete a nueve venas secundarias por lado con un ángulo de divergencia agudo ancho (+/-78°), siendo menos agudo en las venas secundarias superiores que en las inferiores. El grosor relativo de la vena secundaria es moderado arqueándose basalmente por una parte de su trayectoria predominantemente recta. Las venas intersecundarias son compuestas. Existen venas intramarginales casi paralelas al margen de las hojas, en el cual se fusionan las venas secundarias y venas terciarias formando un modelo reticulado al azar. Hay ordenes mayores de venación hasta quinquenarias con trayectoria orientada al azar. La venación última marginal es incompleta. Las venúlas son ramificadas, formando aréolas imperfectas y sin traqueoblastos.

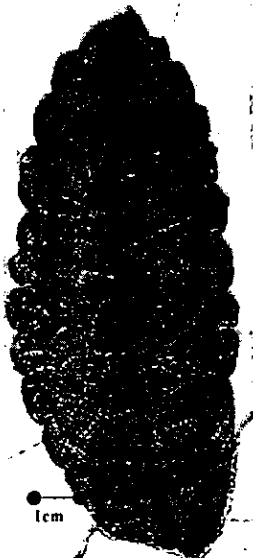


Fig. 7 Foliolo de *B. copallifera*, se observa el patrón de venación semicraspedódromo, presente en las especies de la sección *Bursera* y el margen aserrado.

Bursera bipinnata (Sessé & Moc. ex DC.) Engl. La forma del foliolo y foliolulo es ovada simétrica, de 0.6 cm de longitud a 0.4 cm de ancho; el ápice es obtuso, la base redondeada y el margen entero. El raquis es alado; el peciolo desnudo y el peciólulo alado. Hay tricomas simples en venas. El patrón general de venación es broquidódromo. La vena media es recta curvándose suavemente al acercarse al ápice con cuatro a cinco venas secundarias por lado con ángulo de divergencia de agudo ancho ($\pm 75^\circ$), casi uniforme a lo largo de la lámina; la vena secundaria se arquea uniformemente. Las venas intersecundarias son compuestas. Las venas terciarias tienen un modelo ramificado. La venación de orden mayor es distinguible hasta las quinquenarias, las cuaternarias son finas presentando un arreglo orientado al azar. La venación última marginal es ojalada. Las venúlas son ramificadas formando aréolas imperfectas.



Fig.8 Foliolulos de *B. bipinnata*, se observa el patrón de venación broquidódromo, los márgenes enteros y el raquis alado.

***Bursera diversifolia* Rose** La forma del foliolulo es ovada asimétrica, de 1 a 1.2 cm de largo y 0.7 a 0.8 cm de ancho; el ápice es obtuso, la base redondeada y el margen entero. El raquis es alado; el peciolo desnudo y el peciolulo alado. Los tricomas son simples. El patrón general de venación es broquidódromo. La vena media recta se curva suavemente al llegar al ápice con seis a siete pares de venas secundarias, con ángulo de divergencia casi recto (70 a 85°), siendo más agudo en las venas superiores. El grosor relativo de la vena secundaria es moderado y se curva abruptamente. Las venas intersecundarias son compuestas. Las venas terciarias presentan un arreglo reticulado ortogonal. La venación de orden mayor llega hasta quinquenarias y tiene un arreglo orientado al azar. La venación última marginal es incompleta. Las vénulas son ramificadas formando areolas imperfectas.

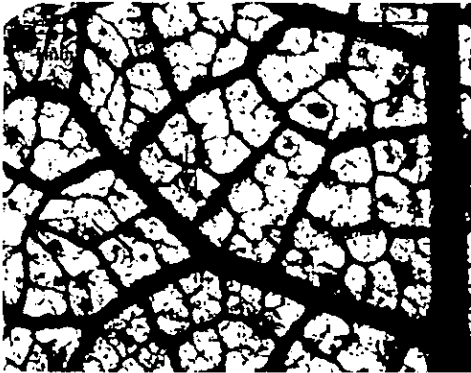


Fig. 9 Se observa en el foliolulo la formación de arcos por las venas secundarias en el patrón de venación broquidódromo y el arreglo de venación reticulado ortogonal.

Bursera bicolor (Willd. ex Schlttdl.) Engl. La forma del foliolo es oblonga lanceolada, de 6.8 a 8.0 cm de longitud y 0.5 a 0.7 cm de ancho; el ápice es atenuado, la base obtusa y el margen aserrado. El raquis es alado, el peciolo desnudo y no hay peciolulo. Los tricomas son simples formando tomento sobre el envés. El patrón general de venación es semicraspedódromo. La vena media se arquea abruptamente con 26 a 28 pares de venas secundarias formando un ángulo de divergencia agudo ancho (65° a 75°), casi uniforme a lo largo de la lámina. El grosor relativo de las venas secundarias es moderado, arqueándose basalmente por una parte de su trayectoria, presentando venas secundarias externas. Las venas intersecundarias son compuestas. Las venas terciarias tienen un arreglo reticulado al azar. La venación última marginal es incompleta. Las venúlas son ramificadas formando aréolas imperfectas y sin traqueoblastos.



Fig. 10 Foliolo de *B. bicolor*, se observa el patrón de venación semicraspedódromo, forma de lámina lanceolada y el ápice atenuado.

Bursera submoniliformis Engl. La forma del foliolo es ovada simétrica, de 2.3 cm de largo y 0.8 cm de ancho, el ápice es obtuso, la base obtusa y el margen aserrado los dientes son agudos. El raquis es alado, el peciolo desnudo y no hay peciolulo. Los tricomas son simples. El patrón general de venación es semicraspedódromo. La vena media es recta con 12 a 14 venas secundarias por lado formando un ángulo de divergencia casi recto (75 a 90°). El grosor de las venas secundarias es moderado y su recorrido recto. Las venas intersecundarias son simples. Las venas intramarginales son paralelas a los márgenes de las hojas, en el cual se fusionan las venas secundarias y terciarias formando un arreglo reticulado ortogonal. La venación última marginal es incompleta. Las venúlas son ramificadas y las aréolas son imperfectas.



Fig. 11 Hoja compuesta de *B. submoniliformis*, se observan los folíolos con margen aserrado, raquis alado y patrón de venación semicraspedódromo, además de presentar un exceso de tricomas sobre la lámina.

Bursera glabrifolia Toledo. La forma del foliolo es ovada asimétrica a elíptica, de 1.5 a 0.9 cm de largo y 1.3 a 2,2 cm de ancho; el ápice es agudo, la base obtusa y el margen crenado con dientes agudos. El raquis es alado, el peciolo desnudo y no hay peciolulo. Los tricomas son simples. El patrón general de venación es semicraspedódromo. La vena media recta tiene 8 a 9 venas secundarias por lado, con ángulo de divergencia agudo ancho. El grosor de la vena secundaria es moderado y se arquea uniformemente. Las venas terciarias forman un arreglo de venación reticulado al azar. Las venas intersecundarias son compuestas. La venación última marginal es incompleta. Las venúlas son simples, las aréolas son desarrolladas y sin traqueoblastos.

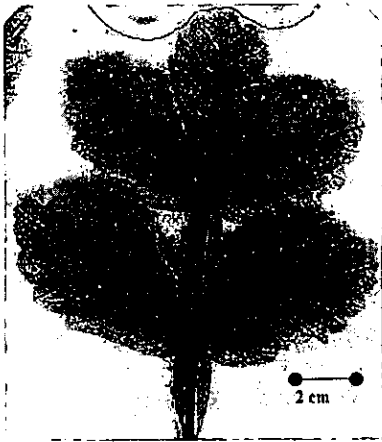


Fig. 12a Hoja compuesta de *B. glabrifolia*, se observa los foliolos con patrón de venación semicraspedódromo, el margen aserrado y raquis alado.

Fig. 12b Se observa el arreglo de las venas de orden mayor reticulado al azar, el ápice agudo y la presencia de tricomas.



Bursera aloexylon (Schiede ex Schlttdl.) Engl. La forma del folíolo es ovada simétrica, de 2 a 3 cm de largo y 1.3 a 2,2 cm de ancho; el ápice agudo, la base obtusa y el margen crenado convexo con dientes agudos. El raquis es alado, el peciolo es desnudo y no hay peciolulo. Los tricomas son simples en el borde de la lámina. El patrón general de venación es semicraspedódromo. La vena media se arquea suavemente con seis a siete pares de venas secundarias por lado formando un ángulo de divergencia agudo ancho ($+68^\circ$), siendo menos agudo en las venas basales y apicales. El grosor de la vena secundaria es moderado con recorrido curvado uniformemente. Las venas intersecundarias son compuestas. Las venas terciarias forman un arreglo reticulado al azar. La venación de orden mayor es hasta quinquenaria, formando un arreglo orientado al azar. La venación última marginal es incompleta. Las venúlas son ramificadas, las aréolas desarrolladas y sin traqueoblastos.



Fig. 13a Foliolo de *B. aloexylon*, margen crenado, patrón de venación semicraspedódromo y arreglo de venación reticulado al azar.

Fig. 13b Se observa el arreglo de venación reticulado al azar, aréolas desarrolladas y las venúlas ramificadas



ANÁLISIS DE RESULTADOS

Arquitectura foliar y análisis cladístico.

Las dos secciones del género *Bursera* fueron sustentadas por McVaugh y Rzedowski (1965), con base en la morfología del fruto (número de valvas), corteza (lisa o exfoliante) y presencia o ausencia de catáfilos. En este trabajo se retomaron cinco caracteres morfológicos usados por autores anteriores, más otros dieciséis derivados de la arquitectura foliar. La estructura taxonómica en la que se divide a las especies del género en dos secciones fue confirmada parcialmente, a su vez, con base en la arquitectura foliar y la morfología de las plántulas (Fig. 14).

Para la familia Burseraceae se ha descrito un patrón de venación de folíolos de tipo broquidódromo (Hickey y Wolfe, 1975). Sin embargo, en este trabajo se encuentran patrones de venación de tipo broquidódromo, broquidódromo-eucamptódromo, cladódromo y semicraspedódromo (Fig. 2)

La sección *Bursera* muestra una subdivisión en dos grupos antes reconocidos como 'mulatos' (Toledo, 1984), o complejo 'simaruba' (Daly, 1993), especies de hoja acuminada y borde entero a lo largo de toda su historia de vida, y cuajotes (Toledo, 1982), especies con fruto de tres valvas y plántulas con hoja cotiledonar multilobada. En este trabajo, los mulatos presentaron como caracteres constantes el patrón de venación broquidódromo, en *B. longipes*, y broquidódromo eucamptódromo, en *B. grandifolia*; además del margen entero, forma ovada u ovobada, ápice acuminado y la presencia de peciolo, que no fueron resaltados en el cladograma, lo que sugiere estudiar un mayor número de especies y ejemplares pertenecientes a este complejo para observar su comportamiento.

En los "Cuajotes" son distinguibles el patrón general de venación cladódromo que parece ser el estado evolutivamente más avanzado (Hickey, 1971); a demás de la hoja cotiledonar multilobada. Las especies *B. aptera* y *B. schlechtendalii* forman un grupo sustentado por la presencia de

traqueoblastos que solo la presentaron estas dos especies y aunque se ha destacado como un carácter adaptativo, la distribución de este carácter coincide con la filogenia obtenida por Becerra y Venable (1999), con base en caracteres moleculares, donde *B. schlechtendalii* y *B. aptera* pertenecen al grupo 'fagaroides'. *B. lancifolia* y *B. morelensis*, comparten el arreglo de venación reticulada al azar y la forma de la lámina lanceolada para *B. lancifolia* o linear para *B. morelensis*. No se puede abundar más sobre las relaciones de estas dos especies, debido a que son representantes únicas de grupos más amplios sugeridos por la filogenia de Becerra y Venable (1999), donde *B. lancifolia* pertenece al grupo 'fragilis' y *B. morelensis*, al grupo 'microphylla'. Otros caracteres como el recorrido curvado de la vena primaria, el arreglo de venación de orden mayor reticulada al azar o ramificado, la ausencia de tricomas, la presencia de un raquis desnudo y la venación última marginal incompleta, aun cuando son caracteres frecuentes en los especies de 'cuajjotes', no fueron resaltados en el cladograma.

Aunque los mulatos y los 'cuajjotes' resultaron ser dos grupos bien sustentados por la morfología y la arquitectura foliar, la relación ellos es parafilética, ya que no hay sinapomorfias que agrupen a ambos grupos en la sección *Bursera*, a pesar de que ambos comparten el ángulo de divergencia moderado y las aréolas bien desarrolladas.

La sección *Bullockia* presentó como caracteres sinapomórficos la presencia de fruto bivalvado, pseudoarilo que cubre solo una parte de la semilla y la presencia de una radícula delgada axonomorfa que coincide con la agrupación de Toledo (1982) que dividió a esta sección en dos grupos, el grupo 1, que incluye a las especies con un pseudoarilo que cubre total o casi totalmente la semilla, y el grupo 2, que incluye a las especies con un pseudoarilo que cubre menos de la mitad de la semilla.

Las dos especies bipinnadas quedan reunidas en un clado por ese carácter y por tener la base la lamina redondeada: se reconocen patrones de venación pero no son tomados en consideración debido a que no son comparables, pues la venación broquidódroma de estas especies corresponde a los foliólulos. Por otra parte, *B. copallifera* y *B. submoniliformis* forman otro grupo de especies de fruto ovoide, con aríolide cubriendo casi todo el hueso y recorrido recto de la vena secundaria. Ambas especies forman parte del grupo 'copallifera' de Becerra y Venable (1999).

El grupo definido por *B. aloexylon* y *B. glabrifolia* se unen por los caracteres margen de los foliolos, ya sea crenados o serrados, forma de la semilla lenticular y presencia de un pseudoarilo que cubre menos de dos terceras partes de la semilla; a estas especies se les relaciona en el cladograma con *B. bicolor* por compartir el margen no entero, lo que no coincide con la propuesta por Toledo-Manzur, 1982; Becerra y Venable, 1999, que sugieren que *B. bicolor* debería relacionarse más estrechamente con *B. copallifera* y *B. submoniliformis* por presentar el pseudoarilo que cubre casi totalmente la semilla. En general, la distribución de los estados de carácter de cobertura del ariloide nos indica una tendencia en las especies del género por perder el pseudoarilo.

El patrón general de venación de tipo semicraspedódromo está considerada como una derivación del patrón de venación broquidódromo (Hickey, 1975) que solo se presenta en las especies pertenecientes a la sección *Bullockia*, aunque en este caso no aparece como sinapomórfico debido a que en las especies bipinnadas es una característica no comparable. Otros caracteres frecuentes en la sección *Bullockia* son la radícula delgada axonomorfa, el ángulo de divergencia de la vena secundaria ancho, en la mayoría de las especies, excepto en *B. diversifolia* y *B. submoniliformis*; además del margen crenado o serrado, raquis alado, venación última marginal incompleta y venas intersecundarias compuestas. Estos caracteres son frecuentes entre las especies de esta sección, pero no son exclusivos.

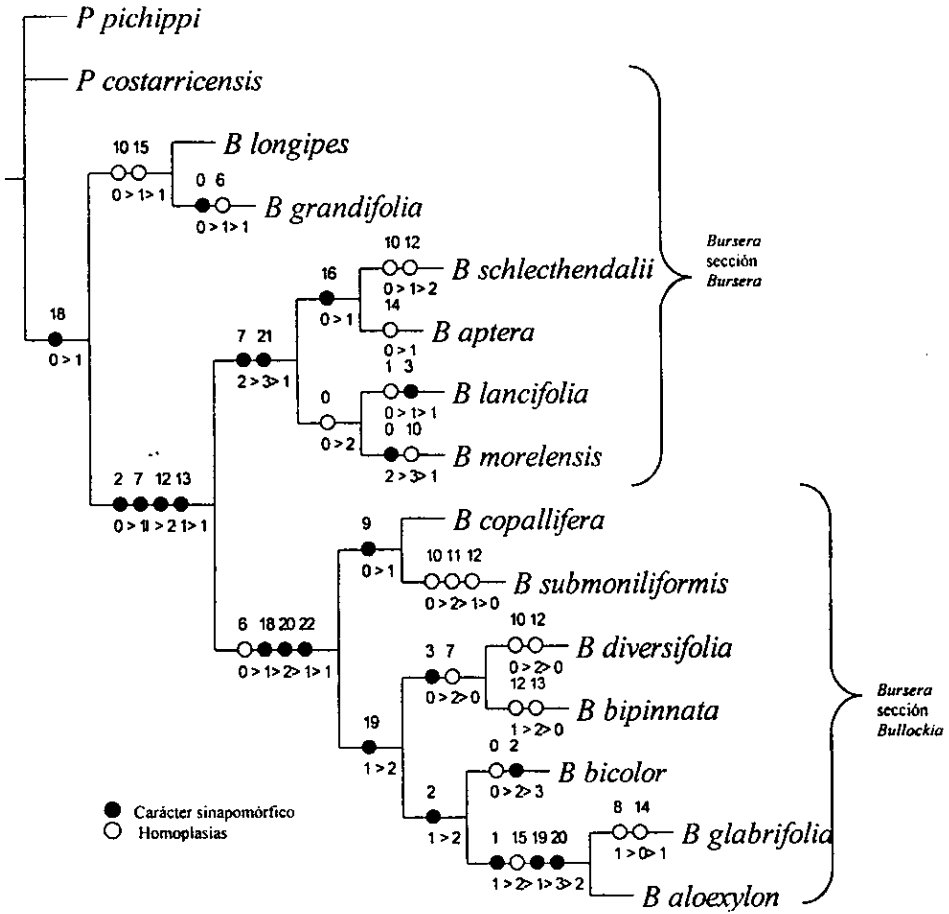


Fig. 14 Uno de los cladogramas más parsimonioso en donde se relacionan las especies en base a los caracteres de arquitectura foliar, se muestran en la parte superior de los clados el número de carácter y en la parte inferior se observa la condición del carácter, con una longitud de árbol $L=73$, índice de consistencia $IC=50$ e índice de retención $IR=68$.

CONCLUSIONES

La técnica de aclaramiento de los folíolos depende de las características propias de cada especie, por lo que se recomienda el empleo de tiempos distintos de exposición de los folíolos a los reactivos, sobre todo en especies que presentan un exceso de resina. Así, se requieren tiempos muy prolongados de inmersión en solución de hidróxido de sodio y la utilización de un solvente adicional, en este caso acetona por dos minutos, antes de proceder a la deshidratación con xilol en las especies como *B. morelensis*, *B. schlechtendalii*, *B. lancifolia* y *B. aptera*; o bien de cepillar el haz y en el envés de los folíolos para eliminar tricomas como en *B. bicolor*, *B. submoniliformis* y *B. copallifera*.

Los cladogramas obtenidos con base en la utilización de caracteres morfológicos y de arquitectura foliar sustentan la sección *Bullockia* como un grupo monofilético, distinguible principalmente por caracteres morfológicos tanto de plántula como de ejemplares adultos, como son la radícula delgada axonomorfa, el fruto bivalvado y pseudoarilo que cubre solo una parte de la semilla; también se distingue el grupo de los "Mulatos" aislado de las demás especies pertenecientes a la sección *Bursera*, sin embargo no hay sinapomorfias que lo sustenten, por lo que sugerimos incluir mas especies pertenecientes a este grupo para observar si el grupo se mantiene. Las especies que conforman al grupo de los "Cuajotes" se distinguieron por presentar un patrón general de venación cladódromo y la presencia de traqueoblastos.

Los caracteres de arquitectura foliar permitieron confirmar parcialmente la estructura taxonómica propuesta por otros autores que usaron tanto caracteres morfológicos como moleculares, pero se sugiere utilizar un mayor número de especies y caracteres para confirmar tales coincidencias, así como para sugerir una interpretación evolutiva.

LITERATURA CITADA.

- AMORIM, D.S. 1998. Before the matrix. (Manuscript). Universidad de Sao Paulo.
- ANDERSON, G.J. y D.L. DILCHER. 1968. Cuticular analysis of the extinct genus *Dryophyllum* of the Fagaceae. *American Journal of Botany* 77: 130-131 [Abstract.]
- ANDRÉS, H. A. R. 1997. Análisis morfológico en plántulas de 11 especies del género *Bursera* Jacq. ex L. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM. México, 53p.
- BECERRA, J. X. 1997. Insects on Plants: Macroevolutionary Chemical Trends in Host Use. *Science*. Vol. 276: 253-256
- BECERRA, X. J. y D.L. VENABLE. 1999. Nuclear Ribosomal DNA Phylogeny and its implications for evolutionary trends in Mexican *Bursera* (BURSERACEAE). *American Journal of Botany* 86(7): 1047-1057
- BRUMMITT, R.K. y C.E. POWELL. 1992. The Board of Trusters of The Royal Botanic. Gardens, *Kew Bulletin*
- BUENO, H.A. y C.M. PEREZ. 1994. Sistemática y evolución biológica: relación entre el estudio de patrones y procesos. *Tópicos de Investigación y Posgrado III (4): 34-41*
- BULLOCK, A. A. 1936. Contributions to the Flora of Tropical America: XXXVII. Notes on the Mexican species of de genus *Bursera*. *Kew Bulletin*: 346-387.
- CUATRECASAS, J.1957. Prima Flora Colombiana. 1. Burseraceae. Vol. 12(2):375-387.

- CUEVAS, G.R. y J. RZEDOWSKI. 1999. Una especie nueva de *Bursera* (BURSERACEAE) del occidente de México. *Acta Botánica Mexicana* 46: 77-81
- DALY, D.C. 1993. Notes on *Bursera* in South America, including a new species. *Studies in Neotropical Burseraceae VII. Brittonia* 45: 240-246
- DILCHER, D. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *Botanical Review* 40: 1-157.
- ENGLER, A. 1883. Burseraceae. En: A.C. De Candolle. *Monographiae Phanerogamarum*. IV. Parisiis, Sumptibus G. Masson, Génova. 1-169.
- FARRIS, S. 1988. Hennig 86 reference. Version 1.5. Publicado por el autor. Port Jefferson, Nueva York.
- FOSTER, A. S. 1936. Leaf differentiation in angiosperms. *Botanical Review* 2: 349-372.
- FOSTER, A. S. 1953. Techniques for the study of venation patterns in the leaves of angiosperms. *Proc. 7th Int. Bot. Cong. Stockholm* 1950: 586-587..
- GAVIÑO . 1972. Técnicas Biológicas Selectas de Laboratorio y de Campo. Edt. Trillas.
- GILLET, J. B. 1980. *Commiphora* (Burseraceae) in South América and its relationships to *Bursera*. *Kew Bulletin* 34:569-58
- GIVINISH, T.J. 1979. On the adaptative significance of leaf form. In Solbrig, O.T., S. Jain, G.B. Johnson, y P.H. Raven (eds.), *Topics in plant population biology*, Columbia Univ. Press. New York. Pp 375-407
- GRIER, C.C. y RUNNING, S.W. 1977. Leaf area of mature north eastern coniferous forest: relation to site water balance. *Ecology* 58:893-899

- GRUPTA, B. 1961. Correlation of tissue in leaves. I. Absolute vein – islet numbers and absolute termination numbers. II. Absolute stomatal numbers. *New Annals of Botanic*. Ser. 25: 65-77.
- GUEVARA-FÉFER, F., y J. RZEDOWSKI. 1980. Notas sobre el Género *Bursera* (Burseraceae) en Michoacán (México). I. Tres especies nuevas de los alrededores de la presa del Infiernillo, con algunos datos relativos de la región. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 39. 63-81.
- HALL, J.P. y MELVILLE C. 1951. Veinlet termination number. A new carácter for the differentiation of leaves. *Journal and Pharmacol*, 3: 939-941. 1954. Veinlet termination number – some further observations. *Journal Pharm... And Pharmacol* 6: 129-133.
- HICKEY, L.J. 1971. Leaf architectural classification of the angiosperms. *American Journal of Botany* 58: 450. [Abstract.]
_____ 1973. Classification of the architecture of dicotyledoneus leaves. *American Journal Botany* 60:17-33.
_____ 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. Vol. 62, 3: 538-569
- HOOKER, J. D. 1862. Burceraceae. *Genera Plantarum* 1: 321-327
- HUTCHINSON, J. 1969. Tribalism in the family Euphorbiaceae. *American Journal Botany* 56: 730-758.
- LEVIN, F.A. 1929. The taxonomic value of vein – islet areas. *Quart Journal Pharm and Pharmacol* 2: 17-43.
- McVAUGH, R., AND J. RZEDOWSKI. 1965. Sinopsis of the genus *Bursera* L. in western Mexico, with notes on the material of *Bursera* collected by Sessé & Mociño. *Kew Bulletin* 18: 317-382

- METCALFE, C.R. AND. L. CHALK. 1979. *Anatomy of dicotyledons*. 2d ed, vol. 1 Clarendon Press, Oxford

- RAMÍREZ, G.J. 1996. *Estructura foliar para un análisis comparativo...* Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM. México. 50p.

- RIDCHARDS, P.W. 1952. *The Tropical Rainforest: an Ecological Study*. Cambridge. Cambridge University Press.

- ROSE, J.N. 1906. *Estudies of Mexican and Central American plants*. No. 5 *Contr. U. S. Nat. Herb.* 10: 79-132.

_____ 1911. Family 14. *Burseraceae*. *North American Flora*. 25: 241-261.

- RZEDOWSKI, J. 1968. *Notas sobre el género Bursera (Burseraceae) en el Estado de Guerrero (México)*. *Anales Escuela Ciencias Biologicas*. (Méx), 17: 17-36

_____ F.F. GUEVARA. 1992. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. Fascículo 3. Instituto de Ecología A.C. Departamento de Publicaciones. México. 46p.

_____ H. KRUSE. 1979 *Algunas tendencias evolutivas en Bursera (Burseraceae)*. *Taxon* 28 (1,2/3): 103-116.

_____ G.R. CALDERON. 1996. *Nota sobre Bursera cinerea Engl. (BURSERACEAE) en el estado de Veracruz*. *Acta Botánica Mexicana* 37: 33-38

_____ G.R. CALDERON. 2000. *Una Especie nueva de Bursera (BURSERACEAE) del estado de Oaxaca (México)*. *Acta Botánica Mexicana* 52: 75-81

- STANDLEY, P.C. 1923. Trees and shrubs of Mexico. Contr. U.S. Nat. Herb. 23(3): 542-552
- TOLEDO – MANZUR, C.A. 1982. El género *Bursera* (Burseraceae) en Guerrero (México). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México, 182p.
- VELASCO D.M.P, 1999. Estudio paleoecológico de una comunidad del terciario en el estado de Puebla. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. UNAM. México, 120p.
- VON ETTINGSHAUSEN, C. 1861. Die Blattsketele des Dicotyledonen. K. K. Hofund Staatsdruckeri, Vienna

APÉNDICE I

Especies recolectadas

Bursera sección *Bursera*

- ◆ *B. grandifolia* (Schltdl.) Engl.
- ◆ *B. longipes* (Rose) Standl.
- ◆ *B. lancifolia* (Schltdl.) Engl.
- ◆ *B. morelensis* Ramírez
- ◆ *B. schlechtendalii* Engl.
- ◆ *B. aptera* Ramírez

Bursera sección *Bullockia*

- ◆ *B. bicolor* (Willd. ex Schltdl.) Engl.
- ◆ *B. copallifera* (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock
- ◆ *B. bipinnata* (Sessé & Moc. ex DC.) Engl.
- ◆ *B. diversifolia* Rose
- ◆ *B. submoniliformis* Engl.
- ◆ *Bursera aloexylon* (Siede ex Schltdl.) Engl.
- ◆ *B. glabrifolia* Toledo

Las abreviaciones de los autores siguen la terminología de Brummitt & Powell, 1992.

APÉNDICE 2

Especímenes examinados

Bursera aloexylon Shiede ex. Schldl.

Guerrero: Mpio. Xalitla al W del Km 211. 17° 59' 52"N 99° 36' 5"W. Kruse Herbarium. No. 2766. Mayo 24 de 1970.(Herbario). Mpio. Xalitla Km 35 por la brecha a San Juan Tetelcingo. 17° 59'11"N 99° 33' 15"W. Col Toledo-Blanco-Cabrera. No. 427. Julio 13 de 1978 (Herbario). Mpio. Zumpango del Río. Loc. Xalitla. 17° 59' 52" N 99° 36'5"W. Col. Rzedowski. No. 35840. Agosto 28 de 1978. (Herbario). Mpio. De Copalillo a 4 Km al NW de Papalutla camino a Atenango. 18° 2'16" N 99° 0' 0" W. Col. Rzedowski. No. 36980. Agosto 5 de 1980. 850 msnm.(Herbario). Mpio. Mezcaltepec, 10 Km después de Taxco; carr. Taxco-Iguala. 18° 26'2"N 99° 35'0" W. Col M. T. German; F. Guevara y J. Trejo. No. 487.(Herbario). Mpio. Tlapa 12 Km al S. de Olinala camino a Tlapa. 17° 43'39"N 98° 40' 15"W. Col. E. Martínez No. 1162. Junio 27 de 1982. 2050 msnm. (ENCB).

Puebla: Mpio. Jotalpan, paraje suchitlan a 3 Km a NW de Tlaucingo. Col. 970 msnm. (CHAP). Mpio. Izúcar de Matamoros, alrededores de Sn. Isidro. A 2 Km de Raboso. Col. E. Guizar. (CHAP)

Bursera aptera Ramírez.

Guerrero: Mpio. Zumpango del Río a 35 Km al SE de Valerio Trujano. 99° 33' 07"N 17° 37' 23"W. Col. Castelo Dorantes No. 34. Junio 30 de 1980. 719 msnm. (FCME). Mpio. Iguala a 2 Km paso desnivel de la carr. a México por cuota. 18° 19' 43" N 99° 30' 0"W. Col. C. O. y S. V. No. 84. Agosto 4 de 1987. 1000 msnm. (FCME) 5 Km después de Atenango del Río, sobre la carr. a Copalillo. 18° 5' 9"N 99° 5' 41"W. Col. Blanco-Toledo-Cabrera. No. 371. Junio 6 de 1978. 900 msnm. (ENCB). Márgenes del río Balsas entre Valerio Trujano y Mezcala. 17° 56' 29" N 99° 35' 31"W. Col. Blanco-Toledo-Cabrera. No. 446. Julio 07 de 1978. 430 msnm.

Mpio. Xalitla, Km 3.5 de Xalitla por la brecha a Sn. Juan Tetelcingo. 17° 59' 11"N 99° 33' 15"W. Col. Blanco-Toledo-Cabrera. No. 432. Julio 13 de 1978. 530 msnm. Carr. México-Acapulco entre Xalitla y Mezcala a 2.5 Km de Mezcala. 17° 55' 0"N 99° 35' 0"W. Col. Blanco-Toledo-Cabrera. NO. 352. Junio 20 de 1978. Alrededores del balneario Atotonilco a 2 Km de Papalutla. 17° 58' 41"N 98° 58' 0"W. Col. Blanco-Toledo-Cabrera. No. 696. Noviembre 13 de 1978. Mpio. Huitzuco a 11 Km de Quetzalapa. Col. G. Campos. No. 746. Septiembre 4 de 1983. 1140 msnm. (FCME). Mpio. Huitzuco 3 Km al SE de paso Morelos camino a Atenango. 18° 17' 30"N 99° 20' 30"W. Col. Rzedowski. No. 35803. 1100 msnm.

***Bursera bicolor* Willd. ex Schlttdl.**

Guerrero. Mpio. Coatlan del Río a 4km al NE de Michapa Morelos. 99° 26'08"N. 18° 42'56"W. Col. Sonia Rocha y Monroy Martínez (ENCB). Julio 16 de 1982. 1120 msnm. (ENCB). A 14 km al SO de Tálamo, carr. a Zirándaro-Guayameo. 18° 32'03"N 100° 58'5"W Col. S. C. Soto y Guillermo Silva. Septiembre 6 de 1982. No.4362. 710 msnm. (ENCB). Mpio. de Michapa a 8 Km de Cacahuamilpa. 99° 33'37"N 18° 39'51"W Octubre de 1971. 1200msnm. (ENCB). A 8 km al NW Chilpancingo sobre la carretera Chichihualco. 17° 36' 40"N 99° 31'39"W Col. Y Rzedowski No.22730. Julio7 de 1966. 1350 msnm. (ENCB). A 30km al NE de Arteaga sobre la carretera a Cuatro Caminos Michoacán 18° 28'38"N 101° 01'17"W Col. Rzedowski. No.26635. Diciembre 1 de 1968. 1000 msnm. (ENCB) Mpio. Tanbiscatio en la pantomima, 6 Km a al SW de los Chivos. 18° 37'21"N 102° 16'48"W Col. José C. Soto. No.3620. Octubre 22 de 1981. (MEXU).

Puebla: Mpio. Jolalpan proximidades a Zacacuautla. Col. E. Guizar. 1300 msnm. (CHAP). Mpio. Teotlalco, paraje las organeras a 4 km de Tetlal. Col. E. Guizar No. 1386 1300 msnm. (CHAP)

***Bursera bipinnata* Moc. & Sessé ex. DC.**

Colima. Sierra del Halu al SO de tecalitlan y Sn. Isidro. Col. MacVaugh. No. 16147 Agosto 8 de 1957. 1400 msnm.(Herbario)

Edo. de México. 8 km al SW de Luvianos sobre el camino a Nanchititla. Col. Rzedowski. No. 20744. Noviembre 2 de 1965. 1500 msnm.(Herbario)

Morelos: Mpio. Sn. Tetelco a 26 km al SE de Cuautla. 18° 42'19"N 98° 43'38"W. Col. S. Rodríguez. No. 1367. Mayo 18 de 1976. 1420 msnm. (ENCB). Mpio. de Jantetalio a 3 km al S de Chalcatzingo. 18° 39'19"N 98° 45'10" W. Col. R. López. No. 213. Septiembre 21 de 1980. 1335 msnm. (ENCB)

Guanajuato. Mpio. de Pénjamo. Loc. Cerro de las Cruces. Col. A Martínez. No. 186. Noviembre 11 de 1985. 1640 msnm.(Herbario)

Oaxaca. Mpio. Ixtla. Sn. Miguel del Río. Col. F. Ventura. Julio 18 de 1979. No. 16365. 1450 msnm.(Herbario). Jalisco: Mpio. de Venustiano Carranza. Loc. El Jazmín. 103° 47' 02"N. 19° 45' 28"W. Col. R. Lamas, S. Martínez. No. 1143. Diciembre 11 de 1978. 1700 msnm.

***Bursera copallifera* Moc. & Sessé ex. DC.**

Edo. de México. Mpio. Tejupilco. Desviación Corupo-Nondititlán. Col. E. Guizar. 1400 msnm.(Herbario)

Guerrero. Mpio. Mexcaltepec. 110km después de Taxco; carretera Taxco-Iguala. 99° 35'37"N. 18° 28'36"W. Col. M. T. Germán y F. Guevara. No. 488. Julio 19 de 1977. (Herbario). Mpio. Chilpancingo. Salto. Valadéz a 3 km al N. de Mazatlán. 99° 27'57"N. 18° 24'52"W. Col. L. S. Rodríguez y A. Patiño. No. 1440. (Herbario). Mpio. Tres Cruces. Tlalchapa, Ejido de Chapultepec. 100° 35'49"N. 18° 24'52"W. Col. C. Aguirre B. No. 100-8. Enero 5 de 1974. 700 msnm.(Herbario). Mpio. Taxco. 5km al Oeste de Tepecuacalco de Trujas. 99° 41'00"N. 18° 28'44"W. Col. J-C. Perea O. No. 08. Octubre 2 de 1981. 1030 msnm.(Herbario). A12 Km adelante de Atenango del Río, al E, rumbo al municipio de Copalillo. Col. Blanco, Toledo y Cabrera. No. 677. Septiembre 12 de 1978. 1050 msnm.(Herbario).

Michoacán: 3 km al N de Melchor Ocampo, sobre la carretera Tuzantla Michoacán. 100° 38'98"N. 19° 07'03"W. Col. Rzedowski. No. 35529. Noviembre 6 de 1977. 650 msnm.(Herbario).

Puebla: Mpio. Jolalpan 3Km al NW de Zacacautla. BTC. Ladera Pedregosa. Col. E. Guizar. 1300 msnm.(Herbario). Mpio. Jolalpan Rumbo a Xochitepec. BTC. Col. E. Guizar. 1460 msnm.(Herbario). Mpio. Teotlalco. Tierra de agricultura. Col. E. Guizar. 1000-1100 msnm.(Herbario).

***Bursera diversifolia* Rose.**

Guerrero: Mpio. Chilpancingo; Salto Valadéz. 35km al N de Mazatlán. 99° 27'43"N. 17° 27'35"W. Col. R. S. Rodríguez, A. Patiño. No. 1441 Septiembre 19 de 1975. 1430 msnm. (ENCB). Mpio. Chilpancingo; el rincón de la vía. 99° 28'0"N. 17° 18'59"W. Col. Kruse. No. 750. Septiembre 24 de 1962. (ENCB). Mpio. Chilpancingo; Salto Valadéz cerca de Mazatlán. 99° 27'16"N. 17° 26'16"W. Col. Rzedowski. No. 35834. Agosto 27 de 1978. 1400 msnm. (ENCB)

Jalisco: 17miles N. Jiquilpan. 103° 37'35"N. 14° 51' 12"W. Col. Arthur C. Gibson. No. 3423. Junio 23 de 1978. 110 msnm.(Herbario).

Michoacán: Sierra Naranjillo; distrito de Coalcomán. 18° 43'13"N. 103° 16'19"W. Col. G. B. Hinton. No. 12686. Noviembre 26 de 1938. 1460 msnm.(Herbario).

***Bursera glabrifolia* H.B.K. Engl.**

Guerrero: Mpio. Chichihualco a 19 km al N de Chilpancingo tramo Jalapa-El Palmar. Col. J. García. Agosto 14 de 1979. 1650 msnm. (Herbario).

Michoacán. 4 km al S de Tuxpan, carretera Zitácuaro-Morelia. 100° 28'19"N 19° 31'24"W. Col. José Soto. No. 1991. Noviembre 12 de 1979. 1600 msnm. (Herbario). A 21 km al S de Uruapan sobre carretera de Nueva Italia. 102° 03'32"N. 19° 13'40". Col. Rzedowski. No. 33640. Octubre 19 de 1975. 1100 msnm.(Herbario).

Morelos. 4 km al E de Ahuatepec carretera Tepoztlán. 94° 09'59"N. 18° 57'44"W. Col. Rzedowski. No.35313. Septiembre 24 de 1977. (Herbario).

Oaxaca. Mpio. Sn. Pablo Villa Mitla. Loc. Río Grande. 96° 18'05"N 16° 53'02". Col. F. Ventura. No.16347. Julio 15 de 1979. 1700 msnm.(Herbario). Mpio. Sn. Pablo Villa Mitla. Loc. Corral del Cerro. 96° 15'37"N. 16° 57'12"W. Col. F. Ventura. No.15509. Noviembre 12 de 1978. 1700 msnm.(Herbario). Mpio. Ixtepec; 95° 07'00"N. 16° 34' 46". Col. F. Ventura. No. 15497. Septiembre 10 de 1978. 1800 msnm.(Herbario).

Puebla: Mpio. Izúcar de Matamoros a 15 km al SE de Raboso. 98° 19'02"N. 18° 29'03"W. Col. E. Guizar. No. 1307. Junio 23 de 1984. 1480 msnm.(Herbario) Mpio. Caltepec; Acatepec. Col. Fco. Ventura. Julio 25 de 1978. 2150 msnm.(Herbario)

***Bursera grandifolia* (Schltdl.) Engl.**

Edo. de México: Loc. Nueva Sto. Tomas. 100° 18' 01" N 19° 09' 50"W. Col. Rene Moreno No. 332. Agosto 7 de 1983.

Morelos: 10 Km al SE de Cuernavaca sobre la carr. a Cuautla. 99° 08' 05" N 18° 53' 19"W. Col Rzedowski. No. 25794. Junio 2 de 1968. 1400 msnm. 1400 msnm.(Herbario)

Guerrero: 5 Km al SW de Xochipala. 99° 39' 40"N 27° 04' 01"W. Col. Rzedowski. No. 1798a Noviembre 30 de 1963. 1400 msnm.(Herbario) El Viejo 16 Km al S del Río del oro en la carr. cd. Altamirano-Zihuatanejo. 101° 21' 08"N 18° 11' 05"W. Col. R. Torres No. 1250, P. Tenorio L. Agosto 26 de 1982.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

***Bursera lancifolia* (Schltdl.) Engl.**

Guerrero. Márgenes del río Balsas, entre Valerio Trujano y Mezcala. 99° 35'31"N 17° 56' 24"W. Col. Blanco-Toledo-Cabrera. No. 445. Julio 19 de 1978. (Herbario)
A 5 km después de Atenango del Río sobre carretera a Copalillo. Col. Blanco-Toledo-Cabrera. No. 378. Junio 23 de 1978. 900 msnm.(Herbario)

Morelos: 2km al N de Tlaltizapán. Col. Rzedowski. No. 25790. Junio 2 de 1968. 1100 msnm.(Herbario)

Sierra Grande de Jojutla. 99° 31'39"N 17° 39'16"W. Col. Berkley, Dowell. No. 2301. Año 1965. 1300 msnm.(Herbario)

Oaxaca: Mpio. Xalapa del Márquez; cerca de la presa, monte bajo de cañada. Col. Fco. Ventura. Julio 9 de 1979. 200 msnm.(CHAP)

Puebla: 14 Km al SE de Izúcar de Matamoros, carretera Acatlán-Puebla. 98° 29'13"N 18° 29'37"W. Col. Rzedowski. No. 36502. Octubre 25 de 1979. 1450 msnm.(Herbario) Mpio. de Jolalpan; Paraje el Aguacate, Huachinantla. Col. Juan Flores. Agosto 30 de 1986. (CHAP) Mpio. Jolalpan; proximidades a Zocacuautla. B. de Quercus. Col. E. Guizar. No. 1412. Junio 18 de 1984. 1400 msnm. (CHAP) Mpio. Jolalpan; paraje Tierra Larga 2 km al O de Tlaucingo. Col. E. Guizar. 890 msnm. (CHAP)

***Bursera longipes* Rose.**

Edo de México: Cerro grande, 1 Km al E de Jojutla. 99° 11' 50" N 18° 36' 31"W. Col. Rzedowski. No. 1000. Agosto 16 de 1964. 1520 msnm.(Herbario) Edo. México: Mpio. de Tejupilco; Las Pilas 9 Km al SW de Nanchichitla. Col. F. González Medrano. No. 5831. Mayo 25 de 1973. (Herbario)

Guerrero: Mpio. de Zumpango del Río, 8 Km al E de Xochipala, Camino a Chilpancingo. Col. E. Martínez No. 18524. Julio 3 de 1986. 900 msnm.(Herbario) A 7 Km de Valerio Trujano, por el camino a Atzacala. 99° 39' 08"N 17° 44' 17"W. Col. Blanco-Toledo-Cabrera. No. 640. Septiembre 1 de 1978. A 7 Km de Valerio

Trujano por el camino a Itzacala. Col Blanco-Toledo-Cabrera. No. 640. Noviembre 11 de 1978. Mpio. Zumpango del Río a 2 Km de Milpillas camino a Xochipala. Col. E. Martínez. No. 4883. y José Soto. Octubre de 1983. 850 msnm.(Herbario)

Morelos: Mpio. Yautepec, Cañón de Lobos. 99°03' 17" N 18° 51' 08"W. Col. M. Hernández. No. 28. Noviembre 13 de 1976.(Herbario)

Oaxaca: Cañón de Tonalá, cerca de Tonalá. 97° 57' 59" N 17° 42' 27"W. Col. Rzedowski. No. 34910. Julio 4 de 1974. 1350 msnm.(Herbario)

Puebla: a 8 Km al SE de Izúcar de Matamoros. Col Gibson . No. 3461. Julio 27 de 1978. Mpio Izúcar de Matamoros; mesa del cerro Teponaxtle cerca de Raboso. Col E. Guizar. No. 1490.

***Bursera schlechtendalii* Engl.**

Guerrero: Cerro de bueyes al N. de Chilpancingo. 99° 33'15"N. 17° 42' 05"W. Col. Javier Chavelas Polito. Septiembre 7 de 1968. 300 msnm.(Herbario) Mpio. Zumpango del Río a 7 Km al S de Jalitla, 20 km al S. de Tonalapan, carretera Iguala-Chilpancingo. 99° 35'30"N. 17° 55'58"W. Col. M. Load O. ; J. C. Soto. No. 119. Octubre 18 de 1977.1982. A 3 km al NW de Chilpancingo, sobre la carretera Chichihualco. 99°31'07"N 17° 32'29"W. Col. E. Halbinger. Julio 2 de 1967. (Herbario) Mpio. de Tlapa en el pto. El Salado a 7 km al N de Tlapa, camino a Huamuxtitlán. 98° 31'59"N 17° 35'58"W. Col. E. Martínez S. No. 1062. Junio 25 de 1982. 1100msnm (MEXU). A 8 km al NO de Iguala cerca de Mexicaltepec. 99° 33'11"N 18° 25'33"W. Col. José Soto y Esteban Martínez. No. 3974. Julio 6 de 1982. 800 msnm.(Herbario) Mpio. Zumpango del Río; Cañón del Zopilote, cerca de Milpillas. 99° 35' 23"N 17° 46'21"W. Col. Rzedowski. No. 22603. Junio 132 de 1966. 750 msnm.(Herbario)

Jalisco. Mpio. San Cristóbal de la Barranca, Rancho El Escalón, Km 27. 103° 26'33"N 21° 03' 04"W. Col. A. R. Omelos. No. 612. Septiembre 18 de 1986.1040 msnm.(Herbario)

Morelos: Mpio. Sn. Carlos. Dto. Yautepec a 1 km al S de Gramal. 96° 06'03"N 16° 30' 199"W. Col. R. Aguilar. No. 285. Octubre 11 de 1988. 830 msnm.(Herbario)
Oaxaca. Mpio. Juchitan. Región del Istmo a 10 km de Juchitan, rumbo a Tehuantepec. 93° 06'21"N. 16° 22'48"W. Col. A. Saynes V. No. 1551. Julio 6 de 1989. 60 msnm. **Puebla:** Mpio. Izúcar de Matamoros; Paraje El Revolcadero a 15 Km al SE de Raboso. 98° 21'28"N 18° 26'50"W. Col. E. Guizar. No. 1263. Mayo 19 de 1989. 1480 msnm.(Herbario)

Protium costarricense (Rose). Engl.

Costa Rica. Prov. Limón; Cantón: Pococí; Loc. La Union Guapiles. 10° 13'N 83° 53'W. 350 msnm. Septiembre 13 de 1996. No. 2588B.

Protium schippii Lundell.

Costa Rica. Prov. Alajuela; Cantón: San Carlos; Loc. Florencia. 280-360 msnm. Marzo de 1996. No. 1413