



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA.

2
2ej.

ANÁLISIS MORFOLOGICO EN PLÁNTULAS DE 11
ESPECIES DEL GÉNERO *BURSERA JAQ.C. EX L.*

T E S I S

Que para obtener el Título de:

B I O L O G O

P r e s e n t a :

AGUSTINA ROSA ANDRÉS HERNANDEZ

DIRECTOR DE TESIS:

MEN C. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA



LO SEGURO
ES
DE NUESTRA REFLEXION

México, D. F.

1997.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
"ZARAGOZA"
DIRECCION

C. JEFE DE LA UNIDAD DE ADMINISTRACION
ESCOLAR.
P R E S E N T E .

Comunico a usted que el alumno AGUSTINA ROSA ANDRES HERNANDEZ,
con número de cuenta 8612671-7 de la carrera BIÓLOGO,
se le ha fijado el día del mes de de a las
Hrs., para presentar examen profesional, que tendrá lugar en esta Facultad, -
con el siguiente jurado:

PRESIDENTE M. en C. ALEJANDRINA AVILA ORTIZ

VOCAL M. en C. DAVID N. ESPINOSA ORGANISTA

SECRETARIO M. en C. ELOY SOLANO CAPACHO

SUPLENTE BIOL. ROSA ISELA RAMIREZ RAMIREZ

SUPLENTE BIOL. JUAN ROMERO ARREDONDO

El título de la tesis que se presenta es: Análisis morfológico en
plántulas de 11 especies del género *Bursera* Jacq. ex L.

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
México, D.F., a 30 de SEPTIEMBRE de 1997.

DR. BENNY WEISS STEIDER
D I R E C T O R

R E C I B I

OFICINA DE EXAMENES
PROFESIONALES Y GRADO.

A mi madre y Hermanos

Dedico este trabajo a mi madre Paula Hernández por su cariño y confianza, también a todos mis hermanos, sobre todo a aquellos que con su esfuerzo y ejemplo me guiaron por este camino.

Agradecimientos

Quiero agradecer con mucho respeto y admiración a la M. en C. Ma. Eugenia Fraile Ortega del laboratorio de Sistemática Vegetal de la UAMI por su acertada y profesional ayuda en la elaboración del presente trabajo, desde luego a las profesoras del mismo Laboratorio por las facilidades otorgadas en las instalaciones, a David Espinosa por su gran capacidad y por que es una persona muy valiosa

A los profesores M. en C. Eloy Solano, M. en C. Alejandrina Avila, Biól. Rosa Isela Ramirez, Biól. Juan Arredondo, por sus acertadas y valiosas correcciones, que ayudaron a la presentación del trabajo

Al proyecto IN207995 DGAPA al doctor Jorge Llorente por ser responsable del mismo por las facilidades otorgadas, corresponsable M. en C. David Espinosa Organista

A mi compañero Jaime que me fortalece en todo momento con su amistad y cariño, a los amigos (Paty, Claus, Jazz, Guicho, Juanito) con los cuales hemos pasado divertidas experiencias

A todos los profesores del Museo de la FES (Alfredo Bueno, Mercedes Luna, Carlos Pérez, Manuel Fera, Patricia Velazco) quienes nos han impulsado a seguir adelante con su ejemplo no sólo profesional sino por su gran calidad humana y alegría

A las amigas Angélica y Priscila por particular identidad personal de las cuales he recibido cariño y apoyo incondicional.

¡A todos gracias por existir!

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
ANTECEDENTES	4
Distribución del género <i>Hursera</i>	5
Taxonomía y filogenia de <i>Hursera</i>	6
OBJETIVOS	13
MÉTODO	14
Recolección	
Elección de Muestra y Tratamientos pregerminativos	
Siembra, Manejo de plántulas	15
Análisis de caracteres	16
RESULTADOS	21
Potencial de germinación	
Caracteres y estados de caracter en plántulas	23
Relaciones filogenéticas de <i>Hursera</i>	38
DISCUSIÓN DE RESULTADOS	43
Potencial de germinación	
Plántulas	44
Análisis filogenético	47
CONCLUSIONES	49
BIBLIOGRAFIA	51

CUADROS Y FIGURAS

FIGURAS

1 Mapa de distribución del género <i>Bursera</i>	5
2 Hipótesis filogenéticas de <i>Bursera</i> implícitas en Rzedowski y Kruse.....	9
3 Estructura taxonómica de <i>Bursera</i>	10
4 Porcentaje de germinación.....	22
5 Morfología de hojas cotiledonares.....	24
6 <i>Bursera aptera</i>	25
7 <i>Bursera grandifolia</i>	26
8 <i>Bursera lancifolia</i>	27
9 <i>Bursera longipex</i>	28
10 <i>Bursera morelensis</i>	29
11 <i>Bursera schlechtendalii</i>	30
12 <i>Bursera bicolor</i>	32
13 <i>Bursera copallifera</i>	33
14 <i>Bursera mirandae</i>	34
15 <i>Bursera submontiformis</i>	35
16 Serie de transformación morfológica del complejo Simaruba.....	36
17 Árbol filogenético de plántulas.....	37
18 Árbol filogenético general.....	47
CUADROS	
5 Cuadro de caracteres, estados de caracter y la polarización.....	18
6 Abreviación y nombre de las especies.....	19
7 Matriz de caracteres de <i>Bursera</i> y géneros a fines.....	20

RESUMEN

Con la finalidad de contribuir a la taxonomía del género *Bursera*, se realizó un análisis de caracteres morfológicos en plántulas de 11 especies, además de aportar datos referentes a tratamientos pregerminativos y condiciones de germinación.

Las semillas germinaron únicamente cuando se sometieron a escarificación mecánica, la germinación de estas especies es difícil de obtener ya que el porcentaje más alto fue del 30-38% con la especie *Bursera copallifera*, para el resto de las especies fue de menos del 5%. El intervalo de temperatura a la cual germinaron fue de 25°C a 35°C. Con respecto a la morfología de las plántulas, se obtuvieron los siguientes patrones: a) para *Bursera* sección *Bursera* presentan 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; b) *Bursera* sección *Bullockia* presenta germinación faneroepigeal, raíz axonomorfa delgada, hipocótilo engrosado lenticelado y las hojas cotiledonares trilobadas. Estos caracteres le dan identidad a cada una de las dos secciones. El análisis filogenético muestra que en *Bursera* sección *Bullockia* existen dos grupos, el más reciente pertenece al grupo de *Bursera copallifera*, *Bursera submontiformis* y *Bursera bicolor*. En las especies de *Bursera* sección *Bursera* el grupo de los "Cuajotes" tiene identidad sólo por poseer hojas cotiledonares multilobadas se consideran más primitivas junto con las especies del complejo "Simaruba". Por la ubicación de los géneros en los cladogramas se considera que el género *Bursera* tuvo un origen polifilético, lo cual apoyaría la sugerencia de Rzedowski y Kruse (1979), sobre la posibilidad de distinguir dos géneros a partir de *Bursera*.

INTRODUCCIÓN

México posee una riquísima flora de 25,000 a 30,000 especies de plantas vasculares, muchas de las cuales se encuentran en peligro de extinción, debido a la rápida desaparición de la vegetación original (Toledo, 1988) Al perderse estas especies se habrá perdido el germoplasma de plantas que nunca se conocerán ni tendremos la oportunidad de utilizar De tal manera que se necesitan taxónomos para conocer con que contamos en materia de recursos vegetales Sin embargo, en nuestro país los estudios taxonómicos han sido considerados, poco importantes La taxonomía vegetal o botánica sistemática es el estudio de la diversidad de las plantas, su identificación, nomenclatura, clasificación y evolución (Jones y Luchsinger 1986)

De acuerdo con estos autores la taxonomía vegetal tiene cinco objetivos 1) hacer el inventario de la flora del mundo, 2) proporcionar un método para la identificación de las plantas, 3) producir un sistema de clasificación coherente y universal, 4) demostrar las implicaciones evolutivas de la diversidad vegetal y 5) proporcionar un nombre científico único para cada grupo de plantas, tanto vivientes como fósiles por medio de la nomenclatura

Hasta hace poco el trabajo taxonómico en México se encontraba en la etapa o fase del desarrollo taxonómico conocida comúnmente como taxonomía alfa, es decir, la etapa que incluye el descubrimiento, clasificación, descripción, nombramiento e identificación de plantas Actualmente se empiezan a hacer incursiones en la segunda etapa, la experimental o biosistemática, en la que se analizan los sistemas de cruzamiento y patrones de variación, se determina el potencial evolutivo y se trabajan aspectos químicos, citológicos, palinológicos, numéricos, embriológicos y anatómicos de ciertos organismos Por último, se tiene la etapa holotaxonomía, en la que se analizan y sintetizan los datos de muchos campos de la ciencia, para producir sistemas de clasificación basadas en las relaciones evolutivas (Chiang, 1989)

En este trabajo se realizó un estudio morfológico de plántulas pretendiendo incursionar en la segunda etapa de la taxonomía llamada biosistemática, de 11 especies del género *Bursera*

Jacq ex L. que se distribuyen en la zona de estudio, con la finalidad de incluir más caracteres que contribuyan a esclarecer las relaciones genealógicas de este género en relación con los géneros *Boswellia*, y *Commiphora* así como las relaciones filogenéticas entre las propias especies de *Bursera*. La clasificación de este taxón ha sido abordada varias veces por (Engler, 1883; Rose, 1911, Standley, 1923, Engler 1931, Bullock, 1936, 1937, 1938, McVaugh y Rzedowski 1965, Toledo-Manzur 1982), sin que se haya llegado a ningún consenso.

Los estudios referentes al género *Bursera* se han realizado sobre todo a nivel de estadio adulto sobre caracteres morfológicos como en corteza, fruto, polen, estructura y número de partes florales, forma y número de los folíolos en las hojas. A nivel anatómico se han realizado estudios sobre madera de *Bursera longipes*, y en cuanto a estudios a nivel de plántulas se conoce muy poco, sólo los estudios realizados por Rzedowski y Kruse (1979) en donde mencionan que se distinguen dos tipos de hojas cotiledonares la trilobada y multiflobada. En los estudios de Johnson (1992) se reconoce también los dos tipos de cotiledones. Thulin y Warfa (1986) reconocen cotiledones trilobados para *Boswellia frereana* y para *Boswellia sacra* cotiledones con cinco lóbulos (o tres lóbulos en donde los laterales se dividen en dos para formar cinco lóbulos). Es importante señalar que el estado de plántula es una fase crítica en el ciclo de vida de cualquier especie. Las plántulas son importantes en algunos grupos de plantas, como en el género *Bursera* ya que proveen de información valiosa para su identificación, para la realización estudios ecológicos y establecimiento de su historia evolutiva.

ANTECEDENTES

Distribución. El género *Bursera* Jacq. Ex L., está constituido alrededor de 100 especies. De ellas, más de la mitad está presente en México y la mayoría son endémicas. Su distribución geográfica es eminentemente neotropical, se extiende desde el suroeste de los Estados Unidos hasta la parte noroccidental de Sudamérica (Perú y Guayanas), (fig. 1) incluyendo a las Antillas, Galápagos y Revillagigedo y parece haber una disyunción en el extremo noreste de Brasil (Rzedowski y Kruse, 1979) y aunque las especies de tal área probablemente pertenecen al género *Commiphora* (Gillet, 1980).

Existe una mayor diversificación y concentración de endemismos sobre la vertiente del Pacífico. La máxima concentración de especies se presenta en México, en la Depresión del Balsas, con 47 especies. El género *Bursera* muestra una gran fidelidad ecológica (Toledo-Manzur, 1982). La mayoría de sus especies son árboles de Bosques Tropicales y Savanas. Se distribuye ampliamente en Bosques Tropicales Caducifolios (Selva Baja Caducifolia), donde son dominantes (Rzedowski y Kruse, 1979). Se les encuentra preferentemente en suelos someros de laderas de cerros. Son típicamente árboles bajos o de estatura mediana (5 a 15 metros de altura) y son elementos importantes en comunidades climax, disminuyendo su frecuencia en sitios alterados, suelen ser más abundantes en condiciones climáticas con amplio período de sequía y pueden ser incluso indicadores de esta situación climática (Toledo-Manzur, 1982).

Análisis morfológico en plántulas de 11 especies del género *Bursera* Jacq. ex L., 5



Figura 1. Distribución geográfica del género *Bursera* (Rzedowski y Kruse, 1979).

Taxonomía y filogenia de *Bursera* Engler (1883) reconoció que dentro del género *Bursera* existen especies con fruto trivalvado y en otras con dos valvas, supuso que el fruto bivalvado en algunas especies se deriva de un ovario trilobular donde uno de los lóculos aborta. Con base en este patrón, Bullock (1936) divide al género en dos secciones *Bursera* sección *Bursera* que incluye a todas las especies con tres valvas mientras que *Bursera* sección *Bullockia* incluye a las de dos valvas.

Más tarde, McVaugh y Rzedowski (1965) confirmaron las dos secciones propuestas por Bullock y añadieron caracteres para cada sección. La primera, *Bursera* sección *Bursera*, comprende 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 tetrameras o pentámeras con corteza lisa, no exfoliante. Una evidencia a favor de tal división es el hecho de que solo 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 11 grupos, 6 pertenecientes a la sección *Bullockia* y 5 a la sección *Bursera*.

Sección *Bullockia*

1. Hojas bipinnadas. *B. bipinnata*, *B. diversifolia*.
2. Foliolos 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. citranella*, *B. laxiflora*, *B. glabriflora*.
4. Foliolos de 2-12 pares, usualmente 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*.

Análisis morfológico en plántulas de 11 especies del género *Bursera* Jacq. ex L.7

5. Foliolos de 1-2(-4) pares, usualmente 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. fragantissima*, *B. heterostex*.
6. Hojas trifolioladas, acuminadas, glabras, prominente o escasamente aserradas desde la base hasta el ápice con numerosos dientes; inflorescencias endebles y caedizas. *B. tecomuca*

Sección *Bursera*

7. Hojas enteras, relativamente pocas y grandes, en su mayoría con 6 pares de foliolos, frecuentemente de 5(-12) cm de largo y 2.5(-7) cm de ancho, raquis de las hojas desnudas (no-alados) *B. atemata*, *B. simaruba*, *B. arborea*, *B. grandifolia*, *B. instabilis*.
 8. Hojas simples o trifolioladas, los foliolos en su mayoría obtusos, glabros, elípticos u oblanceolados, finamente crenado-aserrados con numerosos dientes, corteza roja oscura. *B. crenata*, *B. trimera*, *B. subtrifoliolata*, *B. staphyleoides*.
 9. Hojas unifolioladas o trifolioladas, foliolos 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. trifoliolata*, *B. schlechtendali*.
 10. Hojas imparipinnadas, los foliolos de uno a varios pares, en su mayoría elípticos, de 2-3 (-5) cm de largo, agudas o acuminadas, marcadamente aunque a veces finamente aserrados, inflorescencias cortamente pedunculadas, corteza roja de exfoliación papirácea. *B. multijuga*, *B. lanceifolia*, *B. denticulata*, *B. kerberi*, *B. multifolia*.
- Hojas imparipinnadas, muchos pares o sólo un par de foliolos, 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*.

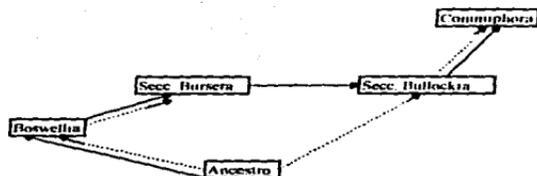
El agrupamiento propuesto anteriormente por McVaugh y Rzedowski (1965) obedece a sus afinidades morfológicas sin relación filogenética

Posteriormente se han ido encontrando diferencias adicionales entre las secciones, como la presencia de catáfilos bien desarrollados en *Bursera* sección *Bullockia* y ausentes en *Bursera* sección *Bursera* (Rzedowski, 1968) y hojas con raquis alado y ariloide que cubre solo parcialmente la semilla como caracteres frecuentes en *Bullockia* (Rzedowski y Kruse, 1979; Gillet, 1980) Debido a la consistencia de estas diferencias, Gillet (1980) propuso elevar el rango taxonómico de las secciones La sección *Bullockia* quedaba como el subgénero *Elaphrium*, conservándose el nombre *Bursera* para el otro subgénero

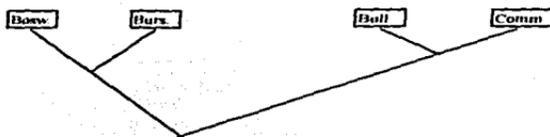
Rzedowski y Kruse (1979) sugirieron algunas tendencias evolutivas del género y propusieron la existencia de afinidades entre varias de las especies, señalan que posiblemente *Bursera* sea un grupo difilético, con base en la gran diferencia que hay entre sus dos secciones y por la afinidad que existe entre la sección *Bursera* y el género *Huswellia* y entre la sección *Bullockia* y el género *Commiphora*. (fig 2 a, b) Aunque de acuerdo con su misma propuesta, existiría una posible hipótesis adicional a contrastar, esto es, que el grupo fuese parafilético (fig 2 c)

Gillet (1980) con base en el análisis de siete caracteres morfológicos no coincide con las hipótesis de Rzedowski y Kruse, y concluye que ambas secciones de *Bursera* constituyen un grupo monofilético.

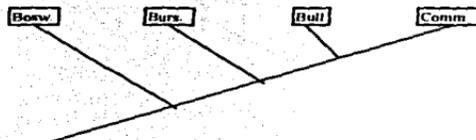
Análisis morfológico en plántulas de 11 especies del género *Bursera* Jacq. ex L., 9



2a. Diagrama de Rzedowski y Kruse (1979)



2b. El género *Bursera* como grupo difilético



2c. El género *Bursera* como grupo parafilético ———

Figura 2. Hipótesis filogenéticas según en Rzedowski y Kruse (1979). El cladograma 2b corresponde a la hipótesis representada en 2a por líneas discontinuas, mientras que el cladograma 2c corresponde a la hipótesis representada en 2a por líneas continuas.

Toledo-Manzur (1982) distinguió además sólo tres grupos dentro de *Bursera* sección *Bursera* y dos dentro de la sección *Bullockia* (fig.3) En su opinión, tal agrupación "parece expresar en cierto grado, verdaderas relaciones filogenéticas, aunque algunas especies podrían estar artificialmente incluidas".

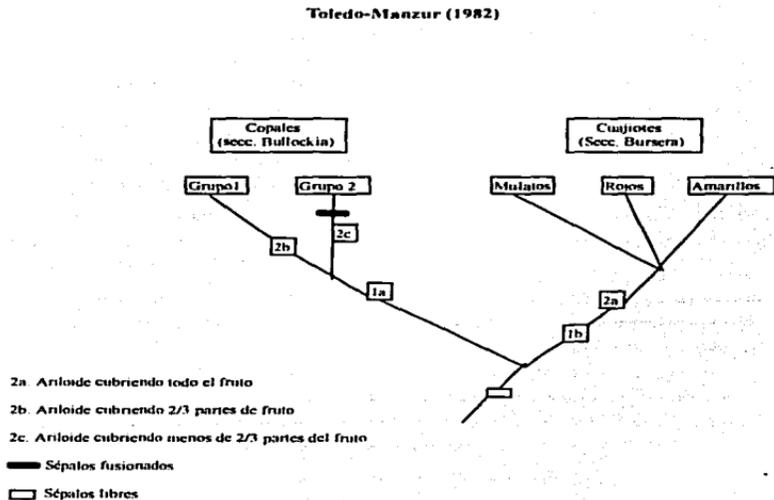


Figura 3. Estructura taxonómica de *Bursera*.

Bursera sección *Bullockia* queda dividida en dos grupos en el primero, el ariloide cubre de las 2/3 partes a 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 a 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 la semillas cubiertas en menos de las 2/3 partes por el ariloide coloreado que frecuentemente cubre también los cantos o suturas, sépalos fusionados, lobulos generalmente menores de 1.5 mm.

Bursera sección *Bursera* está subdividida en "mulatos" (especies de foliolos de margen entero, con frecuencia el ápice acuminado bruscamente, hojas cotiledonares trilobadas, pétalos reflejos en las flores maduras, corteza exfoliante generalmente rojiza, incluye solamente el grupo 7 de McVaugh y Rzedowski), y "cuajotes" (con foliolos aserrados). 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, foliolos 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.

Toledo-Manzur (1982) correlaciono 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.

Cabe señalar que el género muestra problemas en otros niveles de análisis taxonómico como en la sinonimia y el límite entre las especies. Se han publicado 183 nombres de especies dentro del género *Bursera*, pero sólo 167 de ellos han sido aceptados; si se considera el porcentaje de sinonimia, el número de éstas rebasaría tan sólo las 100 especies, a veces es difícil establecer los caracteres que las separen como tales. De cualquier forma, en este primer 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.

En cuanto a su importancia económica las cerca de 80 especies de este género, presentes en México, son todavía un recurso por explorar. La resina aromática ("copal") de diferentes especies de *Bursera* se ha usado y aún se sigue usando como incienso y barniz. El aceite

12 Rosa Andrés Hernández

esencial de *B. alcoxylon* y de especies afines (aceite de linaloe) se ha estado explotando en algunas partes de México y se exportaba como materia prima para la elaboración de perfumes. Hoy en día se cultiva y se explota en la India.

Análisis morfológico en plántulas de 11 especies del género *Bursera* Jacq. ex L.13

OBJETIVO GENERAL

- **Contribuir al conocimiento sobre morfología comparada de plántulas de 11 especies del género *Bursera*.**

OBJETIVOS PARTICULARES

- **Describir y analizar comparativamente la morfología de tallo, hoja y raíz en plántulas de 11 especies del género *Bursera*.**
- **Contribuir al conocimiento de los tratamientos pregerminativos de las 11 especies del género *Bursera*.**

MATERIAL Y MÉTODO

a)- **Recolección** El material biológico para el presente trabajo se obtuvo de la recolección de semillas de 11 especies del género *Bursera*, que se distribuyen sobre la cuenca del Río Nexapa, afluente del Balsas al Sur del Estado de Puebla. La zona de recolección se ubica al Suroeste del Estado de Puebla, en el municipio de Chiautla de Tapia, entre los paralelos 18°17'48" y 18°29'42" latitud norte y los meridianos 98°21'00" y 98°48'06" longitud oeste. La vegetación dominante de la Cuenca del Balsas y en particular del área de trabajo es el Bosque Tropical Caducifolio o Selva Baja Caducifolia. El clima predominante es Aw o (w) (t) gg, cálido subhúmedo con lluvias en verano, precipitación media anual no mayor de 800 mm, con dos épocas secas, una marcada en el invierno y la otra en el verano. La temperatura media del mes más frío es menor de 18°C, en tanto que la diferencia del mes más caliente y el más frío se encuentra entre los 5 y 7°C (García, 1981). La recolección de las semillas se hizo a partir de frutos que estaban aún en el árbol de cada una de las siguientes especies:

Bursera secc. *Bursera*: *Bursera aptera* Ramírez, *Bursera grandifolia* (Schlecht.) Engl., *Bursera longipes* (Rose) Standley, *Bursera moreletii* Ramírez, *Bursera lancifolia* (Schlecht.) Engl., *Bursera Schlechtendalii* Engl.

Bursera secc. *Bullockia*: *Bursera bicolor* (Willd. ex Schlecht.) Engl., *Bursera bipinnata* (Willd. ex Schlecht.) Engl., *Bursera copallifera* (Sesse & Moc. ex DC.) Bullock; *Bursera mirandae* Toledo-Manzur; *Bursera submontiformis* Engl.

b)- **Elección de las muestras y tratamientos pregerminativos.** Se tomó una muestra simple para cada especie de *Bursera* y se dividieron las semillas en dos lotes (Con un mínimo de 100 semillas). A cada lote se le sometió a tratamientos pregerminativos para estimular la germinación. Los tratamientos pregerminativos fueron: (1) Escarificación mecánica (2) remojo en agua caliente a 60°C durante 30 minutos y el lote testigo, con tres repeticiones para cada tratamiento. El objeto de los tratamientos fue: modificar las cubiertas duras e impermeables de las semillas y remover los inhibidores, con el propósito de reducir el tiempo de la germinación y

Análisis morfológico en plántulas de 11 especies del género *Hurera* Jacq. ex L. 15

elevar el porcentaje de germinación. La escarificación mecánica se realizó de dos maneras, desgastando la testa y haciendo una incisión en la unión de las valvas.

c) -La siembra. La siembra se realizó en cajas petri de plástico esterilizadas, se utilizó como sustrato a la Agrolita esterilizada y papel higiénico sin esterilizar, en donde se colocaron de 10, 20, a 30 semillas según el tamaño de las mismas de cada una de las especies, en cada caja se procuró una alta humedad, regándolas por aspersión diariamente. La iluminación a la cual se sometieron fue en condiciones de luz natural (luz del día). Se registraron temperaturas mínima y máxima desde el momento de la siembra con la finalidad de conocer el intervalo de temperatura a la cual germinan. Se registro el número de semillas germinadas contra tiempo (por día) para determinar el porcentaje de germinación para cada especie, según el tratamiento pregerminativo al cual se sometieron.

d) - Manejo de plántulas. La descripción y observación de las plántulas se efectuaron a partir del material biológico procedente de las pruebas de germinación, y de las plántulas recolectadas en campo. En ambos casos el material fue fijado en Formol-Ácido acético-Alcohol (F.A.A.) o prensado. Las observaciones se realizaron con ayuda de microscopio estereoscópico.

Se consideró aquí como fase de plántula, a la que transcurrió desde la germinación de la semilla hasta el momento en que apareció el primer pronomófilo. Para formas de folíolos, características de margen, ápice, base, se usó la tabla de figuras de Moreno (1987) y Bell (1993). La venación es referida únicamente a las venas principales. Cuando ocurrió la presencia de cualquier tipo de tricomas, fue referida como indumento, aclarándose además el tipo de tricoma presente según Roth (1968) y Fahn (1980). Para otras características como forma de raíz se siguió el criterio de Font Quer (1993). Los términos faneroepigeal se adoptan de acuerdo con Duke y Polhill (1981). Los términos de protófilo y pronomófilo según el criterio de Parra (1984).

Algunas plántulas se colocaron en semilleros utilizando como sustrato una mezcla de tierra negra y de hoja hasta la aparición de los pronomófilos para comparar la morfología de las plántulas con base en la transformación de sus caracteres foliares.

e) - Análisis de Caracteres. Con base en caracteres morfológicos de plántulas y de organismos adultos, se realizó un análisis filogenético para encontrar el patrón de distribución de caracteres que se habían utilizado comúnmente para organizar el género, y así observar si los caracteres de plántulas se distribuían de forma similar. El análisis se llevó a cabo siguiendo dos caminos diferentes. Primero, un análisis manual en donde se incluyen tres pasos principales: 1. Selección de los géneros supuestos dentro del mismo grupo filogenético y selección del grupo externo. 2. Selección de los caracteres y estados de carácter. 3. Agrupamiento de los taxa con base en los estados derivados de los caracteres (polarización).

1 - Selección de los géneros supuestos dentro del mismo grupo filogenético y grupo externo. La construcción de la matriz de caracteres se realizó obteniendo datos morfológicos de las 11 especies del género *Bursera*, y de *Commiphora terebinthina* en (Van Der Walt, 1975), *Boswellia frereana*, *Boswellia sacra* en (Monod, 1979, Thulin y Warfå, 1986), se utilizaron los géneros *Commiphora* y *Boswellia* ya que Rzedowski y Kruse (1979) y Gillet (1980) los relacionan filogenéticamente. Como grupos externos a *Aucoumea klaineana* en (Grison, 1978), que pertenece a la misma tribu Bursereae, junto con *Bursera*, *Boswellia* y *Commiphora* y a *Protium panamensis* que se incluye en Protieae (Standley y Steyermark, 1946). El grupo externo es un grupo genealógicamente relacionado con *Bursera*, pero separable como otro grupo monofilético. Para ello se usó la estructura propuesta por Marchand (1968) adoptada por Engler (1931) quienes distinguen tres tribus en Bursereaceae. La tribu Bursereae agrupa a los géneros que poseen pirenos conados pero separables en valvas, estos son, *Aucoumea*, *Triomma*, *Boswellia*, *Commiphora* y *Bursera*. Tanto *Aucoumea*, como *Triomma*, son géneros monotéticos cuya principal diferencia es que tiene semillas aladas. Se decidió usar a *Aucoumea* en virtud de la información disponible para el género.

2 - Selección de los caracteres y estados de carácter. Los caracteres trabajados fueron los siguientes: forma, base, borde y ápice del foliolo, presencia o ausencia de raquis, tipos de tricomas, partes florales, número de loculos, los sépalos del cáliz libres o fusionados, número de valvas en los frutos, cobertura del ariloide en las semillas y forma de las hojas cotiledonares. Los estados de carácter se muestran en el cuadro 1.

3 - Polarización. En la polarización se requiere reconocer y determinar los estados de caracter tanto primitivos como derivados de cada caracter examinado, esto quiere decir que con base en la información disponible, debe llevarse a cabo suposiciones acerca del estado derivado del rasgo en cuestión. Los caracteres se polarizaron con base en la comparación con el grupo externo, *Aucoumea* para después construir una matriz codificada de caracteres. De acuerdo con Watrous y Wheeler (1981) citados en Espinosa y Lorente (1993), el análisis del grupo externo establece que el estado que se manifiesta con mayor frecuencia en grupos relacionados con el grupo que está bajo análisis es el plesiomórfico. La idea en que se basa el análisis del grupo externo es que el estado compartido por una parte de los miembros del grupo y por el grupo externo es potencialmente una sinapomorfia que los relaciona en un nivel más bajo de análisis (Cuadro 1 y 3).

El segundo camino se llevó a cabo usando el paquete computarizado denominado Hennig86, versión 1.5 para obtener los cladogramas, mediante el algoritmo de enumeración implícita (*ic*) y considerando los caracteres como ordenados. Los cladogramas resultantes se analizaron de forma conjunta.

Finalmente para el caso de *Boswellia*, *Commiphora*, *Protium* y *Aucoumea* se utilizaron caracteres de organismo adulto ya que como se indicó se carece de información sobre plántulas y para las especies de *Bursera* se utilizaron caracteres morfológicos provenientes de plántulas para este caso se construyó un cladograma general, con la finalidad de contrastar y apoyar las hipótesis sobre el origen filogenético del género *Bursera* que sea 1) Parafilético 2) Difilético (Rzedowski y Kruse, 1979) y 3) Monofilético (Gillet, 1980).

Las especies consideradas se indican en el cuadro 2 mientras, que la matriz resultante de especies contra caracteres corresponde a la representada en el cuadro 3.

CARACTERES		ESTADOS DE CARACTER Y SU POLARIZACIÓN					
Borde foliolo (H)	Entero (E) = 0	Asechado (A) = 1	Crenado (C) = 2	Subondulado (SO) = 3	Ondulado (O) = 4	Dentado (D) = 5	
Forma foliolo (F)	Ovado (OV) = 0	Elíptico (E) = 1	Oblongo (OB) = 2	Lanceolado (LA) = 3	Linear (L) = 4	Abovado (AV) = 5	
Base de fol. (BA)	Redondeo (RE) = 0	Obtuso (OB) = 1	Atemado (AT) = 2	Suboculdo (SO) = 3	Cusnado (CU) = 4	Agudo (AG) = 5	Oblicuo (OL) = 6
Apice (AP)	Acuminado	Obtuso	Redondeado	Agudo	Cusnado	Apiculado	Retuso
Raquis (RA)	Desnudo (DE) = 0	Alado (AL) = 1	Ausente (AU) = 2				
Catáfilos (CA)	Ausente (AS) = 0	Presente (PR) = 1					
Tricomas (TR)	Glabra (GL) = 0	Pubescente (PU) = 1	Piloso (PI) = 2	Glandulares (GA) = 3			
partes florales (FF)	5 = 0	4 = 1	3 = 2	2 = 3			
Loculos (LO)	5 = 0	4 = 1	3 = 2	2 = 3			
Sepalos (SC)	Fibras (FI) = 0	Fusnados (FU) = 1					
Valvas (VA)	5 = 0	4 = 1	3 = 2	2 = 3			
Cu Arilo (CA)	Total (T) = 0	Un punto (P) = 1	Mas de 2/3 (+2/3) = 2	Menos de 2/3 (2/3) = 3	Menos de 1/2 (- 1/2) = 4		
Cotiledones (CO)	Trilobados (T) = 0	5 lobulados (5) = 1	Multilobados (M) = 2				

Cuadro 1. Cuadro de caracteres, estados de caracter y la polarización de cada caracter.

CLAVE	ESPECIES
AUCOM	<i>Aucoumea klaimana</i>
PROTR	<i>Protium panamensis</i>
COMTE	<i>Commiphora terebinthina</i>
BOSFR	<i>Boswellia frereana</i>
BOSSA	<i>Boswellia sacra</i>
BALOE	<i>Bursera albosvylon</i>
BAPTE	<i>Bursera aptera</i>
BBICO	<i>Bursera bicolor</i>
BCOPA	<i>Bursera copallifera</i>
BGRAN	<i>Bursera grandifolia</i>
BLANC	<i>Bursera lancifolia</i>
BLONG	<i>Bursera longipes</i>
BMIRA	<i>Bursera mirandae</i>
BMORE	<i>Bursera morelensis</i>
BSCHL	<i>Bursera schlechtendalii</i>
BSUBM	<i>Bursera submonuliformis</i>

Cuadro 2. Abreviación y nombre de las especies

	FL	BF	BA	AP	RA	CT	TR	PF	LO	SC	VA	CA	CO
AUCOM	OV	E	RE	AC	DE	AU	GL	5	5	LI	5	T	?
PROTI	OV	E	RE	AC	DE	AU	GL	4-5	5	LI	2-4	T	?
COMTE	EL	C	AT	AC	DE	AU	GL	4	2	FU	2	2/3	?
BOSFR	EL	SO	SC	OB	DE	AU	PU	3-4	3-4	LI	3-4	T	T
BOSSA	OV	O	CU	OB	DE	AU	PU	3-4	3-5	LI	3-5	T	5
BALOE	EL	C	OB	OB	AL	PR	PI	4	2	FU	2	-1/2	T
BAPTE	EL	E	RE	RE	DE	AU	GL	3-4	3	LI	3	T	M
BBICO	LA	A	OB	AG	AL	PR	GA	4	2	LI	2	P	T
BCOPA	EL	A	RE	AG	AL	PR	PI	4	2	LI	2	P	T
BGRAN	EL	E	OB	CA	DE	AU	PI	5-3	3	LI	3	T	T
BLANC	OB	A	AG	AC	DE	AU	GL	3-5	3	?	3	T	M
BLONG	OB	E	OB	AC	DE	AU	GL	3-5	3	FU	3	T	T
BMIRA	OV	D	AG	AG	AL	PR	GA	4	2	FU	2	2/3	T
BMORE	LI	E	CU	AG	DE	AU	GL	3-5	3	?	3	T	M
BSCHE	BV	E	CU	OB	DE	AU	GL	4-5	3	?	3	T	M
BSUBM	OB	A	RE	RE	AL	PR	PI	4	2	LI	2	T	T

Cuadro 3. Matriz de caracteres de *Bursera* y géneros a fines

RESULTADOS

a).- Potencial de germinación

Resultados obtenidos con tratamiento pregerminativo mecánico

Las semillas de las especies estudiadas del género *Bursera* son fotoblásticas, necesitan de temperaturas elevadas (25-35°C) y muchas horas de iluminación al día (aproximadamente 10 horas), para su germinación. Las especies de la sección *Bursera* con semillas trivalvadas tienen un alto porcentaje de semillas vanas, como es el caso de las especies del complejo *simaruba* (Daly, 1993) (*Bursera grandifolia* y *Bursera longipes*) cuyas plántulas se recolectaron en campo. El porcentaje de germinación es generalmente bajo para todas las especies de *Bursera* (5%- 38%) y sólo se alcanzaron condiciones adecuadas en un intervalo no menor de 25°C a 35°C, mediante tratamiento pregerminativo de escarificación mecánica haciendo una pequeña incisión con navaja en la unión de las valvas. El porcentaje de germinación fue de 30 hasta 38%, para *Bursera copallifera*, después del cuarto día, en *Bursera submontiformis* se alcanzó un porcentaje de 20-25% después del cuarto día, en *Bursera schlechtendahu* de 10-15% y en *Bursera alveolata* y *Bursera bicolor* el porcentaje de germinación fue de 5%. En estas especies la germinación comenzó en la segunda semana en los últimos ensayos, como se muestra en la gráfica 1.

En cuanto a los tratamientos pregerminativos en agua caliente a 60°C en un tiempo de 30 minutos y el lote testigo no se obtuvo ningún resultado y sólo se obtuvieron resultados en la forma ya mencionada. Cabe señalar que las semillas con las que se realizaron los primeros ensayos no estaban lo suficientemente maduras para la germinación y además estaban huecas con respecto a las semillas utilizadas en los últimos ensayos, las cuales eran semillas recolectadas con los ariloides expuestos.

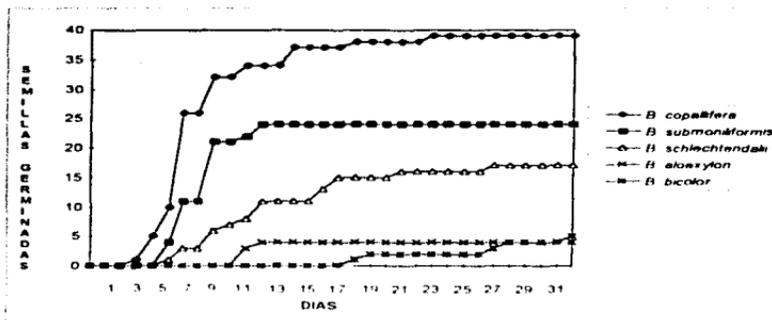


Figura 4. Porcentaje de germinación de cinco especies del género *Bursera*.

b).- Caracteres y estados de carácter en plántulas. Forma de hoja cotiledonar. Se reconocieron dos estados de carácter para la forma de hojas cotiledonares trilobada y multilobada. En los dibujos de la figura 4 se muestran las dos formas citadas, se sugiere que el estado dos es una forma derivada de la forma trilobada. En la forma multilobada, todos los lóbulos se dividen en tres, sólo *Bursera* sección *Bursera* muestra las dos variantes. En las especies del complejo *simaruba* (Daly, 1993) (*Bursera longipes* y *Bursera grandifolia*), denominada por Toledo-Manzur (1982) como mulatos, los cotiledones son trilobados, para el resto de la sección, los "cuajijotes", (rojos y amarillos *Bursera lancifolia*, *Bursera moreletensis*, *Bursera aptera*, *Bursera schlechtenkalia*), los cotiledones son multilobados. Y en todas las especies de la Sección *Bullockia* los cotiledones son trilobados.



a) *Bursera longipes*



b) *Bursera grandifolia*



c) *Bursera* spp. de la sección *Bullockia*

ESTADO 1 Formas de hojas cotiledonares trilobadas



a) *Bursera optera*



b) *Bursera lancifolia*

ESTADO 2 Formas de hojas cotiledonares multilobadas.

Figura 5. Morfología de hojas cotiledonares.

Todas las plántulas de *Bursera* sección *Bursera* presentan germinación faneroépigeal y raíz axonomorfa, formando un engrosamiento radical conforme su crecimiento y cuello blanco. El hipocótilo es cilíndrico, ligeramente estriado y lenticelado. En todos los casos los cotiledones son subsésiles y opuestos con margen entero.

Bursera aptera Ramírez. Germinación faneroépigeal. Raíz axonomorfa, formando un engrosamiento radical en la octava semana de crecimiento. Cuello blanco. Hipocotilo cilíndrico, estriado, con lenticelas de color café a verde, de 2.5-5 cm de longitud durante el estadio de plántulas. Cotiledones multilobados opuestos subsésiles con nervadura basal perfecta. Epicótilo cilíndrico de color café a verde de 0.5-1 cm de longitud. Protofilos compuestos, opuestos, imparipinnados con 3 folíolos, el peciolo acanalado y alado, peciolo desde 0.3-1.5 cm de longitud durante el crecimiento, raquis alado, folíolos sésiles, con base cuneada, margen dentado, forma ovada, ápice redondeado, el folíolo impar es sectado aparentando dos folíolos más. Pronómfilos opuestos, imparipinnados con 5 folíolos, decusados, con peciolo acanalado alado, raquis alado, los cinco folíolos sésiles, base cuneada forma ovada, margen dentado, ápice redondeado. La nervadura de todos los folíolos es cladodroma, la forma sectada del folíolo impar desaparece y los dientes son menos evidentes. (Figura 6)



Figura 6. *Bursera aptera* a) hipocótilo, b) zona pilifera, c) cotiledón, d) radícula, e) epicótilo

Bursera grandifolia (Schlecht.) Engl. Sin *Elaphrium grandifolium* Schlecht Plantulas encontradas en campo del 7 de julio al 25 de octubre de 1996 Germinación faneroepigeal Raíz axonomorfa, formando un engrosamiento radical Cuello blanco, ancho en la base del hipocótilo Hipocótilo recto, cilíndrico, estriado, lenticelado, color verde, glabro de 5-8 cm de longitud Cotiledones trilobados, grandes opuestos Lamina delgada, con nervadura anastomosada Epicótilo cilíndrico, verde, con superficie pilosa de 0.5-1 cm de longitud durante toda la fase de plántula Protofilos simples subsésiles, opuestos, el haz y envés son glabros, la base y la nervadura central del folíolo se encuentran tricomas simples y glandulares, hojas ovadas, base cuneada, margen entero, apice apiculado, con nervadura anastomosada Se encuentran 3 pronomófilo simples, subsésiles alternos, tomentosos en el envés y sobre nervaduras, forma ovada, base cuneada, margen entero, apice apiculado, con nervaduras anastomosada. (Figura 7)



Figura 7. *Bursera grandifolia* a hipocótilo de 5-8 cm ; b cotiledón; c engrosamiento de la radícula; d epicótilo; e región del cuello También se observa forma y disposición de los protofilos (f) y pronomófilos (g) las cuales son hojas simples y sésiles.

Bursera lancifolia (Schlecht.) Engl. Sin. *Bursera trijuga* Ramírez. Germinación faneroepigeal. Raíz axonomorfa con un doblez sigmoidal, cuello blanco más ancho en la base del hipocótilo. Hipocótilo cilíndrico liso de color rojizo a verde de 2-4 cm de longitud durante el crecimiento, lenticelado. Cotiledones multilobados subsésiles, 1.5-2.5 cm de largo y 2-2.7 cm ancho, con escasos tricomas glandulares en la base de los cotiledones, con lámina delgada, margen entero, nervadura abierta. Epicotilo cilíndrico de 3-5 mm, color verde con escasos tricomas glandulares. Protófilos compuestos imparipinnados, opuestos, con tres folíolos sésiles, peciolo acanalado, ligeramente alado, con escasos tricomas glandulares en la base, sin raquis, folíolos de forma lanceolada, base cuneada, margen dentado, apice redondeado, el folíolo impar sectado. Pronomófilos opuestos e imparipinados con 5 folíolos, raquis acanalado ligeramente alado, folíolos lanceolados con base cuneada, margen dentado (Figura 8)

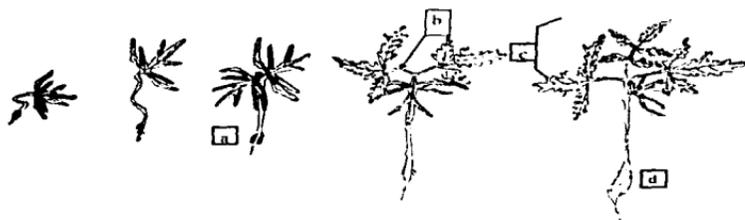


Figura 8. *Bursera lancifolia*. a zona pilifera que se observa en todas las especies hasta la segunda semana de crecimiento, b peciolo de forma acanalada, c aumento en el número de folíolos, d forma de la raíz a la cuarta semana de crecimiento

Bursera longipes (Rose) Standley. Germinación epigeal. Raíz axonomorfa presentando un ligero doblez en la base del cuello, con engrosamiento radical en la octava semana de crecimiento. Cuello blanco ligeramente engrosado en la base de hipocótilo. Hipocótilo recto, cilíndrico de color rojizo intenso en las 2 primeras semanas de crecimiento cambiando a color verde, estriado, lenticelado, lignificado, con escasos tricomas. Cotiledones trilobados, opuestos, subsésiles, carnosos, grandes de 2-3.5 cm de largo, 3-3.5 cm de ancho con lamina gruesa verde claro y con nervadura roja en las 2 primeras semanas de crecimiento tornandose verde y nervadura incolora en la octava semana de crecimiento, en la base de los cotiledones con escasos tricomas. Epicótilo cilíndrico con escasos tricomas, estriado, lenticelado de color verde, de 2-2.5 de longitud. Protófilos de 2-3 hojas simples y opuestas con peciolo acanalado de 5 mm de longitud, forma de la lamina es ovada apiculada, de 2-3.5 cm de largo, 1.5-2.5 cm de ancho, con margen entero, base cordada, nervadura anastomosada. Pronomófilos simples y alternos con las mismas características que los protófilos. (Figura 9)

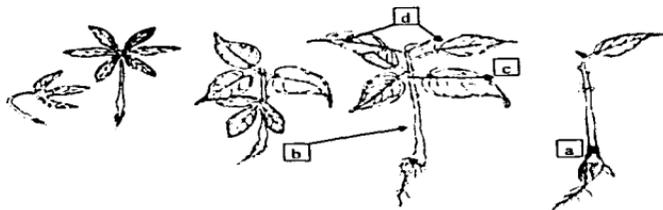


Figura 9. *Bursera longipes* a. región del cuello, b. epicótilo largo de 2-3 cm. c. inserción de 2-3 protófilos simples, con el peciolo acanalado, d. pronomófilos simples y alternos.

Bursera moreletensis Ramírez. Plántulas encontradas en campo el 28 de septiembre de 1996. Germinación faneroepigeal, raíz axonomorfa presentando un doblez sigmoidal en la base del cuello y formando un bulbo o tuberculo radical a la cuarta semana de crecimiento. Cuello blanco más ancho en la base del hipocótilo. El hipocótilo es cilíndrico, glabro, delgado, de color café a verde cerca de los cotiledones de 4.0 a 6.5 cm de longitud. En estadios de desarrollo más avanzado, el hipocótilo es lignificado y liso. Los cotiledones son multilobados, opuestos, subsésiles, glabros con la lámina muy delgada color verde, nervadura basal perfecta. Epicótilo recto color café, glabro de 3 a 5 mm de longitud. Protófilos compuestos, opuestos e imparipinnados con 7-9 folíolos glabros, peciolo delgado acanalado alado, raquis alado, folíolos sésiles con forma linear base cuneada margen entero, ápice redondo. Los pronómofilos son imparipinnados, glabros alternos de 7-13 folíolos conforme aumenta el número de nudos. En general el tamaño de los folíolos de todas las hojas es de 0.5-1 cm de largo y 1 mm ancho y la nervadura de los folíolos es cladódroma (Figura 10).

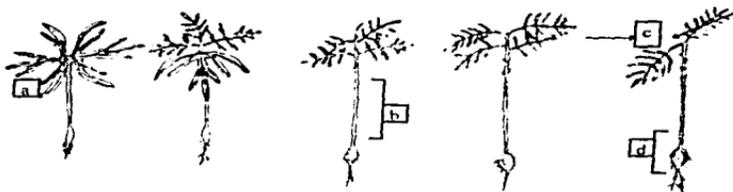


Figura 10 *Bursera moreletensis* a. cotiledones multilobados con lóbulos muy delgados; b. hipocótilo muy delgado de 4-7 cm; c. protófilos y pronómofilos compuestos, los folíolos son muy pequeños de 5-10 mm; d. radícula engrosada, la región del cuello ya no se distingue.

Bursera schlechtendalii Engl. Germinación faneroepigeal, raíz axonomorfa presentando un doblez sigmoidal en la base del cuello, formando un bulbo o tubérculo radical durante el transcurso del crecimiento. Cuello blanco mas ancho en la base del hipocótilo y mas estrecho en la base de la raíz formando un anillo. Hipocótilo recto de 4-4.5 cm de longitud cilíndrico, lignificado (hasta la octava semana de crecimiento) de color rojizo en la base y verde cerca de los cotiledones, estriado con lenticelas, engrosamiento de todo el hipocotilo durante su crecimiento hasta formar un bulbo en la base, glabro. Cotiledones multilobados de 2.5-3.3 cm de largo, 2.0-2.5 cm ancho, subsésiles, opuestas, glabras con nervadura anastomosada. Epicótilo verde cilíndrico con terminación triangular de 1.5-3.5 mm de largo, glabro con 2 canales dirigidos hacia los cotiledones (desde el inicio hasta la octava semana de crecimiento). Protófilos simples, opuestas con el peciolo acanalado de 3-5 mm de longitud, la lamina desde 3-6 cm de largo y 1.5-2 cm ancho, ovada, base redonda con margen aserrado, ápice retuso y nervación abierta. Pronomófilo simple y alterno con las mismas características de los protófilos. Todos los foliolos son glabros (Figura 11)



Figura 11. *Bursera schlechtendalii* a región del cuello que se distingue de la raíz (b), c epicótilo con terminación triangular; d protófilos simples y opuestos; e pronomófilo simple puede durar hasta cinco meses.

Todas las plántulas de la sección *Bullockia* presentan una germinación faneroepigeal, raíz axonomorfa (no hay engrosamiento radical) Cuello blanco Hipocótilo cilíndrico muy estriado con abundantes lenticelas y conforme avanza el crecimiento hay engrosamiento y lignificación. Los cotiledones son trilobados subsésiles, con margen entero.

Bursera aloexylon (Schiede ex Schlecht.) Engl. Sin. *Elaphrium aloexylon* Schiede ex Schlecht. *Myrsine linaloe* La Llave Germinación faneroepigeal Raíz axonomorfa. Cuello blanco Hipocótilo cilíndrico estriado, lenticelado. Cotiledones trilobados subsésiles.

Bursera bicolor (Willd. ex Schlecht.) Engl. Sin. *Elaphrium bicolor* Willd. ex Schlecht Germinación faneroepigeal Raíz axonomorfa formando un doblez de 90° Cuello blanco Hipocótilo cilíndrico estriado lenticelado, engrosado en su parte media, de color café a verde de 3-4.5 cm de longitud, lignificado (hasta la octava semana de crecimiento con escasos tricomas pilosos y glandulares. Cotiledones trilobados subsésiles de 2-2.5 cm de ancho a 2-3.5 cm de largo, lámina delgada, margen entero, ápice redondeado, nervadura anastomosada, con tricomas glandulares en la base de los cotiledones. Epicótilo cilíndrico, color verde de 2-3 mm de longitud con abundantes tricomas glandulares. Protófilos compuestos opuestos imparipinnados con 3 folíolos, las hojas miden de 1-5 cm de longitud en donde el peciolo mide 2-2.5 cm de largo, hojas con peciolo acanalado alado con tricomas glandulares, sin raquis, folíolos sésiles, ovados, base oblicua, margen dentado, el folíolo impar con base cuneada y forma lanceolada, nervadura cladódroma o abierta, la superficie de las hojas se observan reticuladas con tricomas glandulares. Pronómófilos opuestos y decusados con tres folíolos con las mismas características que los pronómófilos (Figura 12)



Figura 12. *Bursera bicolor*. a Se puede observar a simple vista la abundancia de tricomas, aumentando desde el hipocótilo hasta los pronómfilos. b también se observa el doblez sigmoidal desde la base del cuello.

Bursera copallifera (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock, Sin *Elaphrium copalliferum* Sessé & Moc. ex DC. *Elaphrium jorullense* H.B.K. Germinación faneroepigeal, raíz axonomorfa, cuello blanco. Hipocótilo delgado cilíndrico, estriado, lenticelado, con superficie pilosa, color café rojizo a verde. Cotiledones trilobados subsésiles, lámina delgada, la base de los cotiledones, las nervaduras principales y márgenes son pubescentes, nervadura anastomosada. Epicótilo triangular pequeño de 2-3 mm de longitud, color verde, superficie pubescente. Protófilos compuestos imparipinnados con tres folíolos de 2-3 cm de longitud, peciolo largo alado acanalado de 1 cm de largo; folíolos séales de base cuneada, margen dentado, apice redondeado, nervadura abierta. La superficie de los folíolos es reticulada, las hojas son pubescentes con pelos simples y glandulares. (Figura 13).

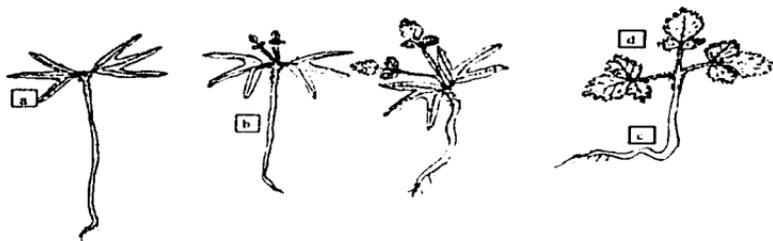


Figura 13 *Bursera copallifera* a cotiledones trilobados con los lóbulos muy angostos, b hipocotilo delgado c. cuello con doblez sigmoideal, d. Protófilos y pronomófilos con tricomas

Bursera mirandae Toledo Germinación epigeal, raíz axonomorfa, cuello blanco Hipocótilo cilíndrico estriado y lenticelado de 5-8 cm de longitud con escasos o nulos tricomas en la base y más abundantes cerca de los cotiledones. Cotiledones trilobados subsésiles. Lámina delgada, con tricomas en la base y en las nervaduras principales, nervadura anastomosada Epicótilo cilíndrico triangular, pequeño de 1-5 mm de longitud, con escasos tricomas, color verde a café Protófilos compuestos imparipinnados, opuestos, de 3.5-4.5 cm de longitud, con tres folíolos, peciolo acanalado, alado, largo de 1.5-2 cm de longitud, folíolos sésiles de forma ovada lanceolada con base cuneada, margen dentado, ápice redondeado y nervadura abierta Pronomófilos cuatro hojas alternas imparipinnados aumentando de 3-5 folíolos, peciolo acanalado, folíolos sésiles, con forma ovada, base cuneada, margen dentado, ápice redondeado, nervadura abierta, raquis alado Los folíolos presentan tricomas pilosos sólo en las nervaduras. (Figura 14).

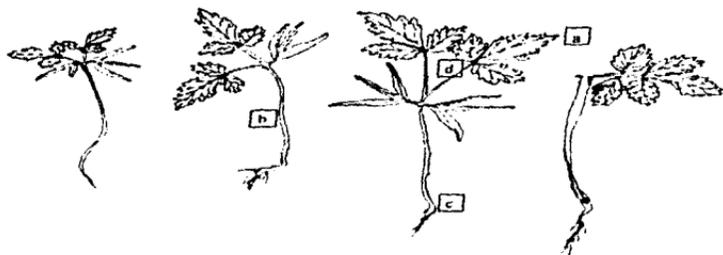


Figura 14 *Mimosa mirandae*. Plántulas colectadas en campo y prensadas; a se observa la transformación en las características del fotolito; b. hipocótilo delgado; c. radícula delgada; d. peciolo largo.

Bursera submontiformis Engl. Germinación faneroepigeal. Raíz axonomorfa con un doblez de 90°. Cuello blanco. Hipocótilo cilíndrico estriado, lenticelado, de 3-4 cm de longitud, de color café a verde, engrosado en parte media, escasos tricomas. Cotiledones trilobados subsésiles, lámina delgada margen entero, en la base de los cotiledones con tricomas abundantes, escasos en la lámina, nervadura anastomosada. Epicotilo cilíndrico triangular de 2-3 mm de longitud, con abundantes tricomas pilosos. Protófilos opuestos imparipinnados con tres folíolos, la hoja mide 5-6 cm de largo. El peciolo mide de 2-2.5 cm de largo con tricomas pilosos, sin raquis, folíolos sésiles, ovados, margen dentado, base oblicua para los folíolos opuestos y base cuneada para el folíolo impar, nervadura abierta. Pronomófilos 4 hojas opuestos y decusados imparipinnados con tres folíolos, las características son iguales a las de los protófilos (Figura 15)



Figura 15. *Bursera submontiformis*. a. forma de los folíolos ovados; b. hipocótilo engrosado, lignificado, estriado y lenticelado; c. tricomas en los peciolo; d. cotiledones trilobados.

Una característica distintiva de las especies del complejo Simaruba es la presencia de cotiledones trilobados y margen entero desde la fase de plántula. Son especies multifolioladas. Sin embargo, en la fase de plántula sólo aparecen los pronómófilos los cuales son simples (Figura 16).



Bursera grandifolia



Bursera longipes

Figura 16. Serie de transformación morfológica. (especies del Complejo Simaruba).

Patrones morfológicos de las plántulas. Con base en las descripciones anatómicas de las especies, podemos diferenciar como estados excluyentes al tipo de radícula, hipocótilo (engrosado y delgado) y las hojas cotiledonares (trilobadas o multilobadas). Los estados de estos caracteres confirman tanto la distinción de las dos secciones, como la diferenciación de la sección *Bursera* en mulatos y cuajiotos. Este arreglo predice que si se hace el mismo estudio, cualquier otra especie se ajustará al modelo del árbol siguiente, el cual indica que las especies de la sección *Bullockia* se distinguen de *Bursera* sección *Bursera* por tener cotiledones trilobados, raíz axonomorfa sin tuberculo, protófilos tri-foliolados con margen aserrado e hipocótilo engrosado y lenticelado. (Figura 17)

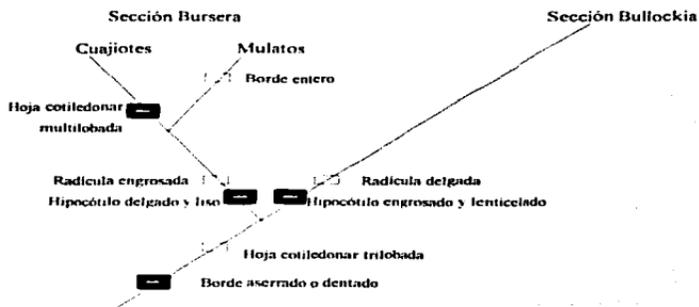


Figura 17. Árbol filogenético. Se muestran los caracteres de las plántulas de las especies del género *Bursera*.

c).- Relaciones filogenéticas de *Bursera*.

De los resultados obtenidos a partir de la matriz de caracteres mediante procedimientos de parsimonia se obtuvieron cinco cladogramas a, b, c, b, e, parcialmente distintos. Entre los cinco cladogramas se encontraron varios clados que se mantuvieron consistentemente estables.

En primer lugar, destaca el grupo constituido por las especies de *Bursera* sección *Bullockia*, distinguiéndose, como dos ramas diferentes, los subgrupos propuestos por Toledo-Manzur (1984). Por una parte se mantienen las especies con semilla ovoide, cubierta casi en su totalidad por un ariloide y con sépalos libres (*Bursera bicolor*, *Bursera copallifera*, *Bursera submontiformis*), por otro lado se agrupan las especies con semilla lenticular cubierta en menos de dos tercios por un ariloide y con sépalos fusionados (*Bursera albexylon*, *Bursera mirandae*). A su vez, estos dos subgrupos quedan unidos por compartir raquis alado, tricomas pilosos y la presencia de catafilos, conformando la sección *Bullockia*.

En segundo lugar, las especies de *Boswellia* se mantienen agrupadas por compartir los siguientes caracteres, ovario con cuatro loculos y fruto con cuatro y cinco valvas.

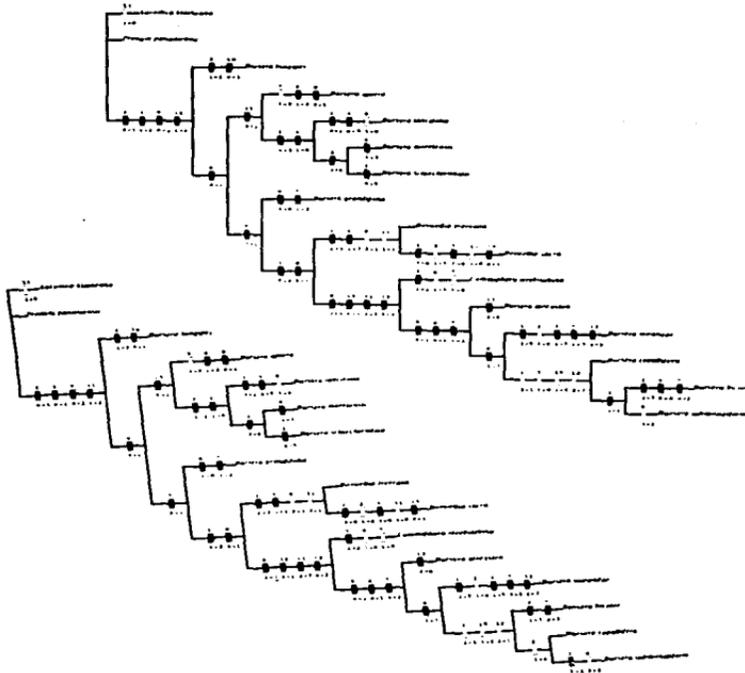
La única especie de *Commiphora* se ubica siempre como grupo hermano de *Bursera* sección *Bullockia* y, a su vez, se anexa *Boswellia* a este grupo constituyendo así la parte más estable del grupo.

Una parte menos estable del grupo lo conforman las especies reconocidas por Toledo-Manzur (1984) como "Cuajotes" (*Bursera aptera*, *Bursera lancifolia*, *Bursera moreletis*, *Bursera schlechtenkaltii*) los cuales se agrupan por compartir la sinapomorfía hojas cotiledonares multilobadas, como se muestra en los cladogramas. Aunque este grupo ocurre en la mayoría de los árboles, hay dos de ellos en los que *Bursera aptera* queda fuera de este grupo y se mantiene ligada indistintamente con las especies del complejo *simaruba sensu* Daly (1993).

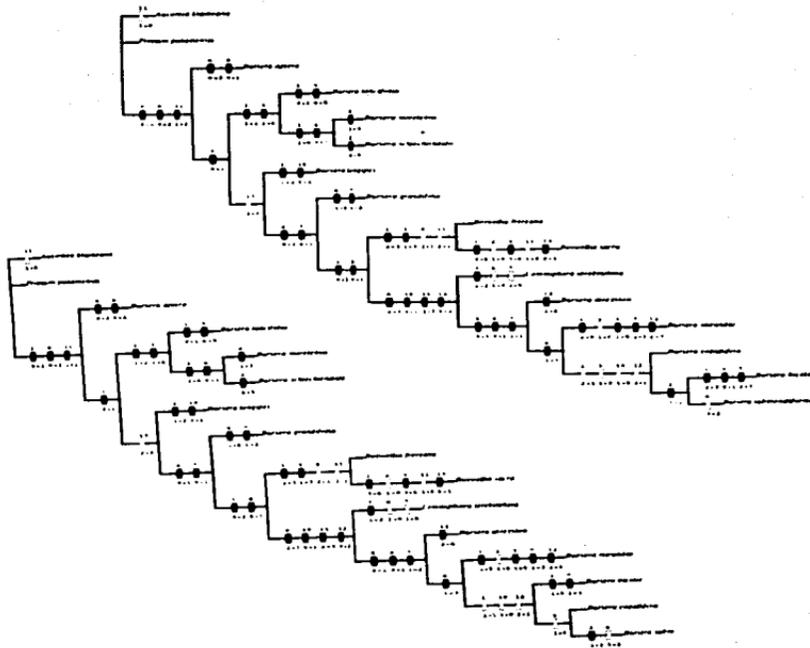
Finalmente se confirmó la calidad de primitivo del complejo *simaruba sensu* Daly (1993), también reconocido por Toledo-Manzur (1984) como el grupo de los mulatos (al cual pertenecen *Bursera grandifolia* y *Bursera longipes*). Este grupo se mantiene siempre en la base del cladograma, muy cerca de las especies usadas como grupo externo, pero sin una sinapomorfía que las pudiera diagnosticar como un grupo monofilético y se comportan por ello como grupos parafiléticos.

En la matriz de caracteres sólo se tomó en consideración la forma de la hoja cotiledonar como caracter de las plántulas. Sin embargo, existen más caracteres en las plántulas que se pueden considerar en el futuro como en el caso de *Bursera* sección *Bursera* que presenta radícula bulbosa, hipocótilo delgado liso, ausencia de tricomas a excepción de *Bursera grandifolia* que presenta tricomas pilosos, en el caso de *Bursera* sección *Bullockia* presenta radícula axonomorfa, hipocótilo engrosado y lenticelado, tricomas pilosos y glandulares y foliolos de los protófilos y pronomófilo con margen dentado, cabe señalar que en los mulatos (*Bursera grandifolia* y *Bursera longipes*), los protófilos y pronomófilos tienen el margen del foliolo entero al igual que en los organismos adultos. La posibilidad de incorporar estos caracteres en futuros análisis filogenéticos, depende de su descripción en más especies, tanto en los géneros del grupo interno como en las especies del grupo externo.

Cladogramas a y b. Obtenidos de la matriz de caracteres. Longitud del árbol (L)=78, Índice de consistencia (CI)=48, Índice de Retención (RI)=60



Análisis morfológico en plántulas de 11 especies del género *Bursera* Jacq. ex L. 41



Cladograma c y d.

DISCUSIÓN DE RESULTADOS

a) -Potencial de germinación.

El éxito de la germinación de las especies del género *Bursera*, depende fundamentalmente de su estado de madurez. El porcentaje de germinación se eleva considerablemente cuando se seleccionan semillas que presentan frutos con valvas abiertas y ariloides expuestos. Sin embargo, la germinación en ciertas especies, tiene dificultades de lograrse, como es el caso de aquellas con forma trivalvadas del complejo simaruba (Daly, 1993) que generalmente están huecas sin embrión (vanas), como lo reporta Johnson (1992), la gran cantidad de semillas vanas en estas especies posiblemente se deba a factores y patrones de polimización y esto puede de alguna forma explicar la razón por lo que también en campo estas especies tienen poblaciones de 3-5 organismos adultos. En el caso de las especies *Bursera fagaroides*, *Bursera grandifolia*, *Bursera lancifolia*, el ariloide se observa en condiciones favorables, sin embargo, el embrión está poco desarrollado o aborta. También el tratamiento pregerminativo tiene gran influencia en el resultado de germinación y recomendamos la escarificación mecánica ya que es el único en donde se obtuvieron resultados. Otro factor que influyó en el bajo porcentaje de germinación fue atribuido a la época de recolección inadecuado se recomienda que esta se realice a finales del verano, cuando los frutos tengan los ariloides expuestos con colores que van desde rojo a anaranjado para que de alguna forma aseguren la madurez de la mismas. El color del ariloide puede ser un indicativo de la viabilidad, se observó que mientras sea más pronunciado desde anaranjado a rojo en "copales" (*Bursera copallifera*, *Bursera submontiformis*, *Bursera bicolor*, *Bursera morelensis*, *Bursera aloexylon*), los de color guinda para "cuajotes" (*Bursera lancifolia*, *Bursera schlechtendalii*, *Bursera aptera*, *Bursera morelensis*) o rosa para "mulatos" (*Bursera grandifolia* y *Bursera longipes*) presentan un porcentaje de germinación mayor.

b)-plántulas:

Se define en este trabajo a la fase de plántula desde que aparece o emerge la radícula hasta que aparece el primer nomófilo con características semejantes a la de la planta adulta. Sin embargo, es difícil establecer el límite de la fase de plántula en las especies de *Bursera* que permanecen en este estadio por un largo periodo (incluso varios años), son leñosas, y caducifolias con metabolismo lento, de tal manera que la fase de plántula presenta características como lignificación y engrosamiento del hipocótilo, presencia de lenticelas (más marcado en la sección *Bullockia*), posiblemente pasan por un periodo de estadio juvenil para después presentar las características de la planta adulta. En forma general se observa una tendencia al aumento en el número de folíolos y esta última característica es de gran importancia ya que la taxonomía del género se basa generalmente en la forma y número de folíolos, son muy características también en la fase de plántula, las primeras hojas para cada una de las diferentes especies estudiadas. Los límites del estadio de plántula no son claros ya que las hojas de las especies estudiadas sólo llegaron a protofilos y pronomófilos, estas caen y reanudan su desarrollo hasta el siguiente periodo de lluvias, en condiciones naturales e incluso aun manteniéndose húmedas sucede lo mismo, quedando sólo el hipocótilo y posiblemente sea en el estado juvenil cuando aparecen los nomófilos semejantes a la planta adulta.

La germinación de este género se establece como faneroepigeal Duke y Polhill (1981), considera que es aquella en donde los cotiledones escapan de la testa y quedan expuestos mas allá de la superficie del suelo, además la lamina de los cotiledones esta totalmente abierta, es típica de especies de zonas con temperaturas tropicales, como es el caso de estas especies.

La radícula de tipo axonomorfa y el hipocotilo de las plántulas son características adicionales que separan muy bien al género *Bursera* en las dos secciones ya mencionadas anteriormente. Sin embargo, para *Bursera* Sección *Bursera* existe una diferencia significativa con respecto a *Bursera* Sección *Bullockia*, el de formar engrosamiento radical durante su crecimiento, característica que en *Bursera* Sección *Bullockia* no se manifiesta, pero presentan un doblez sigmoidal muy pronunciado en la región del cuello, en algunas especies es de 90°.

como en *Bursera copallifera*, *Bursera bicolor* y *Bursera submontiformis*. El hipocótilo, de manera general, es cilíndrico, de color verde desde el momento de la germinación y cambia a color café rojizo, pero durante su crecimiento se observa otra diferencia entre las dos secciones, para la Sección *Bursera* generalmente es más largo, poco estriado (liso), se observan pocas lenticelas, sobre todo hay crecimiento en longitud, para *Bursera* Sección *Bullockia* es corto en comparación con sección *Bursera*, y tiende crecer en grosor, disminuyendo hacia la región de la inserción de los cotiledones y del cuello, por lo tanto se observa más estriado, lignificado y lenticelado, posiblemente el engrosamiento en la Sección *Bullockia* y el formar engrosamiento radical en la Sección *Bursera* se deba a una respuesta de almacenamiento de nutrimentos diferente para las dos secciones como estrategia a las prolongadas sequías de su ambiente natural.

En cuanto a las hojas cotiledonares se confirma lo encontrado por Rzedowski y Kruse (1979) y Johnson (1992), que las especies de la Sección *Bullockia* y las especies del complejo *Simaruba* presenta hojas cotiledonares trilobadas, mientras que en el resto de la sección *Bursera* son multilobadas.

Rzedowski y Kruse (1979) mencionan que tal vez la hoja cotiledonar trilobada origino a la multilobada. Sin embargo, pudiera ser de manera inversa ya que se supone la evolución de la mayoría de las especies vegetales tienen una tendencia a la disminución de sus partes foliares, además en los cladogramas obtenidos el carácter trilobado se encuentra con más frecuencia en las especies más recientes.

Los protófilos son opuestos en todas las especies, están compuestos de 3 folíolos. En el caso de *Bursera longipes*, *Bursera grandifolia* y *Bursera schlechtendalii* son simples. Cuando son compuestos o simples suele presentarse el peciolo que muestra una dorsoventralidad en la parte del haz, generalmente acanalado.

Otra característica común en todas las especies con protófilos y pronomófilos compuestos es que el foliolo impar tiene siempre la base cuneada. Los pronomófilos son alternos, generalmente aumentan a cinco en número de folíolos, hay especies que mantienen el número de folíolos como es el caso de *Bursera bicolor*, *Bursera submontiformis*, *Bursera copallifera*.

c) Análisis filogenético

Para el análisis e integración de los caracteres obtenidos de las plántulas, se construyó el siguiente cladograma en donde se consideran los grupos monofiléticos resultantes del corrimiento de la matriz y se integran los caracteres de las plántulas

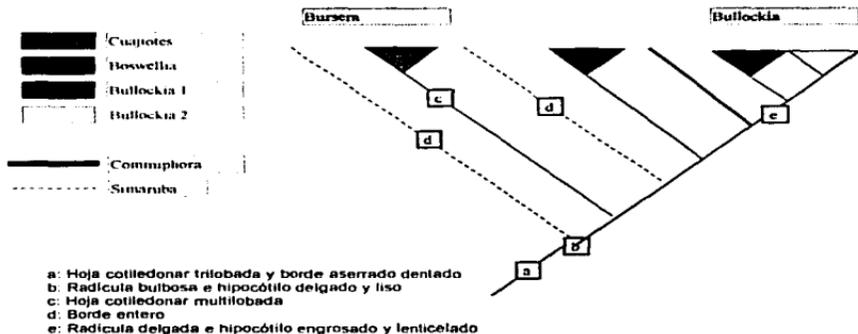


Figura 18. Árbol filogenético reconstruido para integrar los resultados de caracteres en estado de plántula de las especies de *Bursera*

En el cladograma se muestran los grupos monofiléticos obtenidos, de los cuales el grupo de *Bursera* sección *Bullockia* es uno de los grupos más recientes y comparte mayor afinidad con la especie de *Commiphora* compartiendo los caracteres ovario con dos lóculos y fruto con dos valvas, lo cual concuerda con lo mencionado con Rzedowski y Kruse (1979) acerca de su origen difilético.

En *Bursera* sección *Bullockia* que se divide en dos grupos, como se muestra en la fig. 5, aparecen caracteres a nivel de plántula que las puede distinguir como grupo monofilético y al parecer le podrían dar identidad en determinado momento como es el caso de la radícula axonomorfa e hipocotilo engrosado y lenticelado, más no así con las hojas cotiledonares trilobadas que se encuentran en la base del cladograma como carácter primitivo y que es un carácter compartido con *Bursera grandifolia* y *Bursera longipes* pertenecientes a *Bursera* sección *Bursera*.

Cabe señalar que las especies de *Bursera* sección *Bursera* y el género *Boswellia* aparecen como grupos separados sin relación alguna. Por lo que, habría que tomar en cuenta mayor número de especies y caracteres para reafirmar este comportamiento, por otro lado las especies de *Boswellia*, comparten el carácter de flores tetrámeras con *Commiphora* y con las especies de *Bursera* sección *Bullockia*.

Para el caso de los cuajotes la única característica que les da identidad como grupo monofilético es el carácter de las hojas cotiledonares multilobadas, ya que estas especies son morfológicamente muy diversas tanto a nivel de plántula como en estado adulto. No se pueden anexar otros caracteres, por lo menos a nivel de plántula, ya que los caracteres encontrados como la radícula bulbosa e hipocotilo delgado y liso, también son compartidos por las especies del complejo *Simaruba*, pero estos caracteres le podrían dar identidad a nivel de sección.

Para el caso de las especies del complejo *Simaruba* que se distinguen por poseer cotiledones trilobados, folíolos con ápice acuminado y borde entero, se observó que estos caracteres los poseen desde nivel de plántula y no cambian en el adulto.

Retomando lo propuesto por Rzewoski y Kruse (1979) acerca de que el género *Bursera* tiene un origen difilético, en los resultados obtenidos con *Bursera* sección *Bullockia* y *Commiphora* si aparecen como tales, más no así con *Bursera* sección *Bursera* y *Boswellia*, lo que hace suponer que no todas las especies trabajadas de los tres géneros tienen un origen monofilético como menciona Gillet (1980). Se recomienda trabajar con mayor número de especies de los géneros ya mencionados, tanto a nivel de plántulas como de adultos.

CONCLUSIONES

Las características y condiciones de germinación son homogéneas e indican que las especies de *Bursera* sólo pueden germinar a temperaturas de 25-35°C, son fotoblasticas ya que necesitan de por lo menos 8-10 horas de luz, escarificación mecánica haciendo una incisión en la unión de las valvas, por lo tanto, estas condiciones de germinación restringen su distribución hacia otro tipo de clima, de tal manera que se ha considerado a estas especies indicadoras de condiciones climáticas con amplio periodo de sequía. La forma de germinación de las especies estudiadas se establece como faneroepigeal. Además, el éxito de la germinación depende fundamentalmente de la madurez de la semilla, sobre todo aquellos con el ariloide expuesto y coloreado. También se observa que algunas especies como *Bursera grandifolia*, *Bursera longipes*, *Bursera moreletii* y *Bursera lancifolia* presentan alto porcentaje de semillas huecas (90%) en caso contrario los embriones no son viables.

En cuanto al número y forma de los protofilos y pronomofilos, parecen seguir en general, un mismo patrón de desarrollo. En el caso del número de folíolos esta muestra un aumento constante durante el crecimiento del estado de plántula a excepción de *Bursera schlechtendalii* que es unifoliolada. Las características morfológicas de las plántulas establecen distinciones exclusivas para cada una de las dos secciones del género, como se observa en las láminas de resultados. Sin embargo, las características morfológicas son compartidas por las dos secciones del género, como es el caso de los cotiledones trilobados para la sección *Bullockia* y las especies del complejo *Simaruba* de la sección *Bursera*, estableciendo que de la forma trilobada surge la multilobada del resto de las especies de la sección *Bursera*. La radícula, hipocótilo y folíolos que varía durante el crecimiento hasta la edad adulta proporciona datos para establecer criterios de polarización de caracteres. Se establece que la forma ovada de la lámina del folíolo, el margen dentado o aserrado, el raquis alado y los tricomas son caracteres frecuentes que lo comparten las dos secciones y que estas características en algunas especies como *Bursera* sección *Bullockia* permanecen constantes hasta el estado adulto y en algunas otras este carácter es menos pronunciado o desaparece definitivamente como en *Bursera* sección *Bursera*.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

En cuanto a la filogenia de *Bursera* se llega a la conclusión que en *Bursera* sección *Bullockia* existen dos grupos, el más reciente pertenece a *Bursera copallifera*, *Bursera bicolor*, *Bursera submoniliformis*, el segundo lo conforman *Bursera aloexylon* y *Bursera mirandae* mantienen una estrecha relación filogenética con *Commiphora*. El otro grupo que aparece como grupo monofilético son las especies de *Boswellia*

En las especies de *Bursera* sección *Bursera* se separan los cuajotes por poseer hojas cotiledonares multilobadas. Con base en el cladograma las especies del complejo *simaruba* junto con los Cuajotes son los más primitivos

Finalmente se considera que la evolución del género *Bursera* tuvo un origen polifilético. Se recomienda realizar estudios poblacionales para esclarecer cual es la razón por la cual algunas especies no producen suficientes semillas con embrión, observar cuales son los patrones de polinización y proceso de fecundación y a nivel citológico en ovario; a nivel de plántula y anatómico

LITERATURA CITADA

- BELL, A. D. 1993. Plant Form: An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology. Edit. Oxford University Press. 341p.
- BULLOCK, A. A. 1936. Contributions to the Flora of Tropical America: xxxvii. Notes on the Mexican species of the genus *Bursera*. *Kew Bull.* : 346-387
- BULLOCK, A. A. 1937. Contributions to the Flora of Tropical America: xxxii. *Plantae Hintonianae*: IV. *Kew bull.* 9: 447-457
- BULLOCK, A. A. 1938. Further notes on the genus *Bursera*. *Bull. Misc. Inf. Kew.* 1938: 163-168
- CHIANG, F. 1989. La Taxonomía Vegetal en México: problemas y perspectivas. *Ciencias*, 3:4-7
- DALY, D.C. 1993. Notes on *Bursera* in South America, including a new species. *Studies in Neotropical Burseraceae* VII. *Brittonia* 45:240-246.
- DUKE, J. A. y R. M. POLHILL. 1981. Seedling of Leguminosae. En: Polhill, R.M. y P. H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematics* Part 2: 941-949. The Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, England.
- ENGLER, A. 1883. Burseraceae. En: A. C. De Candolle (de) *Monographiae Phanerogamarum* IV Parisiis, Sumptibus G. Masson, Génova. 1-169
- ENGLER, A. 1931. Burseraceae. In Engler, A. & K. Prantl. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. *Band*. 19a: 405-456
- ESPINOSA O. D. y LLORENTE B. J. 1993. *Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas*. UNAM. México 133p.

- FAHN, A. 1980. Anatomía Vegetal. Edit. Blume Barcelona España
- FONT, Q. 1993. Diccionario de Botánica. Barcelona. Edit. Labor
- FORMAN, L. L. ; P. E. BRANDHAM ; M. M. HARLEY Y T. J. LAWRENCE. 1988. *Beselia mexicana* (Burseraceae) and its affinities. *Kew Bulletin*, 44: 1-31
- GARCIA, E. 1981. Modificaciones al Sistema de Clasificación de Köppen. México. 252p
- GILLET, J. B. 1980. *Commiphora* (Burseraceae) in South America and its relationships to *Bursera*. *Kew Bulletin* 34: 569-587
- GRISON, F. 1978. Note Sur Les Fleurs de L' okoume' (Auconea Klaineana Pierre, Burseraceae). *Adansonia* ser 2, 17 (3): 335-342.
- JONES, S. B. Jr. y A. LUCHSINGER. 1986. Plant Systematics 2a ed. Mc Graw Hill Nueva York 204p
- JOHNSON, M. B. 1992. The genus *Bursera* (Burseraceae) in Sonora, México an Arizona, U S.A. *Desert Plants* 10 (3): 126-144
- MARCHAND, C. 1868. Recherches sur l'organisation des Burséracées. *Adansonia* VIII 17-72.
- McVAUGH, R. y J. RZEDOWSKI. 1965. Synopsis of the genus *Bursera* L. In western México, with notes on the material of *Bursera* collected by Sessé. Mosiño. *Kew Bull.* 18: 317-382
- MONOD, T. 1979. Los arbres à encens (*Boswellia sacra* Fluckiger, 1867) Dans Le Hadramaout (Yémen du Sud). Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris 4e ser., Section B, No. 3: 131-169.
- MORENO, N. P. 1987. Glosario Botánico Ilustrado. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Edit. C.E.C.S.A. México 300p.

- PARRA, G. P.** 1984. Estudio de la Morfología Externa de Plántulas de *Calliandra gracilis*, *Mimosa albida*, *Mimosa urensis*, *Mimosa camporum* y *Mimosa tenuiflora*. *Rev. Fac. Agron. (Maracay)*, XIII (1-4): 311-350.
- ROSE, J. N.** 1911. Family 14 Burseraceae *North American Flora*. 25: 241-261
- ROTH, I.** 1968. Organografía Comparada de las Plantas Superiores. Ediciones de la Biblioteca Caracas Universidad Central de Venezuela
- RZEDOWSKI, J. y H. KRUSE.** 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (*Burseraceae*). *Taxon* 28 (1,2/3) 103-116
- RZEDOWSKI, J.** 1968. Notas sobre el género *Bursera* (*Burseraceae*) en el Estado de Guerrero (México) *An. Esc. Cienc. Biol. (Mex)*, 17:17-36
- STANDLEY, P. C.** 1923. Trees and shrubs of Mexico. *Contr. U. S. Nat. Herb.* 23(3) 542-552
- STANDLEY, P. C. & S. A. STEYERMARK.** 1946. Flora of Guatemala. Part. V. Chicago Field Natural History Museum 24. 235-444 *Fieldiana: Botany* 24
- THULIN, M. & A.M. WARFA.** 1986. The Frankincense Trees (*Boswellia* spp., *Burseraceae*) of Northern Somalia and Southern Arabia. *Kew Bull.* Vol 42 (3) 487-500
- TOLEDO-MANZUR, C. A.** 1982. El género *Bursera* (*Burseraceae*) en Guerrero (México). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 182 p
- TOLEDO-MANZUR, C. A.** 1984. Contribuciones a la flora de Guerrero: tres especies nuevas del género *Bursera* (*Burseraceae*). *Botica* 9(4) 441-449
- TOLEDO, M. V.** 1988. La diversidad biológica de México. *Ciencia y Desarrollo*. XIV (81): 17-29
- VAN DER WALT, J. J. A.** 1975. The Fruit of *Commiphora. Boissiera* 24: 325-330.
- VOLLENSEN, K.** 1983. Studies in *Burseraceae* of Northeastern Africa. *Kew Bull.* 40 (1): 39-76.