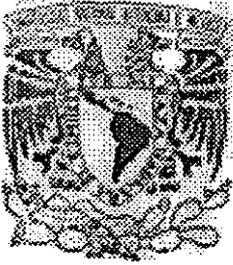


00345



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

1

ANÁLISIS Y DESCRIPCIÓN DE ESTRUCTURAS FOLIARES
DE ESPECIES DEL GÉNERO *Bursera* Jacq. ex L. QUE SE
DISTRIBUYEN EN LA CUENCA DEL RÍO BALSAS MÉXICO

297638

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGÍA VEGETAL)

P R E S E N T A:

AGUSTINA ROSA ANDRÉS HERNÁNDEZ

DIRECTOR DE TESIS: M. EN C. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA



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.

A mi madre y hermanos
quienes me han brindado en todo
momento su apoyo;
también a los amigos de toda la vida
con quienes he compartido absolutamente todo.

RECONOCIMIENTOS

Este trabajo fue apoyado parcialmente por los proyectos 31879-N (CONACyT) e IN-205799 (DGAPA-PAPIIT), de los cuales es responsable la Dra. Isolda Luna Vega y el M. en C. David Espinosa Organista.

Agradezco de manera especial a los miembros de mi comité tutorial (M. en C. David Espinosa, M. en C. Ma. Eugenia Fraile, Dra. Teresa Terrazas y la Dra. Isolda Luna) quienes contribuyeron en el enriquecimiento de este trabajo desde su inicio. Así como a los miembros del jurado (Dra. Patricia Velasco, Dr. Juan José Morrone y Dr. Sergio Cevallos) por sus acertadas observaciones las cuales fueron decisiva para el escrito final.

También quiero hacer mención de las facilidades otorgadas por las profesoras Ma. Eugenia Fraile, Angélica Martínez, Rosaura Grether y María Flores del laboratorio de sistemática vegetal de la Universidad Autónoma Metropolitana (Iztapalapa) y por supuesto agradecer infinitamente su calidad humana. A la Dra. Teresa Terrazas su disposición de enseñar. Finalmente hago mención del apoyo incondicional de mi asesor y amigo David Espinosa.

CONTENIDO

Resumen.....	i
1. Introducción.....	
1.1 Distribución del género <i>Bursera</i>	1
1.2 Diagnósis del género.....	3
1.3 Taxonomía y filogenia de <i>Bursera</i>	3
1.4 Estudios de plántulas y polen.....	10
1.5 Arquitectura foliar.....	11
1.6 Estudios anatómicos.....	12
1.7 Justificación y objetivos.....	15
2. Método.....	
2.1 Recolección de material.....	16
2.2 Trabajo de patrones de venación.....	16
2.3 Trabajo de anatomía de pecíolo.....	17
2.4 Análisis cladístico.....	17
3. Resultados.....	
3.1 Arquitectura foliar.....	19
3.2 Anatomía de pecíolo.....	24
3.3 Cladística.....	25
3.4 Descripciones.....	38
4. Discusión.....	
4.1 Análisis de patrones de venación.....	70
4.2 Análisis de patrones de anatomía de pecíolo.....	72
4.3 Análisis cladístico.....	73
5. Conclusiones.....	76
6. Literatura citada.....	78
7. Apéndice.....	83

ÍNDICE DE FIGURAS

1. Distribución de <i>Bursera</i>	2
2. Hipótesis filogenéticas de <i>Bursera</i>	6
3. Estructura taxonómica de <i>Bursera</i>	9
4-9. Forma de los folíolos y tipo de nervadura.....	20
10-13. Patrón de las venas terciarias de <i>Bursera</i> sección <i>Bursera</i>	21
14-17. Traqueoblastos.....	22
18-21. Patrón de las venas terciarias de <i>Bursera</i> sección <i>Bullockia</i>	23
22. Diagramas circulares.....	27
23-28. Pecíolos de las especies de "cuajotes".....	28
29-32. Pecíolos de las especies del complejo <i>B. simaruba</i> y <i>Protium</i>	29
33-38. Detalles de pecíolo de las especies de <i>Bursera</i> sección <i>Bursera</i>	30
39-44. Pecíolos de las especies de <i>Bursera</i> sección <i>Bullockia</i>	31
45-52. Detalle de pecíolo de las especies de <i>Bursera</i> sección <i>Bullockia</i>	32
53. Cladograma.....	36
54. Morfología del fruto de <i>Bursera</i>	37

Resumen. El género *Bursera* es un elemento importante en la vegetación de selvas bajas caducifolias de México; su taxonomía ha sido abordada por varios autores. Sin embargo, todavía presenta problemas de reconocimiento a nivel específico y supraespecífico. Por tal motivo, se llevó a cabo un análisis de los patrones de venación y anatomía del pecíolo de las estructuras foliares de algunas especies de la Cuenca del Balsas, para reconocer caracteres que puedan contribuir a la taxonomía del grupo y encontrar patrones de relación filogenética. Especímenes de 21 especies fueron recolectados en diversas localidades de la Cuenca del Río Balsas, fijadas y prensadas; los folíolos fueron aclarados, deshidratados, teñidos y montados en entellan; por otra parte, los pecíolos se cortaron transversalmente, tiñeron, deshidrataron y montaron en el mismo medio. Los caracteres se codificaron en una matriz de 23 especies, 21 de *Bursera* y dos de *Protium* por 44 caracteres, la cual fue analizada mediante el programa Hennig86 para obtener cladogramas, usando a *Protium* como grupo externo. El análisis produjo cuatro árboles más parsimoniosos de longitud $L=246$ pasos, índices de consistencia $CI=34$ y retención $RI=58$. El género *Bursera* posee caracteres suficientes para reconocerse como monofilético y los cladogramas muestran dos grupos bien definidos. El primer grupo incluye a las especies de la sección *Bullockia* y está sustentado por la presencia de un raquis ampliamente alado, presencia de catáfilos, dos lóculos en el ovario, dos valvas formando el fruto y radícula delgada en plántulas; dentro de este grupo está incluido un subgrupo que se caracteriza por poseer la semilla lenticular y el pseudoarilo cubriendo menos de la mitad a ésta. El segundo grupo ya había sido reconocido por otros autores como 'cuajotes' pertenecientes a la sección *Bursera*, el grupo de los 'cuajotes' está sustentado por poseer nervadura cladódroma, forma multilobada en las hojas cotiledonares y la presencia de traqueoblastos. No se encontró evidencia para sustentar la división en cuajotes rojos y amarillos, como han sugerido otros autores. Las especies del complejo *B. simaruba* no forman un grupo monofilético, pero es muy cercano morfológica y anatómicamente a las especies del grupo externo (*Protium*). El análisis señala al complejo *B. simaruba* como el grupo más ancestral del género.

INTRODUCCIÓN

El género *Bursera* Jacq. ex L. está constituido por alrededor de 100 especies, cerca de 70 son endémicas de México (Rzedowski y Kruse, 1979; Daly, 1993). Su distribución geográfica es eminentemente neotropical; se extiende desde el suroeste de los Estados Unidos hasta la parte noroccidental de América del sur, Perú y las Guyanas, incluyendo a las Antillas, las islas Galápagos y Revillagigedo y parece haber una disyunción en el extremo noreste de Brasil (Rzedowski y Kruse, 1979) (Fig. 1). Las especies de tal área probablemente pertenecen al género *Commiphora* (Gillett, 1980).

Existe una mayor diversificación y concentración de especies endémicas en la vertiente del Pacífico de México. La máxima concentración de especies se presenta, en la Depresión del Balsas, con 47 especies (Toledo-Manzur, 1982; Guizar y Sánchez, 1991). La mayoría de las especies son árboles de bosques tropicales. Se distribuyen ampliamente en el bosque tropical caducifolio (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 clímax, disminuyendo su frecuencia en sitios alterados; suelen ser más abundantes en condiciones climáticas con amplio periodo de sequía y pueden ser incluso indicadores de esta situación climática (Toledo-Manzur, 1982).

Una diagnosis breve de este género es la siguiente: árboles o arbustos con canales resinosos, corteza lisa o áspera, exfoliante o no, completamente deciduos durante la estación seca. Hojas alternas, imparipinnadas, bipinnadas, trifolioladas o en algunas especies unifolioladas. Foliolos opuestos, membranosos o coriáceos, peciolulados o sésiles, margen entero o dentado, sin estípulas. Plantas dioicas o poligamodioicas. Inflorescencias axilares o terminales, paniculadas o fasciculadas. Flores pequeñas bisexuales o unisexuales, actinomorfas de 3 a 5 (6) pétalos de color blanquecino



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

o amarillo, pistiladas, con estaminoides, placentación axial, cáliz libre, disco anular crenado o cupular usualmente conspicuo, sépalos 3-5 conados o libres, imbricados. De 6-10 estambres de filamentos subulados, libres, insertados en la base del disco; anteras oblongas, dorsifijas y pequeñas; disco anular con 6-10 lóbulos; gineceo de 2-3 carpelos, ovario con 2-3 lóculos, frutos drupáceos, subglobulares a elipsoides u obovoides de 2-3 ángulos, resinosos, el exocarpio y mesocarpio coriáceo, dehiscente al madurar por 2-3 valvas; un pireno, una semilla, endospermo ausente, embrión recto o curvo y cotiledones foliáceos, contortuplicados, fanerocotilares. Semilla cubierta por un ariloide. Solo uno de los óvulos se convierte en semilla (Standley, 1923; Standley & Steyermark, 1946; Woodson y Schery 1970; Rzedowski y Guevara-Fefer, 1992; Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 1996a; Daly, 1997).

Taxonomía y filogenia de *Bursera*. Engler (1883) reconoció la existencia de especies de *Bursera* con fruto trivalvado y otras con fruto bivalvado y supuso que el fruto bivalvado en algunas especies de *Bursera* se deriva de un ovario trilocular en donde uno de los lóculos se abortó. Este patrón fue reconocido por Bullock (1936) y formalizado por McVaugh y Rzedowski (1965) que distinguieron dos secciones: *Bursera* sección *Bursera* que incluye a todas las especies con tres valvas y *Bursera* sección *Bullockia* con dos valvas.

McVaugh y Rzedowski (1965) y Rzedowski (1968) añadieron caracteres diagnósticos para cada sección. *Bursera* sección *Bursera*, comprende especies con ovario trilocular, fruto trivalvado, flores trímeras, tetrámeras o pentámeras con corteza exfoliante y ausencia de catáfilos. A su vez, la sección *Bullockia* incluye especies con ovario bilocular, fruto bivalvado, flores tetrámeras o pentámeras con corteza lisa no exfoliante, así como presencia de catáfilos bien desarrollados. Las hojas con raquis alado y la presencia de un pseudoarilo que cubre sólo parcialmente a la semilla, son caracteres frecuentes en *Bullockia* (Rzedowski y Kruse, 1979; Gillett, 1980). Una evidencia a favor de tal división es el hecho de que sólo se han observado 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*. McVaugh y Rzedowski (1965) distinguieron 11 grupos, seis pertenecientes a la sección *Bullockia* y cinco a la sección *Bursera*. Algunas de las características que definen a cada sección se enlistan a continuación:

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. citronella*, *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*.
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. heterestes*.
6. Hojas trifolioladas, 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 mayoría con seis pares de folíolos, frecuentemente de 5(-12) cm de largo y 2.5(-7) cm de ancho; raquis de las hojas desnudas (no-alados); *B. attenuata*, *B. simaruba*, *B. arborea*, *B. grandifolia*, *B. instabilis*.
8. Hojas simples o trifolioladas, los folíolos 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*.

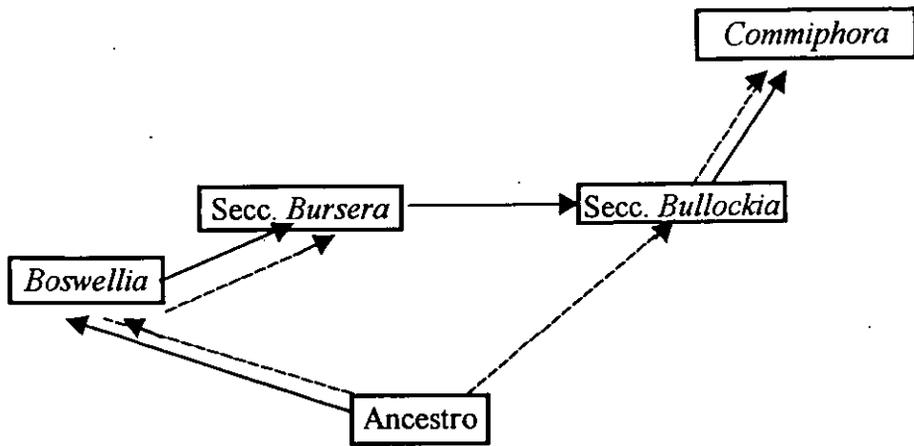
9. Hojas unifolioladas o trifolioladas; folíolos en su mayoría de 1-2 cm de largo o menos, obtusos o redondeados en el ápice, escasamente dentados o casi enteros; inflorescencias cortamente pistiladas, el fruto frecuentemente casi sésil; corteza roja, exfoliación papirácea; *B. trifoliolata*, *B. schlechtendalii*.

10. Hojas imparipinnadas, los folíolos 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. lancifolia*, *B. denticulata*, *B. kerberi*, *B. multifolia*.

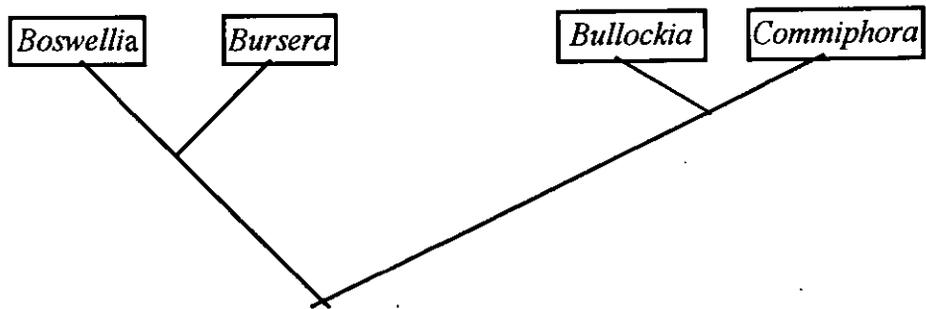
11. Hojas imparipinnadas, muchos pares o sólo un par de folíolos, levemente aserrulados u ocasionalmente pequeños y enteros; inflorescencias cortamente pistiladas; el fruto frecuentemente casi sésil; corteza color paja o amarilla de exfoliación papirácea; *B. confusa*, *B. fagaroides*, *B. ariensis*,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

McVaugh y Rzedowski (1965) advierten, sin embargo, que el agrupamiento que ellos proponen sólo es por parecido superficial y no pretenden con ello ninguna hipótesis filogenética.

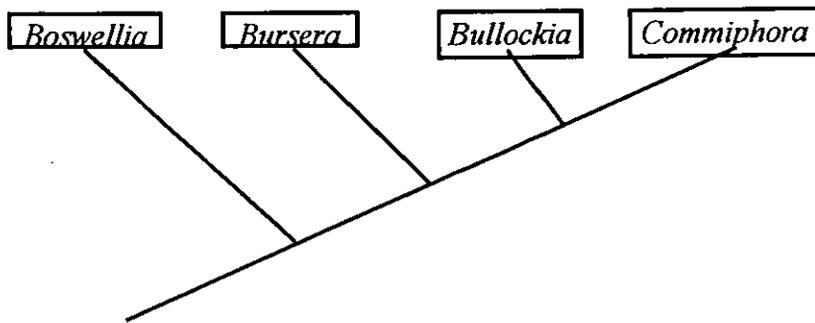
Rzedowski y Kruse (1979) consideran que la gran diferencia entre sus dos secciones y por la afinidad que existe entre la sección *Bursera* y el género *Boswellia* y entre la sección *Bullockia* y el género *Commiphora*, el género *Bursera* pudo haber tenido un origen difilético (Fig. 2 a, b). De acuerdo con su misma propuesta, existiría una posible hipótesis adicional a contrastar, ésto es, que el grupo fuese parafilético. (Fig. 2 c). Sin embargo, Gillett (1980) concluye con base en el análisis de siete caracteres que ambas secciones de *Bursera* se distinguen de *Commiphora* (Cuadro 1). Este mismo autor menciona que Hutchinson (1969) separa al género por la estivación de la corola, con pétalos imbricados en *Bursera* y valvados en *Commiphora* y que De Candolle (1825) describe la corola de *Bursera* como valvada y mientras que Bentham y Hooker (1862-1883) como "induplicatum valvada vel rarissime imbricada". Debido a la consistencia de estas diferencias, Gillett (1980) propuso elevar el rango taxonómico de las secciones; la sección *Bullockia* quedaría como el subgénero *Elaphrium*, conservándose el nombre



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 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.

Bursera para el otro subgénero.

Cuadro 1. Diferencias entre *Bursera* y *Commiphora* (Gillett, 1980)

<i>Bursera</i>	<i>Commiphora</i>
Cáliz abierto	Cáliz cerrado
En el brote corola visible	En el brote la corola imperceptible
Espinas muy raramente presentes	Espinas a menudo presentes
Raquis alado	Raquis muy raramente alado
Receptáculo en forma de anillo-plano raramente en forma de campana.	Receptáculo en forma de campana
Cáliz dividido de la base	Cáliz usualmente unido dentro de un tubo para partir a ésta a lo largo
Flores masculinas 3,4,5 meras	Flores masculinas 4 meras; ocasionalmente 5 meras
Flores femeninas 3 o 4 meras	Flores femeninas 4 meras
Ovario con 2 a 3 lóculos	Ovario con dos lóculos con raras excepciones de 3-4 lóculos en algunas especies.

Toledo-Manzur (1982) distinguió 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 incluidas artificialmente”. Con respecto a *Bursera* sección *Bullockia*, en el primer grupo el ariloide cubre de 2/3 partes a casi la totalidad a la semilla, incluye a los grupos 1, 2 y 4 de McVaugh y Rzedowski (1965); además, los sépalos son libres y mayores de 1.5 mm de largo. En el segundo grupo se ubican los grupos 3, 5 y 6 y sus especies se caracterizan por tener las caras de la semilla cubiertas en menos de las 2/3 partes por el ariloide coloreado, el cual frecuentemente cubre también los cantos o suturas y los sépalos están fusionados y con lóbulos generalmente menores de 1.5 mm.

Bursera sección *Bursera* está subdividida en “mulatos” (especies de folíolos de margen entero, con frecuencia el ápice bruscamente acuminado, las hojas cotiledonares

trilobadas, los pétalos reflejos en las flores maduras, la corteza exfoliante y generalmente rojiza), que incluye al grupo 7 de McVaugh y Rzedowski (1965). Otro grupo es conocido como 'cuajiotos' a los que se les distingue según el color de su corteza, en "cuajiotos rojos" o "aceitillos" (aquí se incluyen a los grupos 8, 9 y 10 de McVaugh y Rzedowski, 1965) de folíolos aserrados o a veces enteros, hojas cotiledonares multilobadas, y a los "cuajiotos amarillos", que corresponden al grupo 11 de McVaugh y Rzedowski (1965). Sin embargo, esta última división no es muy clara.

Toledo-Manzur (1982) 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.

El grupo de los "mulatos" (Toledo-Manzur, 1982) fue también distinguido por Daly (1993) como el complejo *Bursera simaruba*. Sin embargo, ambos autores no encontraron una correlación entre los caracteres que varían dentro de este grupo. Así por ejemplo, si se toma en cuenta la pubescencia, se pueden distinguir tres tipos de plantas diferentes: (1) con ramas y hojas casi o totalmente glabras desde jóvenes; (2) las que presentan regularmente pubescencias en la base de los pecíolos, ramas terminales, porción inferior de la inflorescencia, pero son glabras en otras partes; (3) plantas pubescentes en casi todos sus órganos verdes (Rzedowski y Calderón, 1996a, b). Las tres variantes se distribuyen indistintamente en selvas altas, medianas y bajas (pueden ser árboles altos o bajos), por lo que no se ha podido entender el significado adaptativo y/o taxonómico de tales diferencias.

Recientemente, Becerra (1997) y Becerra y Venable (1999) con base en caracteres moleculares confirman la existencia de ambas secciones, *Bursera* y *Bullockia*. En la sección *Bursera*, hay dos grupos bien conformados: el complejo '*Bursera simaruba*' *sensu* Daly (1993) —también llamados 'mulatos' por Toledo-Manzur (1982)—, y los 'cuajiotos' grupo sugerido por Rzedowski y Kruse (1979), en donde se incluyen complejos que están definidas por las especies, *B. microphylla*, *B. fagaroides* y *B. fragilis*. Sin embargo, en la sección *Bullockia* la estructura basada en morfología no coincide con la sugerida por evidencia molecular. Los grupos generados por análisis de

secuencias de ADN, dentro de *Bullockia* son poco robustos según los coeficientes del árbol de consenso.

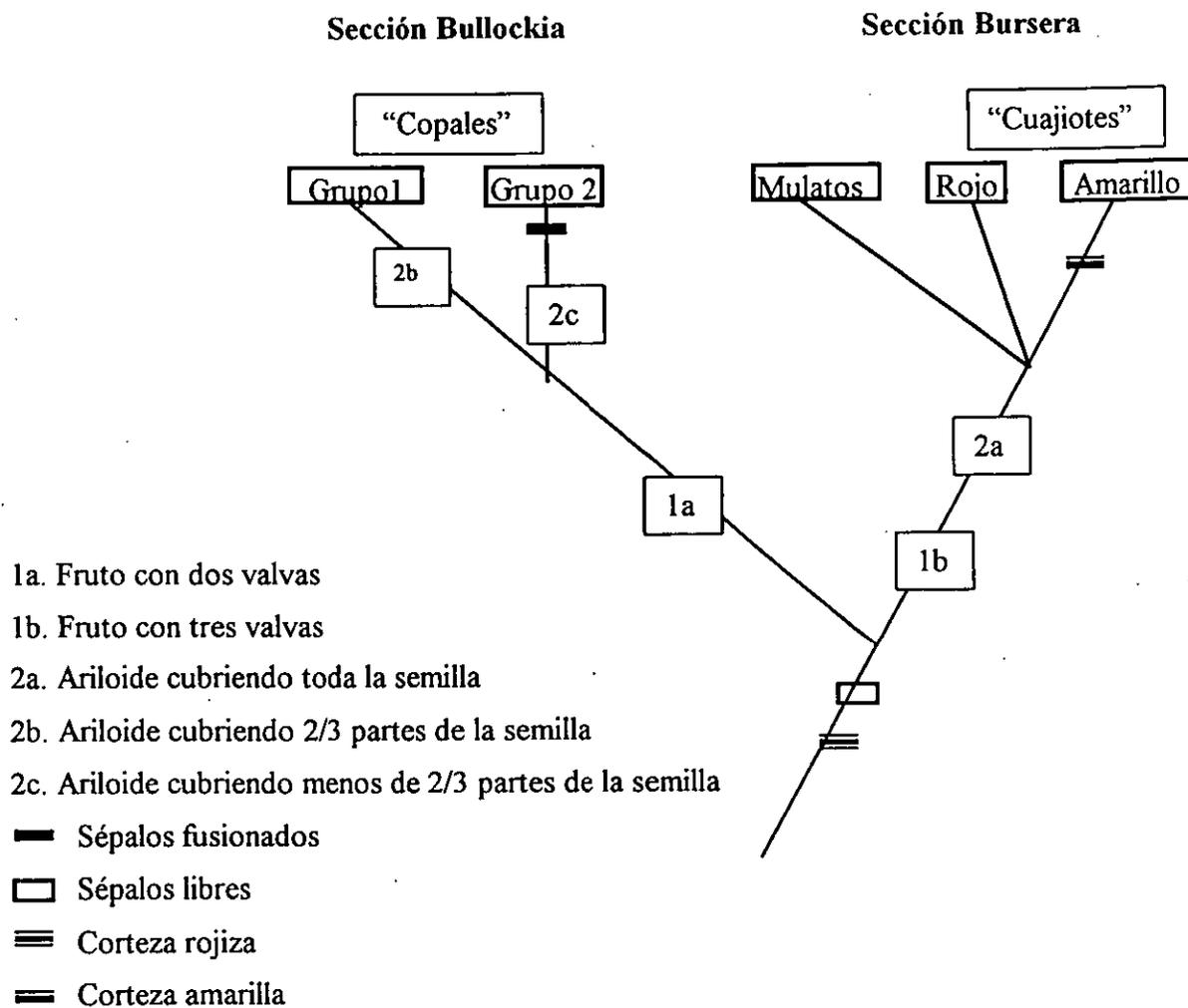


Figura 3. Estructura taxonómica de *Bursera*. Tomado de Toledo-Manzúr (1982).

Estudios de plántulas. Los estudios sobre morfología de plántulas en el género son escasos y sólo se han descrito superficialmente las hojas cotiledonares, mencionando si son trilobadas o multilobadas (Rzedowski y Kruse 1979; Johnson 1992). Para *Boswellia frereana* Birdwood y *B. sacra* Flückiger, las hojas cotiledonares tienen cinco lóbulos (Thulin y Warfa 1986). Daly (1991) menciona que en las Burseraceae las hojas unifolioladas representan una condición neoténica, ya que el protófilo es unifoliolado en sus plántulas. También que en algunos géneros con especies unifolioladas, los eófilos son simples y alternos como en *B. simaruba* y en algunas especies de *Protium* los eófilos son seguidos por varios eófilos alternos.

Andrés (1997) realizó un estudio morfológico en once especies de plántulas de *Bursera* y observó que existen diferencias excluyentes en cada sección; la sección *Bullockia* presenta plántulas con hojas cotiledonares trilobadas, radícula axonomorfa, hipocótilo grueso, lenticelado y estriado y protófilos compuestos, opuestos, con 3 a 5 folíolos. En la sección *Bursera* las hojas cotiledonares son multilobadas, a excepción de las especies del "complejo *B. simaruba*" que presenta hojas cotiledonares trilobadas, radícula tuberosa e hipocótilo delgado, sin estrías ni lenticelas. Los protófilos de las especies del "complejo *B. simaruba*" (*B. grandifolia* y *B. longipes*) presentan hojas alternas desde unifolioladas, los folíolos con margen entero y ápice acuminado (caracteres considerados primitivos). También se observó que algunas especies que en estado adulto presentan hojas con margen entero, como *B. aptera*, en estadio de plántula las protófilas tienen el margen aserrado.

Polen. Los estudios sobre morfología de polen de 49 especies del género *Bursera* muestran dos patrones básicos: (a) polen isopolar, triporado o tricolporado en 47 de los taxa estudiados; (b) polen isopolar semitectado, tricolporado presente sólo en *Bursera tecomaca* y *B. sarcopoda*, el cual es característico del género *Commiphora* (Palacios, 1984; Rzedowski y Palacios, 1985); (c) polen prolato-esferoidal con ornamentación estriada-reticulada en *B. simaruba*, *B. shaferi* y *B. graveolens* (Moncada, 1989).

Arquitectura foliar. Algunos autores mencionan que los caracteres de la arquitectura foliar son importantes para hacer interpretaciones filogenéticas a nivel específico y supraespecífico. Los patrones de venación son especialmente importantes para resolver problemas taxonómicos. Para los niveles taxonómicos altos, los rasgos son: la organización simple o compuesta, tipo de margen, características de los dientes, configuración de venas mayores y venas intercostales, incluyendo su orientación y posición glandular. También los tipos de dientes son una herramienta de gran importancia en sistemática y la determinación de varias de sus características, pueden ser una clave importante en la determinación de patrones de evolución en varios grupos. Además los caracteres de venación son más conservativos en la hoja importantes para la delimitación de grupos de especies emparentadas, contribuyendo al desarrollo ontogenético (Hickey, 1974; Hickey, 1979; Köhler, 1984).

Hickey y Wolfe (1975) mencionan que una tendencia entre las familias del orden de las Rutales es la pérdida de los dientes del margen. El patrón de venación es típicamente eucamptódromo para Anacardiaceae y broquiodódromo para las Burseraceae, así como la pérdida de estípulas y glándulas laminares.

Roth y Yee (1991) realizaron estudios sobre patrones de venación de algunas especies de Burseraceae y citaron aréolas imperfectas e irregulares y vénulas "dendroides" en *Protium neglectum*; en *Tetragastris panamensis* se presentaron aréolas irregulares imperfectas con vénulas simples. Mencionan también que existen diferencias conspicuas en la densidad de aréolas en las diferentes familias estudiadas: entre más grande la hoja, mayor la densidad de aréolas y ésta aumenta con el crecimiento de las hojas. Normalmente las especies con hojas xeromórficas presentan aréolas cerradas.

Daly (1991) menciona que las Burseraceae se caracterizan por poseer hojas compuestas alternas e imparipinnadas. Sin embargo, varios taxones presentan hojas unifolioladas: *Canarium* y *Haplolobus* de la tribu Canarieae, *Bursera* y *Commiphora* de Bursereae y *Protium* de Protieae y se sostiene que las especies unifolioladas muestran homología con las hojas compuestas, ya que ellas usualmente aparecen en los brotes de renuevo en la porción basal de la planta adulta. Muchas especies unifolioladas producen algunas hojas compuestas y aun más, en las especies unifolioladas de las tribu Protieae y

Canarieae la homología es evidente por la presencia del pulvínulo, por lo que la hoja aparentemente simple puede ser considerada como un foliolo terminal.

Estudios anatómicos. Metcalfe y Chalk (1950) mencionaron que las Burseraceae constituyen un grupo anatómicamente homogéneo. Guillaumin (1909) consideró que hay una marcada afinidad con las Rutaceae, Anacardiaceae, Meliaceae y Simarubaceae por la anatomía de la madera. Las Burseraceae y Anacardiaceae son muy similares en la estructura del xilema, debido a la presencia de canales radiales, tipos de radios y fibras septadas. La presencia común de fibras septadas y los canales resinosos en el floema son características distintivas en ambas familias (Judd *et al.* 1999). Webber (1941) menciona que hay una similitud básica en la estructura de la madera de todos los géneros de las Burseraceae y concluye que la especialización de estas familias se ve reflejada en la estructura de los frutos, flores y hojas. Sin embargo, aunque la anatomía del tallo de *Bursera* es muy homogénea, Stevenson (1979) reconoció diferencias entre tres especies del "complejo Simaruba" (*B. simaruba*, *B. inaguensis* y *B. frenningae*) por el diámetro y largo de sus elementos de vaso y el tipo de radios, ya sean biseriados o triseriados. Se ha citado la existencia de conexiones entre canales axiales y radiales formando redes en floema funcional y no funcional, (Metcalfe y Chalk, 1950, 1983; Carlquist, 1975; Suárez, 1978; Suárez y Engleman, 1982 y Garibaldi, 1985).

Gómez-Vázquez (1983) y Gómez-Vázquez y Engleman (1984) realizaron estudios anatómicos de la madera y corteza de *B. longipes* y *B. copallifera* en tallo, ramas y raíces, encontrando que los tallos de las especies presentan porosidad difusa pero difieren en la dimensión de las células, las cuales son más grandes en *Bursera longipes*. El xilema secundario de ramas y raíces tiene alta frecuencia de vasos por unidad de área y tiende a tener vasos con porosidad semianular. Concluyen que aparte de estas diferencias, las estructuras de la madera de ambas especies es muy similar. Hay además cuatro caracteres observados en el xilema secundario de las dos especies: fibras con punteaduras simples, elementos de vaso medios o moderadamente cortos con placas de perforación simple y punteaduras intervasculares alternas, los cuales son considerados filogenéticamente avanzados.

La estructura de la corteza de *B. longipes* y *B. copallifera* fue comparada y las fibras en el floema están ausentes en ambas especies. Las células en forma de U en el felema se forman en *B. copallifera* pero no en *B. longipes* y esta característica se presenta en algunas géneros de otras familias, pero no tienen una función específica evidente (Gómez-Vázquez y Engleman, 1984).

Guillaumin (1909) menciona que el pecíolo es el órgano con más variación anatómica en las Burseraceae, sobre todo por la presencia o ausencia de haces medulares. Lam (1932) menciona que en la tribu Canarieae existen haces medulares; en la tribu Bursereae, haces medulares peciolares en algunas especies de *Commiphora* (Vander Walt y Vander Schijff, 1973). El pecíolo es comunmente cilíndrico o dorsalmente aplanado y en corte transversal, alado; casi siempre exhibe un círculo completo de haces vasculares. A veces los haces vasculares y los haces medulares están encerrados dentro de un círculo en *Canariellum*, *Canarium*, *Dacryodes*, *Pachylobus*, *Santiria* y *Trattinickia*. Para ubicar taxonómicamente a *Beiselia mexicana* se recurrió a la anatomía del pecíolo en donde *Beiselia* presenta una epidermis, tejido vascular compuesto, en la cara adaxial de 2-3 haces y en la cara abaxial formando ocho haces; los haces medulares siempre están ausentes como en *Bursera*; el floema consta de tubos cribosos, células acompañantes, fibras floemáticas y células largas de parénquima con inserción de parénquima entre los canales; el xilema con elementos traqueales, canales radiales y drusas presentes, por lo que *Beiselia* presenta mayor similitud con las tribus *Burserae* y *Protieae* que con *Canariae* (Forman *et al.*, 1988).

Los pecíolos de *Bursera* son variables en sección transversal. Se presenta un anillo de xilema y floema rodeado por un anillo cerrado de esclerénquima en *Bursera tonkinensis*; *Bursera galeottiana* muestra un arco de cuatro haces y dos masas laterales de colénquima y en cambio *Bursera aptera* tiene un arco abierto de haces rodeado por una vaina colenquimatoso (Metcalf y Chalk, 1989).

Importancia económica. Las especies de este género en México tienen gran importancia económica y 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 esencial de *B. aloexylon* 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 (Thulin y Warfa, 1986).

Justificación

Se han mencionado varios estudios realizados con el género *Bursera* de los cuales la mayoría son descripciones taxonómicas de especies, pero poco se ha hecho sobre la anatomía y patrones de venación. El género sigue mostrando problemas taxonómicos, filogenéticos, sinonimia y de límite entre especies. Recientemente se describieron *B. macvaughiana*, *B. palaciosii*, *B. ribana* y *B. vazquezyanesii* (Cuevas y Rzedowski, 1999; Rzedowski y Calderón, 2000a) como especies nuevas endémicas, reconociendo los problemas para delimitarlas con especies parecidas. El género *Bursera* tiene importancia porque la mayoría de sus miembros son endémicos de México y por ser un grupo en diversificación.

Se necesita llevar a cabo estudios para encontrar otras fuentes de caracteres que contribuyan a la taxonomía del género. Por ello, se decidió examinar la arquitectura foliar y la anatomía del pecíolo con el objetivo de encontrar caracteres que ayuden a aclarar la taxonomía del género *Bursera*. Aunque el estudio de la morfología de las hojas ha sido poco abordada en sistemática, se sabe que la organización arquitectónica de las hojas es consistente y reconocible como una herramienta que proporciona información sobre las características de las plantas y sirve inclusive para delimitar especies. Para el caso de la anatomía, el pecíolo es una estructura que puede dar información acerca de la variación entre las especies. De esta manera los caracteres anatómicos pueden confirmar o apoyar las propuestas taxonómicas basadas en evidencia morfológica o molecular.

Por lo anteriormente señalado el objetivo general de esta investigación es contribuir al conocimiento taxonómico del género, realizando un análisis sobre los patrones de venación y la anatomía del pecíolo de algunas especies del género que se distribuyen en la Cuenca del Río Balsas, México; así como encontrar patrones preliminares de relación filogenética mediante un análisis cladístico, con base en caracteres morfológicos y anatómicos, tanto de los derivados de este estudio, como de otros ya descritos.

MÉTODO

1. Recolección. Los ejemplares estudiados fueron recolectados en la Cuenca del Balsas; también se revisaron ejemplares de herbario.

Zonas de colecta. El establecimiento de los sitios de recolecta se determinó con base en los ejemplares revisados en el Herbario de Ciencias Biológicas (ENCB), el Herbario Nacional (MEXU) y la Universidad Autónoma Chapingo (CHAP).

Las recolectas se llevaron a cabo en la cuenca del río Nexapa, al suroeste del estado de Puebla en los alrededores del municipio de Chiautla de Tapia, donde se citan 13 especies: *Bursera aloexylon*, *B. aptera*, *B. bicolor*, *B. bipinnata*, *B. copallifera*, *B. diversifolia*, *B. grandifolia*, *B. lancifolia*, *B. longipes*, *B. glabrifolia*, *B. morelensis*, *B. schlechtendalii* y *B. submoniliformis* y en el estado de Guerrero en los alrededores de Chilpancingo: *Bursera xochipalensis*, *B. tecomaca*, *B. excelsa*, *B. bolivari* y *B. longipes*, *B. fagaroides*, *B. discolor* y *B. ariensis*.

Las especies colectadas y las preparaciones de patrones de venación fueron depositados en el Herbario Nacional (MEXU). Las preparaciones de anatomía de pecíolo se depositaron en el laboratorio de biosistemática de la UAMI.

2. Trabajo de laboratorio

2.1 Patrones de venación

Los especímenes fueron prensados y se tomaron cuatro hojas de por lo menos tres especímenes diferentes. Los folíolos fueron sometidas a la técnica de aclarado, propuesta por Dilcher (1974): (1) aclarado por inmersión en hipoclorito de sodio comercial "clorox" al 6%, (2) enjuagando en tres cambios con agua, (3) las hojas aclaradas fueron teñidas con safranina acuosa al 1%; (4) deshidratación con alcoholes graduales del 50, 70, 90, hasta 100%, realizando tres cambios en cada alcohol de 10-15 minutos cada uno; (5) cada foliolo fue aclarado con xilol y montado en resina sintética. La descripción se realizó siguiendo el criterio de Hickey (1974, 1979). Esta técnica también se aplicó a hojas de dos especies de *Protium*, *P. schippii* y *P. glabrum*, las cuales fueron utilizadas como grupo externo para el análisis filogenético. Se midieron los ángulos de divergencia de las venas secundarias (basal, media y apical) con respecto a la vena primaria. Estos

valores fueron analizados mediante técnicas descriptivas para datos circulares con el fin de buscar intervalos discretos de variación que le diesen identidad a cada especie o grupos de especies. Para incrementar el tamaño de muestra se revisaron y midieron especímenes adicionales de herbario. Los ángulos de divergencia fueron graficados en diagramas circulares. Todos los gráficos, cálculo de medianas y valores de dispersión fueron realizados de acuerdo con Fisher (1993) mediante el programa Stata versión 3.0.

2.2 Anatomía del pecíolo

Los especímenes recolectados de *Bursera* y *Protium* fueron fijados en formol-ácido acético-alcohol. Se realizaron cortes a mano con navaja de un filo en sección transversal a nivel de la región basal del pecíolo. Después fueron lavados y teñidos con safranina acuosa al 0.1%; deshidratados con alcoholes graduales 50, 60, 70, 80, y 96% (tres cambios en cada alcohol durante tres minutos). Después, los cortes fueron teñidos con verde rápido al 0.1% durante 30 segundos; el exceso de colorante se removió con alcohol al 100% (tres cambios). Los cortes fueron aclarados con xilol y finalmente montados en entellan. La anatomía de los pecíolo se describieron siguiendo, en general, los criterios de Howard (1979).

3. Análisis filogenético

Se construyó una matriz compuesta por 44 caracteres (columnas) y 23 especies (renglones) y se codificó mediante criterio de grupo externo, (Apéndice) de acuerdo con Watrous y Wheeler (1981). Se usaron las dos especies de *Protium* como grupos externos, ya que es un grupo genealógicamente relacionado con *Bursera* (Marchand, 1868; Daly, 1987, 1991). Los estados primitivos fueron codificados como 0 y los derivados como enteros (1 en el caso de caracteres binarios y 1, 2, etc., en el caso de caracteres multiestado); la mayoría de los caracteres multiestado fueron analizados como desordenados. Los caracteres como el tipo de venación, patrón de las venas terciarias, tipo de desarrollo en la aréola, margen de los folíolos, número de capas de fibras, números de lóculos, número de valvas del fruto, pseudoarilo y margen de los protófilos se ordenaron siguiendo el criterio de diversos autores, entre ellos (Hickey y Wolfe,

1975; Rzedowski y Kruse, 1979; Daly, 1991; Andrés, 1997; Andrés y Espinosa, 2001). La matriz fue analizada mediante el programa Hennig 86 versión 1.5 (Farris, 1988) mediante el algoritmo aproximado que se utiliza cuando se tienen más de diez taxones; utilizando los comandos: mh* que crea los cladogramas iniciales y bb* que rearregla los cladogramas iniciales para buscar los más cortos. Los árboles fueron editados en Winclada versión 0.9.99 (Nixon, 1999).

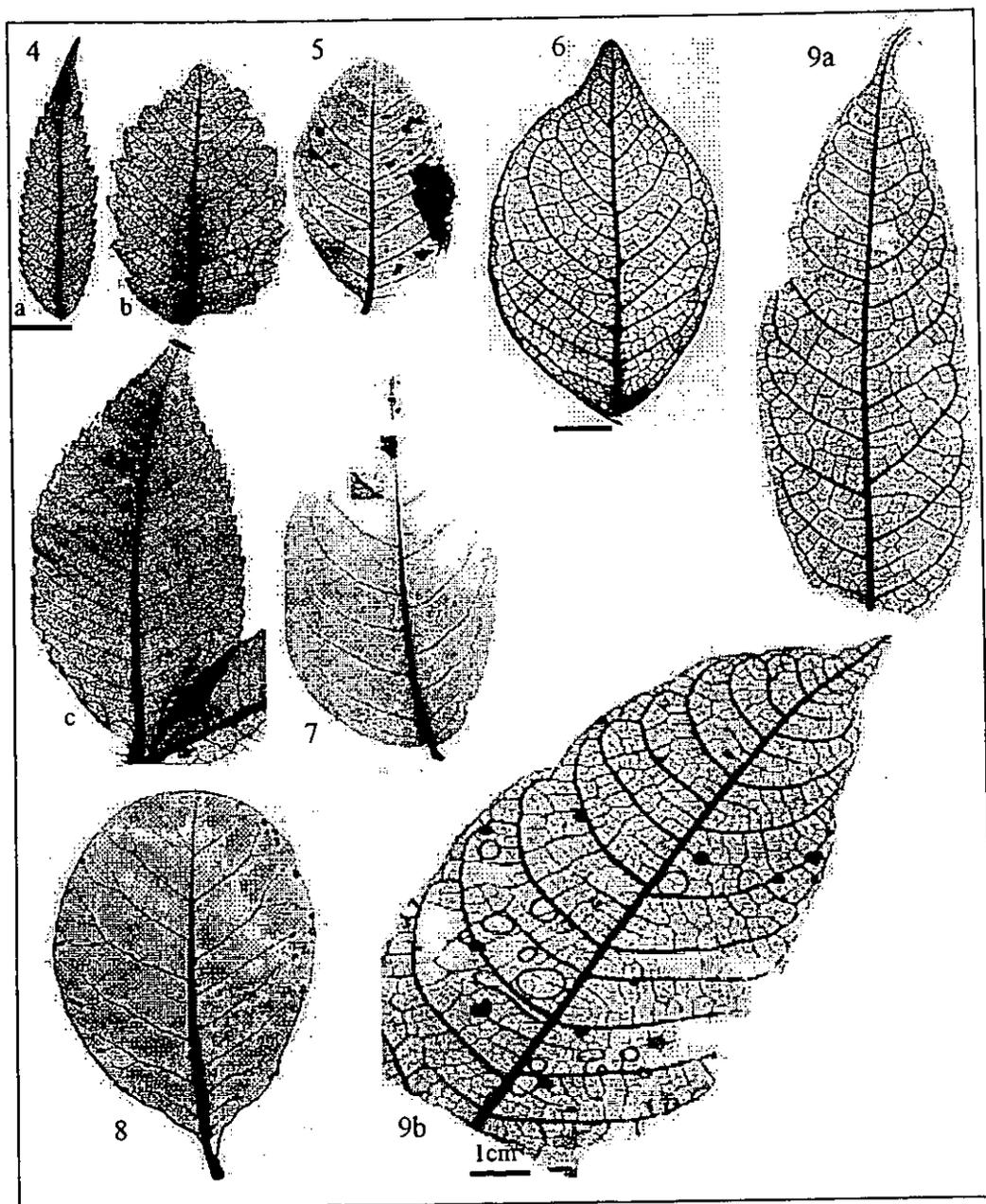
RESULTADOS

Descripción general de arquitectura foliar. (Figs. 4-21). Las especies del complejo '*Bursera simaruba*' poseen nervadura broquidódroma; *B. arborea* y *B. grandifolia* también presentan un patrón eucamptódroma. El patrón de las venas terciarias es reticulado al azar o reticulado ortogonal, con venación última marginal lobada, así como aréolas desarrolladas y vénulas simples. Los caracteres de este grupo son parecidos a los de las especies de *Protium*.

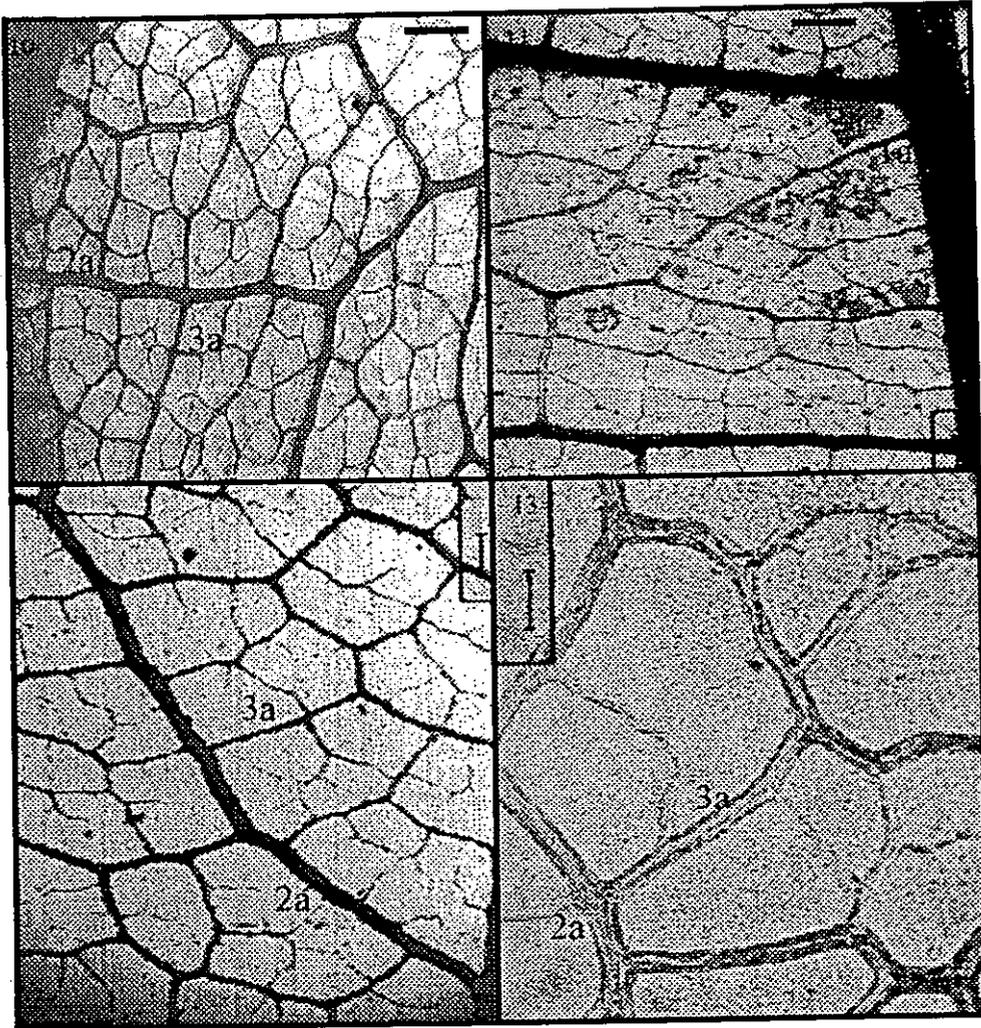
Los 'caajotes' presentan nervadura cladódroma, a excepción de *B. ariensis* que muestra algunas venas secundarias formando arcos; aparentemente puede ser pseudocladódroma. El patrón de las venas terciarias es simple, ya que no forma retículo, lo cual se considera ramificado abierto. Las venas últimas marginales son incompletas, excepto en *B. lancifolia*. Todas las especies presentan vénulas simples. La mayoría de las especies presentan aréolas imperfectas. La presencia de traqueoblastos es una característica de las especies de este complejo (Figs. 14-17).

La mayoría de las especies de la sección *Bullockia* presentan consistentemente nervadura semicraspedódroma, solo *B. bipinnata* y *B. diversifolia*, la tienen broquidódroma. Estas especies presentan hojas bipinnadas por lo que el patrón de venación correspondiente al foliólulo y no del folíolo, por lo que su patrón de venación no es comparable. El patrón de las venas terciarias en *Bullockia* es, en general, reticulado al azar, pero en *B. tecomaca* y *B. xochipalensis* es reticulado ortogonal; las venas últimas marginales son incompletas al igual que en la mayoría de las especies; las vénulas son ramificadas. El tipo de desarrollo en la aréola es imperfecta en *B. diversifolia*, *B. bipinnata*, *B. bicolor*, *B. copallifera* y *B. excelsa*, pero se presentan aréolas desarrolladas en *B. aloexyon*, *B. tecomaca*, *B. xochipalensis* y *B. glabrifolia*.

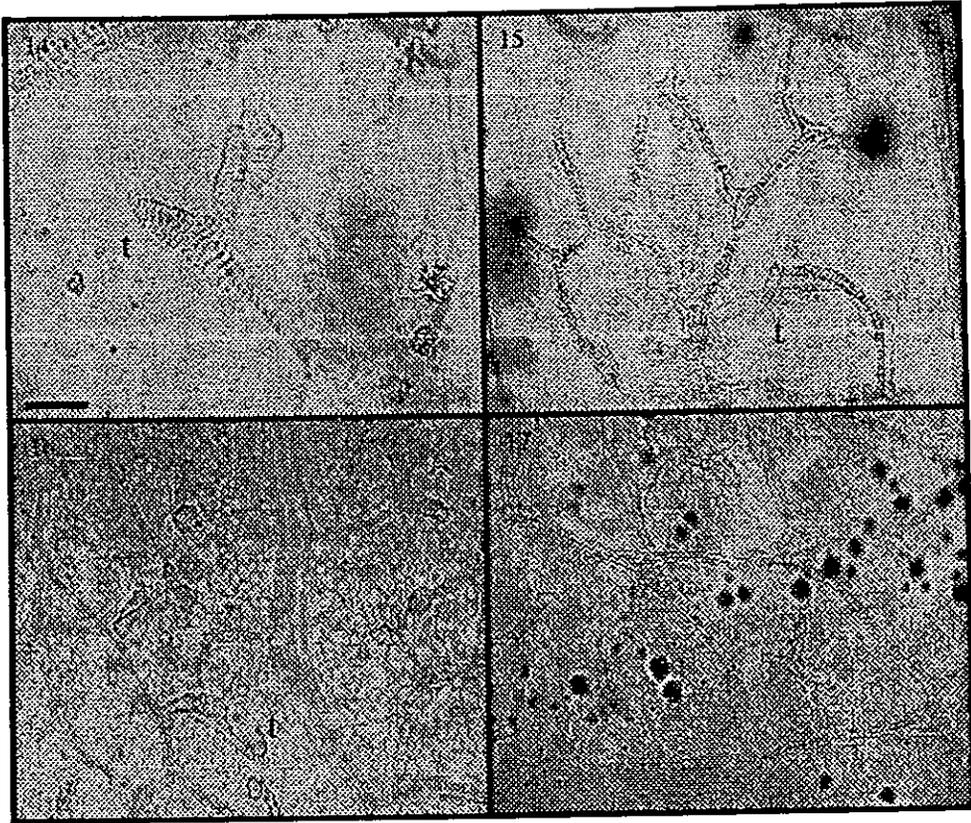
En cuanto a la forma del folíolo, la forma ovada se presenta en casi todas las especies, aunque es elíptica en *B. morelensis* y *B. bolivarii* y lanceolada en *B. bicolor* y *B. lancifolia*. El margen es entero, aserrado y dentado. El ápice y la base se presentan de manera diversa en cada una de las especies (Cuadro 3). La inserción de las hojas en forma general es sésil; la presencia de tricomas glandulares o pilosos se da en forma variada. En el grupo de los



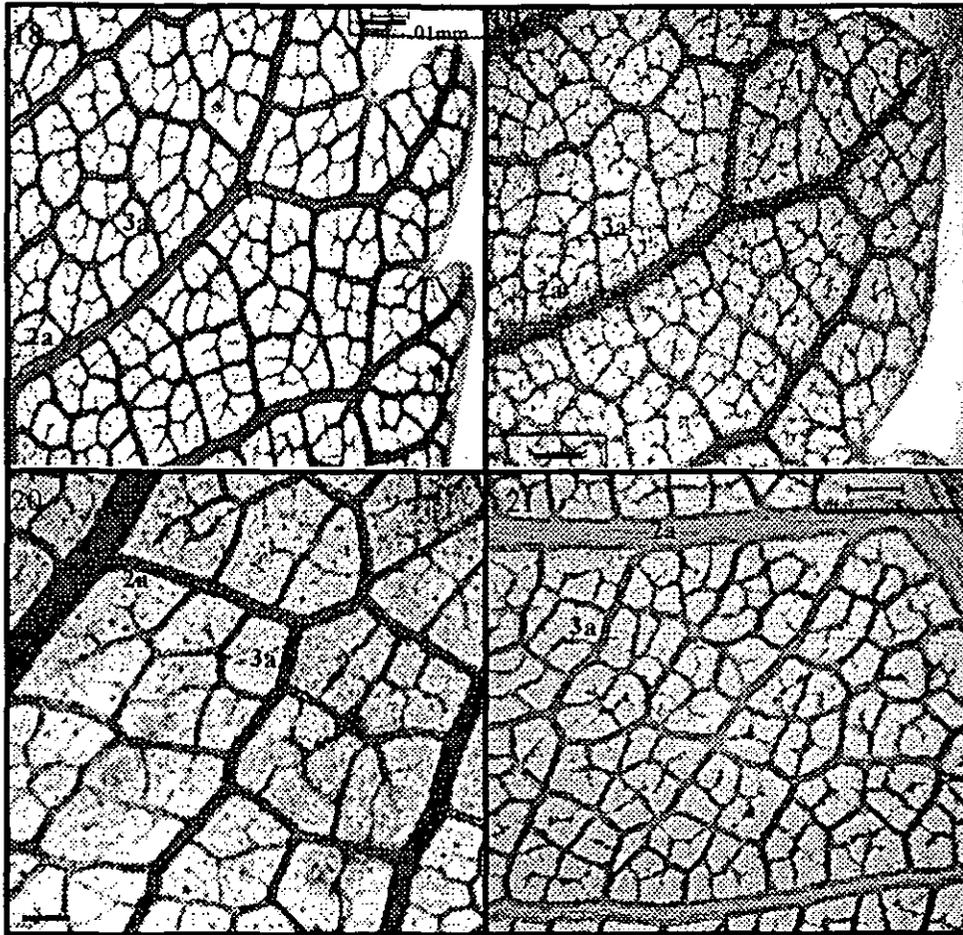
Figuras 4-9. Nervadura. 4a-c. Semicraspedódroma: 4a *B. xochipalensis*. 4b. *B. aloexylon*. 4c. *B. teomaca*. 5, 8 Cladódroma: 5. *B. discolor*. 8. *B. schlechtendalii*. 6, 7, 9a-b: Broquidódroma: 6. *B. grandifolia*. 7. *B. arborea*, 9a. *P. schippii*. 9b. *P. glabrum*.



Figuras 10-13. Patrón de las venas terciarias reticulado al azar con aréolas desarrolladas imperfectas. 10. *P. glabrum*. 11. *P. schippii*. 12. *B. longipes*. 13. *P. glabrum*. 1a, 2a, 3a corresponden a las venas primarias, secundarias y terciarias.



Figuras 14-17. Detalle de aréolas incompletas, patrón ramificado de las venas terciarias y traqueoblastos (t). 14. *B. ariensis*. 15. *B. lancifolia*. 16. *B. morelensis*. 17. *B. aptera*.



Figuras 18-21. Patrón reticulado de las venas terciarias, aréolas desarrolladas imperfectas y vénulas ramificadas de *Bursera* sección *Bullockia*. 18-19. Venas últimas marginales incompletas: 18. *Bursera xochipalensis*. 19. *B. diversifolia*. 20-21. detalle de aréolas imperfectas: 20. *B. aloexylon*. 21. *B. tecomaca*.

“cuajotes” por lo general no se presentan tricomas a excepción de *B. ariensis*; el raquis es alado y los catáfilos sólo se presenta en las especies de la sección *Bullockia*. Los catáfilos fueron observados en todas las especies de la sección *Bullockia*, mismos que varían de forma triangular u oblonga como en *B. xochipalensis*.

Los diagramas circulares de los ángulos de divergencia de las venas secundarias (basales, medias y apicales) con respecto a la vena primaria mostraron una tendencia consistente hacia los ángulos en un intervalo de 45 a 70 grados (Fig. 22). Aunque los valores de la mediana y la *f* de dispersión son aparentemente diferentes en cada especie, el tamaño de muestra (12 observaciones por especie) no permite concluir definitivamente acerca de si existen estados discretos que caractericen a grupos de especies dentro de *Bursera*. Así que, de confirmarse esa tendencia al aumentar la muestra, cada moda podría comportarse como un estado de carácter; el programa utilizado considera 25 observaciones. Este carácter no se incluyó en el análisis cladístico.

Descripción general de la anatomía del pecíolo (Figs. 23-32). El pecíolo normalmente tiene forma de cilindro en *Bursera* sección *Bursera*; en los “cuajotes” tiene la cara abaxial plana y en la sección *Bullockia* es de elipsoidal a triangular.

Todas las especies de *Bursera* estudiadas presentan una epidermis uniestratificada y cutinizada. En las especies de la sección *Bullockia* se encuentran tricomas glandulares y pilosos a excepción de *B. xochipalensis* y *B. tecomaca*; en cambio, las especies de “cuajotes” son glabras a excepción de *B. ariensis*. La corteza primaria está dividida en tres a nueve capas subepidérmicas y de tres a 12 capas de células de parénquima en la región interna. El número de haces vasculares varía entre las especies. Sin embargo, la tendencia es a que las especies de la sección *Bullockia* presenten más de diez haces vasculares, excepto en *B. bipinnata* y *B. copallifera*. Se observaron haces corticales en *B. aloexylon* y *B. grandifolia*.

Las especies de “cuajotes” poseen un cilindro vascular rodeado de un anillo continuo de fibras, excepto en *B. lancifolia* (Fig. 28), en cambio en las especies de la sección *Bullockia* se presenta un anillo de fibras discontinuo. El número de fibras es homogéneo en las especies de la sección *Bursera*, en cambio en la sección *Bullockia* es variable de uno a

cuatro. Existen diferencias en la abundancia de xilema y floema secundario en todas las muestras de pecíolo observadas entre especies. El floema secundario está constituido por elementos de tubos cribosos, células acompañantes, fibras floemáticas, parénquima floemático y canales de resina incluidos en el floema primario (Figs. 33-38). Solo en *B. xochipalensis*, *B. glabrifolia* y *B. aloexylon*, los canales de resina están contiguos a las células corticales. El número de canales varía entre las especies, aunque en general en las especies de la sección *Bursera* los canales son pocos excepto en *B. lancifolia* (Fig. 28). El xilema secundario está formado por vasos, fibras y parénquima. Este tejido forma también un cilindro, ya sea abierto o cerrado. Los haces vasculares colaterales no pierden su identidad.

Análisis cladístico. Se obtuvieron 18 caracteres de arquitectura foliar, nueve de ellos relacionados con los patrones de venación: nervadura, ángulos de divergencia de las venas secundarias, curso de las venas medias, curso de las venas secundarias, tipo de vena intersecundaria, relación de las venas terciarias con la vena media, patrón de las venas terciarias, venación última marginal, tipo de vénulas, presencia de traqueoblastos y tipo de aréolas. Otros caracteres morfológicos foliares también fueron considerados: forma de los folíolos, margen, ápice y base, inserción de las hojas, presencia de tricomas a lo largo de las venas, tricomas en las aréolas, raquis y catáfilos. De los 18 caracteres, ocho son binarios, nueve multiestado y sólo los ángulos de divergencia son continuos (Cuadro 2).

También se utilizaron 11 caracteres que corresponden a la anatomía de pecíolo: forma del pecíolo en sección transversal, número haces vasculares, número de canales de resina, disposición de las fibras, capas de fibras, canales rodeados por floema, canales flanqueados por fibras, canales flanqueados por corteza, presencia de tricomas simples, presencia de tricomas glandulares y presencia de haces corticales. De estos 11 caracteres, siete son binarios y los demás multiestado (Cuadro 2).

El análisis produjo cuatro cladogramas igualmente parsimoniosos con una longitud de 246 pasos, índice de consistencia de 34 e índice de retención de 58. Se eligió uno de los cladogramas para su análisis (fig. 53) a partir de esta fuente de caracteres el género *Bursera* se reconoce como grupo monofilético; al igual que la sección *Bullockia* y el grupo de los "cuajotes" se reconocen como grupo natural.

La sección *Bullockia* se caracteriza por tener: raquis alado, presencia de catáfilos, dos lóculos, dos valvas en el fruto y radícula delgada en sus plántulas. También se reconoce la existencia de dos subgrupos con semilla ovoide y pseudoarilo que lo cubre en más de 2/3 partes y las especies que poseen semilla lenticular y pseudoarilo que cubre menos de 2/3 partes (Fig. 54). Los "cuajotes" se caracterizan por su nervadura cladódroma en organismos adultos y plántulas, traqueoblastos, aréolas incompletas y forma multilobada en hojas cotiledonares. Las especies del complejo *B. simaruba* no presentan sinapomorfias que lo integren como grupo natural.

A continuación se presentan los diagramas circulares, figuras de pecíolo, cladograma y morfología del fruto y las descripciones del patrón de venación y la anatomía del pecíolo para cada especie estudiada; así como las características morfológicas de cada una y los ejemplares revisados.

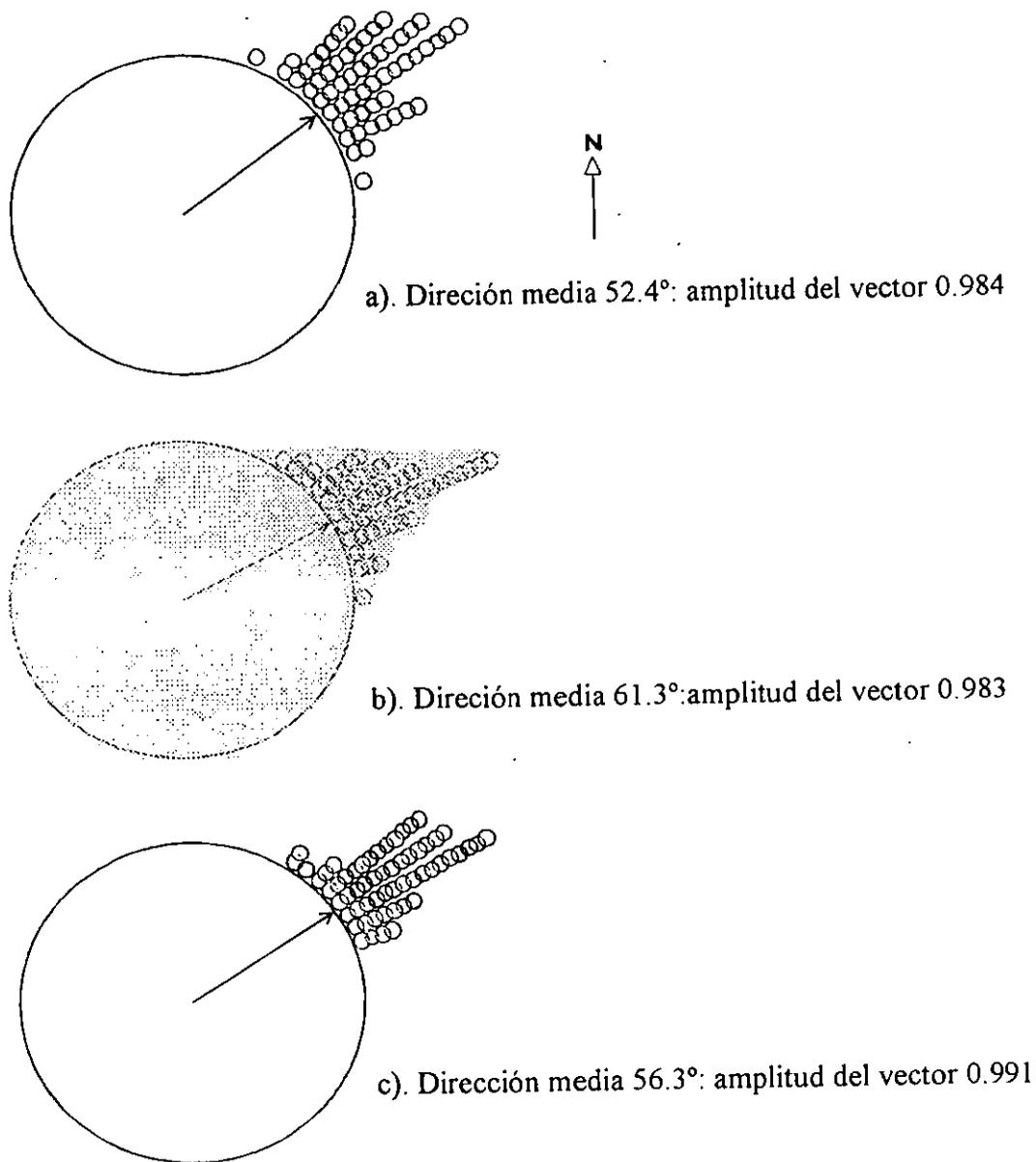
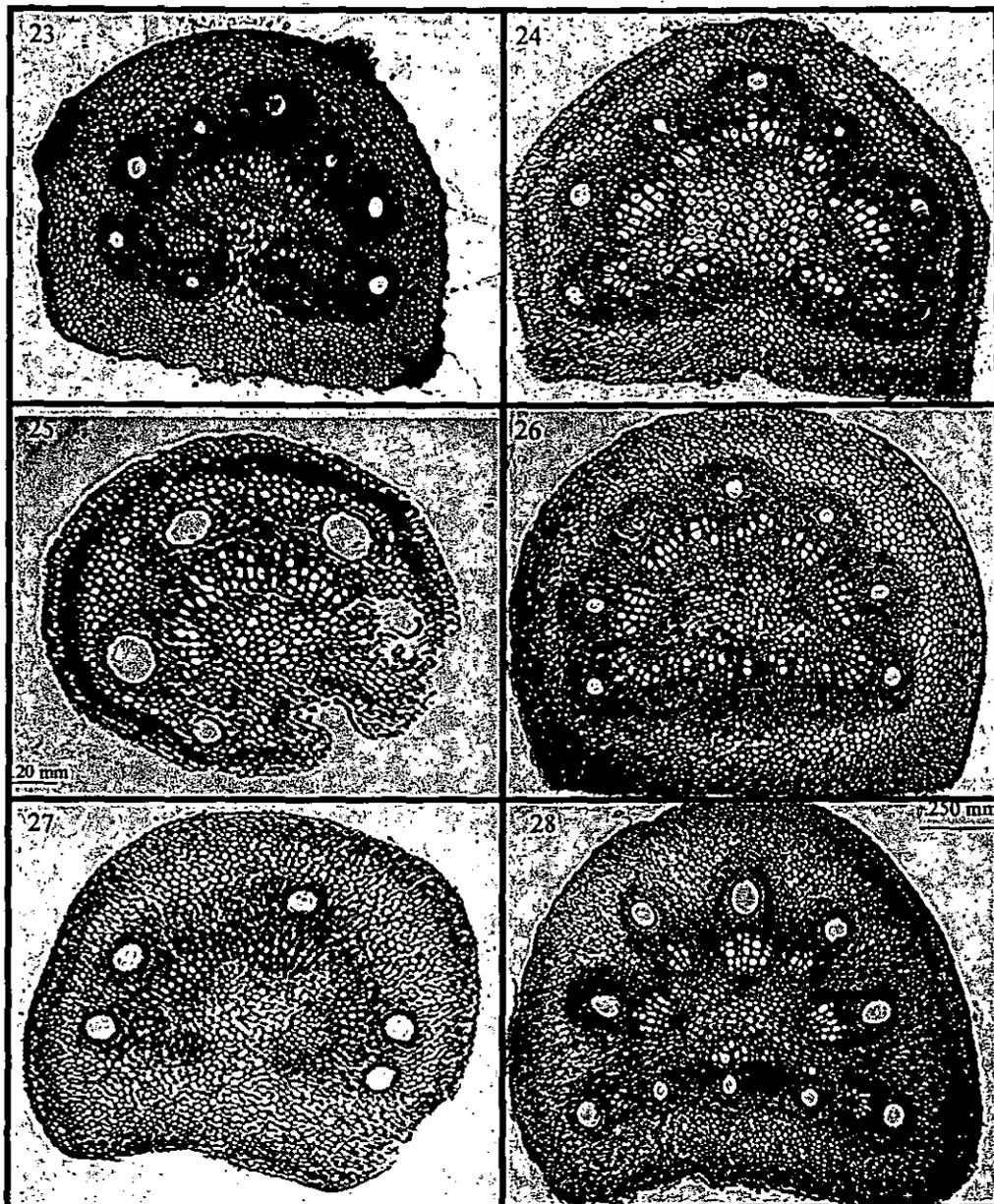
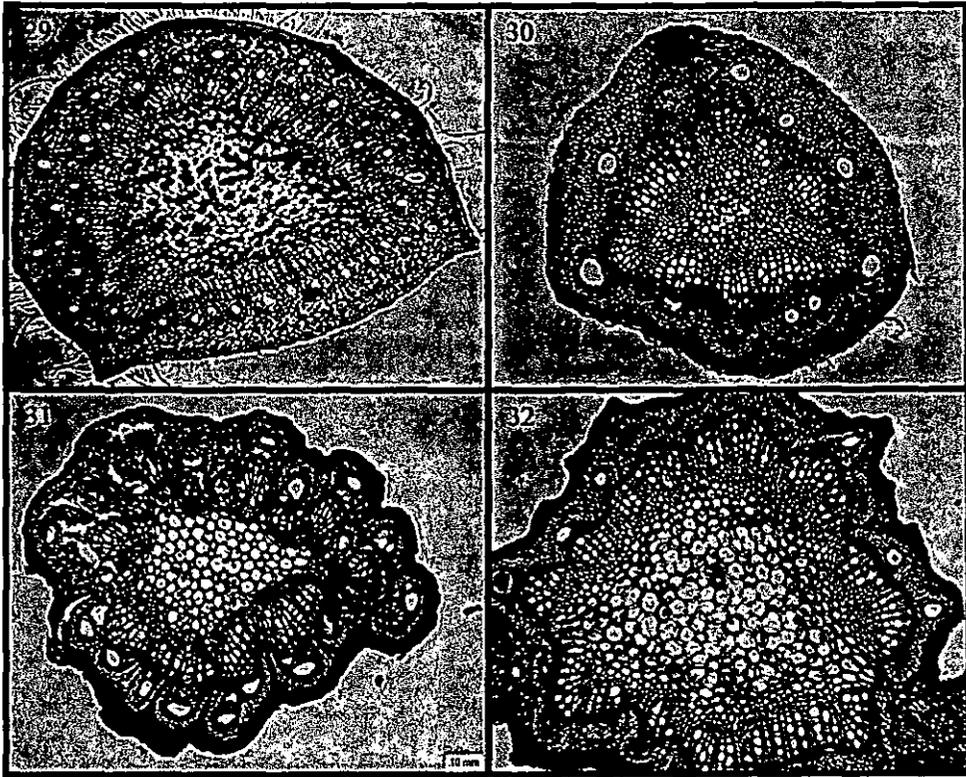


Fig. 22. Diagramas circulares de los datos de distribución de ángulos de divergencia de las venas secundarias a). Región apical, b). Región basal y c). media



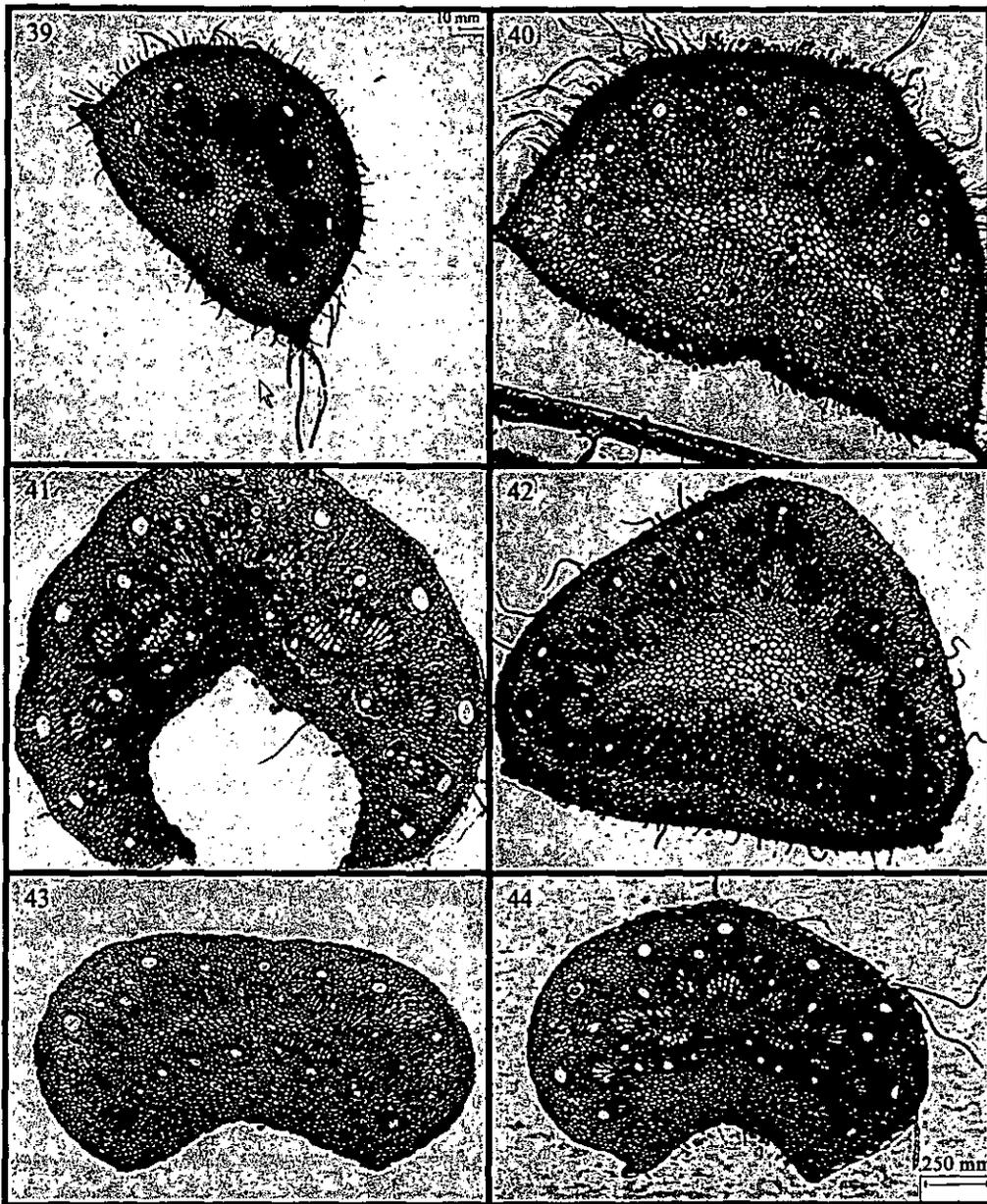
Figuras 23-28. Pecíolos de las especies de "cuajjotes" con la cara abaxial plana o casi plana. 23. *B. ariensis*. 24. *B. fagaroides*. 25. *B. aptera*. 26. *B. discolor*. 27. *B. schlehtendalii*. 28. *B. lancifolia*.



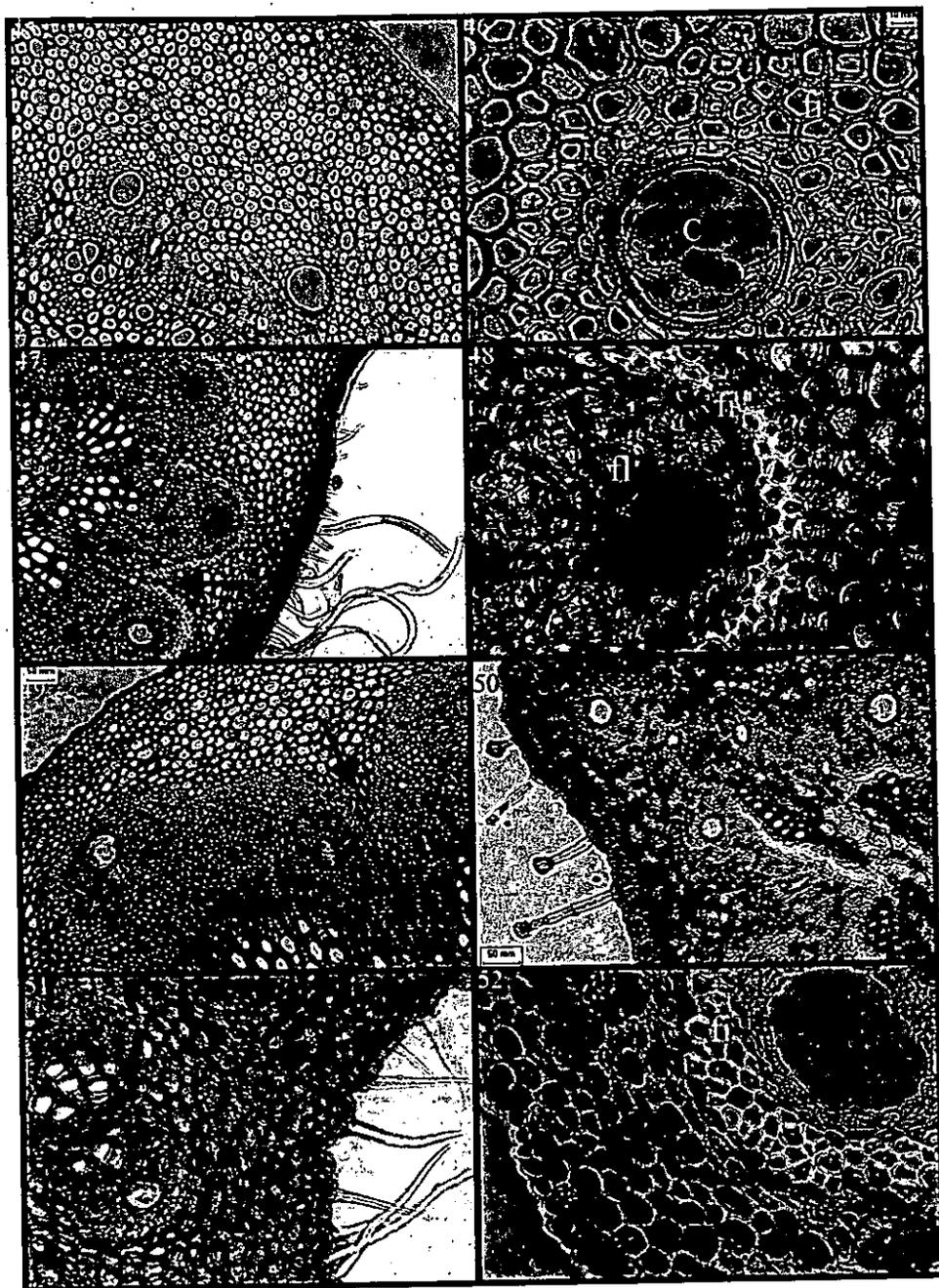
Figuras 29-32. Pecíolos de las especies del complejo *B. simaruba*: Triangular y/o cilíndrico. 29. Triangular, *B. grandifolia*. 30-32. Cilíndrico: 30. *B. longipes*. 31-32. *P. glabrum*.



Figuras 33-38. 33. Detalles de peciolo. Banda de fibras (fi) continuas y canales (c) insertos en floema (fl): 33. *B. ariensis*. 34. *B. schlechtendalii*. 35. *B. discolor*. 36. *B. grandifolia*. 38. *P. glabrum*. 37. Haz vascular medular (flecha), *P. schippii*.



Figuras 39-44. Forma del peciolo de la sección *Bullockia*. 39, 40, 42. Triangular. 39. *B. bipinnata*. 40. *B. copallifera*. 42. *B. excelsa*. 41,43,44. Elíptica. 41. Márgenes convergentes, *B. aloexylon*. 43-44. Sin márgenes convergentes. 43. *B. tecomaca*. 44. *B. glabrifolia*.



Figuras 45-52. Detalles del pecíolo de la sección *Bullockia*. 45-46. Tejido cortical y canales (c), *B. tecomaca*. 47. Tricomas pilosos y fibras discontinuas (fi), *B. copallifera*. 48. Detalle de canal en floema (fl), *B. copallifera*. 49. Banda de fibras discontinuas, *B. excelsa*. 50. Tricomas glandulares, *B. bicolor*. 51. Tricomas pilosos, *B. aloexylon*. 52. Banda continua de tres hileras de fibras. *B. bipinnata*.

Cuadro 2. Caracteres y estados de caracter de *Bursera*.

0. Tipo de venación: broquidódromo (b); semicraspedódromo (s); cladódromo (c); eucamptódromo (e).
1. Curso de las venas secundarias de la región media de los folíolos: recurvado (c); recto (r); ramificado (b); zig-zag (z).
2. Tipo de venas intersecundarias: compuesto (c); simple (s).
3. Relación de venas terciarias con relación a la vena media: agudo – agudo (f); recto-recto (j); obtuso-obtuso (n); agudo-recto (g); recto-agudo (i); obtuso-recto (m).
4. Modelo de venas terciarias: reticulado al azar (r); reticulado ortogonal (o); ramificado (b).
5. Tipo de venación última marginal: lobada (l); incompleta (i).
6. Tipo de vénulas: ramificado (b); simple (s).
7. Presencia de traqueoblastos: ausente (0); presente (1).
8. Tipo de desarrollo en la aréola: bien desarrollado (w); imperfecto (i); incompleto (o).
9. Forma de los folíolos: ovado (o); lanceolado (l); obovado (b); elíptico (e); linear (i).
10. Margen de los folíolos: entero (e); aserrado (s); dentado (d).
11. Ápice de los folíolos: acuminado (A); atenuado (d); agudo (a); obtuso (o); retuso (4).
12. Base de los folíolos: agudo (a); obtuso (o); redondeado (r); cuneado (c).
13. Inserción de folíolos: peciolado (p); sésil (s).
14. Tricomas a lo largo de las venas: ausente (0); presente (1).
15. Tricomas en las aréolas: ausente (0); presente (1).
16. Forma del raquis: simple (s); alado (w).
17. Catáfilos: ausentes (0); presentes (1).
18. Pecíolo en sección transversal: (e) elíptico, (t) triangular, (l) cilíndrico.

19. Número haces vasculares: de 15-19 (d); de 7 a 9 (b); de 20-30 (e); de 4 a 7 (a); de 9 a 14 (c).
20. Número de canales de resina: de 21 a 30 (c); de 13 a 21 (b); de 5 hasta 11 (a); mas de 30 (d)
21. Disposición de las fibras que rodean al floema: continuo (c), discontinuo (d).
22. Número de capas de fibras: 2 y 4 (b); hasta 5 (c); normalmente 2 (a).
23. Canales rodeados completamente por floema: presente (0); ausente (1).
24. Canales adyacentes a fibras: ausente (0); presente (1).
25. Canales adyacente a corteza primaria: ausente (0); presente (1).
26. Tricomas simples: ausente (0); presente (1).
27. Tricomas glandulares: ausente (0); presente (1).
28. Haces corticales: ausente (0); presente (1).
29. Corteza secundaria: no exfoliante (b); exfoliante (a).
30. Inflorescencias: paniculadas (a); racimosas (b); axilares (d).
31. Flores masculinas: 4 y 5 meras (a); 4-meras (b); 5-meras (c).
32. Flores femeninas: 4-meras (o); 5-meras (c); 3-meras (b); 3 y 5 meras (a).
33. Lóbulos del cáliz: triangulares (t); ovados (o).
34. Pétalos: ovados (a); oblongo-lanceolados (o); triangular-lanceolados (c); ovado-lanceolados (d).
35. Número de lóculos del ovario: 4; 3; 2.
36. Número de valvas del fruto: 4; 3; 2.
37. Forma de la semilla: trígono (a); subesferoideo (b); ovoide (c); lenticular (d); intermedia (ovoidea-comprimida) (e).
38. Pseudoarilo: cubre toda la semilla (a); cubre más de 2/3 partes de la semilla (b); cubre menos de la mitad (c).

39. Forma de los cotiledones: trilobado (t); multilobado (m).
40. Forma de la radícula: tuberosa (t); delgada (d).
41. Forma del margen de los protófilos: dentado (d); aserrado (a).
42. Forma del raquis en plántulas: alado (a); desnudo (d).
43. Tipo de venación en protófilos: broquidódromo (b); semicraspedódromo (s); cladódromo (c).

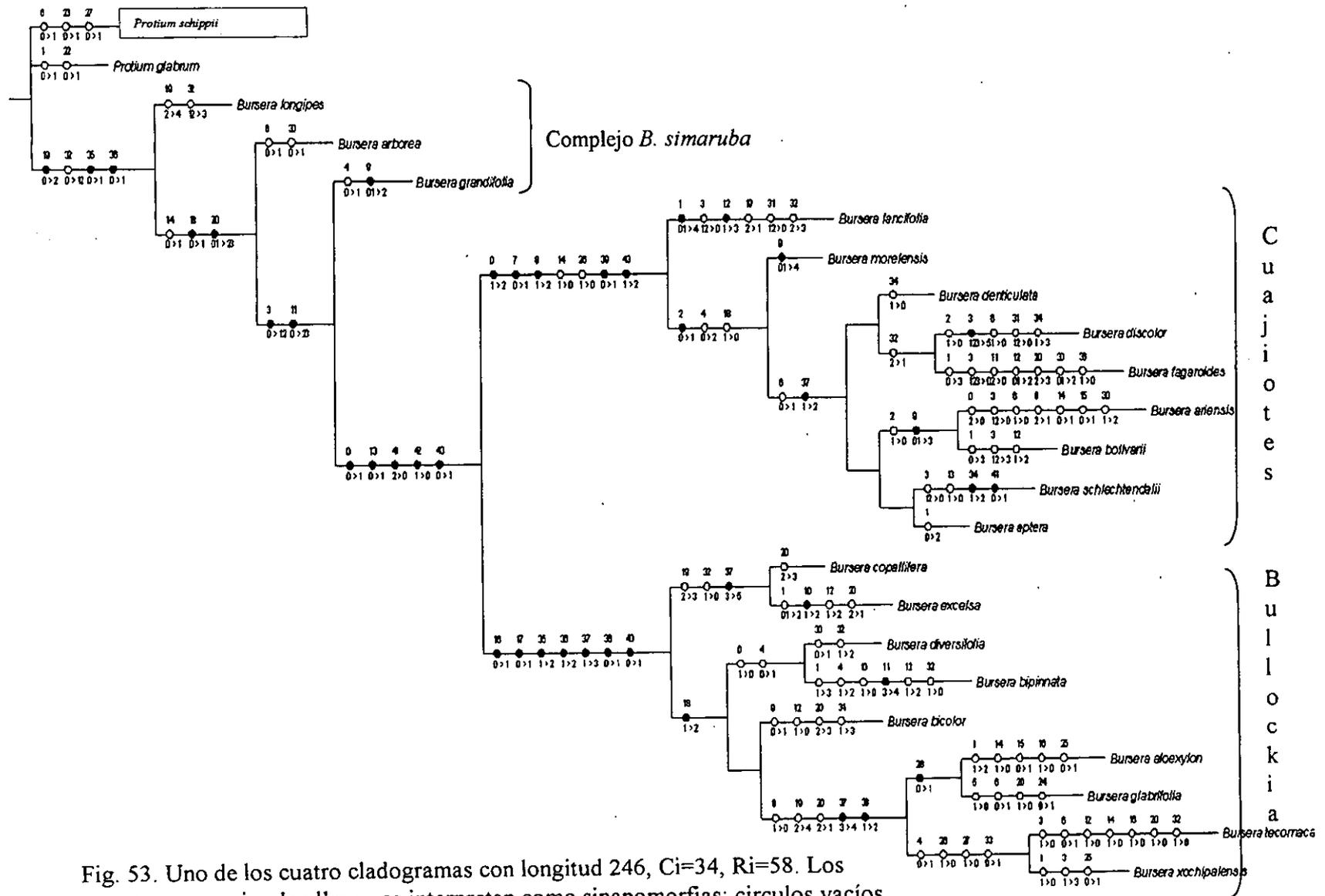


Fig. 53. Uno de los cuatro cladogramas con longitud 246, Ci=34, Ri=58. Los caracteres con círculos llenos se interpretan como sinapomorfias; círculos vacíos caracteres homoplásicos.

Morfología de la semilla

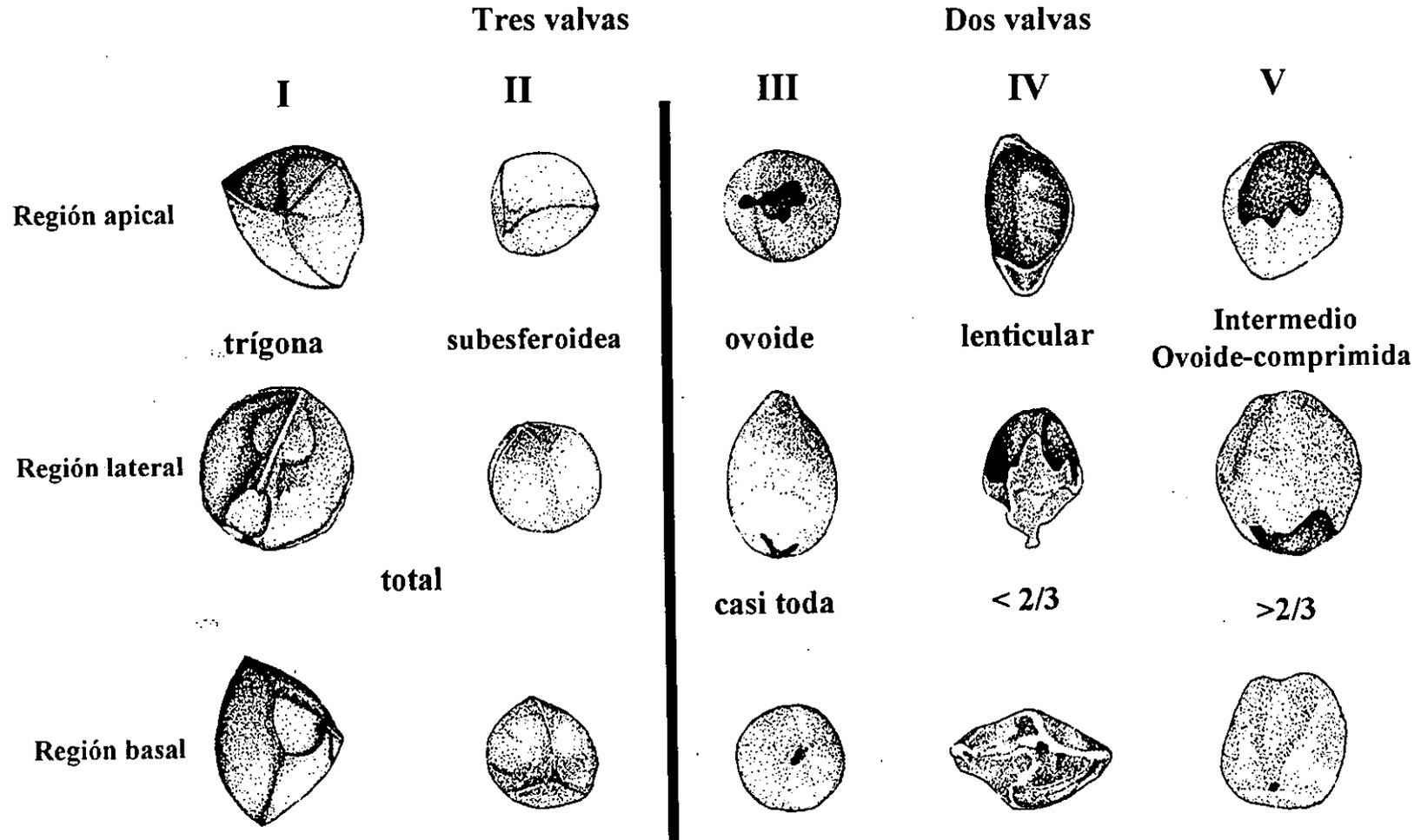


Figura 54. Se muestran los cinco tipos de semillas observados en el género *Bursera*. (Ilustr. D. Espinosa)

Descripciones morfológicas, de arquitectura foliar y anatomía del pecíolo.

Especies de la sección *Bullockia*

Bursera aloexylon Shiede. **Árbol** de 3.5-5 m de alto; corteza del tronco gris rojiza no exfoliante con aroma intenso y dulce. **Hojas** de 5-12 X 4-7 cm, con 2-5 pares de folíolos; haz glabrescente en la madurez y envés espaciadamente veloso; alas del raquis hasta de 5 mm de ancho; folíolos laterales elípticos, 1.5-4 X 1-3 cm; base obtusa; ápice obtuso o redondeado; margen grueso, obtuso a redondeado, crenado-dentado, oblanceolado. **Catáfilos** triangulares. **Inflorescencias** panículas de 1.5 cm de largo, con cerca de 3-4 flores. **Flores** tetrámeras; cáliz con lóbulos triangulares de alrededor de 0.7 X 0.5 mm, verdes, con pétalos glandulares capitados; pétalos oblanceolados a elíptico-oblanceolados, de alrededor de 3.6 mm X 1 cm, ligeramente capitado piloso. **Frutos** son drupas bivalvadas obovoides, algo comprimidas, glabras, de 1 X 0.8 cm, pedicelos de alrededor de 1cm de largo; semilla lenticular de alrededor de 0.5 X 0.8 cm, con pseudoarilo anaranjado, cubriéndola menos de 2/3 partes.

Arquitectura foliar. Lámina ovada y asimétrica, base obtusa y cuneada para folíolos impares, ápice generalmente agudo, margen aserrado. **Nervadura** semicraspedódroma (Figs. 4b, 20). **Vena primaria** con recorrido recto. **Vena secundaria** con ángulos agudos moderados de (45°-60°) y ángulos generalmente de 70° en la base; recorrido ramificado; arcos con ángulos agudos. **Venas intersecundarias** compuestas sin vena intramarginal. **Venas terciarias** relación recta-recta con respecto a los lados exmedial y admedial; modelo reticulado al azar; relación con la vena media en ángulo obtuso, disposición predominantemente alterna. Trayectoria de **venas cuaternarias** ortogonal. **Vena última marginal** incompleta con **vénulas** libres en el margen. (Fig. 20). **Vénulas** ramificadas. **Aréolas** bien desarrolladas con disposición al azar de forma irregular y con presencia de tricomas simples.

Anatomía de pecíolo. Pecíolo de forma elipsoidal con márgenes convergentes. (Fig. 41). Tricomas simples y glandulares. Epidermis uniestratificada. Corteza primaria con tres capas de colénquima, dos capas de parénquima cortical interno en los valles y 11 capas en las crestas. Cuatro haces corticales, dos en cada uno de los márgenes. Cilindro vascular con 11-13 haces vasculares, rodeado de 2-3 capas de fibras en anillo discontinuo. Floema constituido de tubos cribosos, células acompañantes, fibras, parénquima floemático y de 22 a 26 canales de resina insertos en floema. Xilema con vasos, fibras y parénquima xilemático. Médula parenquimática.

EJEMPLARES EXAMINADOS. **Guerrero:** mpio. Xalitla al W del km 211, *Kruse 2766*, (ENCB); mpio. Xalitla km 35 por la brecha a Sn Juan Tetelcingo, *Toledo-Blanco-Cabrera 427*, (ENCB); mpio. Zumpango del Río, Xalitla, *Rzedowski 35840*, (ENCB); mpio. Copalillo a 4 km al NW de Papalutla camino a Atenango, *Rzedowski 366980*, (ENCB); mpio. Mezcaltepec, 10 km después de Taxco, carr. Taxco-Iguala, *M. T. German, F. Guevara y J. Trejo 487*, (ENCB); mpio. Tlapa 12 km al S de Olinala camino a Tlapa, *E. Martínez 1162*, (ENCB). **Puebla:** mpio. Jolalpan, paraje Suchitlan a 3 km a NW de Tlaucingo, *F. Ramos s. n.* (CHAP); mpio. Izúcar de Matamoros, alrededores de San Isidro a 2 km de Raboso, *E. Guizar s.n.* (CHAP).

Bursera bicolor (Willd.) Engl. **Árbol** de 4-10 (15) m de alto, tronco de 30 cm de diámetro; corteza gris no exfoliante. **Hojas** de 18-25 (30) cm de largo; 13-17 folíolos sésiles, haz, en la juventud, espacialmente glandular-puberulento en la madurez, glabro y lustroso; envés densamente blanco-tomentoso; raquis alado; folíolos 5-10 X 2 cm, lanceolados, base oblicuamente obtusa; ápice agudo o acuminado; margen aserrado, frecuentemente revoluto. **Catáfilos** triangulares rojos, verdes o cafés. **Inflorescencias** panículas tirsoideas de 7-16 cm de largo con 8-30 flores. **Flores** tetrámeras con lóbulos del cáliz lanceolados o triangulares, de 2-4.5 mm de largo; pétalos oblanceolados, de 4.5-7 mm de largo, rosa pálido y pilosos. **Frutos** drupas bivalvadas ovoides, de 9.5-13 mm de largo, acuminadas,

levemente glandulosas; semilla ovoide de 7-8 mm de largo, pseudoarilo cubriendola casi totalmente con excepción del ápice.

Arquitectura foliar. Lámina lanceolada y simétrica, base aguda y algunos rara vez cuneada, ápice atenuado y margen aserrado. **Nervadura** semicraspedódroma. **Vena primaria** con recorrido recto y masivo. **Venas secundarias** con ángulo de divergencia de agudo a moderado (50° - 65°), variación en el ángulo de divergencia en el ápice es más obtuso; recorrido recto con arcos agudos. **Venas intersecundarias** compuestas, sin venas intramarginales. **Venas terciarias** relación recta-recta con respecto a los lados exmedial y admedial, modelo reticulado al azar, con disposición predominantemente opuesta. **Venas cuaternarias** orientadas al azar. **Venación última marginal** incompleta. **Vénulas** ramificadas. **Aréolas** imperfectas. Abundantes tricomas pilosos en el envés.

Anatomía de peciolo. Peciolo de forma elíptica con presencia de tricomas glandulares y pilosos (Fig. 50). Epidermis uniestratificada. Corteza primaria con 4-5 capas de colénquima y de 5-15 capas de parénquima cortical interno y material ergástico. Cilindro vascular con 27 haces vasculares, rodeado de cuatro capas de fibras en anillo discontinuo. Floema con tubos cribosos, células acompañantes, fibras y parénquima floemático con 50-58 canales de resina. Xilema con vasos, fibras y parénquima xilemático. Médula parenquimática.

EJEMPLARES EXAMINADOS. Guerrero. mpio. Coatlan del río a 4 km al NE de Michapa, Morelos, *S. Rocha y Monroy Martínez* s.n. (ENCB); mpio. Talamo a 14 km al SO de Talamo, carr. a Zirándaro-Guayameo, *S. C. Soto, G. Silva* 4362, (ENCB); mpio. Chilpancingo a 8 km al NW Chilpancingo sobre la carretera Chichihualco, *Rzedowski* 22730, (ENCB). Michoacán: mpio. Arteaga, 30 km al NE de Arteaga sobre la carretera a Cuatro Caminos Michoacán, *Rzedowski* 26635, (ENCB); mpio. Tanbiscatio, 6 Km al SW de los Chivos, *J.C. Soto* 3620, (MEXU). Puebla: mpio. Jolalpan proximidades a Zacacuautla, *E. Guizar*, s. n. (CHAP); mpio. Teotlalco, paraje las organeras a 4 km de Tetlal, *E. Guizar* 1386, (CHAP).

Bursera bipinnata. (Moc. & Sessé ex DC.) Árbol o arbustos dióicos, de 6 (10) m de alto; tronco de 25 cm de diámetro; corteza gris a gris-rojiza, lisa no-exfoliante. **Hojas** una vez pinnadas, con frecuencia son parcialmente bipinnadas con 3-4 (8) pares de pinnas (con 1-5 (8) pares de folíolos secundarios) en la base haz lustrosos y de textura cartácea; raquis y raquillas angostamente alados; folíolos sésiles o subsésiles; a menudo en la misma hoja pueden ser lineares, oblongos, elípticos a ovados; base cuneada; ápice redondeado a agudo y margen entero a trilobado. **Catáfios** anchamente triangulares a lanceolados, pubescentes, principalmente en el ápice. **Inflorescencias** pseudoracimosas a paniculiformes de 2-6 cm de largo. **Flores masculinas** tetrámeras, lóbulos del cáliz angostamente triangulares, de 1.5-2.5 X 0.6-0.7 mm; pétalos blanquecinos a amarillentos oblanceolados de 1.8-2.5 X 0.7-0.8 mm; estambres subiguales, dispuestos en dos series; filamentos de 0.8-1 cm de largo; anteras ovado-oblongas de 0.4-0.5 mm de largo; **flores femeninas** similares en forma y tamaño, pétalos más cortos que los sépalos; ovario glabro; estaminodios conspicuos. **Fruto** drupa bivalvada, obovoide, de 6-9 X 4-5 mm; semilla de 5-6 X 3.5-5 mm, algo comprimido, negro en la parte expuesta, recubierta casi totalmente por pseudoarilo rojo.

Arquitectura foliar. Lámina ovada y asimétrica, base redondeada y asimétrica, ápice retuso y margen entero. **Nervadura** broquidódroma. **Vena primaria** recorrido en zig-zag y masiva. **Venas secundarias** con ángulos agudos (60°-70°) y variaciones en los ángulos de base y ápice irregulares; recorrido en zig-zag, ramificado y grosor moderado, con arcos uniéndose a las secundarias superadyacentes en ángulo agudo. **Venas intersecundarias** simples o compuestas sin vena intramarginal. **Venas terciarias** en la región exmedial y admedial con ángulos obtuso-obtuso, ramificaciones de venas terciarias con un cuarto orden y orientadas hacia el eje foliar; recorrido simple; relación con la vena media aproximadamente longitudinal o paralela a la vena media. **Vena última marginal** incompleta. **Vénulas** trifurcadas. **Aréolas** incompletas. Tricomas pilosos en la venas.

Anatomía de peciolo. Peciolo de forma elipsoidal o triangular con márgenes opuestos, con presencia de tricomas pilosos simples y cortos. Epidermis uniestratificada. Corteza primaria con 3-6 capas de colénquima y cuatro capas de parénquima cortical interno en los valles y seis capas en las crestas. Cilindro vascular con 5-9 haces vasculares, rodeado de 2 a 3 capas de fibras en anillo completo (Fig. 52). Floema con tubos cribosos, células acompañantes, fibras y parénquima floemático, con 11 canales de resina; canales de resina rodeados por fibras. Xilema con vasos, fibras y parénquima xilemático. Médula parenquimática.

EJEMPLARES EXAMINADOS. **Edo. de México:** 8 km al SW de Luvianos sobre el camino a Nanchititla, *Rzedowski 20744*, (ENCB). **Morelos:** mpio. San Tetelco a 26 km al SE de Cuautla, *S. Rodríguez 1367*, (ENCB); mpio. Jantetalio a 3 km al S de Chalactzingo, *R. López 213*, (ENCB). **Guanajuato.** mpio. Pénjamo, Cerro de las cruces, *A Martínez 186*, (ENCB). **Oaxaca:** Mpio. Ixtla San Miguel del Río, *F. Ventura 16365*, (ENCB). **Jalisco:** mpio. Venustiano Carranza, el jazmín, *R. Lamas, S. Martínez 1143*, (ENCB).

Bursera copallifera (DC.) Bullock. **Árbol** o arbusto de 1.5-7 m de alto; diámetro del tronco 20-40 cm; corteza gris, no exfoliante. **Hojas** de 9-17 cm de largo con 7-14 pares de folíolos, haz parcialmente hirto; envés ligeramente tomentoso; raquis con alas; folíolos laterales de 1.5-3 (5) cm de largo; elípticos, oblongos o lanceolados, base obtusa, ápice agudo a redondeado y margen aserrado-crenado. **Catáfilos** triangulares agudos o acuminados. **Inflorescencias** panículas tirsoideas de 1.8 cm de largo con flores aglomeradas; **flores** tetrámeras, sépalos libres, de 1.5-3 mm de largo, lanceolados y agudos; pétalos oblanceolados-estipulados, cuculados de 2 mm de largo, amarillos o amarillo-anaranjados, ápice mucronado. **Fruto** drupa bivalvado, ovoide a esférico, de 5.2-7-10 X 4-6 mm, glabras; semilla ovoide-comprimida, pseudoarilo cubriéndola en su totalidad, o con una pequeña región desnuda y oscura en el ápice.

Arquitectura foliar. Lámina ovada-oblonga y simétrica, base obtusa, ápice obtuso, margen serrado. **Nervadura** broquidódroma. **Vena primaria** con recorrido sinuoso y tamaño moderado. **Venas secundarias** con ángulo agudo ancho, casi recto, (80°-85°); recorrido ramificado y curvado uniformemente, grosor moderado, arcos en ángulos agudos. **Venas intersecundarias** simples sin venas intramarginales. **Venas terciarias** exmediales y admediales con ángulo recto-agudo; modelo reticulado al azar, relación con la vena media longitudinal en ángulos rectos. **Venación última marginal** incompleta. **Vénulas** simples y libres en forma curveada. **Aréolas** imperfectas de forma irregular.

Anatomía de pecíolo. Pecíolo de forma triangular con márgenes convergentes o no con tricomas de tipo pilosos y glandulares (Fig. 40). Epidermis uniestratificada. Corteza primaria con 4-8 capas de colénquima, 6-8 capas de parénquima cortical interno en los valles y de 9-13 capas en las crestas. Cilindro vascular con 5-7 haces vasculares, rodeado de 2-3 capas de fibras formando un anillo discontinuo alrededor del floema. (Fig. 47 y 48). Floema con tubos cribosos, células acompañantes, fibras y parénquima floemático con 31-38 canales de resina; canales con 10-14 células epiteliales. Xilema con vasos, fibras y parénquima xilemático. Médula parenquimática.

EJEMPLARES EXAMINADOS. **Guerrero:** mpio. Mexcaltepec, 110 km después de Taxco, carretera Taxco-Iguala, *M. T. Germán y F. Guevara* 488, (ENCB); mpio. Chilpancingo, Salto Valadez a 3 km al N de Mazatlán, *L. S. Rodríguez y A. Patiño* 1440, (ENCB); mpio. Tres Cruces, Tlalchapa ejido de Chapultepec, *C. Aguirre B.* 100-8, (ENCB); mpio. Taxco, 5 km al Oeste de Tepecuacalco de Trujas, *J-C. Perea* 08, (ENCB); mpio. Atenenago del Río, rumbo al municipio de Copalillo, *Blanco, Toledo y Cabrera* 677, (ENCB). **Michoacán:** 3 km al N de Melchor Ocampo, sobre la carretera Tuzantla, *Rzedowski* 35529, (ENCB). **Puebla:** mpio. Jolalpan 3 km al NW de Zacacautla, *E. Guizar* s. n. (CHAP); mpio. Jolalpan Rumbo a Xochitepec, *E. Guizar* s. n. (CHAP); mpio. Teotlalco, Tierra de agricultura, *E. Guizar* s.n. (CHAP).

Bursera diversifolia Rose. Árbol o arbusto de 1.5-4 m de alto; corteza gris y lisa; tronco de 20 cm de diámetro. Hojas de 4-10 X 1.4 cm, con 6-10 pares de folíolos; haz esparcidamente hirsuto, envés blanco y veloso; folíolos basales y apicales simples, los demás compuestos con 1-2 pares de foliolulos; raquis con alas enteras de hasta 1.7 mm de ancho; folíolos 6-19 X 4-9 mm; elípticos, lanceolados u oblongos, base obtusa, ápice agudo crenado o aserrado. Catáfilos triangulares. Inflorescencias racimosas, de 1.5-2.5 cm de largo; pedicelo de 1 mm de largo. Flores tetrámeras; sépalos libres, lanceolados de alrededor de 1.1 X 0.6 mm, pilosos; pétalos amarillos, oblongo-oblancoeados. Fruto drupa bivalvada, globoso, de 6 X 5 mm, glabro; semilla ovoide, cubierta casi en su totalidad, excepto en la parte apical, por pseudoarilo amarillo rojizo.

Arquitectura foliar. Lámina ovada simétrica y asimétrica, base obtusa, ápice obtuso, margen aserrado. **Nervadura** broquidódroma. **Vena primaria** con recorrido sinuoso y tamaño masivo. **Venas secundarias** con ángulo agudo ancho (70°); venas gruesas; recorrido recto, con arcos en ángulos-agudos y encerrados por arcos secundarios. **Venas intersecundarias** compuestas sin venas intramarginales. **Venas terciarias** con ángulo admedial y exmedial recto-recto; modelo reticulado ortogonal con recorrido bifurcado; relación con la vena media longitudinal y la disposición predominantemente opuesta. **Venas cuaternarias** con trayectoria ortogonal. **Venación última marginal** incompleta. **Vénulas** simples. **Aréolas** imperfectas irregular (Fig. 19).

No existen datos de anatomía del pecíolo.

EJEMPLARES EXAMINADOS. Guerrero: mpio. Chilpancingo; Salto Valadez, 35 km al N. de Mazatlán, R. S. Rodríguez, A. Patiño 1441, (ENCB); mpio. Chilpancingo, el rincón de la vía, Kruse 750, (ENCB); mpio. Chilpancingo, Salto Valadez cerca de Mazatlán, Rzedowski 35834, (ENCB). Jalisco: 17 miles N Jiquilpan, Arthur C. Gibson 3423, (ENCB). Michoacán: dto. Coalcomán, Sierra Naranjillo, G. B. Hinton 12686, (ENCB).

Bursera excelsa (Kunth) Engl. **Árbol** de 3-8 m de alto; tronco con 25 cm de diámetro; corteza gris, no exfoliante. **Hojas** de 11-19 (23) X 6-10.5 cm, haz esparcidamente hirsuto y glandular; envés tomentoso; raquis con alas hasta de 6 mm de ancho; 4-7 pares de folíolos; los laterales elípticos, oblongos a ovados, de 2.7-6.7 X 1.7- 3.4 cm; base obtusa a redondeada; ápice agudo, obtuso y redondeado; margen doblemente dentado. **Inflorescencias** panículadas tirsoideas, aglomeradas, de 4-9 cm de largo. **Flores** tetrámeras; sépalos libres, lanceolados o linear-lanceolados, de 1.5-1.9 mm X 0.8 mm, densamente pilosos; pétalos amarillos, oblongo-oblancoceolados, de 2.2-2.4 X 0.9 mm. **Fruto** drupa globosa de 8 X 6.7-7.7 mm, glabro con pedicelo de 3.5-5 mm de largo; semilla ovoide-comprimida de 6 X 5.6 mm y pseudoarilo color crema cubriéndola en su totalidad.

Arquitectura foliar. Lámina ovada; base asimétrica obtusa a redondeada; ápice agudo y margen dentado. **Nervadura** semicraspedódroma. **Venas primarias** con recorrido sinuoso y tamaño débil. **Venas secundarias** con ángulos angostos (30-42°) sin variaciones en el ángulo de divergencia en venas inferiores; las superiores con grosor moderado; recorrido ramificado con arcos en ángulo agudo. **Venas intersecundarias** compuestas sin venas intramarginales. **Venas terciarias** con modelo reticulado al azar. **Venación última marginal** incompleta. **Vénulas** ramificadas. **Aréolas** imperfectas.

Anatomía de pecíolo. Pecíolo de forma triangular con márgenes rectos opuestos; tricomas pilosos simples y glandulares. Epidermis uniestratificada. Corteza primaria con 6-7 capas de colénquima, 5-7 capas de parénquima cortical interno en los valles de la cara abaxial, de 16-18 en la cara adaxial; crestas con 18 capas. Cilindro vascular con 15-20 haces vasculares, rodeado de 3-4 capas de fibras formando un anillo discontinuo (Figs. 42, 49). Floema con tubos cribosos, células acompañantes, fibras y parénquima floemático con 24-

30 canales de resina, canales rodeados de 11-13 células epiteliales. Xilema con vasos, fibras parénquima xilemático. Médula parenquimática.

EJEMPLARES EXAMINADOS. **Chiapas:** mpio. Solayo, 6 km al N de Soyalo, sobre la carretera a Bochil, *Rzedowski 33634*, (ENCB). **Guerrero:** mpio. la Unión, tramo de terracería, el petatillo en el entronque, *E. Guizar s. n.* (CHAP); 6 km al E de Tierra Colorada, sobre la carretera a Ayutla, *Rzedowski 36717*, (ENCB). **Michoacán:** 3 km al SW de Paricuaró sobre la carretera de Tozantla, *Rzedowski 35740*, (ENCB). **Oaxaca :** mpio. de Tehuantepec, Paso río, *F. Ventura s. n.* (CHAP); mpio. Pinotepa Nacional, la mancuerna, *F. Ventura 16562*, (CHAP); mpio. Tototalpan a 2.2 km al S de San Juan Guegoyache, ladera SE cerro carrizo, *S. Acosta 1110*, (ENCB); mpio. Ixcapa, *F. Ventura 16565*, (CHAP).

Bursera glabrifolia H.B.K. Engl. **Árbol** o arbusto de 2-6 m de alto; tronco de 25 cm de diámetro; corteza gris rojiza no exfoliante. **Hojas** de (3.5)5-12.5 cm de largo con 3-5 pares de folíolos, tomentosos en la juventud, haz glabro en la madurez, envés espaciadamente piloso; raquis con alas de 0.5-1.7 X de 4 mm, folíolos laterales ovados a oblongo-lanceolados, de 1.3-X (0.6)0.8-2.1 cm; base obtusa a redondeada; ápice agudo a redondeado; margen aserrado. **Catáfios** triangulares de color morado. **Inflorescencias** paniculadas, aglomeradas, de 10 cm de largo. **Flores** tetrámeras o a veces pentámeras; cáliz fusionado; lóbulos triangulares a linear-triangulares, de 0.7 (2.5) X 0.2-0.5 mm; pétalos oblongos u oblanceolados de 2.3-3 (4) mm de largo, amarillos. **Fruto** drupa bivalvada obovoide, elipsoidal, esférica u ovoide, de 0.9-1.3 cm de largo, glabra; semilla anchamente lenticular de 0.6-0.7 mm de largo, pseudoarilo amarillo a rojo-anaranjado sobre su mitad inferior.

Arquitectura foliar. Lámina elíptica u ovada; base redondeada y simétrica; ápice agudo a obtuso; margen aserrado. **Nervadura** semicraspedódroma. **Vena primaria** con recorrido recto o curvado notoriamente en arco suave y tamaño débil o fuerte. **Venas secundarias** con ángulos agudos angostos (30-40°); sin

variaciones significativas en los ángulos de divergencia; grosor moderado; recorrido ramificado. **Venas intersecundarias** compuestas sin venas intramarginales. **Venas terciarias** recto-recto en la zona exmedial y admedial; modelo reticulado al azar; relación con la vena media disminuye su ángulo apicalmente; disposición alterna y opuesta en proporciones iguales. **Venas de cuarto y quinto orden** orientadas al azar. **Vena última marginal** incompleta; modelo abierto. **Vénulas** simples. **Aréolas** desarrolladas simples; forma irregular.

Anatomía de pecíolo. Pecíolo de forma elíptica con márgenes convergentes y divergentes, presencia de tricomas pilosos simples y glandulares (Fig. 44). Epidermis uniestratificada. Corteza primaria con 3-4 capas de colénquima y 4-6 capas de parénquima cortical interno en los valles, siete en las crestas. 2-4 haces corticales, uno en cada extremo de los márgenes. Cilindro vascular con 9-11 haces vasculares, rodeado de 1-3 capas de fibras formando un anillo discontinuo. Floema con tubos cribosos, células acompañantes, fibras y parénquima floemático; con 13 a 21 canales rodeados por fibras en la parte superior del canal; canales con 16 células epiteliales. Xilema con vasos, fibras y parénquima xilemático. Médula parenquimática.

EJEMPLARES EXAMINADOS. **Guerrero:** mpio. Chichihualco a 19 km al N de Chilpancingo tramo Jalapa, *José García*, s. n. (ENCB). **Michoacán:** 4 km al S de Tuxpan, carretera Zitácuaro-Morelia, *José Soto 1991*, (ENCB); mpio. Uruapan 21 km al S de Uruapan sobre carretera de Nueva Italia, *Rzedowski 33640*, (ENCB). **Morelos:** 4 km al E de Ahuatepec carretera Tepoztlan, *Rzedowski 35313*, (ENCB). **Oaxaca.** mpio. San Pablo Villa Mitla, río grande, *F. Ventura 16347*, (CHAP); mpio. San Pablo Villa Mitla, corral del Cerro, *F. Ventura 1550*, (CHAP); mpio. Ixtepec, el estudiante, *F. Ventura 15497*, (CHAP). **Puebla:** Mpio. Izúcar de Matáramos a 15 km al SE de Raboso, *E. Guizar 1307*, (ENCB); mpio. Caltepec, acatepec, *Fco. Ventura* s. n. (CHAP).

Bursera tecomaca (D.C.) Standl. **Árbol** de 4-10 m de alto; tronco de 15 cm de diámetro; corteza gris, no exfoliante. **Hojas** trifolioladas de 18-26 cm de largo y 15 a 20 cm de ancho; folíolos de 8.5-12 cm de largo, elípticos, glabros; base oblicuamente obtusa a redondeada; ápice acuminado; margen aserrado. **Catáfilos** triangulares café-rojizos. **Inflorescencias** panículadas tirsoideas de 13 cm de largo. **Flores** tetrámeras; cáliz connado en la parte inferior; lóbulos ovados de 1.3-1.5 mm de largo, levemente glandulosos; pétalos oblongos de 3 mm de largo. **Frutos** drupas bivalvadas elipsoidales de 1.1-1.5 cm de largo y 6.5-9 mm de ancho, glabras; semilla lenticular de más o menos 9 mm de largo y más o menos 5 mm de ancho con pseudoarilo anaranjado, cubriéndolo sólo la parte basal.

Arquitectura foliar. Lámina ovada y asimétrica en la base; base aguda u obtusa; ápice atenuado; margen serrado con espaciamiento irregular y dientes de segundo orden (Figs. 4c, 21). **Nervadura** semicraspedódroma. **Vena primaria** con recorrido sinuoso y tamaño moderado. **Venas secundarias** con ángulo agudo angosto (20-40°); con variaciones obtusas en la base; grosor moderado; recorrido uniformemente en arco suave ramificado con arcos en ángulo agudo. **Venas intersecundarias** compuestas, sin venas intramarginales. **Venas terciarias** agudo-agudo con respecto en la zona exmedial y admedial; modelo reticulado ortogonal; relación con la vena media oblicua constante y disposición predominantemente alterna. **Venas de orden mayor** al quinto, reticulado ortogonal. **Venación última marginal** incompleta. **Vénulas** simples y bifurcadas **Aréolas** perfectas con disposición al azar de forma irregular.

Anatomía de pecíolo. Pecíolo de forma elipsoidal con márgenes convergentes sin tricomas (Fig. 43). Epidermis uniestratificada. Corteza primaria con 5-9 capas de colénquima y de 9-12 capas de parénquima cortical interno en los valles, y 11 capas en las crestas. Cilindro vascular con 14 haces vasculares, rodeado por un anillo discontinuo con 2-3 capas de fibras (Figs. 45-46). Floema con tubos cribosos, células acompañantes, fibras y parénquima floemático; 18-

21 canales de resina; canales rodeados por 17-18 células epiteliales. Xilema vasos, fibras y parénquima xilemático. Médula parenquimática.

EJEMPLARES EXAMINADOS. Guerrero: mpio. Chilpancingo, 8 km. Al W de Mazatlán sobre la carr. a Alquitrán, *Rzedowski 36708*, (CHAP). mpio. Chilpancingo, cerro Alquitrán, cerca de Mazatlán, *Rzedowski 23648*, (ENCB); mpio. Chilpancingo, cerro Alquitrán, 5 km de Mazatlán, *Rzedowski 34144*, (ENCB); mpio. Chilpancingo, cerro Alquitrán, 5 km de Mazatlán, *Rzedowski 34143*, (ENCB). mpio. Chilpancingo, vertiente E del cerro de Alquitrán, cerca de Mazatlán, *Rzedowski 22685*, (ENCB).

Bursera xochipalensis Rzed. Árbol de hasta 10 m de alto; tronco de hasta 20 cm de diámetro; corteza gris, lisa, no exfoliante. Hojas de 11.5 –15 cm de largo, con (5)7-9 (11) folíolos; haz prácticamente glabro en la madurez; envés espaciadamente piloso; raquis angostamente alado; folíolos laterales son sésiles, de 3-8 X 0.7-2 cm de ancho; angostamente lanceolados a oblongos, base redondeada a truncada; ápice atenuado; margen aserrado. Catáfilos ovados a oblongos, amarillos. Inflorescencias racimosas o paniculadas; pedicelos hasta de 11 mm de largo. Flores tetrámeras; lóbulos del cáliz triangulares, de 0.3-0.4 mm de largo en flores masculinas y de más o menos de 1 mm de largo en las femeninas; pétalos oblongos o angostamente oblongos, de 3-4mm de largo y pilosos por fuera. Fruto drupa bivalvada y glabra; semilla lenticular, negro, de 5-6 mm de largo, cubierto en menos de la mitad por pseudoarilo anaranjado.

Arquitectura foliar. Lámina ovada-lanceolada, algunas asimétricas; base obtusa; ápice atenuado; margen doblemente aserrado (Figs. 4a, 18). **Nervadura** semicraspedódroma. **Venas primarias** con recorrido sinuoso y tamaño moderado. **Venas secundarias** con ángulos agudo angostos (35-40°); variaciones obtusas en la base, pero no en todos los folíolos; grosor moderado; recorrido curvado uniformemente y ramificado con arcos agudos. **Venas intersecundarias** compuestas sin venas intramarginales. **Venas terciarias** con ángulos agudo-recto en la zona admedial y exmedial; modelo reticulado

ortogonal; relación con la vena media oblicua constante; disposición predominantemente alterna. **Venas de orden mayor** al cuarto con trayectoria ortogonal. **Vena última marginal** incompleta. **Vénulas** simples bifurcadas. **Aréolas** desarrolladas irregularmente.

Anatomía de pecíolo. Pecíolo de forma elipsoidal con márgenes divergentes sin tricomas. Epidermis uniestratificada y cutinizada. Corteza primaria con seis capas de colénquima, de 1-4 capas de parénquima cortical interno en los valles y de 10-13 capas en las crestas. Dos haces corticales una a cada extremo de los márgenes. Cilindro vascular con 13 haces vasculares, rodeado por un anillo discontinuo con 2-4 capas de fibras. Floema con tubos cribosos, células acompañantes, fibras y parénquima floemático con 21-27 canales de resina; en contacto con la corteza en la parte superior dos anillos de canales, uno interno de canales pequeños con 13-15 células epiteliales y otro de canales grandes hasta 17 células epiteliales. Xilema con vasos, fibras y parénquima xilemático. Médula parenquimática.

EJEMPLARES EXAMINADOS. Guerrero: mpio. Ahuacuotzingo cerca de Trapiche viejo, 40 km al NE de Chilapa, *A. Acosta y R. López s. n.* (CHAP); Barranca la presa de los pochotes al W de Quetzalapa, *Blanco-Toledo-Cabrera 704*, (ENCB); mpio. Buena vista de Cuellar a 1 km al N de Amates, *F. Terán 502*, (ENCB); Cerca de Mexicaltepec, a 8 km al NW de Iguala, carr. a Taxco, *C. Soto Núñez y Guillermo Silva R. 3313*, (ENCB); mpio. Copalillo a 4 km al NW de Papalutla sobre el camino a Atenango, *Rzedowski 36694*, (ENCB); 12 km delante de Atenango del río al E rumbo a Copalillo, *Blanco-Toledo-Cabrera 678*, (ENCB); mpio. Zumpango del río a 2 km al S de Mexcala, *Rzedowski 26908*, (ENCB); mpio. Zumpango del río, cañón del zopilote, cerca de milpillas, *Rzedowski 34141*, (ENCB). Oaxaca: mpio. Tonalá, la presa, *F. Ventura 16424*, (ENCB).

Especies de la sección *Bursera*

Bursera arborea (Rose) L. Riley. **Árbol** o arbusto, de 3-12 m de alto con corteza rojiza, exfoliante. **Hojas** de 14.5-21.5 cm de largo X 10-16 cm de ancho; 2-4 pares de folíolos; haz verde oscuro y glabro, a veces levemente veloso; raquis sin alas; con peciolulos; folíolos laterales 4-10 X 2-4 cm; oblongo-lanceolados, obovados o elípticos; ápice acuminado; margen entero. **Inflorescencias** racimosas. **Flores** pentámeras; lóbulos del cáliz ovados de 0.6-0.8 mm de largo, levemente pilosos; pétalos oblongos, cuculados, reflejos en la madurez, de 1.9-2.9 mm de largo. **Fruto** drupa trivalvada globosa-trigonal, de 6.5-7 mm de largo y 5-6 mm de ancho, glabra con el ápice obtuso y pedicelo 3.4 mm de largo; semilla trigona con el pseudoarilo rosa cubriendo toda la semilla.

Arquitectura foliar. Lámina ovada y asimétrica en la base; base obtusa; ápice acuminado; margen entero (Fig. 7). **Nervadura** broquidódroma y eucamptódroma. **Vena primaria** con recorrido derecho y tamaño moderado. **Venas secundarias** con ángulo agudo angosto ($32-44^\circ$); variaciones obtusas en el ápice; grosor débil; recorrido curvado uniformemente; arcos agudos. **Venas intersecundarias** compuestas sin venas intramarginales. **Venas terciarias** con ángulo agudo-agudo en la zona admedial exmedial; modelo reticulado al azar; relación con la vena media oblicua constante; disposición predominantemente alterna. **Venas de orden mayor** cuaternarias con tamaño fino y trayectoria al azar. **Venación última marginal** en arcos. **Vénulas** simples. **Aréolas** incompletas con disposición al azar e irregulares. Se presentan tricomas simples.

Anatomía de peciolo. Peciolo triangular con márgenes divergentes y tricomas pilosos multicelulares. Epidermis uniestratificada. Corteza con 7-11 capas de colénquima y de 7-9 capas parénquima. Cilindro vascular con 22-30 haces vasculares, rodeado por un anillo continuo formado de 2-4 capas de fibras. Floema con tubos cribosos, células acompañantes, fibras y parénquima

floemático con 41-45 canales de resina. Xilema con vasos, fibras y parénquima xilemático. Médula parenquimática.

EJEMPLARES EXAMINADOS. Guerrero: mpio. Acapulco loc. la Venta, *F. A. Villanueva*, (ENCB). Jalisco: mpio. Puerto Vallarta, Playa Grande a 4km al NE de Puerto Vallarta, *Rzedowski 17798*, (ENCB); mpio. Puerto Vallarta a las Orillas del Río Guale, *R. González 809*, (CHAP); mpio. Huerta, estación Biol. de Chamela, *Emily J. Lott 180*, (MEXU). Michoacán: mpio. Aquila, Barranca de potrero, *B. Guerrero 63*, (ENCB). Oaxaca: a 5km al N de Puerto Ángel sobre la carretera Pochutla, *Rzedowski 21170*, (CHAP).

***Bursera ariensis*. (Kunth) McVaugh & Rzed.**

Árbol o arbusto de 1.5-8 m de altura; corteza gris verdosa con exfoliaciones amarillas a beige. **Hojas** de 5-13 cm de largo con 4-8 pares de folíolos velutinosos en la juventud; folíolos laterales de 1.3-3.5 X 0.8-1.7 cm; oblongo-lanceolados o elípticos; base obtusa; ápice agudo; margen ligeramente serrado o entero. **Inflorescencias** axilares, aglomeradas generalmente sésiles o subsésiles y sostienen de tres a más flores. **Flores** masculinas pentámeras; flores femeninas trímeras; cáliz acopado fusionado en el tercio basal, piloso, amarillo rojizo, con lóbulos triangulares-lanceolados de 0.7-1.7 mm de largo; pétalos ascendentes oblongos a oblongo-lanceolados, amarillo-anaranjados y ligeramente pilosos; ovario de flores femeninas esférico, morado, glabro cuando joven. **Fruto** drupa esferoidal de 0.6-0.8 cm de largo y 0.5-0.6 cm de ancho, densamente velutino-pilosas en la juventud y glabras en la madurez; semilla trígona con pseudoarilo cubriéndola totalmente.

Arquitectura foliar. Lámina elíptica simétrica, algunas asimétricas; base obtusa; ápice obtuso; margen entero o con dientes atenuados en la región apical. **Nervadura** cladódroma en la mayoría de los individuos y broquidódroma en otros. **Vena primaria** con recorrido prácticamente recto y tamaño moderado. **Venas secundarias** con ángulos agudos angostos (22-37°); sin variaciones;

grosor moderado; recorrido curvado uniformemente y en zig-zag, ramificado con arcos en ángulos agudos. **Venas intersecundarias** compuestas sin venas intramarginales. **Venas terciarias** con relación agudo-agudo en la zona admedial y exmedial; modelo ramificado; relación con la vena media oblicua, constante, su disposición es predominantemente alterna. **Venación de orden mayor** al quinto, orientadas al azar. **Venación última marginal** incompleta. **Vénulas** simples bifurcadas con traqueoblastos. (Fig. 14). **Aréolas** imperfectas orientadas al azar y cuadrangulares en la mayoría. Tricomas simples y pluricelulares.

Anatomía de pecíolo. Pecíolo de forma triangular con presencia de escasos tricomas de tipo piloso multicelulares (Fig. 23). Epidermis uniestratificada. Corteza primaria con 5-7 capas de colénquima y parénquima cortical interno en los valles con presencia de seis capas y en las crestas de 8-13 capas. Cilindro vascular con 5-9 haces vasculares, rodeado por un anillo continuo con 1-2 capas de fibras (Fig. 33). Floema con tubos cribosos, células acompañantes, fibras y parénquima floemático con nueve canales; canales de resina con 23 células epiteliales. Xilema con vasos, fibras y parénquima xilemático. Médula parenquimática. Presencia de drusas en corteza y cilindro vascular.

EJEMPLARES EXAMINADOS. **Guerrero:** mpio. Chilpancingo, 8 road-miles south of Chilpancingo, *McVaugh 21898*, (ENCB). **Morelos:** mpio. Tilzapotla cerro frío, *Monroy Martínez y S. Rocha*, (ENCB); puente de Ixtla; Tilzapotla a 1.5 km al N de Morelos, *A. Bonfil 90*, (ENCB). **Oaxaca:** mpio. Sto. Domingo, 6 km al N de Sto. Domingo de Albarradas, *Arroyo Frias 97*, (ENCB); mpio. Tlaxiactac, el unantecón, *E. Ventura 15525*, (ENCB); carr. Panamericana Oaxaca y Tuxtla Gutiérrez, *McVaugh 21870*, (ENCB); mpio. San Felipe del agua a 4 km al N San Felipe, *R. Fernández 2425*, (ENCB). **Puebla:** mpio. Jolalpan a 1 km al de San Pedro las palmas, *R. Rizo y R. García*, (CHAP).

***Bürsera aptera* Ramírez.** Árbol de 2.5-8 (9) m de alto; corteza amarillenta o beige, exfoliante. Hojas glabras de (2.5)4-7.5 X 1.3-2 cm, con (4)5-9 pares de

folíolos; raquis sin alas; folíolos laterales de 5-16 X (3) 3.5-6 mm; elípticos a oblongo; base y ápice redondeados a obtusos; margen entero. **Inflorescencias** racimosas o flores solitarias aglomeradas. **Flores** masculinas trímeras y tetrámeras; flores femeninas trímeras; lóbulos del cáliz triangulares a oblongo-triangulares, de 1-1.8 mm de largo; pétalos oblongos, cuculados, amarillos rojizos, de 2.2-4.1 mm de largo. **Fruto** drupa trivalvada esférico-triangular, de 6.5-8 X 5-6.5 mm; ápice redondeado o apiculado, glabras con pedicelo de 3.5-4.5 mm de largo; semilla subesférica, trígona, de 5-6 mm de largo y 4.5-5.5 mm de ancho; pseudoarilo color crema o rojizo, que la cubre en su totalidad.

Arquitectura foliar. Lámina ovada simétrica o asimétrica; base y ápice obtusos; margen entero o serrado. **Nervadura** cladódroma. **Vena secundaria** con ángulos agudos moderado (60°); sin variación en los ángulos de divergencia; recorrido ramificado. **Vena primaria** recta. **Venas intersecundarias** simples sin vena intramarginal. **Venas terciarias** con ángulos obtuso-obtuso con respecto al lado exmedial y admedial; modelo ramificado, orientado hacia el eje principal; relación con la vena media oblicua; disposición distante. **Venas de orden mayor** al cuarto y quinto. **Vena última marginal** abierta. **Vénulas** simples con traqueoblastos. **Aréolas** incompletamente cerradas (Fig. 17).

Anatomía de pecíolo. Pecíolo de forma triangular o cilíndrica con los márgenes convergentes sin tricomas. Epidermis uniestratificada. Corteza primaria con 5-6 capas de colénquima y tres capas de parénquima cortical interno en los valles de 5-9 capas en las crestas. Cilindro vascular con 4-5 haces vasculares (Fig. 25), rodeado por un anillo continuo formado por dos capas de fibras. Floema con tubos cribosos, células acompañantes, fibras y parénquima floemático con 5-7 canales de resina; canales con 20-24 células epiteliales. Xilema con vasos, fibras y parénquima xilemático. Médula parenquimática.

EJEMPLARES EXAMINADOS. Guerrero: mpio. Zumpango del Río a 35 km al SE de Valerio Trujano, *Castelo Dorantes 34*, (FCME); mpio. Iguala a 2 km paso desnivel de la carr. a México por cuota, *C. O. y S. V. 84*, (FCME); mpio.

Atenango, 5 km después de Atenango del río, sobre la carr. a copalillo, *Blanco-Toledo-Cabrera 371*, (ENCB); márgenes del río Balsas entre Valerio Trujano y Mezcala, *Blanco-Toledo-Cabrera 446*, (ENCB); mpio. Xalitla, km 3.5 de Xalitla por la brecha a San Juan Tetelcingo, *Blanco-Toledo-Cabrera 432*, (ENCB); carr. México-Acapulco entre Xalitla y Mezcala a 2.5 km de Mezcala, *Blanco-Toledo-Cabrera 352*, (ENCB); alrededores del balneario Atotonilco a 2 km de Papalutla. *Blanco-Toledo-Cabrera 696*, (ENCB); mpio. Huitzucó a 11 km de Quetzalapa, *G. Campos 746*, (FCME); mpio. Huitzucó 3 km al SE de paso Morelos camino a Atenango, *Rzedowski 35803*, (ENCB).

***Bursera bolivarii* Rzed.** Árbol de 2-10 m de alto, tronco de 30-40 cm de diámetro; corteza exfoliantes de color amarillento. Hojas de 12 X 6 cm, glabras, con 7-11(13) pares de folíolos de color verde glauco; glabro; raquis desnudo; folíolos laterales de 1.6-4 X 0.9-1.8 cm; elípticos a ovobados y oblanceolados, base cuneada a redondeado; ápice obtuso; margen entero. **Inflorescencias** racimosas, paucifloras; pedicelos de 0.8-1.5 cm de largo. **Flores** masculinas pentámeras; flores femeninas trímeras; lóbulos del cáliz triangulares, de 1.5-1.8 mm de largo, agudos; pétalos ascendentes y oblongos, de 4.5-5.5 mm de largo, amarillentos. **Fruto** drupa trivalvada, obovoide a subglobosa, de 9-10 X 6-9 mm y glabra; semilla ovoideo-triangular, de 7-8 X 5-6 mm, envuelta totalmente por el pseudoarilo pálido.

Arquitectura foliar. Lámina elíptica con base asimétrica; base redondeada, ápice agudo, margen entero. **Nervadura** cladódroma. **Vena primaria** con recorrido recto. **Venas secundarias** con recorrido recto y tamaño débil; ángulos agudos (35-40°) sin variaciones en el ángulo de divergencia, recorrido ramificado, sin arcos. **Venas intersecundarias** compuestas sin venas intramarginales. **Venas terciarias** con ángulo agudo-recto en la zona admedial y exmedial; modelo abierto y ramificado. **Venación última marginal** incompleta. **Vénulas** simples con traqueoblastos. **Aréolas** abiertas.

No existen datos de anatomía de peciolo.

EJEMPLARES EXAMINADOS. **Guerrero:** mpio. Zumpango del Río a 8 km de Xochipala, *E. Martínez s. n.* (CHAP); A km al NE de la desviación a Mezcala carretera México-Acapulco, *Costelo, Dorantes, Martínez 13*, (ENCB); mpio. Xochipala, Cañón del Zopilote Km 236 casa verde a 2 km de carretera Xochipala, *Kruse 2755, (halotipo)*, (ENCB); mpio. Zumpango del Río, Cañón del Zopilote cerca de Milpillas, *Rzedowski 22605*, (ENCB); mpio. Zumpango del Río, 5km al S de Zumpango, *Kruse 2527*, (ENCB); mpio. Xochipala, Cañón del Zopilote km 236 casa verde a 2km de carretera Xochipala, *Kruse. 2764*, (ENCB).

Bursera denticulata MacVaugh & Rzed. **Árbol** de 5-8 m de alto; corteza exfoliante, papirácea, rojo oscura-café. **Hojas** de 9 a 12 cm, haz y envés glabro; raquis con alas de hasta 1.5 mm de ancho; folíolos laterales sésiles o con peciólulos de 0.5 mm, con 3-5 pares de folíolos elípticos a lanceolados; base aguda u oblicuamente redondeada; ápice comunmente agudo, a veces obtuso o acuminado; margen crenado. **Flores** femeninas trímeras; lóbulos del cáliz triangulares de 0.5 mm de largo; pétalos ovados, de 2.5 X 1.5 mm. **Fruto** drupa trivalvada, globoso, de 7-9.5 X 4.5-6 mm; semilla ovoideo-triangular de 5.5 X 3.5 con pseudoarilo amarillo cubriéndola en su totalidad.

Arquitectura foliar. Lámina ovada; base asimétricamente aguda; ápice agudo; margen serrado. **Nervadura** cladódroma. **Vena primaria** con recorrido derecho y tamaño moderado. **Venas secundarias** con ángulos agudos angostos (35-40°); más obtusos en el ápice (hasta 90°); grosor moderado; recorrido en zigzag recurvado y ramificado sin arcos. **Venas intersecundarias** finas y simples sin venas intramarginales. **Venas terciarias** con ángulo agudo-recto respecto a la zona admedial y exmedial; modelo ramificado con venas muy finas; relación con la vena media oblicua, constante y la disposición distante. No se observan venas de orden mayor. **Venación última marginal** incompleta. **Vénulas** simples, no se observan aréolas. Sin tricomas.

No existen datos de natomía de pecíolo.

EJEMPLARES EXAMINADOS. **Colima:** 10miles south-southwest of colima on Manzanillo road, *McVaugh 15525*, (ENCB). **Jalisco:** 14 miles-north west of Santiago road to Cihuatlan, *McVaugh 15740*, (ENCB). **Michoacán:** mpio. Tealitlan, cerca de Gallardo, 10 km al NW de Tepaltepec, *Rzedowski 17496*, (ENCB); A 8 Km al SE de Turicato por el camino a Cuitzian grande, *J. Soto Núñez 9845*, (MEXU); mpio. Gabriel zamora, en la Barranca honda, 4 km al N de Gabriel Zamora, carretera Uruapan-Nueva Italia, *J. Soto y Guillermo Ramírez 1851*, (ENCB); mpio. Arteaga, 28 km al S de Arteaga, sobre la carretera a playa Azul, *Rzedowski. 36905*, (CHAP).

Bursera discolor. Rzed. Arbusto o árbol de 1.5-6 (10) m de alto; corteza del tronco, ramas y ramillas exfoliantes, amarillenta o anaranjadas. **Hojas** de 20 X12.5-6.5 cm; glabras; (3) 5-11 folíolos color verde olivo en el haz y verde glauco en el envés; raquis sin alas; folíolos laterales de 15-65 X 7-18; oblongos, lanceolados o elípticos; base cuneada; ápice agudo o acuminado; margen entero. **Inflorescencias** racimoso-paniculadas. **Flores** masculinas (4)5(6)-meras; flores femeninas 5-meras; lóbulos del cáliz ovado triangulares, de 0.5-1.5, agudos, glabros; pétalos ascendentes, lanceolados a ovados, de 2.5-4.5 mm de largo, agudos, glabros de color rojo-vino. **Fruto** drupa trivalvadas, subglobosas, de 4-6 mm de largo, cortamente agudas en el ápice, glabras; Semilla trigona, de 3-4 mm de largo y 2-3 mm de diámetro con pseudoarilo cubriéndola en su totalidad.

Arquitectura foliar. Lámina ovada o elíptica y asimétricas; base asimétricamente aguda; folíolos impares cuneada; ápice agudo; margen entero a veces serradas (Fig. 5). **Nervadura** cladódroma. **Venas primarias** con recorrido derecho y tamaño moderado. **Venas secundarias** con ángulos agudos angostos 25(30)-45°; variaciones obtusas en el ápice; grosor moderado; recorrido curvado uniformemente, zig-zag y ramificado; arcos encerrados por arcos secundarios. **Venas intersecundarias** compuestas sin venas

intramarginales. **Venas terciarias** con ángulo obtuso-recto respecto a la zona admedial y exmedial; modelo ramificado orientado hacia el eje foliar; relación con la vena media oblicua constante y disposición predominantemente alterna y otras distantes. **Venas de orden mayor** al cuarto muy finas; orientadas al azar y a la vena media son. **Venación última marginal** incompleta. **Vénulas** simples con traqueoblastos. **Aréolas** incompletas. Sin tricomas.

Anatomía de pecíolo. Pecíolo de forma triangular sin presencia de tricomas. Epidermis uniestratificada. Corteza primaria con nueve capas de colénquima, cinco de colénquima anular y de 4-6 capas de angular; de 3-5 capas de parénquima cortical interno. Cilindro vascular con siete haces vasculares (Figs. 26-35), rodeados por un anillo continuo formado por tres capas de fibras. Floema con tubos cribosos, células acompañantes, fibras y parénquima con nueve canales de resina con 30 células epiteliales. Xilema con vasos, fibras y parénquima axial. Médula parenquimática con drusas. Drusas en corteza y médula.

EJEMPLARES EXAMINADOS. **Guerrero:** mpio. Chilpancingo, 7 km al NW de Chilpancingo, sobre la carretera a Chilpancingo *Rzedowski 33721*, (ENCB); mpio. Chilpancingo 4 km al W de Mazatlán, *Rzedowski 35820*, (ENCB); mpio. Chilpancingo a 6 km al NW de Chilpancingo sobre la carretera a Chichihualco, *Rzedowski 36392*, (ENCB). **Michoacán:** mpio. Zirandaro 41 km al SW de Zirandaro, camino Zirandaro-Guayameo *E. M. Martínez Salas 1351*, (MEXU). **Oaxaca:** 5 km al E de Mariscala sobre la carretera a Huajuapán, *Rzedowski 34896*, (ENCB); mpio. Huajuapán, 10 km al NE de Mariscala, *Rzedowski 36511*, (ENCB); mpio. Tónala, La presa, *F. Ventura 16416*, (ENCB); mpio. Tónala, Cañon de Tónala, *Rzedowski 34911*, (ENCB); mpio. Tlapa, puerto del salado a 7 km al N de Tlapa camino a Huamuxtitlan, *E. Martínez*, s. n. (CHAP).

Bursera fagaroides (Kunth) Engl. **Árbol** o arbusto de 1.6-6 m de alto; corteza amarillenta, exfoliante. **Hojas** de (3)4-X (3)4.5-8 cm, con 2-3(4) pares de folíolos; glabras raquis desnudo; folíolos laterales de 9 X (0.6)1-2 cm de ancho; elípticos,

lanceolados a oblongos; base redondeada; ápice acuminado; margen ligeramente aserrado. **Inflorescencias** aglomeradas o generalmente unifloras. **Flores** pentámeras; lóbulos del cáliz triangulares a lanceolados, de 0.9-1.1 mm de largo, levemente glandulares; pétalos rojizos, linear-oblongos, ascendentes, cuculados, de 3.2-4 X 0.9 mm. **Fruto** drupa trivalvada, glabra, esférica, de 5.5-7 X 5-6.5 mm; semilla globosa, de 4-5 mm de largo, cubierta en su totalidad por pseudoarilo crema.

Arquitectura foliar. Lámina ovada y simétrica; base redondeada; ápice acuminado; margen serrado espaciadamente. **Nervadura** cladódroma. **Vena primaria** con recorrido recto y tamaño moderado. **Vena secundaria** con ángulos agudo angostos (33-40°); ángulos más obtusos en la base y agudos en el ápice; grosor delgado; recorrido recurvado y ramificado. **Venas intersecundarias** simples sin venas intramarginales. **Venas terciarias** con ángulos agudo-agudo respecto a la zona admedial y exmedial; modelo ramificado; relación con la vena media oblicua constante; disposición cerrada. **Venación de orden mayor** no observada. **Venación última marginal** incompleta. **Vénulas** simples con traqueoblastos. **Aréolas** incompletas.

Anatomía de pecíolo. Pecíolo de forma triangular con márgenes divergentes sin tricomas (Fig. 24). Epidermis uniestratificada. Corteza primaria con 3-4 capas de colénquima, de 5-7 capas de parénquima en los valles y siete en las crestas. Cilindro vascular con 4-7 haces vasculares, rodeado por un anillo continuo formado de dos capas de fibras. Floema con tubos cribosos, células acompañantes; fibras, parénquima floemático con 7-8 canales de resina. Xilema con vasos, fibras, parénquima xilemático. Médula parenquimática.

EJEMPLARES EXAMINADOS. **Distrito Federal.** Deleg. Ixtapalapa, Cumbre del cerro de la Estrella cerca Ixtapalapa, *Rzedowski 20027*, (ENCB). **Edo. de México:** mpio. Texcoco, cerca base Sierra de Guadalupe, cerca de san Juan Ixhuatepec, *Rzedowski 18844*, (ENCB); mpio. Ayotla, vertiente S de cerro la caldera, *Rzedowski 21448*, (ENCB). **Hidalgo:** mpio. Pachuca, Cerro gordo a 17 km al N de Pachuca, *Rzedowski 23921*, (ENCB). **Guerrero:** mpio.

Chilpancingo, la Joya del Zapote a 6 km al W de la desviación a Chichiualco, 1.5 m al N de Chilpancingo, *R. Torres 1134*, (ENCB); mpio. Tepalcatepec, 2 km al NW de Tepalcatepec hacia jilotlán, *R. Torres 1589*, (ENCB). Oaxaca: mpio. San Pedro Tototepec a 4 km al E de agua Zarca, *R. López 677*, (ENCB).

Bursera grandifolia (Schltdl.) Engl. Árbol de 2.5-18 m de alto; tronco de 30 cm de diámetro; corteza exfoliante anaranjada. Hojas de (10) 29-37 X 17-26; de 2-3 (4) pares de folíolos; haz hirto y glanduloso; envés densamente hirto; raquis desnudo; folíolos laterales de (5.5)10-15.5 cm de largo elípticos, obovados u oblongos; base obtusa; ápice caudado; folíolo terminal obovado; base cuneada; margen entero. Inflorescencia paniculadas de 4-15 cm largo. Flores masculinas pentámeras; flores femeninas trímeras; lóbulos del cáliz triangulares, de 1 mm de largo, pilosos por fuera; pétalos blancos, lanceolados a oblongo-lanceolados, cuculados, de 2.1-2.6 mm de largo, glabros. Fruto drupa trivalvada, trígona elipsoidal o globosa, mide de 7-12 X 6-7 mm, pilosa o rara vez glabra; pedicelo de 1.3-3.4 mm de largo; semilla de 8 X 6 mm con pseudoarilo rosa cubriéndola totalmente.

Arquitectura foliar. Lámina obovada u ovada y simétrica; base simétrica obtusa; ápice obtuso; margen entero. **Nervadura** eucamptódroma y broquidódroma (Fig. 6). **Vena primaria** con recorrido recto y grosor masivo. **Venas secundarias** con ángulos agudos angostos (35°-45°); variaciones en venas inferiores más obtusos 65°-80°(90°); recorrido curvado uniformemente, ramificado, provisto de venas secundarias externas; arcos con ángulos agudos. **Venas intersecundarias** compuestas sin vena intramarginal. **Venas terciarias** con ángulos obtuso-obtuso respecto al lado exmedial y admedial; modelo reticulado ortogonal; relación con la vena media menor apicalmente; disposición predominantemente alterna. **Venas cuaternarias** con trayectoria ortogonal y orientación al azar. **Vena última marginal** en arcos. **Vénulas** bifurcadas. **Aréolas** de forma cuadrangular y tamaño mediano. Tricomas pilosos y glandulares.

Anatomía de peciolo. Peciolo triangular con márgenes divergentes y tricomas pilosos multicelulares y glandulares (Fig. 29). Epidermis uniestratificada. Corteza con 7-11 capas de colénquima y de 7-9 capas parénquima. Cilindro vascular con 22-30 haces vasculares, rodeado por un anillo continuo formado de 2-4 capas de fibras (Fig. 36). Floema con tubos cribosos, células acompañantes, fibras y parénquima floemático con 41-45 canales de resina. Xilema con vasos, fibras y parénquima xilemático. Médula parenquimática. Material ergástico en corteza y médula.

EJEMPLARES EXAMINADOS. **Morelos:** 10 km al SE de Cuernavaca sobre la carr a Cuautla, *Rzedowski 25794*, (MEXU). **Guerrero:** mpio. Xochipala, 5 km al SW de Xochipala, *Rzedowski 1798a*, (ENCB); mpio. El Viejo 16 Km al S del río del oro en la carr. cd. Altamirano-Zihuatanejo, *R. Torres 1250*, (ENCB).

Bursera lancifolia (Schltdl.) Engl. **Árbol** dioico 12-15 m de alto; tronco hasta de 40 cm de diámetro; corteza exfoliante, color rojizo cobre o anaranjada. **Hojas** de (3) 5 a 7 (9) folíolos; raquis desnudo; folíolos sésiles o casi sésiles de 4-9.5 X 0.8-2.5 cm oblongo-lanceolados; base cuneada a redondeada; ápice agudo; margen aserrado. **Inflorescencias** paniculadas o pseudoracimos de 2.4 cm de largo, con 2-18 flores cada uno. **Flores** masculinas tetrámeras y pentámeras; lóbulos del cáliz son angostamente triangulares, de 1-2 mm de largo, agudos en el ápice; pétalos de color crema, oblongos-lanceolados, de 2.5 a 5 mm de largo; filamentos 2-3 mm de largo; anteras oblongas de 1.5 mm de 4 cm largo; flores femeninas similares, pero más cortas 3 (5)-meras; cáliz y pétalos un poco más anchos que en las masculinas, anteras de los estaminodios de menos de 1 mm de largo; ovario trilocular. **Fruto** drupa trivalvada, rojiza y oblicuamente ovoide, con frecuencia encorvada, de 8- 12 mm de largo y 5-8 mm de ancho; semilla trigona recubierta totalmente por pseudoarilo amarillo.

Arquitectura foliar. Lámina lanceolada y simétrica; base simétrica y cuneada; ápice agudo; margen serrado. **Nervadura** cladódroma. **Venas primarias** con recorrido recurvado y tamaño moderado. **Venas secundarias** con ángulos

agudo angostos (60-70°); recorrido en zig-zag; ramificaciones con arcos agudos. **Venas intersecundarias** compuestas. **Venas terciarias** con ángulo agudo-agudo respecto a la zona admedial y exmedial; modelo reticulado al azar; recorrido bifurcado; relación con la vena media oblicua dirigiéndose hacia la vena media en un ángulo obtuso o raramente agudo. **Venas de orden mayor** al cuarto y quinto con disposición al azar. **Venación última marginal** en arcos. **Vénulas** ramificadas con traqueblastos. **Aréolas** incompletamente cerradas. (Fig. 15).

Anatomía del peciolo. Peciolo de forma triangular sin tricomas. Epidermis uniestratificada. Corteza primaria con seis capas de colénquima y 7-8 capas de parénquima cortical interno en los valles y de 13-15 capas en las crestas. Cilindro vascular con nueve haces vasculares (Fig. 28), rodeado por un anillo discontinuo formado de dos capas de fibras. Floema con tubos cribosos, célula acompañantes, fibras y parénquima floemático con 8-10 canales de resina, en la cara adaxial están insertos los canales grandes y en la cara abaxial los canales pequeños; canales rodeados por una vaina colenquimatoso. Xilema con vasos, fibras y parénquima xilemático. Médula parenquimática.

EJEMPLARES EXAMINADOS. **Guerrero.** Márgenes del río Balsas, entre Valero Trujano y Mezcala, *Blanco-Toledo-Cabrera 445*, (ENCB); mpio. Atenango del Río, 5 km después de Atenango del río sobre carretera a Copalillo, *Blanco-Toledo-Cabrera 378*, (ENCB). **Morelos:** mpio. Tlaltizapán, 2 km al N de Tlaltizapán, *Rzedowski 25790*, (ENCB); mpio. Jojutla, Sierra grande de Jojutla, *B. Dowell 2301*, (ENCB). **Oaxaca:** mpio. Xalapa del Márquez, cerca de la presa, monte bajo de cañada, *Fco. Ventura*, (CHAP). **Puebla:** 14 km al SE de Izúcar de Matamoros, carretera Acatlán-Puebla, *Rzedowski. 36502*, (ENCB); mpio. de Jolalpan, paraje el aguacate, Huachinantla, *J. Flores s. n.* (CHAP); mpio. Jolalpan, proximidades a Zocacuautila, *E. Guizar 1412*, (CHAP); mpio. Jolalpan, paraje tierra larga 2 km al O de Tlaucingo, *E. Guizar s.n.* (CHAP).

Bursera longipes (Rose) Standl. **Árbol** de 3-4 (10) m de alto: tronco de 14-24 cm de diámetro; corteza exfoliante y rojiza. **Hojas** de 10-25 cm de longitud; de 3-6 (13) pares de folíolos; peciólulos de 10 mm largo; folíolos ovados; base cuneada, redondeada u oblicua; ápice acuminados; margen entero. **Inflorescencias** paniculadas de 10 cm de largo; pedicelos de 4-5 mm. **Flores** masculinas tetra y pentámeras; flores femeninas trímeras y pentámeras; lóbulos del cáliz ovados; pétalos oblongo lanceolados, reflejos en la madurez, blanquecinos, de 2-3.5 mm de largo, glabros o pilosos por fuera; ovarios en flores femeninas ovoides, de color rojo vino. **Frutos** drupas trivalvadas, obovoideo-trianguulares o globosas de 10-14.5 X 7-10 mm, glabras, obtusas en el ápice; semilla trigona, de 7-9 X 6-8 mm; con pseudoarilo rosa cubriéndola totalmente.

Arquitectura foliar. Lámina ovada asimétrica o simétrica; base aguda; ápice acuminado; margen entero. **Nervadura** broquidódroma. **Vena primaria** con recorrido recto y tamaño moderado. **Venas secundarias** con ángulos agudos angostos (45-50°); ángulos más obtusos en el ápice y base; en el ápice hasta de 90°; recorrido recurvado y ramificado con arcos agudos. **Venas intersecundarias** compuestas sin venas intramarginales. **Venas terciarias** con ángulos agudo-agudo respecto a la zona admedial y exmedial; modelo reticulado al azar; relación con la vena media oblicua y disposición alterna. **Venas de orden mayor** al quinto, tamaño fino orientadas al azar. **Vena última marginal** en arcos. **Vénulas** ramificadas. **Aréolas** desarrolladas e irregulares con disposición al azar. (Fig. 12). Tricomas pilosos.

Anatomía de pecíolo. Pecíolo triangular a ovada, sin tricomas. Epidermis uniestratificada (Fig. 30). Corteza primaria con 7-10 capas de colénquima y 6-11 de parénquima. Cilindro vascular con 9-10 haces vasculares rodeado por un anillo continuo formado de 2-4 capas de fibras. Floema con tubos cribosos, células acompañantes, fibras y parénquima floemático con 10-16 canales de resina. Xilema con vasos, fibras, parénquima xilemático. Médula

parenquimática. Material ergástico. en floema, alrededor de los canales y médula.

EJEMPLARES EXAMINADOS. Edo de México: mpio. Jojutla, Cerro grande, 1 km al E de Jojutla, *Rzedowski 1000*, (ENCB); mpio. Tejupilco, las pilas 9 km al SW de nanchichitla, *F. González Medrano 5831*, (MEXU); Guerrero: mpio. Zumpango del río, 8 km al E de Xochipala, camino a Chilpancingo, *E. Martínez 18524*, (ENCB); 7 km de Valerio Trujano, por el camino a Atzacala, *Blanco-Toledo-Cabrera 640*, (ENCB); mpio. Zumpango del Río a 2 km de Milpillas camino a Xochipala, *E. Martínez 4883* y *J. Soto*, (ENCB). Morelos: mpio. Yautepec, Cañón de lobos, *Hernández 28*, (ENCB). Oaxaca: Cañón de Tonalá, cerca de Tonalá, *Rzedowski 34910*, (ENCB); Puebla: a 8 km al SE de Izúcar de Matamoros, *Gibson 3461*, (ENCB); mpio Izúcar de Matamoros, mesa del cerro Teponaxtle cerca de Raboso, *E. Guizar 1490*, (CHAP).

***Bursera morelensis* Ramírez.** Árbol dioico, hasta de 10 (13) m de alto; tronco 40 cm de diámetro; corteza rojiza y exfoliante en láminas delgadas. Hojas de 5-11 X 1.5-4 cm; pecíolo acanalado, de 1-2 cm de largo; de 33-45 (51) folíolos; raquis con alas inconspicuas; folíolos sésiles o subsésiles, linear-oblongos de 7 a 17 (22) mm X 1.6-2.5 mm; base obtusa; ápice agudo; margen entero. Inflorescencias masculinas racimosas o paniculadas de 5 cm de largo. Flores masculinas pentámeras, a veces algunas trímeras o tetrámeras; lóbulos del cáliz angostamente triangulares; pétalos amarillentos a verdosos, oblongo a lanceolados, de 3-6 mm de largo, cuculados, estambres al mismo nivel, filamentos de 1 mm de largo, anteras oblongas, de 1.5-2 mm de largo; flores femeninas solitarias, trímeras; tetrámeras o pentámeras, similares en forma y tamaño a las masculinas; ovario trilocular. Frutos drúpas trivalvadas, trigonas de 5-10 X 4-6 mm de ancho más o menos pronunciadamente apiculada; semilla cubierta totalmente por pseudoarilo guinda.

Arquitectura foliar. Lámina linear simétrica; base obtusa; ápice obtuso; margen entero. Nervadura cladódroma. Vena primaria con recorrido recto y

tamaño masivo. **Venas secundarias** en ángulo agudo; recorrido curvado. **Venas intersecundarias** simples. **Venación última marginal** incompleta. **Venas terciarias** ramificadas con curvatura orientada hacia el eje medio, de donde surgen gran cantidad de vénulas que se bifurcan. **Vénulas** simples con traqueoblastos. **Aréolas** imperfectas. (Fig. 16).

No existen datos de anatomía del pecíolo.

EJEMPLARES EXAMINADOS. **Guerrero:** mpio. Atenango del Río a 5 km al sur de Atenango del Río, Blanco-Toledo Cabrera, 665 (ENCB). **Puebla:** mpio. Izúcar de Matamoros, F. Ventura, 15275, (CHAP).

Bursera schlechtendalii Engl. **Arbusto** o árbol, dioico de (0.5) 1-3 (10) m de alto; tronco hasta de 20-30 cm de diámetro; corteza exfoliante en tiras largas, roja o roja oscura. **Hojas** simples o unifoliadas; pecíolo de 3.10 (14) mm de largo; folíolos de 1-6 (15) X 0.5-2 (5) cm; elípticos a oblanceolados; base y ápice redondeados; margen entero. **Inflorescencias** racimosas; con más frecuencia flores solitarias. **Flores** masculinas tetrámera o pentámeras; lóbulos del cáliz triangulares o triangular-oblongos, de 0.4-0.7 (1) mm; pétalos triangular lanceolados de 2-3.5 mm, cuculados y con el ápice encorvado, amarillentos o rojizos; estambres al mismo nivel; filamentos de 1 mm de largo; anteras oblongas, de 1.2-1.5 mm; flores femeninas similares a las masculinas, trímeras; estaminodio de 1 mm de largo; ovario trilocular; estigma trilobado; pedúnculos fructíferos hastíos de 5 mm de largo, notablemente engrosados. **Fruto** drupa oblicuamente ovoide, de 4-8 mm de largo, trivalvada, a menudo apiculadas; semilla trigona recubierta totalmente por pseudoarilo rojo.

Arquitectura foliar. Lámina ovada asimétrica; base y ápice obtusos; margen entero. **Nervadura** cladódroma (Fig. 8). **Venación primaria** con recorrido recto y tamaño fuerte. **Venas secundarias** con ángulo agudo moderado (70°) con variación en la base (80° - 85°); venas secundarias inferiores son más obtusas; grosor moderado; recorrido curvado y ramificado; no se forman arcos.

Venas intersecundarias simples sin venas intramarginales. **Venas terciarias** con ángulos agudo-agudo en la zona admedial y exmedial que cambian en la base a recto-recto; modelo ramificado, orientadas hacia al eje foliar; relación con la vena media en forma oblicua dirigiéndose a la vena en ángulo obtuso; disposición de las venas terciarias distante y cerrado. **Venas de orden mayor** al cuarto muy finas; trayectoria ortogonal. **Vena última marginal** incompleta. **Vénulas** simples con traqueoblastos. **Aréolas** incompletamente cerradas.

Anatomía de pecíolo. Pecíolo de forma triangular; margen convergente, sin tricomas (Fig. 27). Epidermis uniestratificada. Corteza primaria con 3-5 capas de colénquima, presentando de 5-9 capas de parénquima cortical interno en los valles y de 5-7 en las crestas. Cilindro vascular con seis haces vasculares, rodeado por un anillo continuo formado de dos capas de fibras. Floema con tubos cribosos, células acompañantes, fibras y parénquima floemático con 5-7 canales de resina con 7-19 células epiteliales. Xilema con vasos, fibras y parénquima xilemático. Médula parenquimática.

EJEMPLARES EXAMINADOS. **Guerrero:** mpio. Chilpancingo, cerro de bueyes al N de Chilpancingo, *J. Chavelas Polito*, (ENCB); mpio. Zumpango del Río a 7 km al S de Jalitla, carretera Iguala-Chilpancingo, *M. Load O, J. C. Soto 119*, (MEXU); mpio. Chilpancingo, 3 km al NW de Chilpancingo, sobre la carretera Chichihualco, *W, E. Halbinger*, (ENCB); mpio. Tlapa en el pto. el salado a 7 km al N de Tlapa, *E. Martínez S. 1062*, (MEXU); mpio. Iguala a 8 km al NO de Iguala cerca de Mexicaltepec, *J. to y E, Martínez 3974*, (ENCB); mpio. Zumpango del Río, Cañón del Zopilote, cerca de Milpillan, *Rzedowski 22603*, (ENCB). **Morelos:** mpio. San Carlos, Yautepec a 1 km al S de gramal, *R. Aguilar 285*, (ENCB); **Puebla:** mpio. Izúcar de Matamoros, paraje el revolcadero a 15 km al SE de Raboso, *E. Guizar 1263*, (ENCB).

Descripción de las especies del género *Protium*

Protium schippii Lundell. **Árbol** o arbusto de 8 m de alto; ramas estriadas, amarillento; lanudo cuando joven. **Hojas** rara vez son imparipinnadas, de 35-48 cm; pecíolo estriado acanalado de 7.5- 17.5 cm; peciolulos son acanalados; 5-7 pares de folíolos de 3-7 cm, obovados, ovados, lanceolados a elípticos acuminados; base aguda; ápice acuminado; margen entero. **Inflorescencias** axilares paniculadas, ramificadas, desde la base 1-7 cm de largo. **Flores** tetrámeras, amarillas, 4-lobadas triangulares, agudas. **Frutos** oblongos con mesocarpio dehiscente por 2-4 valvas; 1-2 pirenos.

Arquitectura foliar. Lámina ovada; base aguda; ápice acuminado margen entero. Nervadura broquidódroma (Fig. 9a). **Vena primaria** recorrido recto y curvado; tamaño moderado. **Venas secundarias** con ángulos agudos, variaciones rectas en el ápice, grosor moderado, curso de las venas recurvado. **Venas intersecundarias** compuestas sin venas intramarginales. **Venas terciarias** con ángulos agudo-agudo con respecto a la zona admedial y exmedial; modelo reticulado al azar; relación con la vena media oblicua. **Venas de orden mayor** al cuarto y quinto. La **venación última marginal** en arcos. Las **vénulas** son simples. Las **aréolas** son desarrolladas. No se observan tricomas (Fig. 11).

Anatomía de pecíolo. Pecíolo cilíndrico con tricomas glandulares y pilosos. Epidermis uniestratificada. Corteza primaria con cinco capas de parénquima cortical interno. Cilindro vascular con 17-19 haces vasculares, rodeado por un anillo continuo formado de 2-3 capas de fibras. Floema con tubos cribosos, células acompañantes, fibras y parénquima floemático con 24-28 canales de resina. Xilema con vasos, fibras y parénquima xilemático. Médula parenquimática con un paquete vascular (Fig. 37)

EJEMPLARES EXAMINADOS. **Costa Rica:** Provincia de Alajuela San Carlos cerca de Florencia-M. *Artavia* 1973, (CATIE).

Protium glabrum (Rose) Engl. **Árbol** de 6-12 , de alto. **Hojas** imparipinnadas, glabras de 30 cm de longitud; peciolo acanalado de 2-8 cm de longitud diminutamente puberulento; peciólulos acanalados de 6-19 cm; 6-9 foliolos de forma elíptica u ovada; base obtusa; ápice acuminado; margen entero. **Inflorescencias** panículas axilares ramificadas en la base, usualmente pubescente de 2-2.5 mm de longitud. **Flores** tetrámeras; pétalos ovados y ocho estambres; filamentos subulados; cáliz con cuatro lóculos. **Frutos** ovoides, apiculados diminutamente pubescentes con (1) 2-3 pirenos.

Arquitectura foliar. Lámina ovada; base obtusa; ápice acuminado; margen entero. **Nervadura** broquidódroma (Fig. 9b) **Vena primaria** con recorrido recto y tamaño moderado. **Venas secundarias** con ángulos agudos; grosor moderado y curso de las venas secundarias recto. **Venas intersecundarias** compuestas sin venas intramarginales. **Venas terciarias** con ángulos agudo-agudo respecto a la zona admedial y exmedial; modelo reticulado al azar; relación con la vena media oblicua. **Venas de orden mayor** al cuarto y quinto. **Venación última marginal** en arcos. **Vénulas** ramificadas. **Aréolas** imperfectas (fig. 13).

Anatomía del peciolo. Peciolo de forma cilíndrica; glabro (Figs. 31-32, 38). Epidermis uniestratificada. Corteza primaria con 2-3 capas de colénquima y de 1-2 capas de parénquima cortical interno. Cilindro vascular con 16 haces vasculares, rodeado de un anillo continuo formado de 1-5 capas de fibras. Floema con tubos cribosos, células acompañantes, fibras y parénquima floemático con 18-21 canales de resina. Xilema con vasos, fibras y parénquima xilemático. Médula parenquimática.

EJEMPLARES EXAMINADOS. **Panama.** stream flowing owt of serrania de Niaje. *S.P. Tolsam 1706*, (CHAP); about 5 km N de Puerto Viejo along road to el Muelle, s. n. (CHAP). **Nicaragua:** mpio. de Rama, loma Vista, *W. robbeto 603*, (CHAP); Deptó. Río San Juan "Santa Eduviges, *P. I Moreno 23012*, (ENCB);

Along road between E-1 empalme and Limbaika, 1.5 km SE of palmera, *D.*
Stevens, B. A. Krudoft 12844, (ENCB).

DISCUSIÓN

Patrones de venación

No obstante que Hickey y Wolfe (1975) describieron la venación de las hojas de Burseraceae como broquidódroma, en este estudio se observaron cuatro tipos diferentes de venación para el género *Bursera*: broquidódromo, eucamptódromo, cladódromo y semicraspedódromo. El patrón broquidódromo puede ser considerado como el típico de la familia Burseraceae, ya que está presente en todos sus géneros.

Todas las especies del complejo *B. simaruba* (*sensu* Daly, 1993) mostraron venación broquidódroma, aunque en algunas especies se observó una transición hacia la condición eucamptódroma, coexistiendo en ocasiones ambos patrones de venación en el mismo individuo; esta condición eucamptódroma no es tomada en cuenta para el análisis cladístico, ya que es poco frecuente; además, en el estadio de plántula *B. grandifolia*, *B. longipes*, *B. arborea* y *B. simaruba* los protófilos presentan sólo el tipo de venación broquidódromo (Andrés, 1997). El patrón de venas terciarias, ya sea reticulado al azar u ortogonal, muestra las venas marginales en arcos. El complejo *B. simaruba* comparte la mayoría de los estados de carácter con las especies de *Protium* usadas aquí como grupo externo, lo que va de acuerdo con la apreciación de Rzedowski y Kruse (1979), quienes consideran a este grupo de especies como el más primitivo dentro de *Bursera*. De hecho, no se encontraron caracteres sinapomórficos de venación para este grupo. Los caracteres constantes en el complejo son la presencia de hojas con pecíolo, folíolos con forma ovada u obovada, ápice acuminado y el margen entero a lo largo de todos los estadios desde plántula hasta adulto. Sin embargo se hace mención a la dificultad que presenta este complejo para establecer su parentesco con el grupo de los "cuajotes" pertenecientes a la misma sección y se reconoce a la sección *Bursera* como parafilética. Por todo lo anteriormente dicho se debe considerar al complejo *B. simaruba* como otra sección dentro del género *Bursera*.

Todas las especies de "cuajotes" rojos y amarillos (*sensu* Toledo-Manzur 1982) tienen venación cladódroma; los ángulos de divergencia son estrechamente agudos, excepto en *B.*

lancifolia y *B. schlehtendalii* que muestra ángulos obtusos (cerca de 70°). El patrón de las venas terciarias es ramificado. Todas estas especies de "cuajotes" tienen lo que Haberlant (1914) llama traqueoblastos. Aunque este carácter es considerado como adaptativo a condiciones de aridez, su presencia es muy constante en esas especies independientemente del hábitat en que se desarrollen. Una primera hipótesis es que un ancestro común desarrolló esa adaptación y la heredó a sus descendientes, pero se necesita mayor evidencia con el fin de probar su significado filogenético, y así predecir qué otras especies del grupo de los "cuajotes" lo pudiesen presentar. La propuesta sería examinar especies expuestas a condiciones climáticas totalmente distintas. Otro carácter constante en los cuajotes es la ausencia de tricomas en casi todas las especies estudiadas; *B. ariensis* es la única especie de este grupo que presenta los folíolos tomentosos.

En la mayoría de las especies de *Bullockia*, el tipo de venación es semicraspedódromo, el cual se consideraba como derivado directamente de la condición broquidódroma (Hickey, 1975). Lo anterior se toma en cuenta para la polarización del carácter tipo de venación, considerando al tipo de venación broquidódromo como el más primitivo, semicraspedódromo y finalmente al cladódromo, ya de que el grupo externo también lo presenta. Los ángulos de divergencia son obtusos en las especies de esta sección, excepto en *B. excelsa* y *B. tecomaca* que muestran ángulos más bien agudos. Además, las especies de *Bullockia* tienen un modelo reticulado al azar y un modelo reticulado ortogonal en las venas terciarias; las venas últimas marginales son incompletas y presentan aréolas completamente desarrolladas. El raquis alado y catáfilos desarrollados son caracteres conspicuos que le dan consistencia a la sección *Bullockia*, anteriormente encontrados por Rzedowski y Kruse (1979).

A excepción del tipo de desarrollo en la aréola, sea imperfecta o desarrollada, todos los caracteres encontrados en el presente estudio son caracteres compartidos por las especies estudiadas de esta sección; la aréola imperfecta la presenta *B. diversifolia*, *B. bipinnata*, *B. bicolor*, *B. copallifera* y *B. excelsa*, pertenecientes al grupo 2 y las especies del grupo 1 de Toledo-Manzur (1982) presentan aréolas bien desarrolladas, por lo que sólo este carácter de patrones de venación separa y diferencia a estos dos grupos dentro de la sección (Fig. 3).

Anatomía del pecíolo

Existen diferencias en la anatomía del pecíolo entre las dos secciones de *Bursera*. En sección transversal, en la sección *Bursera* normalmente es cilíndrica y en *Bullockia* triangular o elipsoidal. Según Metcalfe y Chalk (1950), en los pecíolos existe más variación que en cualquier otro carácter. El número de haces vasculares y canales de resina es generalmente mayor en la sección *Bullockia* que en la sección *Bursera*; dos capas de fibras forman un anillo continuo en la mayoría de las especies de sección *Bursera*, mientras que en las especies de la sección de *Bullockia* las fibras se arreglan en más de dos capas en anillos discontinuos. A pesar de que Metcalfe y Chalk (1950) mencionan que el xilema y el floema conforman anillos encerrados por un anillo de esclerenquima, en este trabajo sólo se observó este arreglo en las especies de la sección *Bursera*, con excepción de *B. lancifolia*, ya que en algunas especies de la sección *Bullockia* el anillo es discontinuo; para esta misma especie los canales de resina están envueltos por una vaina de colénquima característica que no se observa en las demás especies del género. Además, ellos citan un arco de haces vasculares en *B. aptera*, pero se encontró que los haces conforman un cilindro vascular, donde los haces vasculares colaterales no pierden su identidad. Se cita también que las especies de *Bursera* presentan los canales de resina completamente incluidos en floema primario y se observó que *B. bipinnata* tiene los canales rodeados por fibras; *Bursera xochipalensis* y *B. aloexylon* tiene los canales adyacentes al parénquima cortical y *B. glabrifolia* con fibras o parénquima cortical interno.

En *Bursera* sección *Bursera* los tricomas están ausentes a lo largo de la superficie del pecíolo, mientras que en la sección *Bullockia* ambos tipos de tricomas simples y glandulares pueden estar presentes, excepto en *B. xochipalensis* y *B. tecomaca* que son glabras. Haces vasculares corticales fueron encontradas en *B. aloexylon* y *B. glabrifolia*. Así, la relación filogenéticas entre ambas especies es fuerte, por lo que se confirma lo mencionado por Rzedowski y Kruse (1979) y Toledo-Manzur (1982).

Otros caracteres potencialmente importantes para aclarar las relaciones filogenéticas entre las especies de *Bursera* son el número de haces vasculares y canales—más canales en

Bullockia que en la sección *Bursera*—, así como la forma de pecíolo en sección transversal y tipo de tricomas. Estos caracteres deben ser incluidos en la descripción de género de *Bursera*. Las especies estudiadas arrojan información sobre la anatomía del pecíolo, por lo que se recomienda estudiar más especies para observar si existe variabilidad en alguno de los patrones que aquí se describen.

Análisis cladístico

El análisis cladístico confirma la monofilia de los “cuajotes” y de la sección *Bullockia* (Bullock, 1936, 1937; McVaugh y Rzedowski, 1965; Rzedowski, 1968; Toledo-Manzur, 1982; Daly, 1993 y Becerra y Venable, 1999). Las especies del complejo “simaruba” no presentan ninguna sinapomorfia que las conforme como tal; solo la presencia de tres lóculos y tres valvas del fruto lo identifican como parte de la sección *Bursera*. En la búsqueda de caracteres para este complejo no se reconocieron sinapomorfias de patrones de venación y anatomía de pecíolo, aunque este grupo ha sido sugerido como monofilético por (Becerra y Venable, 1999) mediante filogenia molecular. Los resultados obtenidos no reconocen las características foliares de forma ovada u obovada, margen entero y ápice acuminado como sinapomorfias; estas características son reconocidas como primitivas por Andrés (1997). Este grupo comparte prácticamente todos los caracteres con el grupo externo y se confirman como el grupo más primitivo del género *Bursera*; lo anterior no concuerda con los resultados de Becerra y Venable (1999), que lo consideran como el grupo más reciente del género, usando a especies de *Commiphora* y *Boswellia* como grupo externo. Deberían considerarse dentro del grupo interno ya que Rzedowski y Kruse, (1979) postulan hipótesis de parentesco entre estos géneros y las dos secciones de *Bursera*.

Los “cuajotes rojos y amarillos”, reconocidos Toledo-Manzur, (1982), son un grupo natural que poseen las siguientes sinapomorfias: nervadura cladódroma, presencia de traqueoblastos, desarrollo de la aréola incompleta, ausencia de tricomas, forma de las hojas cotiledonares multilobadas y nervadura cladódroma en los protófilos. No se reconocen los grupos propuestos por (Becerra y Venable, 1999), el grupo *B. fagaroides* (especies de cuajotes con hojas de margen entero), el grupo *B. fragilis* (especies con hojas de margen aserrado o crenado) y el grupo *microphylla* (especies con hojas de margen entero, pero de

forma linear y pequeñas) como tales; ya que aunque no se tienen bien representados a los grupos propuestos por Becerra y Venable (1999), aquí se postula como una primera hipótesis que los traqueoblastos se deben encontrar en todas las especies de “cuajotes”, así como las hojas cotiledonares multilobadas y la nervadura cladódroma en organismos adulto y en las plántulas. Por las evidencias encontradas se considera también que la división en “cuajotes en rojos y amarillos” es artificial. Los caracteres de plántulas son muy importantes ya que los organismos adultos del grupo *B. fagaroides* y *B. microphylla* presentan hojas con margen entero, pero las plántulas de *B. morelensis*, *B. aptera* y *B. schlechtendalii* tienen protófilos con márgenes aserrados (Andrés y Espinosa, 2001). Así, estos grupos, ya reconocidos también por McVaugh y Rzedowski (1965) y Toledo (1984) por la morfología de sus hojas, pueden mantenerse con base en los caracteres de sus plántulas; los caracteres foliares de la plántula ayudarían a probar si los caracteres foliares en los adultos son, o no, resultado de convergencias. Rzedowski y Calderón (2000b) postulan como convergencia las características foliares de *B. schlechtendalii*, *B. chemapodicta* y *B. laurihuertae*, que anteriormente se consideraban como especies muy emparentadas, sería importante incluir a *B. chemapodicta* y *B. laurihuertae* en análisis futuros con objeto de corroborar dicha aseveración.

El clado más consistente de este estudio está conformado por las especies de la sección *Bullockia*. El grupo se define por siete sinapomorfias: el raquis alado, la presencia de catáfilos, dos lóculos en el ovario, dos valvas en el fruto, forma de la semilla, cobertura del ariloide y la radícula delgada. Estos caracteres morfológicos a excepción de la radícula delgada (desde Engler, 1883; Rose, 1911; Standley, 1923 y Bullock, 1936, 1937) se han utilizado para diagnosticar a la sección *Bullockia*. Sin embargo, las plántulas de algunas especies de la sección *Bursera* muestran protófilos con raquis alado y habría que tomar en consideración si este carácter es conspicuo y constante en más especies de la sección. Por otra parte, en el campo se ha observado que algunos individuos de *B. longipes* y *B. arborea* llegan a presentar catáfilos “subdesarrollados” cuando aparecen las hojas de renuevo, pero no es un rasgo constante como en *Bullockia*. Tal vez estos caracteres pudieran ser ancestrales y en la sección *Bursera* se han perdido.

Bursera diversifolia y *B. bipinnata* no presentan sinapomorfias que las identifique como especies hermanas. Sin embargo *B. copallifera* y *B. excelsa* presentan la

sinapomorfia semilla en forma ovoide comprimida como se muestra en el cladograma. El grupo formado por *B. aloexylon*, *B. glabrifolia*, *B. tecomaca* y *B. xochipalensis* poseen las sinapomorfias: semilla en forma lenticular y el pseudoarilo cubriéndolo en menos de la mitad. Cabe señalar que *B. aloexylon* y *B. glabrifolia* comparten la presencia de haces corticales. En la sección *Bullockia* la forma de la semilla y la cobertura del pseudoarilo definen grupos naturales.

Se observa una tendencia evolutiva a la pérdida en el número de valvas del fruto, en la cobertura del ariloide y el número de lóculos del ovario en el género *Bursera*. El origen de forma de la semilla trígono a ovoide, a ovoide comprimida y finalmente a lenticular se propone como hipótesis. Este carácter merece especial atención ya que el grupo externo no presenta una estructura comparable, de tal manera, que se codifico como carácter desordenado. También la nervadura semiscraspedódroma y cladódroma se reconocen como derivados del broquidódromo, ya que de manera ordenada o desordenada el resultado es similar, así como en la venación de protófilos.

Conclusiones

El género *Bursera* posee caracteres suficientes para reconocerse como monofilético y en el cladograma se muestran dos grupos bien definidos. La sección *Bullockia* se reconoce como grupo natural por presentar raquis alado, catáfilos, dos lóculos, dos valvas en el fruto y radícula delgada en sus plántulas; también se reafirman dos grupos dentro de la sección y se reconoce a las especies que presentan fruto lenticular como el grupo más evolucionado.

Los "cuajotes" se confirman como grupo natural con base en la presencia de varias sinapomorfias: hojas cotiledonares multilobadas, nervadura cladódroma en organismos adultos y en plántulas, presencia de traqueoblastos y desarrollo incompleto en las aréolas. Se considera que los traqueoblastos, las hojas cotiledonares multilobadas y la nervadura cladódroma se deben presentar en todas las especies de "cuajotes".

Este trabajo no reconoce la división hecha por Toledo-Manzur (1982) en cuajotes rojos y amarillos, sólo basado en el color de su corteza.

No se encontraron caracteres sinapomórficos en el grupo de las especies del complejo *B. simaruba*, que lo constituyan como monofilético, pero se reconoce que tiene una gran afinidad con las especies del grupo externo, tanto en caracteres morfológicos, patrones de venación y anatomía del pecíolo. Por lo anterior en este trabajo se hipotetiza que es el grupo más primitivo del género. También se hace mención a la dificultad que presenta este complejo para establecer su parentesco con el grupo de los "cuajotes" pertenecientes a la misma sección y se reconoce a la sección *Bursera* como parafilética.

En el género *Bursera* el número de lóculos y valvas del fruto tienen una tendencia evolutiva hacia la reducción de tres a dos respectivamente. La tendencia evolutiva más significativa fue la cobertura del pseudoarilo, que va de cobertura total hasta cubrir menos de la mitad a la semilla, así como la forma de la semilla trígono a ovoide hasta lenticular. También la nervadura semiscraspedódroma y cladódroma se consideran derivadas de la nervadura broquidódroma.

Aunque la anatomía del pecíolo no ayuda a esclarecer las relaciones filogenéticas del grupo, son caracteres importantes: la forma del pecíolo en sección transversal, el número de haces vasculares, número de canales y disposición de las fibras que distinguen a la sección

Bullockia del grupo de los "cuajotes" como herramientas taxonómicas para la determinación.

Se recomienda retomar la búsqueda de caracteres en el complejo *B. simaruba* para probar la monofilia o parafilia del grupo y así tener más elementos para considerarla o no dentro de la sección *Bursera*.

LITERATURA CITADA

- Andrés, H., A. 1997. Análisis morfológico en plántulas de 11 especies del género *Bursera* Jacq. ex L. Tesis de licenciatura, FES Zaragoza, UNAM. México.
- Andrés, H., A. y D. Espinosa. 2001. Morfología de plántulas de 10 especies de *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae). *Bol. Soc. Bot. México*. (aceptado).
- Becerra, J. 1997. Insects on plants: macroevolutionary chemical trends in host use. *Science* 276: 253-256.
- Becerra, J. X. y L. Venable. 1999. Nuclear ribosomal DNA phylogeny and its implications for evolutionary trends in Mexican *Bursera* (Burseraceae). *Amer. J. Bot.* 86: 1047-1057.
- Bentham, G. y J. D. Hooker. 1862-1883. *Genera Plantarum* 1, part 1: 321-327.
- Bullock, A. A. 1936. Contributions to the flora of tropical America: xxxvii. notes on the Mexican species of the genus *Bursera*. *Kew Bull.* 8: 346-387.
- Bullock, A. A. 1937. Contributions to the flora of tropical America: xxxvii. *Plantae Hintonianae*: IV. *Kew Bull.* 9: 447-457.
- Carlquist, S. 1975. *Ecological strategies of xylem evolution*. Univ. California Press. Berkeley.
- Cuevas, R. G. y J. Rzedowski. 1999. Una especie nueva de *Bursera* (Burseraceae) del Occidente de México. *Acta Bot. Mex.* 46: 77-81.
- Daly, D. C. 1987. A revision of *Protium* (Burseraceae) in Eastern Amazonia and the Guianas. Ph. D. dissertation University of New York. New York.
- Daly, D. C. 1991. Studies in Neotropical Burseraceae IV. The unifoliolate species of *Protium* (Burseraceae). *Bol. Mus.* 7:40-48.
- Daly, D. C. 1993. Notes on *Bursera* in South America, including a new species. Studies in Neotropical Burseraceae VII. *Brittonia* 45: 240-246.

- Daly, D. C. 1997. Burseraceae. Flora of the Venezuelan Guayana. Vol. 3. Missouri Botanical Garden. pp. 688-728.
- De Candolle, A. 1825. Prodrromus. Vol. 2:785-82. Burseraceae.
- Dilcher, D. L. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *Bot. Rev.* 40: 1-157.
- Engler, A. 1883. Burseraceae. In: Engler, A. y K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. *Band.* 19a: 405-4560.
- Farris, S. 1988. Hennig86 reference. Versión 1.5. Publicado por el autor. Port Jefferson, Nueva York.
- Fisher, N. I. 1993. Statistical analysis of circular data. Cambridge University Press, Cambridge.
- Forman, L., P. E. Brandham, M. M. Harley y T. J. Lawrence. 1988. *Beiselia mexicana* (Burseraceae) and its limits. *Kew Bull.* 44: 1-31.
- Garibaldi, E. C. 1985. Anatomía de la madera y corteza de dos especies del género *Bursera*. Tesis de Maestría. Centro de Botánica. Colegio de Postgraduados. Chapingo.
- Gillett, J. B. 1980. *Commiphora* (Burseraceae) in South America and its relationships to *Bursera*. *Kew Bull.* 34: 569-587.
- Gómez-Vázquez, G. 1983. Wood anatomy of *Bursera longipes* and *Bursera copallifera*. *IAWA Bull.* n.s. 4: 207-212.
- Gómez-Vázquez, G. y M. Engleman. 1984. Bark anatomy of *Bursera longipes* (Rose) Standley y *Bursera copallifera* (Sessé & Moc.) Bullock: *IAWA Bull.* n.s. 5:
- Guillaumin, A. 1909. Recherches sur la structure et le development de Burseracées: application a la systématique. *Ann. Sci. Nat. Bot.* serie 9,10: 201-301.
- Guizar, N. y V. Sánchez. 1991. Guía para el reconocimiento de los principales árboles del alto Balsas. Universidad Autónoma Chapingo.
- Haberlandt, G. 1914. Physiological plant anatomy. Macmillan and Company. London.
- Hickey, L. J. 1974. Clasificación de la arquitectura de la hojas de dicotiledóneas. *Bol. Soc. Bot. Argen.* 16: 1-26.

- Hickey, L. J. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. In: Metcalfe, C. R. y L. Chalk (eds.) *Anatomy of the Dicotyledons*. Oxford University Press, Oxford. Vol. I: 25-39.
- Hickey, L. J. y J. A. Wolfe. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 538-589.
- Howard, R. A. 1979. The petiole. In: Metcalfe, C. R. y L. Chalk (eds.) *Anatomy of the Dicotyledons*. Oxford University Press, Oxford. Vol. I: 88-96.
- Hutchinson, J. 1969. *Evolution and phylogeny of flowering plants. Dicotyledons, facts and theory*. Academic Press, London.
- Johnson, M. B. 1992. The genus *Bursera* (Burseraceae) in Sonora, México and Arizona, U. S. A. *Desert Plants* 10: 126-144.
- Judd, W. S., C. S. Campbell, E. A. Kellogg y P.F. Stevens. 1999. *Plant Systematics: A Phylogenetics Approach*. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Mass. 464 p.
- Köhler, E. G. 1984. Zur Blattnervatur der neotropischer Buxus-Arten Und Ihre Bedeutung für die Systematik (Buxaceae). *Flora* 173: 345-374.
- Lam, H. S. 1932. The Burseraceae of the Malay Archipelago and Peninsula. *Bull. Jard. Bot. de Buitenzorg* Serie 3, 12: 296-297.
- Marchand, C. 1868. Recherches sur l'organisation des Burséracées. *Adansonia* 8: 17-72
- McVaugh, R. y J. Rzedowski. 1965. Synopsis of the genus *Bursera* L. in western Mexico, with notes on the material of *Bursera* collected by Sessé Mociño. *Kew Bull.* 18: 317-382.
- Metcalfe, C. R., y L. Chalk. 1950 *Anatomy of the dicotyledons* Vols. 1 y 2. Oxford University Press. Clarendon.
- Metcalfe, C. R., y L. Chalk. 1983. *Anatomy of the dicotyledons*. 2nd ed. Vol. I. Oxford University Press. Clarendon.
- Metcalfe, C. R., y L. Chalk. 1989. *Anatomy of the dicotyledons*. 2nd ed. Vol. II. Wood structure and conclusion of the general introduction. Clarendon Press. Oxford London.

- Moncada, F. M. 1989. Reporte del género *Commiphora* Jacq. (Burseraceae) para Cuba. *Rev. Jar. Bot.* 10: 3-10.
- Nixon, K. C. 1999. WINCLADA para IBM PC, ver. 0.9.99.unam21. Versión Beta distribuido por el autor.
- Palacios, R. 1984. La morfología de los granos de polen de las especies mexicanas del género *Bursera*. *Biotica* 9: 153-182.
- Rose, J. N. 1911. Family 14. Burseraceae. *North American Flora* 25: 241-261.
- Roth, I. y S. Yee. 1991. Ökologisch-taxonomische Untersuchungen über Leitbündeldichte und Leitbündelmuster bei Angiospermen-Laubblättern. *Bot. Jahrb. Syst.* 113: 7-71.
- Rzedowski, J. 1968. Notas sobre el género *Bursera* (Burseraceae) en el estado de Guerrero (México). *An. Esc. Cienc. Biol. (Méx)* 17: 17-36.
- Rzedowski, J. y G. Calderón. 1996a. Burseraceae. Flora de Veracruz. Fascículo 94. Instituto de Ecología. Xalapa, Ver.
- Rzedowski, J. y G. Calderón. 1996b. Nota sobre *Bursera cinerea* Engl. (Burseraceae) en el estado de Veracruz. *Acta Bot. Mex.* 37: 33-38.
- Rzedowski, J. y G. Calderón. 2000a. Tres especies nuevas de *Bursera* (Burseraceae) de la región costera del Occidente de México. *Acta Bot. Mex.* 50: 47-59.
- Rzedowski, J. y G. Calderón. 2000b. Una especie nueva de *Bursera* (Burseraceae) del estado de Oaxaca (México). *Acta Bot. Mex.* 52: 75-81.
- Rzedowski, J. y F. Guevara-Fefer. 1992. Familia Burseraceae. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo 3. Inst. Ecol. A.C. Centro. Regional. del Bajío, Pátzcuaro, Mich. México.
- Rzedowski, J. y H. Kruse. 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon* 28: 103-116.
- Rzedowski, J. y R. Palacios. 1985. La presencia de *Commiphora* (Burseraceae) en México. *Taxon* 34: 207-210.

- Standley, P. C. 1923. Trees and shrubs of Mexico. *Contr. U. S. Nat. Herb.* 23: 542-552.
- Standley, P. C. y S. A. Steyermark. 1946. Flora de Guatemala. Part. V. *Fieldiana Bot.* 24: 235-444.
- Stevenson, D. W. 1979. Systematic anatomy of Bahamian species of *Bursera* (Burseraceae). *J. Arnold Arbor.* 60: 163-165.
- Suárez, R. G. 1978. Estudio de los canales resiníferos de la corteza de *B. copallifera* y *B. grandifolia*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Suárez, R. G. y E. M. Engleman. 1982. Estudio de los canales resiníferos de la corteza de *B. copallifera* y *B. grandifolia*. *Bol. Soc. Bot. México* 42: 41-47.
- Toledo-Manzur, C. A. 1982. El género *Bursera* (Burseraceae) en Guerrero (México). Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Toledo-Manzur, C. A. 1984. Contribuciones a la flora de Guerrero: tres especies nuevas del género *Bursera* (Burseraceae). *Biotica* 9: 441-449.
- Thulin, M y A. Warfa. 1986. The Frankincense Trees (*Boswellia* spp.; Burseraceae) of Northern Somalia and Southern Arabia. *Kew Bull.* 42: 487-500.
- Van der Walt, J. y H. Vander der Schijff. 1973. The anatomy of the petiole as an aid to the identification of South African *Commiphora* species. *Kirkia* 9: 95-108.
- Watrous, L. E. y Q. D. Wheeler. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.* 30: 1-11.
- Webber, I. 1941. Systematic anatomy of the woods of the Burseraceae. *Lilloa* 6: 441-466.
- Woodson, E., y R. Schery. 1970. Flora de Panamá (Burseraceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 57: 5-27.

APÉNDICE

Cuadro 3. Caracteres y estados de carácter de *Bursera*. Los números y símbolos corresponden al cuadro 2.

Especies	Caracteres y estados de carácter																						
	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 schippii</i>	b	c	c	f	r	0	1	0	w	o	e	A	o	p	0	0	s	0	l	d	c	c	b
<i>Protium glabrum</i>	b	r	c	f	r	0	0	0	i	o	e	A	o	p	0	0	s	0	l	d	b	c	c
<i>Bursera</i> secc. <i>Bullockia</i>																							
<i>Bursera diversifolia</i>	b	r	c	j	o	1	0	0	i	o	s	o	o	s	1	0	w	1	?	?	?	?	?
<i>Bursera bipinnata</i>	b	z	c	n	b	1	0	0	i	o	e	t	r	s	1	0	w	1	e	b	a	d	a
<i>Bursera bicolor</i>	s	r	c	j	r	1	0	0	i	l	s	d	a	s	1	0	w	1	e	e	d	d	b
<i>Bursera copallifera</i>	s	c	c	i	r	1	0	0	i	o	s	o	o	s	1	1	w	1	t	a	d	d	b
<i>Bursera excelsa</i>	s	b	c	?	r	1	0	0	i	o	d	a	r	s	1	1	w	1	t	a	c	d	b
<i>Bursera</i> secc. <i>Bursera</i>																							
<i>Bursera aloexylon</i>	s	b	c	j	r	1	0	0	w	o	s	a	o	s	0	1	w	1	e	c	c	d	b
<i>Bursera tecomaca</i>	s	r,b*	c	f	o	1	1	0	w	o	s	d	a	s	0	0	w	1	e	c	b	d	b
<i>Bursera xochipalensis</i>	s	c	c	g	o	1	0,s*	0	w	o	s	d	o	s	1	0	w	0	e	c	c	d	b
<i>Bursera glabrifolia</i>	s	r,z*	c	j	r	0	1	0	w	o	s	a	o	s	1	0	w	0	e	c	b	d	b
<i>Bursera longipes</i>	b	c,b*	c	f	r	0	0,s*	0	w	o	e	A	a	p	0	0	s	0	l	c	b	c	b
<i>Bursera grandifolia</i>	b,e*	c,b*	c	n	o	0	0	0	w	o	e	o	o	p	1	1	s	0	t	e	d	c	b
<i>Bursera arborea</i>	b,e*	c	c	f	r	0	1	0	i	o	e	A	o	p	1	1	s	0	t	e	d	c	b
<i>Bursera</i> secc. <i>Bursera</i>																							
<i>Bursera lancifolia</i>	c	z	c	f	r	0	0	1	o	l	s	a	c	s	0	0	s	0	t	b	a	d	a
<i>Bursera denticulata</i>	c	c,z*	s	g	b	1	1	1	?	o	s	a	a	s	0	0	s	0	?	?	?	?	?
<i>Bursera schlechtendalii</i>	c	c,b*	s	f	b	1	1	1	o	o	e	o	o	p	0	0	s	0	l	a	a	c	a
<i>Bursera morelensis</i>	c	c	s	?	b	1	0	1	o	i	e	o	o	s	0	0	s	0	l				
<i>Bursera</i> secc. <i>Bursera</i>																							
<i>Bursera aptera</i>	c	b	s	n	b	1	1	1	o	o	e,s*	o	o	s	0	0	s	0	l	a	a	c	a
<i>Bursera ariensis</i>	c,b*	c,z*	c	f	b	1	0,s*	1	i	e	e,s*	o	o	s	1	1	s	0	l	a	a	c	a
<i>Bursera discolor</i>	c	c,z*	c	m	b	1	0,s*	1	i	e	e,s*	a	a	s	0	0	s	0	l	a	a	c	b
<i>Bursera bolivarii</i>	c	b	c	g	b	1	1	1	o	e	e	a	r	s	0	0	s	0	?	?	?	?	?
<i>Bursera fagaroides</i>	c	b	s	f	b	1	1	1	i	o	s	A	r	s	0	0	s	0	l	a	a	c	a

Especies	Caracteres y estados de carácter																					
	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	
<i>Protium schippii</i>	0	0	0	1	1	0	b	a,c*	?	o	t	?	4	4	?	a	?	?	?	?	?	
<i>Protium glabrum</i>	0	0	0	0	0	0	b	a,c*	?	o	?	a	4	4	?	a	?	?	?	?	?	
<i>Bursera</i> secc. <i>Bullockia</i>																						
<i>Bursera diversifolia</i>	?	?	?	?	?	?	b	b	b	b	?	o	2	2	c	b	t	d	d	a	s	
<i>Bursera bipinnata</i>	1	1	1	1	1	0	b	a,b*	b	o	T	o	2	2	c	b	t	d	d	a	s	
<i>Bursera bicolor</i>	0	0	0	1	1	0	b	a	?	?	T	d	2	2	c	b	t	d	d	a	s	
<i>Bursera copallifera</i>	0	0	0	1	1	0	b	a	b	o	?	o	2	2	e	b	t	d	d	a	s	
<i>Bursera excelsa</i>	0	0	0	1	1	0	b	a	b	o	?	o	2	2	e	b	t	d	?	?	?	
<i>Bursera aloexylon</i>	1	0	0	1	1	1	b	a	b	?	t	o	2	2	d	c	t	d	d	a	s	
<i>Bursera tecomaca</i>	1	0	0	0	0	0	b	a	b	o	o	o	2	2	d	c	t	d	d	?	s	
<i>Bursera xochipalensis</i>	1	0	0	0	0	0	b	a,b*	b	c	t	?	2	2	d	c	t	d	?	?	?	
<i>Bursera glabrifolia</i>	1	1	1	1	1	1	b	a	b	c	t	o	2	2	d	c	t	d	d	a	s	
<i>Bursera</i> secc. <i>Bursera</i>																						
<i>Bursera longipes</i>	0	0	0	0	0	0	a	a	a	a	o	o	3	3	a	a	t	t	e	d	b	
<i>Bursera grandifolia</i>	0	0	0	1	1	0	a	a	c	b	t	o	3	3	a	a	t	t	e	d	b	
<i>Bursera arborea</i>	0	0	0	1	0	0	a	b	c	c	o	o	3	3	a	a	t	t	e	?	?	
<i>Bursera lancifolia</i>	0	0	0	0	0	0	a	a	a	a	t	o	3	3	a	a	m	t	d	a	c	
<i>Bursera denticulata</i>	?	?	?	?	?	?	a	?	?	b	t	a	3	3	b	a	m	t	?	?	?	
<i>Bursera schlechtendalii</i>	0	0	0	0	0	0	a	b	b	b	t	c	3	3	b	a	m	t	a	a	c	
<i>Bursera morelensis</i>							a	a,b*	c	b	t	o	3	3	a	a	m	t	d	a	c	
<i>Bursera aptera</i>	0	0	0	0	0	0	a	b	b	b	t	o	3	3	b	a	m	t	d	a	c	
<i>Bursera ariensis</i>	0	0	0	1	0	0	a	d	c	b	t	o	3	3	b	a	m	t	?	a	c	
<i>Bursera discolor</i>	0	0	0	0	0	0	a	a,b*	a,d*	c	t	d	3	3	b	a	m	t	?	?	?	
<i>Bursera bolivarii</i>	?	?	?	?	?	?	a	b	c	b	t	o	3	3	b	a	m	t	?	?	?	
<i>Bursera fagaroides</i>	0	0	0	0	0	0	a	?	c	c	t	o	3	3	b	a	m	t	?	?	?	

• Corresponden a estados de carácter poco frecuentes en los organismos y que no se tomaron en cuenta en el análisis cladístico.

Cuadro 4. Matriz polarizada de datos morfológicos y anatómicos de 23 especies de *Bursera* con 43 caracteres.

Especies	Caracteres polarizados																						
	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 schippii</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Protium glabrum</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Bursera</i> secc. <i>Bullockia</i>																							
<i>Bursera diversifolia</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	3	1	1	1	0	1	1	?	?	?	?	?
<i>Bursera bipinnata</i>	0	3	0	2	2	1	0	0	1	0	0	4	2	1	1	0	1	1	2	1	2	1	2
<i>Bursera bicolor</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	2	2	3	1	0
<i>Bursera copallifera</i>	1	0	0	4	0	1	0	0	1	0	1	3	1	1	1	1	1	1	1	3	3	1	0
<i>Bursera excelsa</i>	1	2	0	?	0	1	0	0	?	0	2	2	2	1	1	1	1	1	1	3	1	1	0
<i>Bursera aloexylon</i>	1	2	0	1	0	1	0	0	0	0	1	2	1	1	0	1	0	1	2	4	1	1	0
<i>Bursera tecomaca</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	2	4	0	1	0
<i>Bursera xochipalensis</i>	1	0	0	3	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	2	4	1	1	0
<i>Bursera glabrifolia</i>	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	2	1	1	1	0	1	1	2	4	0	1	0
<i>Bursera</i> secc. <i>Bursera</i>																							
<i>Bursera longipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0
<i>Bursera grandifolia</i>	0	0	0	2	1	0	0	0	0	2	0	3	1	0	1	1	0	0	1	2	3	0	0
<i>Bursera arborea</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	2	3	0	0
<i>Bursera lancifolia</i>	2	4	0	0	0	0	0	1	2	1	1	2	3	1	0	0	0	0	1	1	2	1	2
<i>Bursera denticulata</i>	2	0	1	3	2	1	1	1	?	0	1	2	0	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?
<i>Bursera schlechtendalii</i>	2	0	1	0	2	1	1	1	2	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	3	2	0	2
<i>Bursera morelensis</i>	2	0	1	-	2	1	0	1	2	4	0	3	1	1	0	0	0	0	0	?	2	?	?
<i>Bursera aptera</i>	2	2	1	2	2	1	1	1	2	0	0	3	1	1	0	0	0	0	0	3	2	0	2
<i>Bursera ariensis</i>	0	0	0	0	2	1	0	1	1	3	0	3	1	1	1	1	0	0	0	3	2	0	2
<i>Bursera discolor</i>	2	0	0	5	2	1	0	1	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	3	2	0	0
<i>Bursera bolivarii</i>	2	3	0	3	2	1	1	1	2	3	0	2	2	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?
<i>Bursera fagaroides</i>	2	3	1	0	2	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	3	3	0	0

Especies	Caracteres polarizados																				
	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
<i>Protium schippii</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	?	0	0	?	0	0	?	0	?	?	?	?	?
<i>Protium glabrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	0	0	?	0	?	?	?	?	?
<i>Bursera secc. Bullockia</i>																					
<i>Bursera diversifolia</i>	?	?	?	?	?	?	0	1	1	2	?	1	2	2	3	1	0	1	0	0	1
<i>Bursera bipinnata</i>	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	2	2	3	1	0	1	0	0	1
<i>Bursera bicolor</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	?	?	0	3	2	2	3	1	0	1	0	0	1
<i>Bursera copallifera</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	?	1	2	2	5	1	0	1	0	0	1
<i>Bursera excelsa</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	?	1	2	2	5	1	0	1	?	?	?
<i>Bursera aloexylon</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	1	?	0	1	2	2	4	2	0	1	0	0	1
<i>Bursera tecomaca</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	2	4	2	0	1	0	?	1
<i>Bursera xochipalensis</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	?	2	2	4	2	0	1	?	?	?
<i>Bursera glabrifolia</i>	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	2	2	4	2	0	1	0	0	1
<i>Bursera secc. Bursera</i>																					
<i>Bursera longipes</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	1	1	1	1	1	0	0	0	2	1	0
<i>Bursera grandifolia</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	2	2	0	1	1	1	1	0	0	0	2	1	0
<i>Bursera arborea</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	1	1	1	1	1	0	0	0	2	?	?
<i>Bursera lancifolia</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	2
<i>Bursera denticulata</i>	?	?	?	?	?	?	1	?	?	2	0	0	1	1	2	0	1	0	?	?	?
<i>Bursera schlechtendalii</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0	2	1	1	2	0	1	0	1	0	2
<i>Bursera morelensis</i>	?	?	?	?	?	?	1	0	2	2	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	2
<i>Bursera aptera</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0	1	1	1	2	0	1	0	0	0	2
<i>Bursera ariensis</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	2	2	0	1	1	1	2	0	1	0	?	0	?
<i>Bursera discolor</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	3	1	1	2	0	1	0	?	?	?
<i>Bursera bolivarii</i>	?	?	?	?	?	?	1	1	2	2	0	1	1	1	2	0	1	0	?	?	?
<i>Bursera fagaroides</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	2	1	0	1	1	0	2	0	1	0	?	?	?