



Universidad de Ciencias y
Artes de Chiapas
INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

Aspectos morfológicos de las
fenofases tempranas del género
Bursera de la Depresión Central de
Chiapas

PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA

Fridali García Islas

Director

Dr. Iván de la Cruz Chacón
Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal

Asesoras

Dra. Marisol Castro Moreno
Dra. Alma Rosa González Esquinca
Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal





UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS
SECRETARÍA GENERAL
DIRECCIÓN DE SERVICIOS ESCOLARES
DEPARTAMENTO DE CERTIFICACIÓN ESCOLAR
AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN

Lugar: Tuxtla Gutiérrez, Chiapas
Fecha: 20 de octubre de 2021

C. Fridali García Islas

Pasante del Programa Educativo de: Licenciatura en Biología

Realizado el análisis y revisión correspondiente a su trabajo recepcional denominado:

Aspectos morfológicos de las fenofases tempranas del género *Bursera*

de la Depresión Central de Chiapas.

En la modalidad de: Tesis Profesional

Nos permitimos hacer de su conocimiento que esta Comisión Revisora considera que dicho documento reúne los requisitos y méritos necesarios para que proceda a la impresión correspondiente, y de esta manera se encuentre en condiciones de proceder con el trámite que le permita sustentar su Examen Profesional.

ATENTAMENTE




Revisores

Dra. Christian Anabí Riley Saldaña

Biól. Manuel Martínez Meléndez

Dr. Iván de la Cruz Chacón

Firmas:

Ccp. Expediente



Universidad de Ciencias y
Artes de Chiapas
INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

Aspectos morfológicos de las
fenofases tempranas del género
Bursera de la Depresión Central de
Chiapas

PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA

Fridali García Islas

Director

Dr. Iván de la Cruz Chacón
Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal

Asesoras

Dra. Marisol Castro Moreno
Dra. Alma Rosa González Esquinca
Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal



“Gracias quiero dar al divino laberinto de los efectos y las causas por la diversidad de las criaturas que forman este singular universo.”

Jorge Luis Borges

Agradecimientos

Al Instituto de Ciencia, Tecnología e Innovación del Estado de Chiapas (ICTI) por la beca otorgada para la elaboración de este trabajo.

Al Instituto de Ciencias Biológicas que es como mi casa.

A mis padres que me han permitido elegir el camino de la biología y han llenado mis recuerdos de plantas, árboles y viajes.

Al Dr. Iván de la Cruz Chacón. Por toda su paciencia y su manera de hablar de microscopios y telescopios, de semillas y árboles. Su papel en este trabajo es irremplazable, toda mi admiración y cariño siempre.

A las personas que conforman el laboratorio de Fisiología y Química Vegetal que trabajan con tanta pasión que resulta contagioso, a mi maestra la Dra. Alma Rosa, a mi estimada Dra. Marisol Castro y otros tantos que no caben aquí.

A los amigos que me acompañaron a campo, que me dijeron que no me rindiera y me enseñaron que para bien o para mal “somos hoy lo que decidimos ayer y seremos mañana lo que decidamos hoy” Eli, Lalo, Lily, Camacho, Fitz, Dani, Aralí, Nevit, Gaspar, son mi red de apoyo y aprendizaje, quisiera nombrarlos a todos. A amigos recientes pero que me alentaron a correr el último pedacito de carrera, Diana, Siliceo y Alberto.

A una amistad especial que siempre me dijo que volara alto.

A Dios en cualquiera de sus nombres o formas que me levanta siempre que me caigo, me llena de interrogantes, entusiasmo y ganas de estudiar lo que sea que signifique la vida.

ÍNDICE

I. INTRODUCCIÓN	1
II. MARCO TEÓRICO	3
2.1 Familia Burseraceae Kunth	3
2.2 Género <i>Bursera</i> Jacq. ex L.	4
2.3 Especies estudiadas	10
2.3.1 <i>Bursera excelsa</i> (Kunth) Engl.....	10
2.3.2 <i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	12
2.3.3 <i>Bursera schlechtendalii</i> Engl.	14
2.3.4 <i>Bursera tomentosa</i> (Jacq.) Triana & Planch.	16
2.4. Aspectos morfológicos y taxonómicos de plántulas	18
2.4.1 Relevancia de las plántulas como caracteres taxonómicos.	18
2.4.2 Características botánicas del desarrollo temprano de las plántulas.....	21
III. ANTECEDENTES	23
IV. OBJETIVOS	25
4.1 Objetivo general:	25
4.2 Objetivo particulares:	25
V. MÉTODO	26
5.1 Selección de especies	28
5.2 Recolecta de material vegetal	28
5.3 Obtención de caracteres morfológicos	29
5.3.1 Obtención de las etapas de desarrollo	29
5.3.2. Registro de las variables morfológicas.....	30
5.3.3 Forma de las estructuras foliares	30
5.4 Análisis estadísticos	31
5.5 Análisis filogenético con WinClada	32
VI. RESULTADOS	33
6.1 Descripción de las fases de desarrollo temprano de las burseras	33
6.2 Variables morfométricas de la etapa de plántulas en etapa cotiledonar	41
6.3 Comparaciones morfológicas entre plántulas y su etapa adulta.	43
6.4 Variables morfométricas entre plántulas cultivadas y colectadas en campo....	48

6.5 Cladograma de caracteres en plántulas.....	50
VII.DISCUSIÓN	51
VIII. CONCLUSIONES.....	57
IX. REFERENCIAS DOCUMENTALES	59

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ilustraciones de los diferentes copales y xiotes en Historia de las Plantas de la Nueva España	5
Figura 2. Mapa de distribución del género <i>Bursera</i>	6
Figura 3. Diagrama de las secciones del género <i>Bursera</i>	9
Figura 4. Características vegetativas de <i>Bursera excelsa</i> (Kunth) Engl.....	11
Figura 5. Características vegetativas de <i>Bursera simaruba</i> (L) Sarg	13
Figura 6. Características vegetativas de <i>Bursera schlechtendalii</i> Engl. A	15
Figura 7. Características vegetativas de <i>Bursera tomentosa</i> (Jacq.) Triana & Planch	17
Figura 8. Esquema general del diseño del estudio.....	27
Figura 9. Mapa de zona de muestreo.....	28
Figura 10. Etapas de desarrollo de <i>B. simaruba</i>	34
Figura 11. Etapas de desarrollo de <i>B. excelsa</i>	36
Figura 12. Etapas de desarrollo de <i>B. schlechtendalii</i>	40
Figura 13. Etapas de desarrollo de <i>B. tomentosa</i>	40
Figura 14. Comparación entre plántulas cultivadas bajo condiciones controladas y plántulas colectadas en campo... ..	49
Figura 15. Venación en segundos protofilos, de las cuatro especies de <i>Bursera</i>	49
Figura 16. Cladograma de caracteres morfológicos de plántulas de <i>Bursera</i>	50

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1 Características morfológicas de las Buseras estudiadas.....	17
Cuadro 2. Fases estudiadas y caracteres considerados en plántulas de <i>Bursera</i>	31
Cuadro 3. Caracteres y estados de carácter tomados en cuenta para la construcción de la matriz.....	31
Cuadro 4. Matriz de estados de carácter codificada y analizada con NONA	32
Cuadro 5. Variables morfométricas de las plántulas con cotiledones de <i>Bursera simaruba</i>	41
Cuadro 6. Variables morfométricas de las plántulas con cotiledones de <i>Bursera excelsa</i>	41
Cuadro 7. Variables morfométricas de plantulas con cotiledones de <i>Bursera tomentosa</i>	41
Cuadro 8. Variables morfométricas de plantulas con cotiledones de <i>Bursera simaruba</i>	41
Cuadro 9. Variables morfométricas de los protofilos de <i>Bursera simaruba</i>	42
Cuadro 10. Variables morfométricas de protofilos de <i>Bursera schlechtendalii</i>	42
Cuadro 11. Variables morfométricas de primeros protofilos de <i>Bursera excelsa</i>	42
Cuadro 12. Variables morfométricas de primeros protofilos de <i>Bursera tomentosa</i> ..	42
Cuadro 13. Variables morfométricas de las plántulas con segundas protofilos de <i>Bursera excelsa</i>	42
Cuadro 14. Variables morfométricas de las plántulas con segundas protofilos de <i>Bursera tomentosa</i>	42
Cuadro 15. Características foliares de plántulas y árboles adultos de <i>B. simaruba</i> ..	44
Cuadro 16. Características foliares de plántulas y árboles adultos de <i>B. excelsa</i>	45
Cuadro 17. Características foliares de plántulas y árboles adultos de <i>B. schlechtendalii</i>	46
Cuadro 18. Características foliares de plántulas y árboles adultos de <i>Bursera tomentosa</i>	47
Cuadro 19. Morfometría comparada de plántulas cultivadas y colectadas	48

RESUMEN

Las especies del género *Bursera* son elementos constitutivos de comunidades vegetales y algunas veces dominantes, especialmente en el Bosque Tropical Caducifolio y Desiertos Neotropicales. En tiempos prehispánicos, a varios árboles y arbustos de este género se les conocía por las propiedades aromáticas de su resina que eran utilizadas como incienso, 200 años antes de su descripción taxonómica formal. Su capacidad de vivir y rebrotar en ambientes secos ha hecho que se utilicen para establecer cercas vivas y para la fabricación de artesanías, además actualmente se estudian sus potenciales propiedades y composición química para la industria farmacéutica.

Todas las fases de desarrollo de una planta pueden proporcionar caracteres taxonómicos, en particular las características de plántulas han sido poco empleadas para ello, sin embargo, se ha documentado que pueden revelar información sobre la historia ecológica y evolutiva de cualquier grupo de plantas, incluyendo significados fisiológicos. En la depresión central de Chiapas habitan comúnmente siete especies del género *Bursera*, el presente estudio describe las fases tempranas de desarrollo de cuatro de ellas, *Bursera excelsa*, *B. tomentosa*, *B. simaruba* y *B. schlechtendalii*. Además, se compara las características morfológicas y morfométricas de las plántulas en esas fases con el fin de identificar y evidenciar las diferencias entre ellas que permitan en un futuro generar guías de identificación en campo con miras de rescate y conservación.

El trabajo se llevó a cabo de enero de 2020 a enero de 2021 abarcando cuatro etapas metodológicas: 1) localización de los árboles y recolección de frutos; 2) germinación y obtención de plántulas con cotiledones, protofilos y segundos protofilos; 3) recolecta de datos morfológicos durante cuatro etapas: germinación, plántulas con cotiledones, plántulas con primeros y segundos protofilos; y 4) comparaciones morfológicas y morfométricas y análisis estadísticos de los caracteres, incluyendo comparaciones entre plántulas silvestres y plantas crecidas en sombreadero. Las variables morfométricas y morfológicas se tomaron de las frondas cotiledonares, hipocótilos, epicótilos, primeros y segundos protofilos.

Los resultados más sobresalientes señalan que los caracteres morfológicos de las fases de germinación y de plántulas de las burseras son lo suficientemente claros para distinguirlas desde sus etapas de vida temprana. Entre estos caracteres distintivos están el tipo de cotiledón, la forma de los primeros y segundos protofilos, el margen y la venación de los foliolos. Se encontraron diferencias foliares notables en las formas de las hojas, los márgenes y las nervaduras que permiten la identificación de *B. simaruba* y *B. schlechtendalii*, así como su diferenciación de *B. tomentosa* y *B. excelsa*, sin embargo, no se detectaron diferencias morfológicas ni morfométricas entre estas últimas especies en ninguna de las etapas estudiadas. Lo que permite establecer que las plántulas pueden ser un carácter útil para cuestiones taxonómicas.

También es claro que para todas las burseras varios caracteres que distinguen a las etapas adultas no están presentes en etapas tempranas, en particular los primeros y segundos protofilos son distintos de las hojas adultas, lo cual es un aporte relevante para su identificación en campo. En contraste la característica aromática es una característica metabólica que se expresa muy tempranamente, dado que hipocótilos y frondas foliares son fragantes.

Algunos datos morfométricos particulares indican que las frondas cotiledonares son más anchas que largas, que los cotiledones de *B. simaruba*, *B. excelsa* y *B. tomentosa* tienen siempre un lóbulo lateral más largo que otro y que *B. schlechtendalii* tiene el lóbulo central más largo que los laterales. Las láminas foliares de los protofilos son más largas que anchas, los segundos o son simples o contienen menos foliolos que las hojas adultas, siempre el foliolo central siempre es el de mayor tamaño. La regeneración de bosques y selvas depende en gran medida de la sucesión ecológica, en donde las fases tempranas de desarrollo como la germinación y el desarrollo de plantas son cruciales. Esta investigación constituye la primera sistematización de las características morfológicas y morfométricas de plántulas del género *Bursera* de las selvas secas de Chiapas y pretende brindar información útil para la identificación de plantas en etapas vulnerables.

I.INTRODUCCIÓN

El género *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae Kunth) comprende entre 107 y 120 especies de árboles y arbustos resinosos, distribuidos desde el norte de México hasta el norte de Sur América (De-nova *et al.* 2012; The Plant List, 2013). Son plantas relevantes debido a que son elementos constitutivos de comunidades naturales y son dominantes en algunas, especialmente en el bosque tropical caducifolio (Rzedowski *et al.* 2004; Montaña Arias y Espinosa, 2019).

Bursera tiene su principal centro de diversificación en México, se ubica dentro de los 25 géneros de plantas vasculares más diversos en el país con 94 especies, es decir casi el 90% de burseras viven en el país, y es quizá el género de plantas mexicanas con mayor porcentaje de especies endémicas (86%) con excepción de los géneros exclusivos, superando la media nacional (49.8%) de endemismo (Villaseñor *et al.* 2016). Alcanza su mayor riqueza y abundancia en las selvas bajas caducifolias, en donde habitan 84 especies, 80 de ellas endémicas (Rzedowski *et al.* 2004, Becerra y Venable, 2008); varias burseras eran muy bien conocidas por las culturas mesoamericanas, de ello perduran sus usos y los nombres vernáculos de copales [náhuatl: copalli = incienso], cuajotes [náhuatl: quáuitl = árbol; xiotl = sarna], palos mulatos y torotes (Molina, 1571; CONABIO, 2019). Al interior de la familia, el género es muy cercano a los géneros del ‘incienso índico’ (*Boswellia sacra*) y de la ‘mirra’ (*Commiphora mhyrra*) (CONABIO, 2019).

En 1965, McVaugh y Rzedowski propusieron dos secciones dentro del género *Bursera* reconocidas en la actualidad; la sección *Bursera* y la sección *Bullokia*, la primera agrupa a especies con frutos trivalvados dividiéndola a su vez en los complejos “mulatos” y “cuajotes”, los “mulatos” son de hojas cotiledonares trilobadas, a diferencia de los “cuajotes” que tienen hojas cotiledonares multilobadas y que se separan por el color de su corteza en cuajotes rojos o amarillos; en la sección *Bullokia* se incluye a las especies de frutos bivalvados separándolas también en dos grupos; el primero se distingue por el pseudoarilo que cubre hasta 2/3 partes del pireno (endocarpio, diáspora) y el segundo grupo cubre más de 2/3 partes (Andrés-

Hernández y Espinosa-Organista 2002). El pireno de las burseras está cubierto parcial o completamente por un pseudoarilo brillantemente coloreado y rico en lípidos, que funciona como atrayente y recompensa para los dispersores (Ramos-Ordoñez *et al.* 2012).

Las investigaciones sobre la morfología de las plántulas, particularmente de angiospermas, son una herramienta taxonómica para estudios florísticos. Los caracteres anatómicos y morfológicos de las plántulas son útiles para distinguir varios niveles taxonómicos y pueden emplearse -así como la de las características florales- para diseñar claves, por familia, género o para diferenciar entre las plantas que crecen en una determinada región (Ojeda-Hoc y Amela, 2013; Paria y Bose, 2017). Las características de las plántulas son morfológica y genéticamente estables y pueden desempeñar un papel clave en las especies distintivas, caracteres fácilmente disponibles son el patrón de germinación, tipo, forma y superficie de las hojas cotiledonares, hipocótilo, primera hoja y hojas subsiguientes (Bose y Paria, 2019).

En Chiapas habitan 16 burseras, casi la mitad son consideradas endémicas del país, algunas tienen una distribución amplia como *Bursera fagaroides*, *B. simaruba* y *B. schlechtendalii* y otras son de distribución más restringida como *B. mirandae* y *B. ovalifolia*, la mayoría son frecuentes del bosque tropical caducifolio (Villaseñor, 2016). Algunas tienen usos en la medicina tradicional y en ceremonias religiosas (*B. bipinnata*), otras son empleadas como cerca vivas (*B. simaruba*), leña y como ornamentales (Miranda, 2015). Las burseras chiapanecas, poseen escasos estudios en las diferentes áreas de la ciencia comparadas con sus congéneres nacionales.

El presente trabajo sistematiza y analiza datos morfológicos de las fenofases tempranas de cuatro especies del género *Bursera* presentes en la selva baja caducifolia de la depresión central del estado de Chiapas, registrando características morfológicas de sus primeros estadios, ello permitirá la elaboración de claves para su identificación. Será el primer trabajo sistematizado para estudiar plántulas de este género en Chiapas.

II. MARCO TEÓRICO

2.1 Familia Burseraceae Kunth

Burseraceae fue descrita originalmente por Carl Sigismund Kunth en 1824 en la revista francesa *Annales des Sciences Naturelles* 2: 346 (Tropicos.org. Missouri Botanical Garden, 2020).

Rzedowski y Calderón (1996) señalan que las burseráceas pueden presentar forma arbórea o de arbusto, provistos de resina y a menudo de aceite esencial. Hojas alternas, comúnmente sin estípulas, por lo general imparapinnadas, algunas veces bipinnadas, trifoliadas o reducidas a un solo foliolo, los foliolos laterales opuestos. Inflorescencias axilares o terminales, básicamente cimosas, a menudo paniculadas, pseudoracimosas o fasciculadas, o flores solitarias; flores casi siempre unisexuales (las plantas a menudo dioicas o polígamo-dioicas), pequeñas, actinomorfa, 3 a 5 (6)-meras, el cáliz más o menos cupuliforme, dividido en 3-5(6) segmentos connados o casi libres, valvados, contornos abiertos en el botón; pétalos 3-5 (6) rara vez ausentes libres o en pocos casos unidos para formar un tubo; estambres en 1 o 2 verticilos, en número igual a las divisiones del cáliz o más frecuentemente dos veces más numerosos. Fruto drupáceo, el pericarpo por lo general carnoso, a menudo dehiscente por 2-5 valvas, los huesos (endocarpios lignificados) 1-5, casi siempre monospermos, frecuentemente cubiertos por un pseudoarilo; semillas sin endospermo, el embrión por lo común derecho.

Actualmente, la familia burseraceae comprende 18 géneros y 649 especies agrupadas en tres tribus de distribución pantropical, todas las tribus están representadas en los trópicos de América, África e Indo-Asia (Weeks *et al.*, 2005; The plant list 2013).

En la región neotropical la familia está representada por 228 especies agrupadas en ocho géneros (Rzedowski y Guevara, 1992; Rüdiger *et al.* 2007). En México están presentes los géneros *Bursera* con 80 spp, *Commiphora* con 2 spp., y con una especie *Protium*, *Beiselia* y *Terebinthus* (Cházaro *et al.*, 2010).

2.2 Género *Bursera* Jacq. ex L.

Bursera es el género tipo de la familia Burseraceae (Tropicos.org, 2020). El género fue reconocido por Carl von Linnaeus y descrito formalmente en 1762 por Nicolaus Joseph von Jacquin en la segunda edición de *Species Plantarum* (1: 471) publicado por el propio Carl Linnaeus. El género fue nombrado en honor del botánico alemán Joachim Burser (1583-1649) y tiene como especie tipo a *Bursera simaruba* L. (≡ *Bursera gummifera* L.).

Las culturas prehispánicas tenían información sistematizada de este género, la planta con nombre náhuatl “tzihua copalli” corresponde a *Bursera bipinnata* y aparece documentada en el manuscrito conocido como *Libellus de Medicinalibus Indorum Herbis* o “Códice De la Cruz-Badiano”, elaborado en 1552 por los indígenas aztecas Martín de la Cruz (médico herbolario) y Juan Badiano (escribano de náhuatl y latín), lo que significaría la primera descripción del género doscientos años antes de su sistematización taxonómica (Linares y Bye, 2008).

Años después, el médico y botánico español Francisco Hernández de Toledo en su obra la *Historia de las Plantas de Nueva España* (1651) proporcionó información e ilustraciones de al menos nueve representantes mexicanos de este grupo botánico (Fig. 1). Algo sobresaliente es que se diferenciaba entre copales y papelillos, cuyos vocablos son de la lengua náhuatl ya que la terminación “copal(li) = incienso” era asignada a los árboles con resina aromática y la terminación “xiotl = sarna” era para los árboles con corteza que se desprende (papelillos), sin embargo, aun con estas raíces de la palabra, esta terminó describiéndose por los autores de la época como “tronco que parece atacado por lepra” (Hernández, 1651).

Hernández (1651) en el tomo II de la *Historia de las Plantas de Nueva España*, relata en el capítulo LI sobre *Bursera fagaroides* (≡ *Elaphrium odoratum*) lo siguiente:

“Del CUITLACOPALLI o estiércol de copalli. Es un árbol de tamaño mediano con hojas redondeadas pequeñas, y frutos acinosos en racimo parecidos a los de oxiacanta, muy olorosos y glutinosos. Produce una goma blanca algo olorosa y muy dura. Es de

naturaleza caliente casi en tercer grado y húmeda, y es llamado por algunos xioquahuil porque el tronco parece atacado de lepra. Nace en las regiones cálidas de Yauhtepec, en lugares montuosos y rocosos”.

Y en el capítulo LIII de *Bursera microphylla* A. Gray (\equiv *Elaphrium microphyllum*) lo siguiente:

Es el COPALQUAUHXIOTL un árbol alto, liso y que fácilmente se despoja de su membrana exterior, de donde le viene el nombre; tiene hojas pequeñas, oblongas, como de ruda, pero mayores y más largas, y fruto acinoso, pero adherido de uno en uno. Destila también un líquido resinoso semejante al copalli en sabor y olor, pero escaso. Es caliente y seco este árbol en tercer grado, y oloroso con cierta astringencia. El líquido que mana lo mezclan diluido en agua al copalli, y dicen que así es extraordinariamente eficaz para contener las diarreas. Nace en las regiones cálidas de Texaxahuac, en lugares montuosos y ásperos.

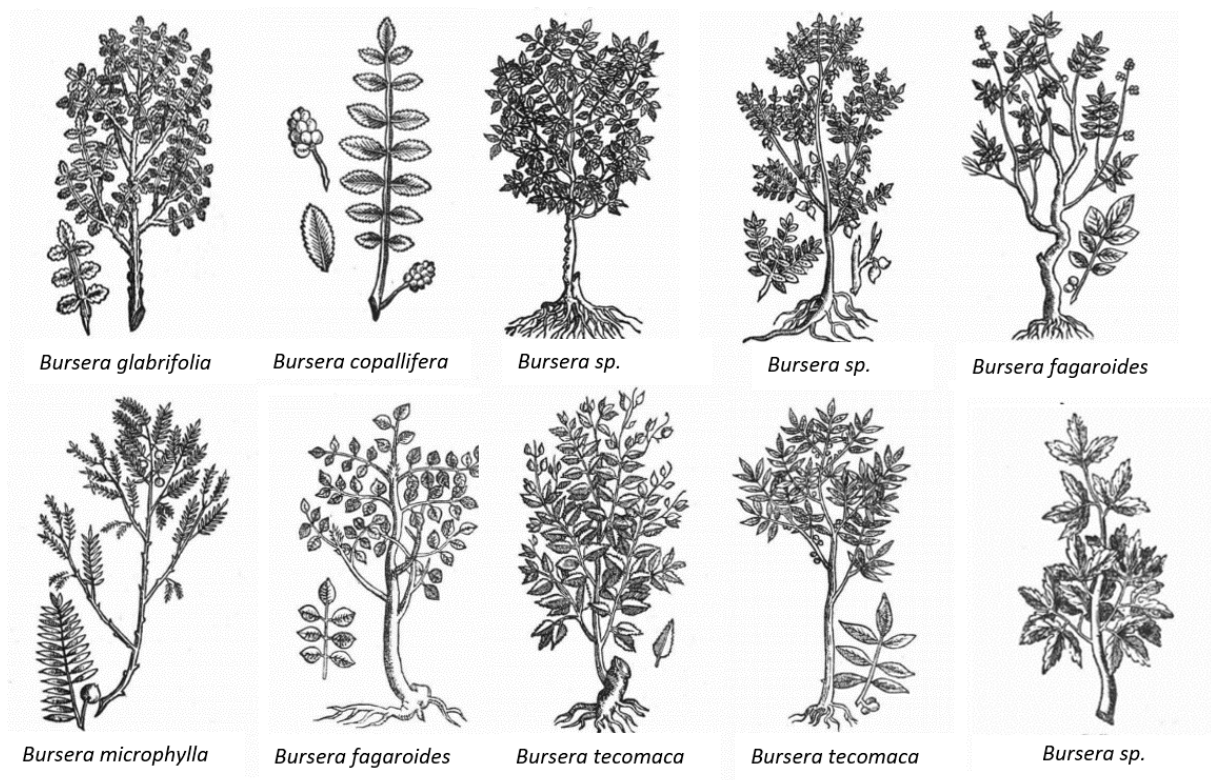


Figura 1. Ilustraciones de los diferentes copales y xioques realizadas por Francisco Hernández en Historia de las Plantas de Nueva España.

Bursera actualmente agrupa a 120 especies de plantas leñosas (The plant list, 2013), cuya distribución se restringe al continente americano, en particular a la mitad septentrional de su porción intertropical, pues se extiende desde los extremos suroeste y sureste de los Estados Unidos hasta el norte de Perú y de Brasil, incluyendo las islas de las Antillas y de las Galápagos (Rzedowski, *et al.* 2004). Su centro de diversidad se localiza en México, donde hasta la fecha se conocen 94 especies, 81 endémicas (Villaseñor, 2016), esto probablemente debido su ubicación geográfica donde convergen dos regiones biogeográficas, la Neártica y la Tropical (Rzedowski, 1991).



Figura 2. Distribución del género *Bursera*. Construido con 34,881 registros georreferenciados en Global Biodiversity Information Facility (GBIF), 2020.

Bursera es uno de los componentes dominantes del bosque seco tropical mexicano, el género se ha estudiado taxonómicamente allí desde fines del siglo XIX, sin embargo, su clasificación y sus relaciones filogenéticas actualmente están en plena elucidación (Rzedowski y Kruse, 1979; Langenheim, 2003). Este género agrupa árboles o a veces arbustos caducifolios, dioicos o polígamo-dioicos, rara vez hermafroditas, por lo general fuertemente resinosos y aromáticos; la corteza externa

de las partes lignificadas está provista de una capa de clorénquima, la del tronco a menudo rojiza o amarillenta y exfoliante, otras veces gris, lisa y sin exfoliarse; ramillas abreviadas (braquiblastos) comúnmente presentes; hojas sin estipulas, a menudo dispuestas en forma de roseta en el extremo del braquiblasto, otras veces alternas y esparcidas sobre ramas jóvenes y vigorosas, en la mayoría de las especies imparipinadas y con los foliolos opuestos, pero a veces bipinnadas, trifoliadas o simples (unifoliadas), el raquis en muchas especies es alado, a las hojas normales en muchos casos les anteceden en aparición una o varias rosetas de catafilos más o menos precozmente caedizos, de forma oblonga o triangular, y es también muy frecuente que las primeras hojas en aparecer sean trifoliadas o con un número de foliolos más reducido que el común de la especie; todas las especies de *Bursera* producen moléculas aromáticas volátiles del grupo de los terpenos, que a menudo proporcionan a las plantas intensos y variados aromas al estrujarse (Rzedowski *et al.* 2004).

Las inflorescencias axilares, originándose por lo general con o antes de las primeras hojas, el fruto es drupáceo, de ovoide a subgloboso, biconvexo o más o menos asimétricamente trígono, tardíamente dehiscente por medio de 2 o 3 valvas, el hueso parcial o totalmente cubierto con un pseudoarilo que al abrirse el fruto es rojo, anaranjado o amarillo, pero por lo común se torna gris o blanquecino; generalmente solo una semilla en cada fruto (Rzedowski *et al.* 2004). Las semillas algunas especies son fotoblásticas y necesitan de temperaturas elevadas (25-35°C) para germinar. Su modo de germinación es faneroepígea (Hernández y Organista, 2002).

Uno de los rasgos que sin duda es el más espectacular en muchas especies de este género es la corteza brillante de colores vivos, cuyo peridermo está sujeto a una renovación acelerada, pues su capa externa se desgarrar constantemente en tiras de material papiráceo. Este carácter es el responsable del calificativo mexicano de “cuajote” (de cuáhuatl – árbol, y xiotl- sarna), que se aplica en muchas partes a estas plantas, pero que no es exclusivo de *Bursera* (Rzedowski y Kruse, 1979).

Desde el punto de vista ecológico, tienen un papel relevante en diversas regiones del país, pues son elementos constitutivos cuantitativamente importantes y en muchas partes dominantes en los bosques tropicales caducifolios y en algunos otros tipos de vegetación (Rzedowski y Kruse, 1979). Entre las interacciones registradas con animales de los ecosistemas donde las burseras se distribuyen se ha reportado que las abejas del género *Apis* colectan resina con la que recubren las paredes de sus colmenas como protección contra hongos y termitas. Los coatíes (*Nasua narica*) rasguñan la corteza de los copales para frotar su piel contra ellas dado que la resina elimina ectoparásitos (CONABIO, 2008).

Todas las especies de *Bursera* parecen ser plantas rigurosamente caducifolias, perdiendo sus hojas en la temporada seca del año y en general floreciendo al final de la misma, más o menos simultáneamente con la aparición de órganos foliares nuevos (Rzedowski y Kruse, 1979).

El género está relativamente bien conocido taxonómicamente y se ha dividido en dos subgéneros de tamaño aproximadamente igual, subgénero *Bursera* y subgénero *Elaphrium* Jack. (Mc Vaugh y Rzedowski, 1965; Rzedowski y Kruse, 1979). Al interior del género *Bursera* fueron propuestas dos secciones por McVaugh y Rzedowski en 1965, aun reconocidas en la actualidad; la sección *Bursera* agrupa a las especies con frutos trivalvados en los complejos “mulatos” y “cuajjotes” (figura 3), los “mulatos” tienen folíolos enteros frecuentemente con el ápice acuminado y con hojas cotiledonares trilobadas, a su vez los “cuajjotes” tienen hojas cotiledonares multilobadas y se separan por el color de su corteza (rojos o amarillos); a su vez la sección *Bullokia* incluye a las especies de frutos bivalvados en dos grupos; el primero se distingue por el pseudoarilo que cubre las 2/3 partes del hueso y tiene cáliz con sépalos fusionados, el segundo grupo presenta un pseudoarilo que cubre 2/3 o más del hueso y un cáliz formado por sépalos libres.



Figura 3. Diagrama de las secciones del género *Bursera*: *Bursera* (frutos trivalvados) y *Bullokia* (frutos bivalvados) cada sección se subdivide en dos grupos.

El género *Bursera* es un pariente del Nuevo Mundo de *Boswellia* (incienso) y *Commiphora* (mirra) pertenecientes al Viejo Mundo (Langenheim, 2003). En México y Centro América, las resinas de algunas especies de *Bursera* son usadas principalmente como incienso (Martínez, 1979). En México la venta de copal en los meses de octubre a noviembre es un recurso importante para muchos vendedores ya que la resina es uno de los elementos que conforman el incienso de los altares del Día de Muertos (Purata, 2008), *Bursera bipinnata* es la de mayor comercialización en los mercados, incluso se comercializa más allá de las áreas donde se produce (CONABIO, 2008).

Se ha reportado la existencia de *Bursera* en todos los estados de la República, con excepción de Tlaxcala (Rzedowski *et al*, 2005). En Chiapas se tiene registro de 16 especies de *Bursera* entre las que se encuentran *B. ariensis*, *B. bipinnata*, *B. excelsa*, *B.fagaroides*, *B. glabrifolia*, *B.grandifolia*, *B. graveolens*, *B.heteresthes*, *B. kerberi*, *B. longipes*, *B. mirandae*, *B. ovalifolia*, *B. schlechtendalii*, *B. simaruba* y *B. tomentosa* (Villaseñor, 2016). De las especies mencionadas son cuatro las incluidas en La Vegetación de Chiapas (Miranda, 2015) con nombres vernáculos y usos

propios de la región, utilizando los nombres de mulato (*B. simaruba*), copal (*B. excelsa*), copal de santo (*B. bipinnata*), copalillo (*B. bipinnata* y *B. diversifolia*), sasafrás (*B. graveolens*), sus usos incluyen desde la aplicación de la resina como barniz, para la región de Comitán, a quemarla en los hogares como incienso (Miranda, 2015).

2.3 Especies estudiadas

2.3.1 *Bursera excelsa* (Kunth) Engl.

Bursera excelsa tiene una basonimia *Elaphrium excelsum* Kunth y dos sinonimias (Trópicos.org, 2020). Está incluida en la sección Bullokia, comúnmente es conocida por copal, copalillo o copal santo. En México se distribuye sobre todo en la vertiente del Pacífico, desde Sinaloa hasta Oaxaca, así como la depresión central de Chiapas. Es frecuentemente encontrada en la selva baja caducifolia, la selva mediana caducifolia, selva mediana subcaducifolia y selva mediana subperenifolia, en altitudes de hasta 1000 msnm (Frías *et al.*, 2017).

Es un árbol mediano o arbusto caducifolio que alcanza a medir hasta 10 m de altura, de corteza gris, lisa, no exfoliante, con lenticelas grandes en líneas verdes verticales. La corteza interna es rojiza en la parte exterior y crema en el interior, con exudado muy fragante, transparente. El grosor total de la corteza es de 6 mm a 8 mm (Pennington y Sarukhan, 1998). Sus hojas son imparapinnadas y pubescentes, ovado-lanceoladas de 7 a 16 cm de largo y de 4 cm a 12 cm de ancho, formadas por 3 a 5 pares de folíolos con el margen dentado; peciolo de 2.5 a 6 cm de largo y raquis alado (Frías *et al.*, 2017). Sus yemas son densamente pubescentes, estípulas ausentes, el margen foliar es ampliamente aserrado a crenado (fig. 4. D). El ápice agudo a redondeado, base aguda a truncada, verde grisáceo oscuro en el haz y más pálidos en el envés, pubescencia escasa en el haz, pero muy densa y crispada en el envés, raquis estrechamente alados.

Es una especie dioica, la inflorescencia está en forma de panícula, pubescente de 3 a 8 cm de largo sobre un pedúnculo de 1.8 a 4 cm de largo, las flores son de color blanquecino de aproximadamente 0.7 mm de diámetro. Los frutos son una drupa bivalvada dehiscente, ovoide, color rojo, algo pubescente, de

0.9 cm de diámetro, con el cáliz persistente, la semilla de 5 a 6.5 mm de diámetro, cubierta casi en su totalidad por un pseudoarilo de color anaranjado en la madurez, florece de abril a junio y los frutos maduran de julio a noviembre (Pennington y Sarukhan, 1998).

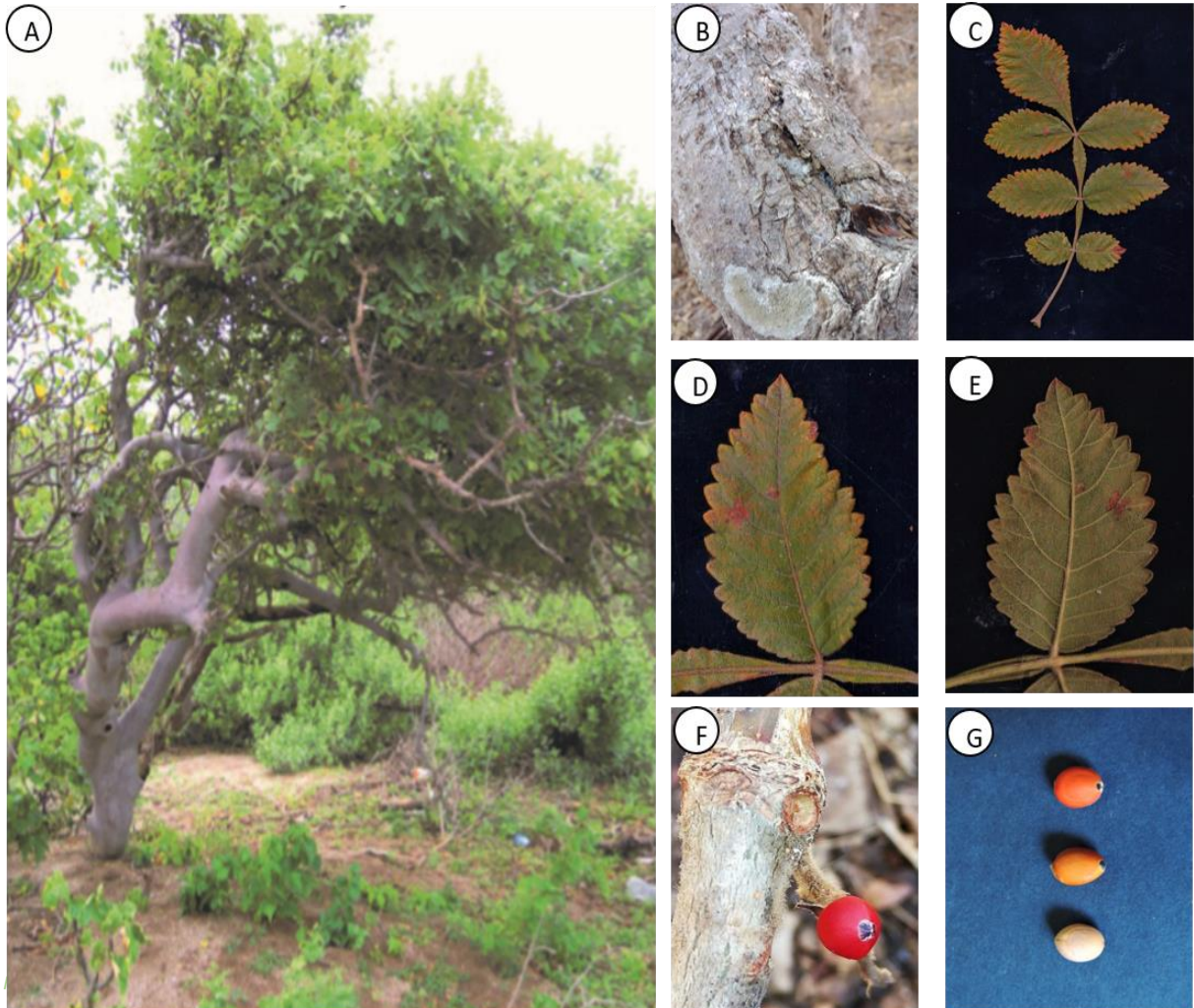


Figura 4. Características vegetativas de *Bursera excelsa* (Kunth) Engl. A. Forma arbórea de *B. excelsa*. Imagen: Frías *et al* (2017). B. Detalle de la corteza. C. Hoja compuesta con raquis alados. D. Haz de foliolo. E. Envés de foliolo. F. Pireno cubierto por pseudoarilo. G. Pireno con diferentes coloraciones del pseudoarilo.

2.3.2 *Bursera simaruba* (L.) Sarg.

Especie incluida en la sección *Bursera* (CONABIO, 2008). Tiene 14 sinonimias entre ellas a *Bursera gummifera* Jacq y *Pistacia simaruba* L., es conocida comúnmente como palo mulato, papelillo, jiote o mulato en varios estados del país (Rzedowski y Guevara, 1992).

Florece desde febrero hasta agosto, los frutos maduran de mayo a noviembre de manera asincrónica (Vazquez-Yanes *et al.* 1999), en México se localiza tanto en la vertiente del Pacífico como la del golfo, desde los estados de Sonora y Tamaulipas hasta Chiapas y Yucatán. Habita principalmente en la selva baja caducifolia y selva mediana subcaducifolia, penetra también en la selva mediana subperennifolia y en ocasiones en el bosque latifoliado esclerófilo. Es la especie más ampliamente distribuida del género ya que se ha reportado en 21 estados de México (Rzedowski *et al.* 2005).

Es un árbol caducifolio de 5 a 20 m, hasta 35 m de alto con un diámetro a la altura del pecho de 40 a 80 cm, hasta 1 m de diámetro, la corteza externa es rojiza café-rojiza exfoliante en tiras delgadas (figura 5. B), ramillas glabras o pubescentes, resinosa y aromática al estrujarse. Las hojas son elípticas a oblongas en contorno general, hasta 45 cm de largo y 30 cm de ancho, imparapinnadas, folíolos lanceolados a ovados o elípticos, acuminados en el ápice y cuneados en la base; peciolo hasta de 10 cm de largo, margen entero, brillantes en el haz, más pálidos y opacos en el envés (figura 5. D). Con inflorescencias paniculadas hasta el 28 cm de largo, de fruto trivalvado, globoso de 10 a 15 mm de diámetro, rojizo o café-rojizo en la madurez, la semilla totalmente cubierta por un pseudoarilo rojo o anaranjado (CONABIO, 1999; Pennington y Sarukhán, 1998).

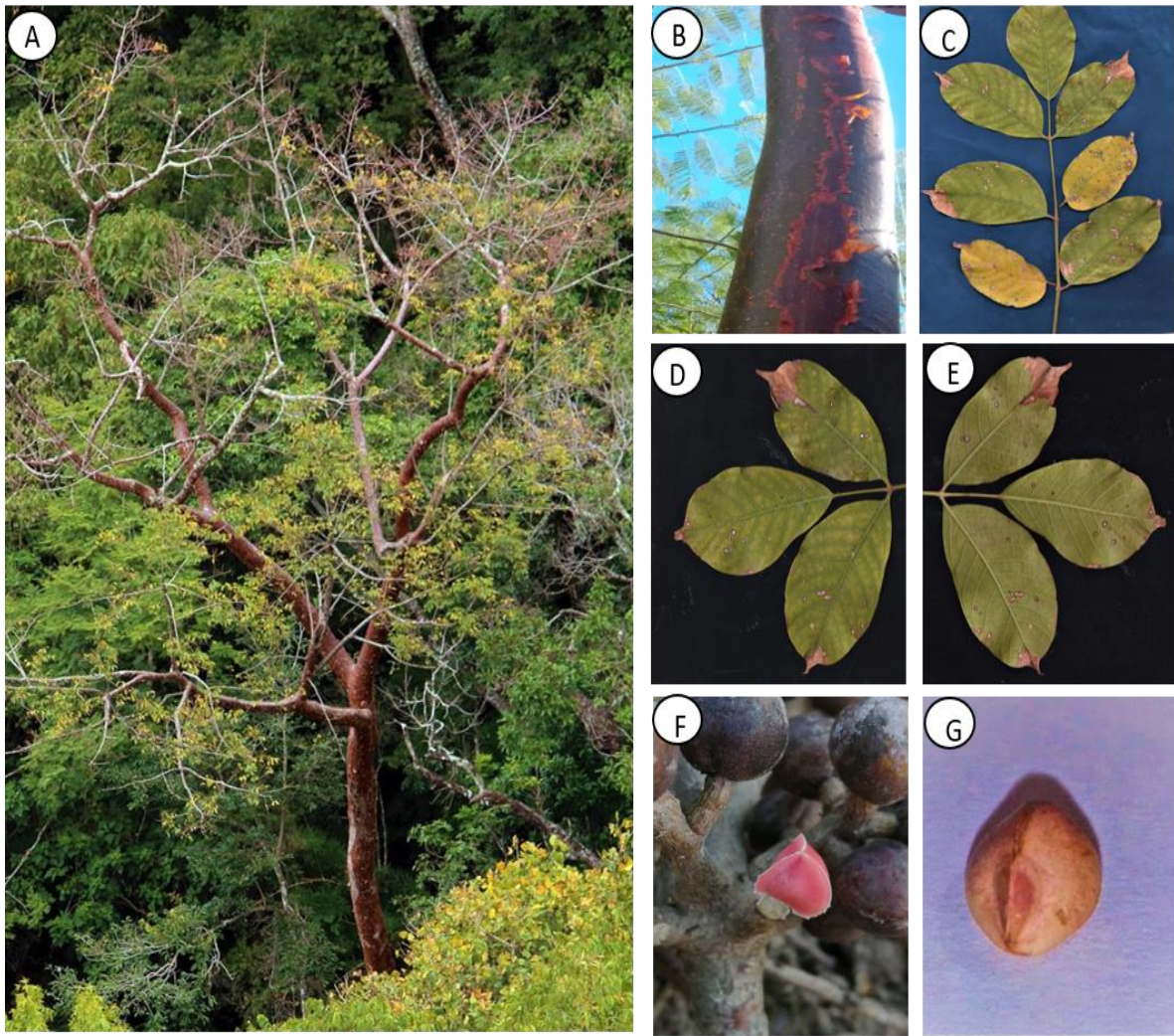


Figura 5. Características vegetativas de *Bursera simaruba* (L) Sarg. A. Forma arbórea de *B. simaruba*. Imagen: Gaspar Moreno. B. Detalle de la corteza. C. Hoja compuesta. D. Haz de folíolos. E. Envés de folíolos. F. Pireno cubierto por el pseudoarilo. G. Pireno.

2.3.3 *Bursera schlechtendalii* Engl.

Bursera schlechtendalii está incluida en la sección *Bursera*, tiene dos sinonimias; *Bursera jonesii* Rose y *Elaphrium simplicifolium* Schtdl. (Tropicos.org, 2020), está incluida en la sección *Bursera* en el complejo de los cuajotes, es comúnmente llamada aceitillo, palo mulato, ulelete o xiote (Rzedowski y Guevara, 1992).

Florece de marzo a junio, con follaje de junio a diciembre (Frias *et al.* 2017). Es un elemento moderadamente frecuente en los bosques tropicales caducifolios, penetrando marginalmente en encinares y pinares adyacentes, en altitudes de 800 a 1600 m. (Rzedowski y Guevara, 1992)

Se distribuye en Costa Rica, México, Guatemala y Honduras. En México se encuentra en los estados de Campeche, Chiapas, Coahuila, Colima, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán y Zacatecas (Catalogue of Life, 2020).

Es un arbusto o a veces árbol dioico, de 1 a 3 m de alto, con abundante resina aceitosa de olor fuerte en la corteza y en las partes verdes, glabro, con corteza externa roja, exfoliante en láminas grandes y delgadas (figura 6. A y B). Las hojas son simples (unifoliadas), peciolo de 3 a 10 mm de largo, lamina elíptica a oblanceolada u obovada, de 1 a 6 cm de largo y 0.5 a 2.5 cm de ancho, por lo general redondeada u obtusa en el ápice. Las flores por lo común solitarias o a veces en racimos cortos, sobre pedúnculos hasta de 5 mm de largo, las masculinas por lo general pentámeras o en ocasiones tetrámeras, pétalos amarillentos o rojizos; flores femeninas similares a las masculinas, generalmente trímeras, estaminodios de 1 mm de largo. Con frutos trivalvados, oblicuamente ovoides, de 4 a 8 mm de largo, frecuentemente apiculados, glabros (figura 6. G). La semilla está cubierta por un pireno, por lo tanto, es un “hueso” recubierto totalmente por un pseudoarilo amarillo o rojo. (Rzedowski y Guevara, 1992).

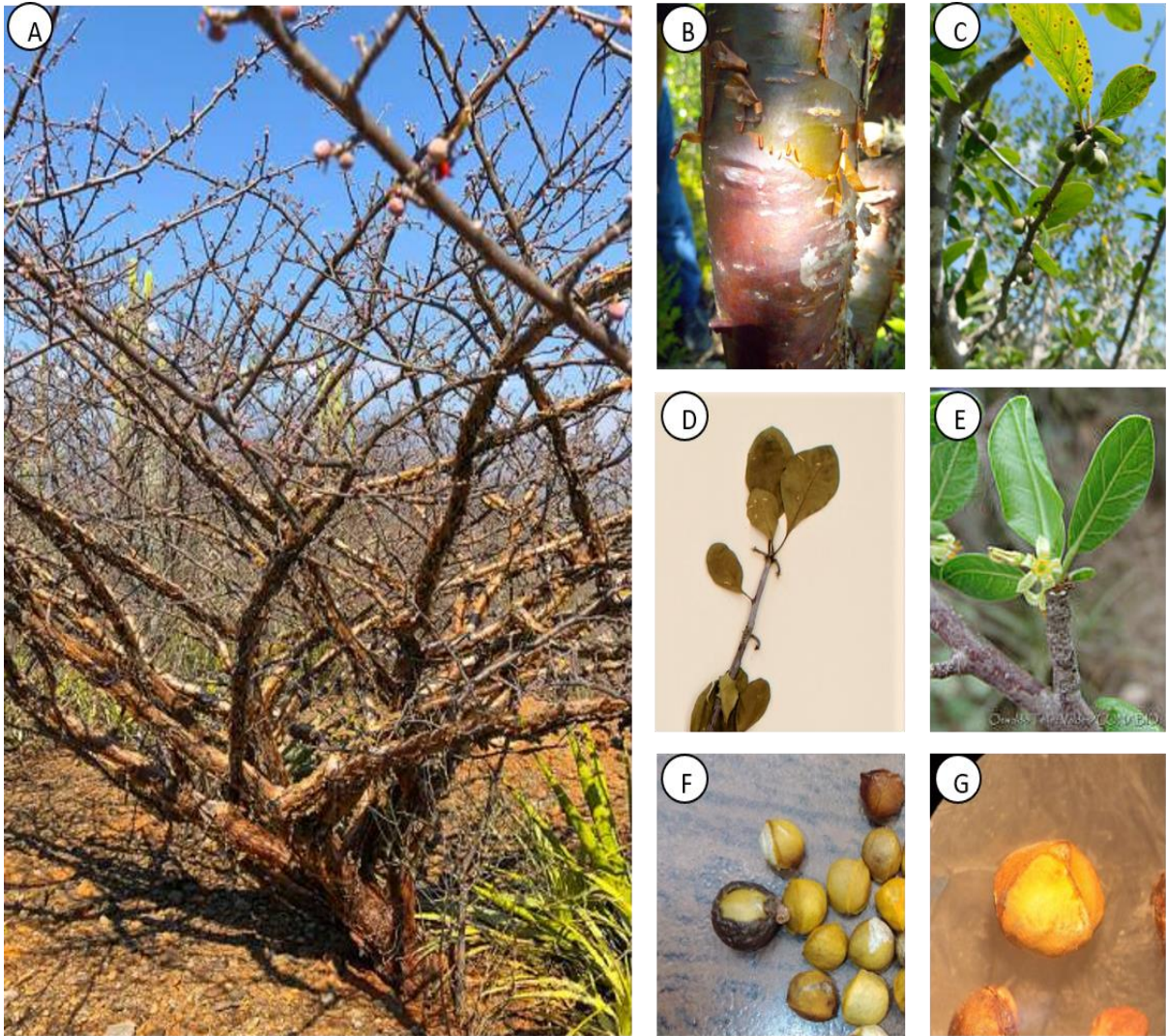


Figura 6. Características vegetativas de *Bursera schlechtendalii* Engl. A. Forma arbórea de *B. schlechtendalii*. Imagen: Arizona State University (1978). B. Detalle de la corteza. C. Hoja simple. D. Detalle de la hoja. E. Detalle de la flor. F. Variación en color de pseudoarilo. G. Pireno con pseudoarlio amarillo.

2.3.4 *Bursera tomentosa* (Jacq.) Triana & Planch.

Esta especie está incluida en la sección Bullokia (CONABIO, 2008). Tiene cuatro sinonimias; *Bursera panamensis* Pittier, *Elaphrium jacquianum* Kunth, *Elaphrium tomentosum* Jacq., y *Terebinthus tomentosa* W.F. Wight in Rose (Trópicos, 2020).

Es comúnmente conocida como, aceitillo, copal, copal blanco o caratillo. Se distribuye en Costa Rica, Nicaragua, Colombia, Brasil, Guatemala, Panamá, Venezuela y México. Dentro de México se encuentra en los estados de Campeche, Chiapas, Guerrero, Oaxaca, Quintana Roo y Yucatán (Medina, 2018; Cataloge of Life, 2020). En Chiapas se distribuye en los municipios de la trinitaria, Las Margaritas, Ocozocuatla de Espinosa, Las Rosas y Zinacantan (REMIB, 2020).

Es un árbol deciduo que alcanza un tamaño de 3 a 8 metros de altura, es aromático y resinoso. Con una corteza lisa, grisácea y no exfoliante (Castro–Laportte, 2013). Hojas compuestas y imparapinnadas 5-9 foliadas, de hasta 9 foliolos tomentosos de 2 a 6 cm de largo y de 1.5 a 3 cm de ancho, ovados o elípticos, con ápice agudo o redondeado, los raquis son alados; foliolos jóvenes muy pubescentes en ambas caras, cuando maduros la pubescencia mayor en el envés, lo foliolos tienen el margen crenado en toda su longitud (Figura 7. C) (Castro–Laportte, 2013; CONABIO, 2008). Inflorescencias ubicadas en el ápice de las ramas cortas, pedúnculo 2-3, 5 cm de largo. Flor masculina tetrámera, pedicelo 1- 4 mm de largo; pétalos blanquecinos, 2 – 3 mm de largo x 1- 1,5 mm de ancho, lanceolados a oblongos – lanceolados, extremadamente pubescentes (figura 7. D). Flor femenina semejante a masculina. Fruto bivalvado, ovado, 8-7 mm de largo x 5 -6 mm de ancho, levemente apiculado, rojizo cuando maduro; pireno con pseudoarilo anaranjado – rojizo, Semillas más o menos triangular, ocupando casi toda la superficie interna del pireno, 2 mm de largo x 1,5 mm de ancho (figura 7. F). Cotiledones trilobados.

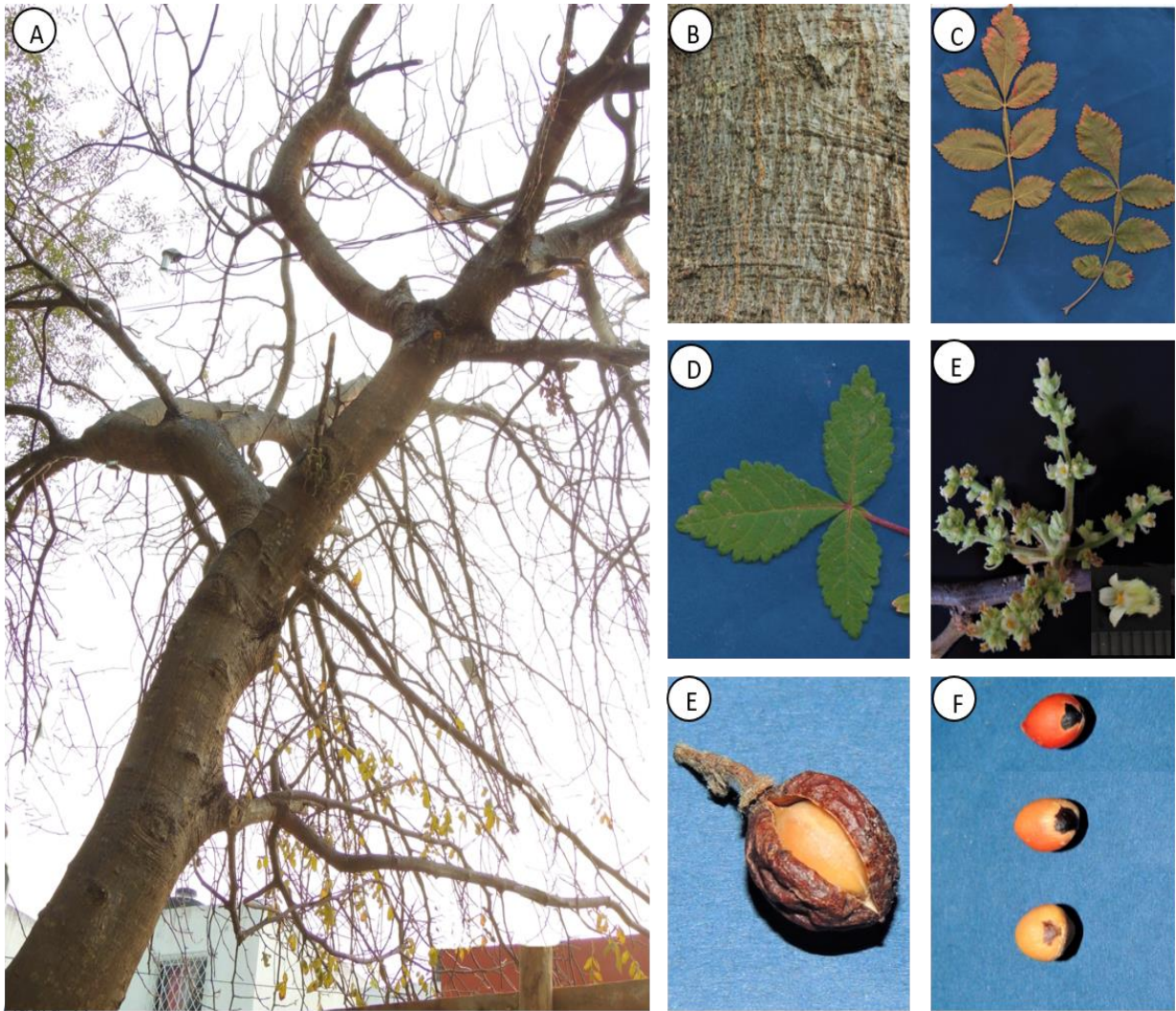


Figura 7. Características vegetativas de *Bursera tomentosa* (Jacq.) Triana & Planch. A. Forma arbórea. B. Detalle de la corteza. C. Hoja compuesta. D. Detalle del haz de los folíolos. E. Inflorescencia y flor. E. Drupa dehiscente con pireno. F. Variaciones del pireno.

Cuadro 1. Características morfológicas de las especies estudiadas. *B. simaruba* y *B. schlechtendalii* pertenecen a la sección *Bursera* mientras que *B. excelsa* y *B. tomentosa* a la sección *Bullockia* por lo que comparten características.

	<i>B. simaruba</i>	<i>B. schlechtendalii</i>	<i>B. excelsa</i>	<i>B. tomentosa</i>
Sección	Bursera	Bursera	Bullockia	Bullockia
Corteza	exfoliante	exfoliante	No exfoliante	No exfoliante
Resina	escasa	líquida	abundante	abundante
Hojas	imparipinnadas	simples	imparipinnadas	imparipinnadas
Folíolos	glabros	glabros	pubescentes	pubescentes
Frutos	tribalvados	tribalvados	bibalvados	Bivalvados
Cotiledones	trilobados	multilobados	trilobados	trilobados

2.4. Aspectos morfológicos y taxonómicos de plántulas

2.4.1 Relevancia de las plántulas como caracteres taxonómicos.

Ya que todas las partes de una planta en todos sus estadios de desarrollo pueden proporcionar caracteres taxonómicos, la información para establecer clasificaciones y filogenia proviene de distintas disciplinas como la morfología comparada, la palinología, la quimiosistemática, etnobotánica y otras ciencias (Rojas *et al.*, 2006).

Tradicionalmente la botánica sistemática se ha basado en el uso de caracteres morfológicos externos comparativos, ya que estos tienen varias ventajas sobre otros caracteres taxonómicos. Primero, son fácilmente observables, pues no se requiere de equipo muy sofisticado para analizar los caracteres morfológicos. Segundo, estas características observables o rasgos distintivos morfológicos tienen innumerables variaciones que ayudan a la delimitación de la identificación. Tercero, dado que tales caracteres han sido usados por varios siglos, existe una terminología precisa para describir tales variaciones (Benítez, 2006). Cuando las características de semillas y plántulas se utilizan en conjunto para la determinación de un taxón, pueden revelar mucha información sobre la historia ecológica y evolutiva de cualquier grupo de plantas (Duke y Polhill, 1981 citados en Nogueira *et al.*, 2010) y sus características pueden ser útiles para la identificación de taxones (Palacios y Bravo, 1975; Beltrati, 1978 citados en Nogueira *et al.*, 2010).

La morfología comparada establece las semejanzas y diferencias entre las plantas, basándose en la minuciosa comparación de su estructura morfológica para luego deducir su grado de relación (Benítez *et al.*, 2006). Algunos autores como Oliveira (1999) señalan que la morfología externa de las plántulas no ha sido tan utilizada en taxonomía, en comparación con caracteres de plantas adultas. Los caracteres florales generalmente han sido preferidos sobre los vegetativos, ya que, en las plantas con flores, los caracteres reproductivos sexuales que son producidos en muchas especies solo por un breve periodo, están sujetos a menor grado de presión evolutiva que las partes vegetativas, existen diferentes caracteres vegetativos superficiales los cuales tienen mucha plasticidad fenotípica como para ser usados en clasificación taxonómica, como la estructura de las hojas, tamaño y

forma, que pueden ser extremadamente variables dentro de un género o aún dentro de una especie (Benítez, *et al.* 2006).

Se sugiere que los estudios de taxonomía de plantas no deben basarse exclusivamente en la morfología de los especímenes adultos, sino que también deben incluir las fases juveniles (Milanez *et al.*, 2008, Bose y Paria, 2017). Los trabajos relacionados con la descripción de la morfología de las plántulas han comenzado a recibir atención desde hace algún tiempo, ya sea como parte de estudios morfoanatómicos o con el propósito de expandir el conocimiento sobre una determinada especie o grupo de plantas, con el objetivo de identificar plantas de una determinada región o bajo el aspecto ecológico (Oliveira, 1993).

Los atributos de las plántulas recién nacidas, como el tamaño, la función, la posición de los cotiledones y la cantidad de reservas nutritivas en las semillas pueden ser cruciales para capturar recursos y hacer frente a los agentes de mortalidad. Este conjunto de atributos constituye la llamada morfología inicial de las plántulas. Recientemente se ha dirigido un creciente interés por comprender la importancia morfológica, ecológica y evolutiva de los rasgos de la historia inicial de la vida vegetal (Bose y Paria, 2017).

Los caracteres que posee la plántula de una especie son rasgos genéticos primarios y no muestran mucha variación entre individuos de una población, es decir, son características específicas de la especie y frecuentemente también del género y hasta de la familia. La constancia de los caracteres en las plántulas es muy alta y tiene un nivel muy bajo de susceptibilidad al paralelismo y homoplasia, cambios evolutivos que hace que dos organismos presenten un mismo carácter adquirido independientemente. Por tanto, las características de las plántulas son estables y confiables y, como tales, son sistemáticamente muy útiles (Tomlinson, 1984 citado en Paria y Bose, 2017). Además de estos aspectos, el estudio de la morfología de las plántulas en su primera etapa de desarrollo, antes de la producción de las hojas definitivas, permite el descubrimiento de estructuras de transición, primitivas o derivadas, que desaparecen con el desarrollo de la planta, pero que pueden ser de extraordinaria importancia para establecer conexiones filogenéticas con grupos en

los que los órganos adultos tienen tales características (Ricardi *et al.* 1977, Torres 1985 citado en Oliveira, 2001).

Los parámetros morfológicos de las plántulas incluyen principalmente cotiledónes, paracotiledón, hipocotilo, epicotilo, entrenudo y protofilas. Uno de los caracteres sobresalientes en las plántulas son las hojas (protofilas y eófilas), según Hickey (1979) la arquitectura de las hojas ha sido poco explorada, aunque es importante para revelar su histología, función, origen y homología, a través del análisis del patrón nervioso, la configuración del borde, ápice y margen, forma de la hoja y posición de glándulas. Las diferencias en el patrón de las nervaduras de las hojas incluso han permitido la separación de especies antes, como es el caso del género *Eugenia* (Cardoso y Sajo, 2004).

En estudios sistemáticos algo recientes, como en Lopes *et al.*, (2011) la morfología de las plántulas (junto con otros caracteres) han resultado útiles para la identificación y delimitación de taxones a nivel de familia, género o especie en angiospermas mediante la construcción de claves artificiales (Bose y Paria, 2017).

Asimismo, el conocimiento sobre la morfología de los estadios juveniles de especies silvestres resulta indispensable para la realización de estudios ecológicos y silvícolas, especialmente en el trópico, donde la heterogénea composición y gran riqueza específica dificultan la labor de la regeneración de selvas y bosques que dependen del desarrollo exitoso de las plántulas de las especies que las integran (Macías y Pérez, 1994), de tal forma que el conocimiento del estrato de regeneración (plántulas) se hace indispensable (Sánchez y Hernández, 2004).

La relevancia taxonómica de plántulas además es una herramienta valiosa en la regeneración de bosques como componente clave para garantizar la sostenibilidad del manejo forestal, ya que permite que los manejadores de bosques puedan reconocer adecuadamente las especies en etapas de plántulas y puedan determinar el estado de regeneración en que se encuentran las especies arbóreas (Toledo *et al.*, 2005).

2.4.2 Características botánicas del desarrollo temprano de las plántulas

El desarrollo de una planta se puede caracterizar morfológicamente por etapas, comienza con el proceso de fertilización del óvulo o rudimento seminal, pasa por la formación del embrión en la semilla, la germinación, el crecimiento de la plántula, la floración, por fructificación y termina en la fase de senilidad (De Souza *et al.*, 2009). Aunque el concepto de plántula ha variado a través de los años, usualmente se mencionan las mismas etapas descritas con términos que varían dependiendo de los autores, Vogel (1980) considera a una plántula como una etapa muy joven de la planta después de la germinación y afirma que existe una comprensión clara y general sobre lo que es una plántula, aunque no exista una definición exacta. Para Garwood, 1996 citado en De Souza (2009) una plántula es una etapa temprana de desarrollo en la que la planta ya posee estructuras funcionales, producidas a partir de las reservas iniciales de la semilla, y una morfología inicial particular en el momento en que los primeros órganos completamente fotosintéticos se han expandido completamente.

Según De Souza (2003) la fase de plántula comprende desde el momento de la germinación hasta la expansión completa de las primeras eofilas (hojas verdaderas no cotiledonares) que ocurre más allá del nudo cotiledonar, lo cual caracteriza la altura y determina la fase final de la plántula. La fase posterior se llama tirodendro (tiro = principiante, dendron= árbol) que se caracteriza por la formación de un segundo nudo que libera nuevas protófilos o metafílos que son las hojas típicas de las especies, hasta el momento de la primera floración. Para referencias futuras en esta tesis se utilizarán el término de protófilos y metafílos para referirse a estos tipos de hojas.

Las plántulas también suelen ser clasificadas con base a la posición de los cotiledones, que pueden permanecer en el interior del suelo o situarse en la superficie. En esta clasificación se utilizan los términos hipogea o hipogea (hipo= abajo; geos = suelo) y epigea (epi= arriba) respectivamente (De Souza *et al.*, 2009).

Los cotiledones corresponden a hojas embrionarias, es decir, no se originan a partir de yemas, como ocurre con las hojas verdaderas, sino que se encuentran

formadas en el embrión de la semilla y pueden desempeñar distintas funciones, como absorber sustancias de reserva que ayudan a alimentar al embrión durante la germinación, en otras son estructuras exclusivamente fotosintéticas. Estas hojas embrionarias se encuentran en número par en las dicotiledóneas y suelen ser simples, sencillas y de vida relativamente corta (Recasens y Conesa, 2009). Los cotiledones de grosor relativamente delgado, ligeramente más gruesos que las hojas posteriores de la plántula/tirodendro, con textura membranosa, herbácea o algo coriácea, y coloración siempre verde se denominan paracotilédones (Vogel, 1981).

En relación a los tipos de hojas formadas, la yema vegetativa ubicada en el vértice del epicotilo de la planta puede formar uno o más protofilos, también llamados eofilas (*Eos*= inicio; *fyllon*= hoja), cuando hay dos protofilas en la plántula, la filotaxis es decir la disposición de las hojas sobre el tallo, es opuesta. Este tipo de hojas pueden ser simples o compuestas (De Souza, 2009). En una etapa posterior se desarrollan las hojas verdaderas metafilos o nomófilos, el término “hoja verdadera” se debe a que estas se originan a partir de los tejidos meristemáticos contenidos en las yemas apicales. Las primeras hojas verdaderas pueden llegar a ser morfológicamente muy distintas de las que aparecen más tarde, pero, en general mucho más simples. Algunas veces estas primeras hojas son sésiles y enteras, mientras las que se desarrollan en la etapa adulta pueden ser pecioladas o divididas (Recasens y Conesa, 2009).

Existen otros caracteres morfológicos secundarios relevantes para hacer una descripción morfológica más completa, cada una proporciona información específica de su especie, caracteres constantes a lo largo del desarrollo de la plántula aun cuando estos pueden tener cambios en las etapas de desarrollo. Uno de ellos es el hipocótilo, entiéndase por hipocótilo la parte por debajo de los cotiledones y sobre el suelo (Arellano, 2009), otras estructuras que se pueden encontrar a lo largo de la plántula son la presencia o ausencia de tricomas, la forma de las nervaduras de las hojas, márgenes, el tipo de raíz, la forma de los raquis y la coloración de los diversos tejidos (Muñoz, 2016).

III. ANTECEDENTES

Los estudios sobre la morfología de plántulas en *Bursera* son escasos, se han descrito superficialmente las hojas cotiledonares para consideraciones taxonómicas, tomando en cuenta solo el número de lóbulos (Rzedowski y Kruse, 1979; Andrés-Hernández 1997 en Andrés-Hernández 2001).

Una de las especies más estudiadas debido a su amplia distribución y a su uso como cerco vivo o propagación para viveros es *B. simaruba*, las investigaciones realizadas por Bonfil-Sanders, *et al* (2008) acerca de la germinación de semillas de seis especies de *Bursera* del centro de México reportan una alta proporción de semillas vanas para algunas especies y algunos tratamientos pre-germinativos comparando sus resultados con la germinación en campo.

De las especies chiapanecas solo las plántulas de *B. simaruba* y *B. schlechtendalii* se han descrito parcialmente (Hernández y Organista, 2002; Muñoz Vázquez, 2016).

Entre los trabajos realizados en Chiapas se ha documentado la viabilidad y germinación de *B. bipinnata* como especie arbórea nativa de la selva tropical (Orantes-García, *et al.* 2013), observando que la viabilidad es baja, con una capacidad germinativa menor al 18% con tratamientos pre-germinativos.

Respecto a *B. schlechtendalii* se han realizado trabajos que describen su morfología y distribución por Rzedowski y Kruse, (1979) y por Rzedowski y Medina, (2004), el primer trabajo aporta tendencias evolutivas en el género *Bursera* basándose en rasgos morfológicos sobresalientes, así como sus afinidades ecológicas y el trabajo posterior describe su hábito arbustivo y en que estados de la república se distribuye.

El estudio más cercano al interés de este trabajo fue el de Hernández y Organista (2002) quienes estudiaron caracteres de plántulas de diez especies de *Bursera* para encontrar nueva evidencia que fortaleciera las dos secciones reconocidas en el género. Las especies de ambas secciones presentaron germinación faneroépigea, las de la sección *Bursera* presentaron raíz axonomorfa engrosada en la base del cuello e hipocótilo delgado; en los 'cuajotes' incluidos en

el estudio todos tuvieron hojas cotiledonares multilobadas (*B. aptera*, *B. lancifolia*, *B. schlechtendalii* y *B. morelensis*) y en los 'mulatos' trilobadas (*B. bicolor*, *B. submoniliformis*, *B. copalifera* y *B. glabrifolia*). En las especies de la sección *Bullockia* (*B. bicolor*, *B. submoniliformis*, *B. copalifera* y *B. glabrifolia*) las plántulas presentaron raíz axonomorfa sin engrosamiento, hipocótilo engrosado, estriado y lenticelado y hojas cotiledonares trilobadas. Particularmente identificaron cuatro caracteres útiles para análisis filogenéticos; el margen de los protófilos, la nervadura de los protófilos, la forma de las hojas cotiledonares y el engrosamiento de la radícula.

Con relación a la zona de estudio, Muñoz Vázquez (2016) realizó una guía de identificación de plántulas de 20 especies arbóreas de la Depresión Central de Chiapas, una de ellas fue *Bursera simaruba*, cuya plántula fue descrita como fanerocotiledonar con germinación epigea, además se describieron sus cotiledones, hipocótilo, epicótilo, primeras hojas (eófilas), esta última no es la hoja típica (metáfilo) del mulato. El estudio fue descriptivo sin análisis estadístico de su morfometría.

En otras familias se ha documentado la morfología de las plántulas con fines taxonómicos, por ejemplo, en Bombacaceae (Sánchez y Hernández, 2004); Commelinaceae (Bose y Paria, 2019); *Smilax* de Smilacaceae (Redondo et al, 2012); *Vigna* de Fabaceae (Ojeda et al, 2013) con implicaciones sistemáticas y evolutivas, por ejemplo en Araceae (Tillich, 2003) e Hiridiaceae (Sokoloff et al, 2008) y de árboles y arbustos africanos (Zanne y cols, 2005); con implicaciones ecológicas, por ejemplo, en bosques tropicales (Swaine, 1996), para elaborar guías de identificación de alguna región (Muñoz Vázquez, 2016), para planes de reforestación (Duryea y Brown, 1984), de propagación (Burdon y Bannister, 1985) y explorado la capacidad de producir moléculas de defensa desde estas edades tempranas (De la Cruz et al, 2013).

IV. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general:

Identificar las semejanzas y diferencias morfológicas de los estadios del desarrollo temprano de cuatro especies del género *Bursera* que permitan su identificación.

4.2 Objetivo particulares:

- Describir las características de cuatro fases del desarrollo temprano de *B. excelsa*, *B. schlechtendalii*, *B. simaruba* y *B. tomentosa* que cohabitan en la región florística de la depresión central de Chiapas.
- Comparar la morfología y morfometría de plántulas cotiledonares y plántulas con protofilos de las cuatro especies de *Bursera* de la depresión central de Chiapas.
- Detectar si la morfología de plántulas crecidas en vivero es similar a las plántulas crecidas en campo.
- Evidenciar las diferencias entre las hojas de plántulas y las de ejemplares adultos.

V. MÉTODO

Este trabajo tuvo por objeto detectar las diferencias morfológicas y morfométricas de cuatro especies de burseras del Bosque Tropical Seco de la Depresión Central de Chiapas durante sus primeras etapas de vida (plántulas). Para ello se caracterizó su desarrollo temprano empleando caracteres morfológicos y morfométricos con valor taxonómico. Las etapas estudiadas abarcaron cuatro fenofases: germinación, plántulas con cotiledones, plántulas con protófilos (primeras hojas) y plántulas con segundos protófilos. En un segundo análisis se compararon las láminas foliares de las plántulas con las características de hojas típicas de adultos (nomofilos); los caracteres de las plántulas considerados se muestran en los cuadros 2 y 3, teniendo como unidad muestral a una plántula con al menos 50 repeticiones para las especies con altas tasas de germinación (*B. excelsa*, *B. tomentosa* y *B. simaruba*) y 30 repeticiones para las que tienen un bajo porcentaje de germinación (*B. schlechtendalii*). Una vez caracterizada la variación se realizaron cuadros comparativos de los caracteres y sus variaciones en las diferentes etapas. Se realizó una comparación de las características morfométricas de las plántulas cultivadas y plántulas colectadas en campo para determinar si existía una diferencia significativa en los tamaños y formas de las diferentes estructuras. En todas las secciones se realizaron comparaciones estadísticas.

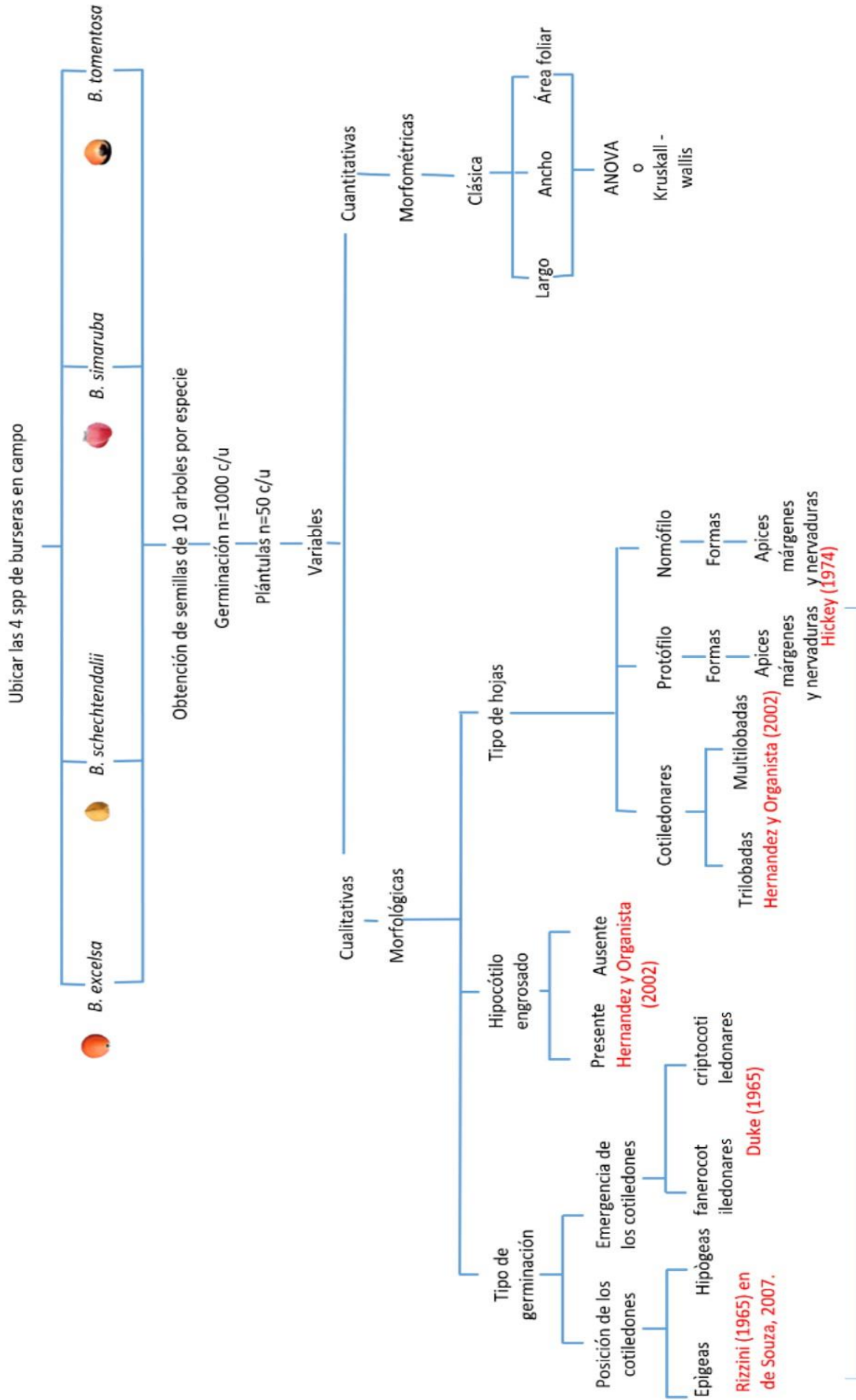


Figura 8. Esquema general del diseño del estudio.

5.1 Selección de especies

Siete especies del género *Bursera* son las que comúnmente se reportan en los Bosques Tropicales Secos de la Depresión Central de Chiapas, las cuatro especies seleccionadas para este trabajo (*B. excelsa*, *B. simaruba*, *B. tomentosa* y *B. schlechtendalii*) se eligieron por su amplia distribución en estos bosques de acuerdo con el Catálogo de Plantas Vasculares Nativas de Villaseñor (2016), complementado con una revisión de los ejemplares del Herbario Eizi Matuda de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas y con el reconocimiento de los ejemplares en campo. Otras fueron descartadas por su baja tasa de semillas viables y tasa de germinación (*B. bipinnata*, *B. diversifolia* y *B. ariensis*).

5.2 Recolecta de material vegetal

Se seleccionaron 10 árboles por cada especie, registrando los sitios de recolecta (Figura 9), además se depositó por lo menos un ejemplar herborizado por duplicado de cada especie en el herbario Eizi Matuda (HEM) ubicado en la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, para su identificación con el registro; *B. excelsa* 046023, *B. simaruba* 046021, *B. schlechtendalii* 046020 y *B. tomentosa* 046022.

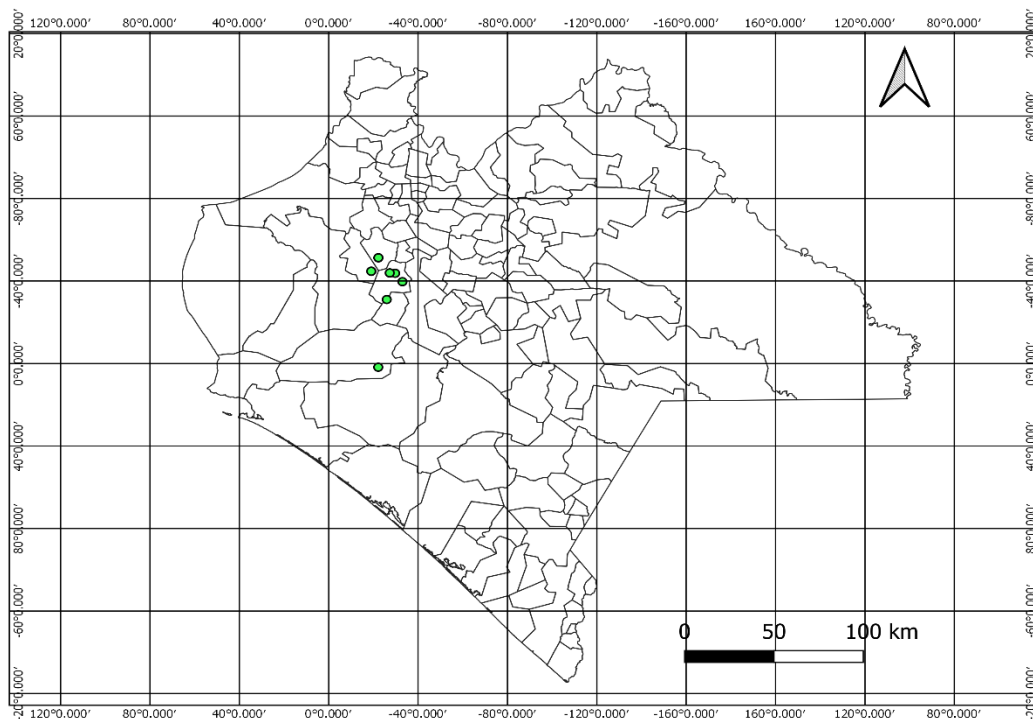


Figura 9. Mapa de zona de muestreo. Los puntos verdes indican las zonas de colecta de las diferentes especies dentro del estado.

De cada árbol se recolectaron al menos 100 semillas teniendo cerca de 1000 semillas por especie que se conservaron en condiciones de gabinete en el Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal de la UNICACH.

5.3 Obtención de caracteres morfológicos

5.3.1 Obtención de las etapas de desarrollo

Germinación. Las semillas recolectadas fueron desinfectadas en hipoclorito de sodio al 1% y durante el proceso fueron revisadas y lavadas con agua destilada estéril. Para su germinación, las semillas fueron colocadas en charolas de germinación de 77 cavidades con tres semillas por cavidad. El sustrato fue agrolita y tierra negra de la zona de recolecta en una proporción de 9:1, se mantuvieron en un ambiente controlado con una temperatura de 24 – 28 °C, con un fotoperiodo de 12 h al día de luz blanca y fría de lámparas de led a una intensidad de 200 $\mu\text{moles.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, una humedad relativa entre 65 y 75% y un riego diario de 10 mL de agua ordinaria.

Obtención de plántulas cotiledonares. Las semillas germinadas fueron monitoreadas hasta mostrar las hojas cotiledonares para su análisis inmediato al alcanzar la fenofase. Las condiciones fueron idénticas a las de la germinación.

Obtención de plántulas con primeros protofilos. Las plántulas con hojas cotiledonares fueron transplantadas a recipientes de plástico de 1 L con sustrato inerte de agrolita y tierra negra en una proporción de 1:1 hasta alcanzar el desarrollo de las primeras hojas verdaderas (protofilos). Durante todo este tiempo se mantuvieron en un ambiente controlado a 24 – 28 °C con un fotoperiodo de 12 h al día de luz blanca y fría de lámparas de fluorescencia a una intensidad de 200 $\mu\text{moles.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ y una humedad relativa entre 65 y 75%.

Obtención de plántulas con segundos protofilos. Las plántulas con primeros protofilos fueron transplantadas a bolsas negras de polietileno de 15 x 19 cm con capacidad de 1 Kg con sustrato inerte de agrolita y tierra negra en una proporción de 1:1 hasta alcanzar el desarrollo de los segundos protofilos. Durante todo este tiempo se mantuvieron en un ambiente semicontrolado en un sombreadero con malla-sombras de monofilamento verde con una apertura de 50% de luz. La temperatura, humedad y fotoperiodo determinados por el ambiente durante los meses de marzo a

junio del 2020 y con un riego matinal de 20 mL de agua cada tercer día. Las variables ambientales durante este periodo se registraron mediante un datalogger Extech® con registro de variables ambientales cada hora.

Las dos primeras fenofases se realizaron en la cámara bioclimática del Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal del Instituto de Ciencias Biológicas de la UNICACH y la última fase de protofilos tanto para plantas cultivadas como colectadas en campo se llevó a cabo en condiciones de vivero.

5.3.2. Registro de las variables morfológicas.

El registro de las características morfológicas de las plántulas se efectuó a partir del material biológico procedente de la germinación y el subsecuente desarrollo de las plántulas, que incluyeron a) el tipo de germinación (hipogea o epigea), b) el tipo de cotiledones según Rzedowski (2004) y Hernández Organista (2004), c) la posición de los cotiledones de acuerdo a Rizzini (1965) en De Souza (2009), d) la emergencia cotiledonar propuesto por Duke, (1965), e) características del hipo- y epicótilo según Hernández y Organista, (2002), f) morfología de los cotiledones descritos por Moreno, (1984), g) morfología del protófilo e h) morfología del metafilo por Pennington y Sarukhán (2005), la arquitectura foliar; márgenes de hojas y nervaduras según Hickey (1974).

Una vez reconocidos y descritos los caracteres y sus estados, se construyó una matriz de 16 caracteres para su análisis (Cuadro 2).

5.3.3 Forma de las estructuras foliares

Consistió en el registro de las formas de las hojas de los cotiledones, primeros y segundos protofilos de plántulas y metafilos de adultos de las cuatro especies, posterior a su medición, las estructuras y plántulas fueron escaneadas y fotografiadas. Las imágenes fueron obtenidas con una cámara digital Canon Coolpix P510 y un escáner HP DeskJet Ink 2135. Se fotografiaron y escanearon los cotiledones, primeros protófilos y segundos protofilos pertenecientes a las plántulas, también plántulas completas, los metafilos se obtuvieron de árboles adultos por separado utilizando solo los que mostraran claramente su forma (i.e., se descartaron hojas con dobleces). Todas las imágenes de una misma estructura por especie se

incluyeron en un archivo digital en donde se muestra la parte adaxial y abaxial, se realizaron las observaciones de márgenes y nervaduras mediante observación al estereoscopio.

5.4 Análisis estadísticos

Consistió en la toma de las medidas de las diferentes estructuras en las diferentes fases (Cuadro 2 y 3) con los registros se construyó una base de datos en Excel Versión 2109 con las medidas de las estructuras morfológicas que se analizaron mediante el software Past 4.03. Dependiendo de la normalidad de los datos, se aplicaron pruebas de ANOVA o Kruskal–wallis para tres variables, las hojas simples se analizaron por sus medidas de largo contra ancho se aplicaron pruebas de t de Student o Mann-Whitney dependiendo de la normalidad de los datos.

Cuadro 2. Fases estudiadas y caracteres considerados en plántulas de *Bursera*.

Fases de desarrollo	Caracteres considerados
Germinación	Tipo de germinación
Plántulas con cotiledones	Fronda de hojas cotiledonares
	Largo y ancho de la fronda cotiledonar
	Largo y ancho de cada lóbulo
Plántulas con primeros protofilos	Hipocótilo; largo y ancho
	Hojas que surgen después de las cotiledonares.
Plántulas con segundos protofilos	Largo y ancho de las hojas simples
	Hojas que surgen después de los primeros protofilos
	Forma trifoliada o simple
	Largo y ancho de la fronda
	Largo y ancho de cada foliolo

Cuadro 3. Caracteres y estados de carácter tomados en cuenta para la construcción de la matriz, los estados corresponden a las formas en las que se presentan en las cuatro especies de estudio.

Caracteres	Estados de carácter
1. Hojas cotiledonares	trilobadas (1), multilobadas (2)

2. Nervaduras cotiledonares	broquidódroma (1), craspedodroma (2)
3. Hipocótilo con tricomas	presente (1), ausente (2)
4. Forma 1er protofilo	Ovada (1), elíptica (2)
5. Nervaduras 1er protofilo	broquidodroma (1), cladódroma (2), craspedodroma (3)
6. Margen 1er protofilo	serrado (1), entero (2), serrulado (3)
7. Base 1er protofilo	cuneado (1), obtuso (2)
8. Ápice 1er protofilo	obtuso (1), acuminado (2), atenuado (3)
9. Forma 2do protofilo	simple (1), trifoliada (2)
10. Margen 2do protofilo	entero (1), serrado (2)
11. Base 2do protofilo	obtusa(1), redonda (2), cuneada (3)
12. Nervaduras 2do protofilo	broquidodroma (1), cladódroma (2), craspedodroma (3)
13. Ápice 2do protofilo	acuminado (1), obtuso (2)

5.5 Análisis filogenético con WinClada

Con los caracteres anatómicos vegetativos registrados en los cuadros comparativos (Cuadro 15, 16, 17 y 18) se construyó una matriz de 13 caracteres que fueron codificados (Cuadro 4) para el análisis filogenético que se realizó utilizando el principio de parsimonia con los programas de uso libre NONA y WinClada con los que se construyeron dos cladogramas para agrupar los datos morfológicos, los caracteres codificados fueron no ordenados, binarios y multiestados. La especie *Commiphora mirra* se seleccionó como grupo externo ya que es el grupo hermano (Weeks, *et al.* 2005).

Cuadro 4. Matriz de estados de carácter de cada especie tomando como grupo externo al género *Commiphora* por su parentesco con *Bursera*. La matriz fue codificada y analizada con NONA a través del programa WINCLADA.

Especies	Caracteres												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Commiphora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bursera tomentosa</i>	1	1	1	1	3	1	1	2	2	2	3	2	1
<i>Bursera excelsa</i>	1	1	1	1	3	1	1	2	2	2	3	2	1
<i>Bursera schlechtendalii</i>	2	1	2	2	2	3	2	1	1	1	2	1	2
<i>Bursera simaruba</i>	1	1	2	1	1	2	1	3	1	1	1	2	1

VI. RESULTADOS

6.1 Descripción de las fases de desarrollo temprano de las especies de estudio.

Desarrollo temprano de *Bursera simaruba* (L.) Sarg.

Germinación y desarrollo de la plántula. La germinación de las semillas ocurre entre los 14 y 20 días después de iniciada la imbibición, la emergencia es de tipo fanerocotiledonar y epigea.

Plántulas con cotiledones. Son plántulas de 6 a 7 cm de alto con un hipocótilo cilíndrico y recto, de grosor menor a 0.3 cm, de color blanco al inicio y verde claro o rojizo al completar su crecimiento. La fronda cotiledonar es más ancha (hasta 5 cm) que larga (hasta 4 cm); los dos cotiledones son trilobados y opuestos, de textura membranosa, glabros y delgados, de color verde claro, borde entero con lóbulos de 7 a 8 mm de ancho, con el lóbulo central igual de ancho que el derecho, el lóbulo lateral izquierdo es ligeramente más pequeño que los anteriores. La nervadura principal es pinnada, con venación secundaria camptódroma, no terminan en el margen, se ordenan de forma broquidódroma. Los peciolo de los cotiledones suelen ser rojizos (Cuadro 5, Figura 10). *Observaciones morfofisiológicas:* esta etapa se alcanza dos semanas después de que se observa la emergencia de la raíz primaria. Algunos cotiledones pueden quedar atrapados en el hueso y presentar ápices y bordes con malformaciones en alguno de sus lóbulos.

Plántulas con protofilos. Son plántulas de 6 a 7 cm de alto. Los primeros protofilos son simples, de forma ovada, más largos que anchos, simétricos, opuestos con base cuneada y ápice acuminado, verde claro, glabros de 4 a 6 cm de largo y 2 a 4 cm de ancho. De textura glabra membranácea y delgada, con una venación mayor pinnada, teniendo una vena media a lo largo con venas secundarias tipo camptódroma-broquidódroma, que terminan antes del margen y las venas secundarias se unen en una serie de arcos prominentes (de 6 a 8 arcos), las venas terciarias reticuladas con forma de areolación pentagonal. Margen entero, formando un arco suave sin dentaduras notorias. Hipocótilo verde a marrón, glabro y con lenticelas (Cuadro 8, Figura 10). *Observaciones morfofisiológicas:* los protofilos al

emerger son plegados, en ocasiones rojizos, conforme se desarrollan se vuelven verdes, con nervaduras y márgenes rojizos que se pierden gradualmente. Su desarrollo toma alrededor de 20 días, Las hojas cotiledonares aún permanecen en esta etapa.

Plántulas con segundos protofilos. Los segundos protofilos son simples lanceolados, opuestos, alternados y de margen entero. El hipocótilo permanece recto, marrón, glabro y con lenticelas. El epicótilo verde o marrón y glabro de 7-10 cm de largo y 0.7 cm de grosor. Los protofilos consecuentes suelen ser más grandes que los que los anteceden, de hasta 10 cm de largo (Cuadro 9, Figura 10). Observaciones morfofisiológicas: los segundos eófilos al emerger su lámina suelen estar plegados y aparecen en disposición alterna. Las plántulas en esta etapa presentan yemas axilares en la inserción de los peciolo. La raíz tiene un doblez sigmoide (con curvatura). *Observaciones morfofisiológicas:* los protofilos, hipocótilos y epicótilo son fragantes. Las plántulas aún mantienen las hojas cotiledonares y suelen tener de 5 a 6 hojas ya que los protofilos en esta especie en ocasiones salen de uno en uno y no siempre en par. Esta etapa puede extenderse hasta dos meses después de haber germinado.

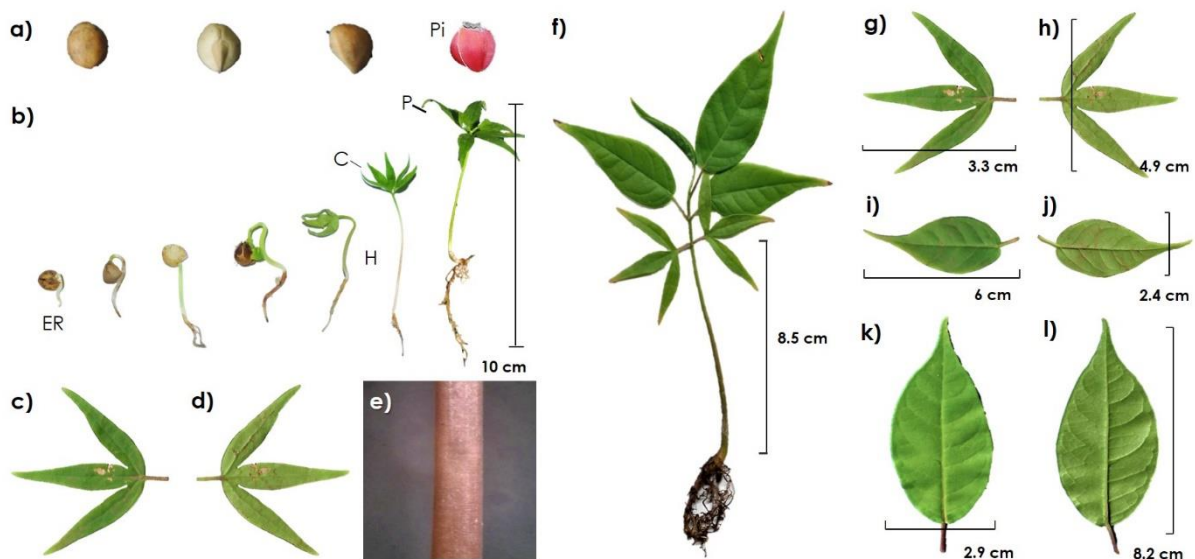


Figura 10. Etapas de desarrollo de *Bursera simaruba* a) variaciones de color en el pseudoarilo que cubre el endocarpo (hueso), Pi pireno; b) secuencia de desarrollo: ER emergencia radicular, H hipocótilo, C cotiledones, P protofilos. c) y d) cotiledones e) hipocótilo cilíndrico, delgado y glabro f) plántula con tres tipos de hojas haz y envés g) y h) cotiledones trilobados i) y j) protofilas simples y k) y l) segundas protofilas simples.

Desarrollo temprano de *Bursera excelsa* (Kunth) Engl.

Germinación. La germinación de las semillas ocurre a los 21 días después de iniciada la imbibición, de 6 a 7 días si se le aplica escarificación mecánica al endocarpio, la emergencia es de tipo fanerocotiledonar y epigea.

Plántulas con cotiledones. Plántulas de 10 a 11 cm de alto con hipocótilo recto de grosor menor a 0.3 cm, inicialmente blanco, luego verde claro y rojizo al completar su crecimiento. La fronda cotiledonar es poco más ancha (4-5 cm), que larga de (3 a 4 cm); ambos cotiledones trilobados, opuestos, de textura membranosa, glabros y delgados, de color verde claro, borde entero con lóbulos de 3 cm de largo; el lóbulo lateral derecho diferente al central e izquierdo, los lóbulos en un mismo cotiledón son del mismo ancho. Venación primaria pinnada, camptódroma; broquidódroma con venación marginal ojalada (Cuadro 5, Figura 9). *Observaciones morfofisiológicas:* esta etapa se alcanza después de dos semanas después de que se observa la emergencia de la raíz primaria. Algunos cotiledones pueden quedar atrapados en el hueso y presentar ápices y bordes con malformaciones en alguno de sus lóbulos.

Plántulas con protofilos. Son plántulas de 4.4 a 6 cm de alto. Los primeros protofilos son simples de forma ovada, opuestos con base obtusa y ápice acuminado, verde claro, de textura ligeramente pubescente, más largos (4 - 5 cm) que anchos (2 a 3 cm). De textura membranácea y delgada, margen serrado tipo acuminado-convexo, con dentaduras notorias de espaciación irregular, con un promedio de 22 dientes en el foliolo terminal. Hipocótilo verde a marrón, glabro y con lenticelas. Venación foliar cerrada y reticulada, las venas se ramifican y se anastomosan unas con otras formando una red, las venas secundarias diferenciadas y terminando antes del margen, de recorrido ramificado. Las venas terciarias con vénulas ramificadas dos veces y forma de areolación pentagonal. (Cuadro 10, Figura 11). *Observaciones morfofisiológicas:* los protofilos al emerger son pequeños y tomentosos, conforme se desarrollan tienen menos tricomas tanto en el haz como en el envés, su desarrollo toma alrededor de 35 días, aproximadamente un mes. Las hojas cotiledonares aún permanecen en esta etapa.

Plántulas con segundos protofilos. Las plántulas en esta etapa permanecen prácticamente con la misma altura que la etapa anterior. A diferencia de los primeros protofilos los segundos son compuestos, de forma trifoliada y son opuestos; con un peciolo de donde salen dos folíolos laterales aparentemente sin peciolulo, continua con la base del folíolo central, la base del folíolo central es cuneada y el ápice acuminado, los folíolos laterales son de forma ovada, de base redondeada y ápice acuminado, todos los folíolos son de margen serrado con distanciamiento irregular, son pubescentes por ambos lados; venación foliar camptódroma, con una sola vena principal y venas secundarias diferenciadas y terminando antes del margen, de recorrido ramificado y se anastomosan formando una red. El folíolo central de hasta 3.3 cm de largo y 2 cm de ancho, es de mayor tamaño que los laterales que alcanzan hasta 2.2 cm de largo y 1.4 cm de ancho. El hipocótilo permanece recto, comienza a engrosarse, su color es de café a gris marrón, glabro y rugoso (Cuadro 12, Figura 11). *Observaciones morfofisiológicas:* los protofilos, hipocótilo y epicótilo son fragantes, las hojas cotiledonares permanecen en esta etapa, si la plántula ha pasado por algún tipo de estrés lumínico o hídrico, pueden desprenderlas. Esta etapa se alcanza en un periodo de uno a dos meses después de haber germinado.

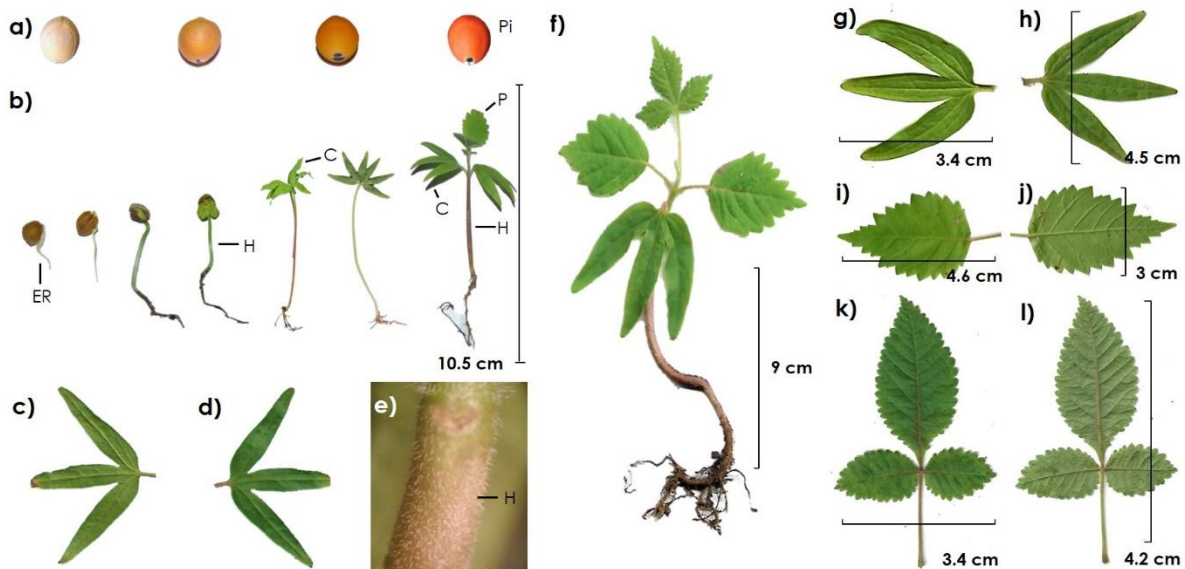


Figura 11. Etapas de desarrollo de *Bursera excelsa* a) coloración variable del pseudo arilo que cubre el endocarpo b) secuencia de desarrollo, ER emergencia radicular, H hipocótilo C cotiledones e) hipocótilo con tricomas f) plántula con tres tipos de hojas g) y h) haz y envés de cotiledones trilobados, i) y j) protofilos simples, k) y l) segundos protofilos compuestos.

Desarrollo temprano de *Bursera schlechtendalii* Engl.

Germinación y desarrollo de la plántula. La germinación de las semillas ocurre entre los 10 - 12 días después de iniciada la germinación, la emergencia también es de tipo fanerocotiledonar y epigea.

Plántulas con cotiledones. Plántulas de hasta 7 cm de alto con un hipocótilo recto con grosor aproximado a 0.2 cm, rojizo al completar su crecimiento, inicialmente verdes y blancos. La fronda cotiledonar es más ancha (3.0-3.5 cm) que larga, (1-2 cm) de largo. Se destacan los cotiledones multilobados característicos del grupo de los cuajotes de la sección *Bursera*, son opuestos, de textura membranosa, glabros y delgados, de color verde oscuro, cada lóbulo mide 0.2 cm de ancho; el lóbulo central se divide en tres y es más largo que los lóbulos laterales que son del mismo largo, todos son de borde entero, venación pinnada con una vena primaria única que sirve de origen a la venación de orden más alto, craspedódroma, venas secundarias broquidódromas, se unen en una serie de arcos prominentes (Cuadro 7, Figura 12). *Observaciones morfofisiológicas:* esta etapa se alcanza después de una a dos semanas de que se observa la emergencia de la raíz primaria. Algunos cotiledones pueden quedar atrapados en el hueso y presentar ápices y bordes con malformaciones en alguno de sus lóbulos, emergen unidos por el lóbulo central, en ocasiones no se separan.

Plántulas con protofilos. Son plántulas de 4 a 6 cm de alto. Los primeros protofilos son simples, de forma oblonga angosta (relación largo /ancho: 3 a 1), lamina entera simétrica, opuestos con base obtusa y ápice obtuso, verde oscuro, de textura cartacea con margen serrulado con distanciamiento irregular. Son de venación pinnada, camptódroma, con una sola vena principal, la hoja mide de 3 a 4 cm de largo y 1 cm de ancho. Con una venación foliar pinnada craspedódroma simple, camptódroma con una sola vena principal, venas secundarias diferenciadas terminando antes del margen, de recorrido ramificado y con areolación de grosor delgado con vénulas ramificadas con una o más ramificaciones secundarias. Venación última marginal incompleta. Hipocótilo verde a café rojizo y glabro (Cuadro 10, Figura 12). *Observaciones morfofisiológicas:* los protofilos al emerger son

pequeños y glabros. Se desarrollan a los 35 días. Las hojas cotiledonares aún permanecen en esta etapa, el hipocótilo comienza a engrosar su base.

Plántulas con segundos protofilos. En esta etapa el epicótilo crece cerca de 0.5 cm, por lo que la plántula alcanza una altura promedio de 6.5 cm. En lugar de otro par de protofilos, como en la etapa anterior, en esta se registró el crecimiento de una hoja simple para todas las plántulas, esta hoja suele ser menos serrulada de los márgenes que el primer par de protofilas. Venación pinnada, con una vena primaria única (vena media) que sirve de origen a la venación de orden más alto, venas secundarias semicraspedódromas ramificándose muy cerca del margen. La forma del foliolo es oblonga y de mayor tamaño que las protofilas. *Observaciones morfofisiológicas:* los protofilos, hipocótilos y epicótilo son fragantes, además la raíz presenta un marcado engrosamiento, parecido a un bulbo entre la base del hipocótilo y el comienzo de la radícula, la plántula puede desarrollar hasta 6 hojas en dos meses, los cotiledones aún permanecen hasta 70 días después de la germinación.

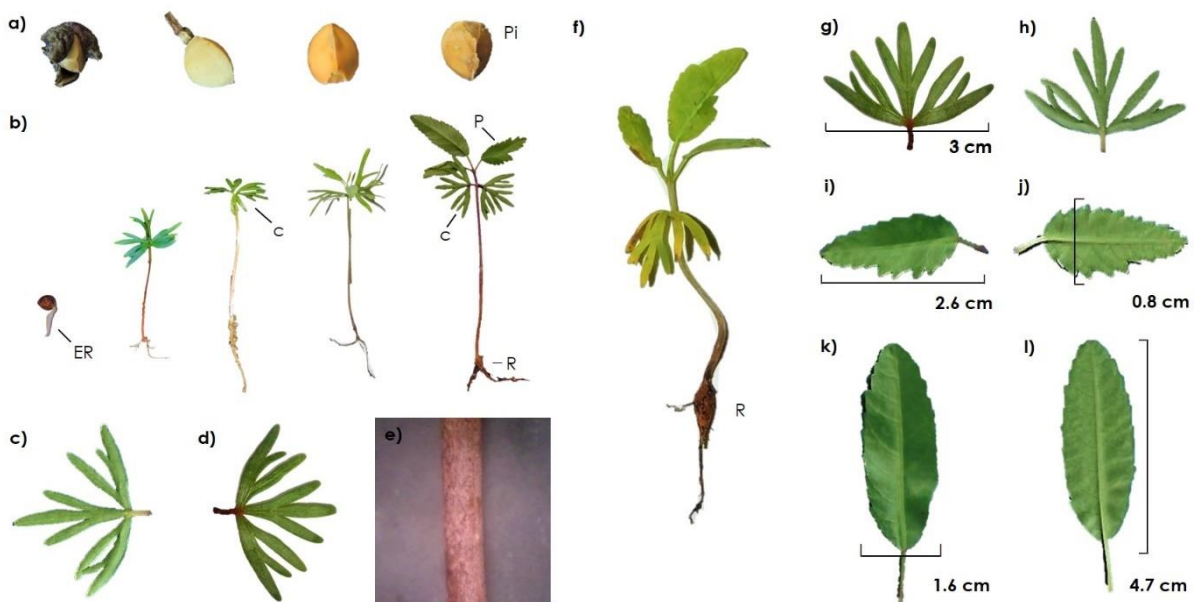


Figura 12. Etapas de desarrollo de *Bursera schlechtendalii* a) variaciones de color en el pseudoarilo del endocarpo b) secuencia de desarrollo: ER emergencia radicular, H hipocótilo, C cotiledones, P protofilos. c) y d) haz y envés cotiledones e) hipocótilo cilíndrico, delgado y glabro f) plántula con tres tipos de hojas y engrosamiento en la raíz g) y h) cotiledones multilobados i) y j) protofilas simples y k) y l) segundo protofilo simple, haz y envés.

Desarrollo temprano de *Bursera tomentosa* (Jacq.) Triana & Planch.

Germinación y desarrollo de la plántula: La germinación de las semillas ocurre a los 21 días de iniciada la imbibición, de 6 a 7 días si se aplica escarificación mecánica al endocarpo. La emergencia es de tipo fanerocotiledonar y epigea.

Plántulas con cotiledones. Son plántulas de 8 a 9 cm de alto con hipocótilo cilíndrico y recto, grosor menor a 0.3 cm, verde claro, inicialmente blanco. La fronda cotiledonar es más ancha (4 - 6 cm) que larga (3 cm); cotiledones trilobados, opuestos de textura membranosa, glabros y delgados, verde claro, borde entero con lóbulos del mismo ancho (aproximadamente de 0.5 cm), con el lóbulo central de igual tamaño al derecho y el lateral izquierdo ligeramente más largo que los laterales. Venación primaria pinnada, la secundaria es camptódroma; broquidódroma (Cuadro 6, Figura 11). *Observaciones morfofisiológicas:* El desarrollo de las plántulas sucede en una a dos semanas, en las que la radícula desarrolla un doblez sigmoidal. Algunos cotiledones pueden quedar atrapados en el hueso y presentar ápices y bordes con malformaciones en alguno de sus lóbulos.

Plántulas con protofilos. Son plántulas de 7 a 10 cm de alto. Los primeros protofilos son simples de forma ovada, simétrica, opuestos con base obtusa y ápice acuminado, verde claro, de textura pubescente, más largos (3 - 4 cm) que anchos (2 - 3 cm). De textura membranosa y delgada, con una venación foliar cerrada y reticulada, las venas se ramifican y se anastomosan unas con otras formando una red, las venas secundarias diferenciadas y terminando antes del margen, de recorrido ramificado. Las venas terciarias con vénulas ramificadas dos veces y forma de areolación pentagonal. Margen serrado tipo acuminado-convexo, con dentaduras notorias con distanciamiento irregular con un promedio de 18 dientes en el foliolo central. Hipocótilo verde a marrón, con tricomas y con lenticelas (Cuadro 12, Figura 13). *Observaciones morfofisiológicas:* los protofilos al emerger son pequeños y tomentosos tanto en el haz como en el envés. Su desarrollo toma alrededor de 35 días, aproximadamente un mes. Las hojas cotiledonares aún permanecen en esta etapa.

Plántulas con segundos protofilos. No hay crecimiento significativo del epicótilo por lo que la altura de las plántulas se conserva. Los segundos protofilos son compuestos, trifoliados y con disposición opuesta, presentan un peciolo, dos folíolos laterales, un raquis no alado que termina en la base del folíolo central. La base del folíolo central es cuneada y el ápice acuminado, los folíolos laterales son de forma ovada, base redondeada y ápice acuminado, todos los folíolos son de margen serrado con espaciación irregular, son pubescentes por ambos lados con venación foliar camptódroma, con una sola vena principal y venas secundarias diferenciadas y terminando antes del margen, de recorrido ramificado y se anastomosan formando una red. El hipocótilo permanece recto, comienza a engrosarse y su color es de café a gris marrón, glabro y rugoso, (Cuadro 14, Figura 13). *Observaciones morfofisiológicas:* los protofilos, hipocótilo y epicótilo son fragantes. Las hojas cotiledonares aún permanecen en esta etapa. Esta etapa puede extenderse hasta dos meses después de haber germinado.

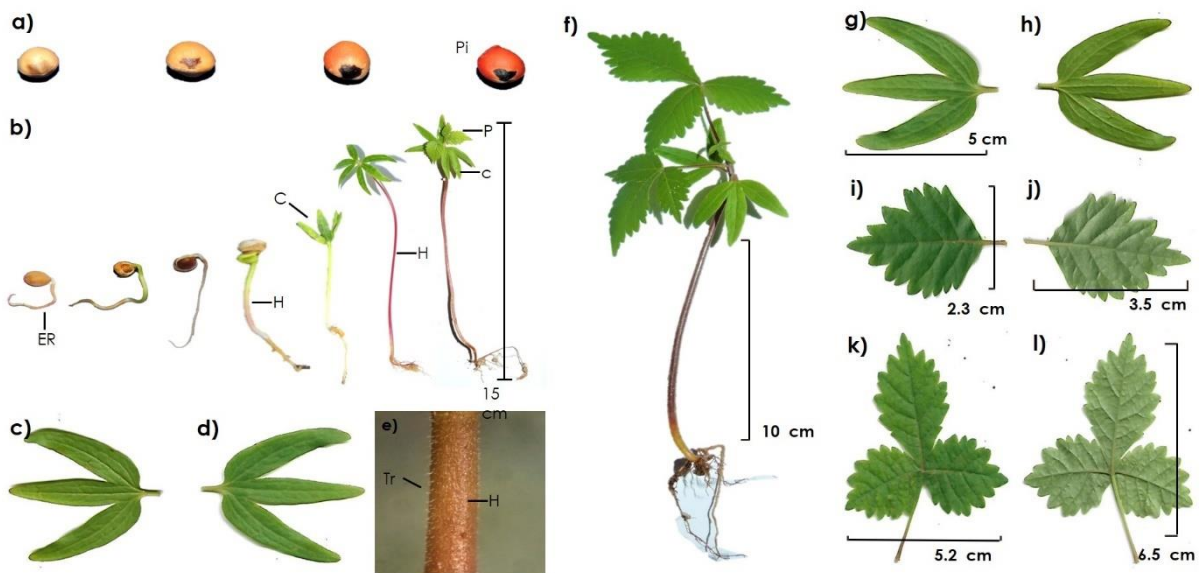


Figura 13. Etapas de desarrollo de *Bursera tomentosa* a) variaciones de color en el pseudoarilo b) secuencia de desarrollo: ER emergencia radicular, H hipocótilo, C cotiledones, P protofilos. c) y d) cotiledonares e) hipocótilo cilíndrico y delgado con tricomas f) plántula con tres tipos de hojas g) y h) cotiledones trilobados i) y j) protofilos simples y k) y l) segundos protofilos compuestos.

6.2 Variables morfométricas de la etapa de plántulas en etapa cotiledonar

Cuadro 5. Variables morfométricas de las plántulas con cotiledones de *Bursera simaruba*.

	Fronda Cotiledonar	Hipocótilo	Lóbulos de los Cotiledones		
			Central	Lateral 1	Lateral 2
Largo (cm)	3.12 ± 0.36 b	5.66 ± 0.87	3.26 ± 0.36 a	3.09 ± 0.42 a	3.03 ± 0.32 b
Ancho (cm)	4.78 ± 0.70 a	0.20	0.76 ± 0.11 a	0.67 ± 0.09 a	0.68 ± 0.10 b

Cuadro 6. Variables morfométricas de las plántulas con cotiledones de *Bursera excelsa*.

	Fronda Cotiledonar	Hipocótilo	Lóbulos de los Cotiledones		
			Central	Lateral 1	Lateral 2
Largo (cm)	3.17 ± 0.13 b	9.9±1.0	3.32 ± 0.72 a	3.06 ± 0.37 b	3.12 ± 0.35 a
Ancho (cm)	4.06 ± 0.79 a	0.20	0.72 ± 0.09 a	0.82 ± 0.62 a	0.71 ± 0.06 a

Cuadro 7. Variables morfométricas de las plántulas con cotiledones de *Bursera schlechtendalii*.

	Fronda Cotiledonar	Hipocótilo	Lóbulos de los Cotiledones		
			Central	Lateral 1	Lateral 2
Largo (cm)	1.75 ± 0.04 b	5.53 ± 1.61	1.93 ± 0.28 b	1.66 ± 0.20 a	1.65 ± 0.20 a
Ancho (cm)	3.16 ± 0.39 a	0.20	0.20 a	0.20 a	0.20 a

Cuadro 8. Variables morfométricas de las plántulas con cotiledones de *Bursera tomentosa*.

	Fronda Cotiledonar	Hipocótilo	Lóbulos de los Cotiledones		
			Central	Lateral 1	Lateral 2
Largo (cm)	2.36 ± 0.35 b	9.16 ± 2.26	2.31 ± 0.41 a	2.12 ± 0.30 a	2.65 ± 0.34 b
Ancho (cm)	4.15 ± 1.21 a	0.17 ± 0.04	0.50 ± 0.08 a	0.45 ± 0.10 a	0.52 ± 0.05 a

Los datos son el promedio de 20 repeticiones más su desviación estándar, las letras representan diferencias significativas entre: a) el largo y ancho de la fronda foliar; b) el largo entre los lóbulos de los cotiledones y c) entre el ancho de los mismos. Las diferencias estadísticas se establecieron con una $p < 0.05$.

Cuadro 9. Variables morfométricas de los protofilos de *Bursera simaruba*.

	Primeros protofilos	Segundos protofilos
Largo (cm)	5.14 ± 0.67	8.34 ± 0.85
Ancho (cm)	1.72 ± 0.29	3.70 ± 0.54

Cuadro 10. Variables morfométricas de protofilos de *Bursera schlechtendalii*.

	Primeros protofilos	Segundos protofilos
Largo (cm)	2.67 ± 0.52	3.05 ± 0.44
Ancho (cm)	0.90 ± 0.24	1.10 ± 0.23

Cuadro 11. Variables morfométricas de primeros protofilos de *Bursera excelsa*.

	Primeros protofilos
Largo (cm)	4.18 ± 0.76
Ancho (cm)	2.76 ± 0.18

Cuadro 12. Variables morfométricas de primeros protofilos de *Bursera tomentosa*.

	Primeros protofilos
Largo (cm)	3.84 ± 0.94
Ancho (cm)	2.58 ± 0.64

Cuadro 13. Variables morfométricas de las plántulas con segundas protofilos de *Bursera excelsa*.

	Fronde de la hoja protofila	Hipocótilo	Foliolos		
			Central	Lateral 1	Lateral 2
Largo (cm)	2.56 ± 0.77	5.20 ± 0.79	3.27 ± 0.70 b	2.23 ± 0.50 a	2.2 ± 0.48 a
Ancho (cm)	4.36 ± 1.06	0.3 ± 0.10	1.70 ± 0.32 b	1.46 ± 0.26 a	1.44 ± 0.23 a

Cuadro 14. Variables morfométricas de las plántulas con segundas protofilos de *Bursera tomentosa*.

	Fronde de la hoja protofila	Hipocótilo	Foliolos		
			Central	Lateral 1	Lateral 2
Largo (cm)	2.53 ± 0.56	9.16 ± 0.2	3.27 ± 0.70 b	2.14 ± 0.47 a	2.14 ± 0.50 a
Ancho (cm)	4.36 ± 1.06	0.3 ± 0.10	1.70 ± 0.32 b	1.15 ± 0.21 a	1.10 ± 0.22 a

6.3 Comparaciones morfológicas entre plántulas y su etapa adulta.

En la siguiente sección se muestran las similitudes y diferencias de los caracteres foliares entre las plántulas y adultos de las cuatro especies de *Bursera*. De los catorce caracteres registrados durante el desarrollo temprano de las plántulas se distinguen algunas generalidades: a) las láminas foliares son diferentes en todas las etapas, b) los márgenes y las nervaduras tienden a ser un carácter que se conserva durante todo el desarrollo, c) el número y tamaño de folíolos se incrementa con el crecimiento y d) en *B. excelsa* y *B. tomentosa* los nuevos folíolos presentan más pubescencia.

En *B. simaruba* las diferencias ontogénicas foliares son: a) el cambio de láminas simples a compuestas, b) la forma de la lámina foliar, c) la base y el ápice de la hoja cotiledonar y d) en ocasiones la etapa adulta presenta pubescencia en el envés de los folíolos, lo que nunca se observó en las plántulas. Las similitudes detectadas son el orden de las nervaduras y el margen liso (Cuadro 15).

En *B. excelsa* las diferencias foliares principales son: a) el cambio de láminas de simples en plántulas a compuestas en adultos, por ende, también en el número de folíolos; b) la pubescencia es mucho más evidente en los folíolos de la etapa adulta, y c) la nervadura broquidódroma que forma arcos es un carácter que solo se aprecia en los cotiledones, en las siguientes etapas las nervaduras cambian a camptódroma – cladodroma (Cuadro 16).

En *B. schlechtendalii* los caracteres morfológicos son más constantes, por ejemplo, a diferencia de las otras burseras, las láminas son simples en plántulas y adultas. Las diferencias sobresalientes son: a) los cotiledones son multilobados, b) los protofilos presentan margen aserrado, mientras que el margen es liso en las hojas adultas, c) las nervaduras son de forma broquidódroma en los cotiledones, a partir de los primeros protofilos se vuelve camptódroma. Entre las similitudes detectadas se observa que los folíolos se mantienen glabros en todas las etapas (Cuadro 17).

En *B. tomentosa* las diferencias foliares son: a) el cambio de láminas de simples en plántulas a compuestas en adultos, por ende, también en el número de

foliolos; b) la pubescencia es mucho más evidente en los foliolos de la etapa adulta; y c) la nervadura broquidódroma que forma arcos es un carácter que solo se aprecia en los cotiledones, en las siguientes etapas las nervaduras cambian a camptódroma – cladodroma (Cuadro 18).

Cuadro 15. Características foliares de plántulas y árboles adultos de *B. simaruba*

Carácter u Órgano	Plántulas			Adultas
	Cotiledonares	1ros protofilos	2dos protofilos	
Hoja	Unifoliada	Unifoliada	Unifoliada	Compuesta
Forma	Trilobada	Ovada simple	Ovada simple	Imparapinnadas Elípticas a oblongas
Base de la hoja	Cordada	Cuneada	Cuneada	Cuneada
Ápice	Obtuso	Acuminado a atenuado	Acuminado a atenuado	Acuminados a atenuado
Margen	Entero	Entero	Entero	Entero
Nº de foliolos	1	1	1	3 - 13 foliolos
Raquis	Ausencia	Ausencia	Ausencia	Libres
Pubescencia	Glabro	Glabro	Glabro	Ligera en el envés
Margen	Entero	Entero	Entero	Entero
Venación	1 ^{ra} Pinnada 2 ^{ra} Camptódroma - broquidódroma	1 ^{ra} Pinnada 2 ^{ra} Camptódroma - broquidódroma	1 ^{ra} Pinnada 2 ^{ra} Camptódroma - broquidódroma	1 ^{ra} Pinnada 2 ^{ra} Camptódroma - broquidódroma
Largo	Hasta 4 cm	De 5 – 6 cm	De 8 -9 cm	Hasta 45 cm
Color	Verde claro	Verde claro	Verde claro brillante	Verde oscuro brillante en el haz, pálidos y opacos en el envés



Cuadro16. Características foliares de plántulas y árboles adultos de *Bursera excelsa*

Carácter u Órgano	Plántulas			Adultas
	Cotiledonares	1ros protofilos	2dos protofilos	
Hoja	Unifoliada	Unifoliada	Compuesta	Compuesta
Forma	Trilobada	ovada	Trifoliada	Imparapinnada foliolos ovados
Base de la hoja	Cordada	Cuneada	cuneada (central) redondeada (laterales)	decurrente
Ápice	Obtuso	Acuminado	Acuminado	Acuminado
Margen	Liso	Serrado irregular	Serrado irregular	Serrado
No de foliolos	1	1	3	3-5 pares de foliolos
Raquis	Ausentes	Ausentes	Libres	Alados
Pubescencia	Ausencia	Ligera en haz y envés	Ligera en haz y envés	Escasa en el haz, densa y crispada en el envés
Venación	1 ^{ra} Pinnada, 2 ^{ra} broquidódroma 3 ^{ra} venación marginal ojalada	1 ^{ra} Pinnada, 2 ^{ra} craspedodroma 3 ^{ra} reticulada	1 ^{ra} Pinnada 2 ^{ra} craspedodroma 3 ^{ra} reticulada	1 ^{ra} Pinnada 2 ^{ra} craspedodroma 3 ^{ra} reticulada
Largo	3 - 4 cm	4 - 5 cm	4 -5 cm	7 - 16 cm
Color	Verde claro	Verde claro	Verde claro	Verde grisáceo oscuro en el haz y pálidos en el envés



Cuadro 17. Características foliares de plántulas y árboles adultos de *B. schlechtendalii*

Carácter u Órgano	Plántulas			Adultas
	Cotiledonares	1ros protofilos	2dos protofilos	
Hoja	Unifoliada	Unifoliada	Unifoliada	Unifoliada
Forma	Multilobada	Oblongo simple	Oblonga simple	Elípticas a oblanceolada u obovada, simple.
Base de la hoja	Redondeada	Obtuso	Obtuso	Obtusa
Ápice	Redondeado (cada lobulo)	Obtuso	Obtuso	Obtuso a redondeado
Margen	Entero	Serrulado con distanciamiento irregular	Serrulado con distanciamiento irregular	Entero
No de foliolos	1	1	1	1
Raquis	Ausencia	Ausencia	Ausencia	Ausencia
Pubescencia	Glabro	Glabro	Glabro	Glabro
Venación	1 ^{ra} Pinnada 2 ^{ra} Camptódroma - broquidódroma	1 ^{ra} Pinnada 2 ^{ra} Camptódroma: cladodroma Venulas ramificadas	1 ^{ra} Pinnada 2 ^{ra} Camptódroma: cladodroma Venulas ramificadas	1 ^{ra} Pinnada 2 ^{ra} Camptódroma; cladodroma Venulas ramificadas en dos
Largo promedio	1 -2 cm	De 3 – 4 cm	De 3 -4 cm	De 1 – 6 cm
Color	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro brillante en el haz	Verde oscuro brillante en el haz, pálidos y opacos en el envés



Cuadro 18. Características foliares de plántulas y árboles adultos de *Bursera tomentosa*

Carácter u Órgano	Cotiledonares	Plántulas		Adultas
		1ros protofilos	2dos protofilos	
Hoja	Unifoliada	Unifoliada	Compuesta	Compuesta
Forma	Trilobada	ovada	Trifoliada	Imparipinnada Foliolo Ovado
Base de la hoja	cordada	cuneada	cuneada (central) Redondeada (lateral)	Decurrente
Ápice	Obtuso	Acuminado	Acuminado	Lanceolado o acuminado rara vez redondeado
Margen	Liso	Serrado irregular	Serrado irregular	Dentado (aserrado a crenado)
No de foliolos	1	1	3	5-9 foliolos
Raquis	Ausencia	Ausencia	Libre	Alados
Pubescencia	Ausencia	pubescentes en ambas caras	pubescentes en ambas caras	Muy pubescente, mayor en el envés
Venación	1 ^{ría} Pinnada, 2 ^{ría} Camptódroma - broquidódroma	1 ^{ría} Pinnada, 2 ^{ría} craspedodroma 3 ^{ría} reticulada	1 ^{ría} Pinnada, 2 ^{ría} craspedodroma 3 ^{ría} reticulada	1 ^{ría} Pinnada. 2 ^{ría} craspedòdromas 3 ^{ría} de modelo ramificado.
Largo promedio	3 - 4 cm	4 - 6 cm	Hasta 10 cm	13 – 19 cm
Color	Verde claro	Verde claro	Verde claro	Verde grisáceo oscuro en el haz y más pálidos en el envés



6.4 Variables morfométricas entre plántulas cultivadas y colectadas en campo.

No existen diferencias significativas ($P < 0.05$) en las variables morfométricas entre las plántulas cultivadas y las recolectadas en campo (cuadro 18) en ninguna de las especies, a excepción del ancho en los primeros protofilos de *B. tomentosa*.

Cuadro 19. Morfometría comparada de plántulas cultivadas y colectadas en campo de *Bursera*.

<i>Bursera simaruba</i>				
VARIABLES MORFOMÉTRICAS	cultivada	campo	n	P < 0.05
Foliolo central largo cotiledonar	3.26 ± 0.36	3.10 ± 0.28	55	0.14569
Ancho fronda cotiledonar	4.78 ± 0.70	4.40 ± 0.70	56	0.08157
Largo hipocótilo	5.66 ± 0.87	6.48 ± 1.02	39	2.6522
1ros protofilos largo	5.14 ± 0.67	3.45 ± 0.70	43	2.0195
1ros protofilos ancho	1.72 ± 0.29	1.44 ± 0.19	33	2.0227
<i>Bursera schlechtendalii</i>				
VARIABLES MORFOMÉTRICAS	cultivada	campo	n	P < 0.05
Foliolo central largo cotiledonar	1.85 ± 0.41	1.96 ± 0.24	16	0.6194
Ancho fronda cotiledonar	3.16 ± 0.39	3.20 ± 0.46	15	2.1604
Largo de hipocótilo	5.15 ± 1.52	4.48 ± 1.23	16	0.3005
1ros protofilos largo	2.67 ± 0.52	2.89 ± 0.64	17	2.1009
1ros protofilos ancho	0.90 ± 0.24	0.96 ± 0.39	17	0.08222
<i>Bursera excelsa</i>				
VARIABLES MORFOMÉTRICAS	cultivada	campo	n	P < 0.05
Foliolo central largo cotiledonar	3.32 ± 0.72	2.98 ± 0.36	25	2.0687
Ancho fronda cotiledonar	3.17 ± 0.13	3.49 ± 0.88	28	0.2131
Largo de hipocótilo	9.90 ± 1.04	9.40 ± 2.24	36	2.0322
1ros protofilos largo	4.11 ± 0.73	3.45 ± 0.70	28	0.0690
1ros protofilos ancho	4.18 ± 0.76	2.10 ± 0.40	28	2.0555
<i>Bursera tomentosa</i>				
VARIABLES MORFOMÉTRICAS	cultivada	campo	n	P < 0.05
Foliolo central largo cotiledonar	2.31 ± 0.41	3.10 ± 0.28	27	2.52E-05
Ancho fronda cotiledonar	4.15 ± 0.35	3.09 ± 0.66	26	0.48612
Largo hipocótilo	9.16 ± 2.26	6.59 ± 0.93	24	2.0739
1ros protofilos largo	3.84 ± 0.94	3.82 ± 1.31	30	0.27063
1ros protofilos ancho	2.58 ± 0.64	1.81 ± 0.53	30	0.00769

Los datos son el promedio de las mediciones más su desviación estándar. Las diferencias estadísticas se establecieron con una $p < 0.05$ en una prueba T.test.o U de Mann-Whitney.

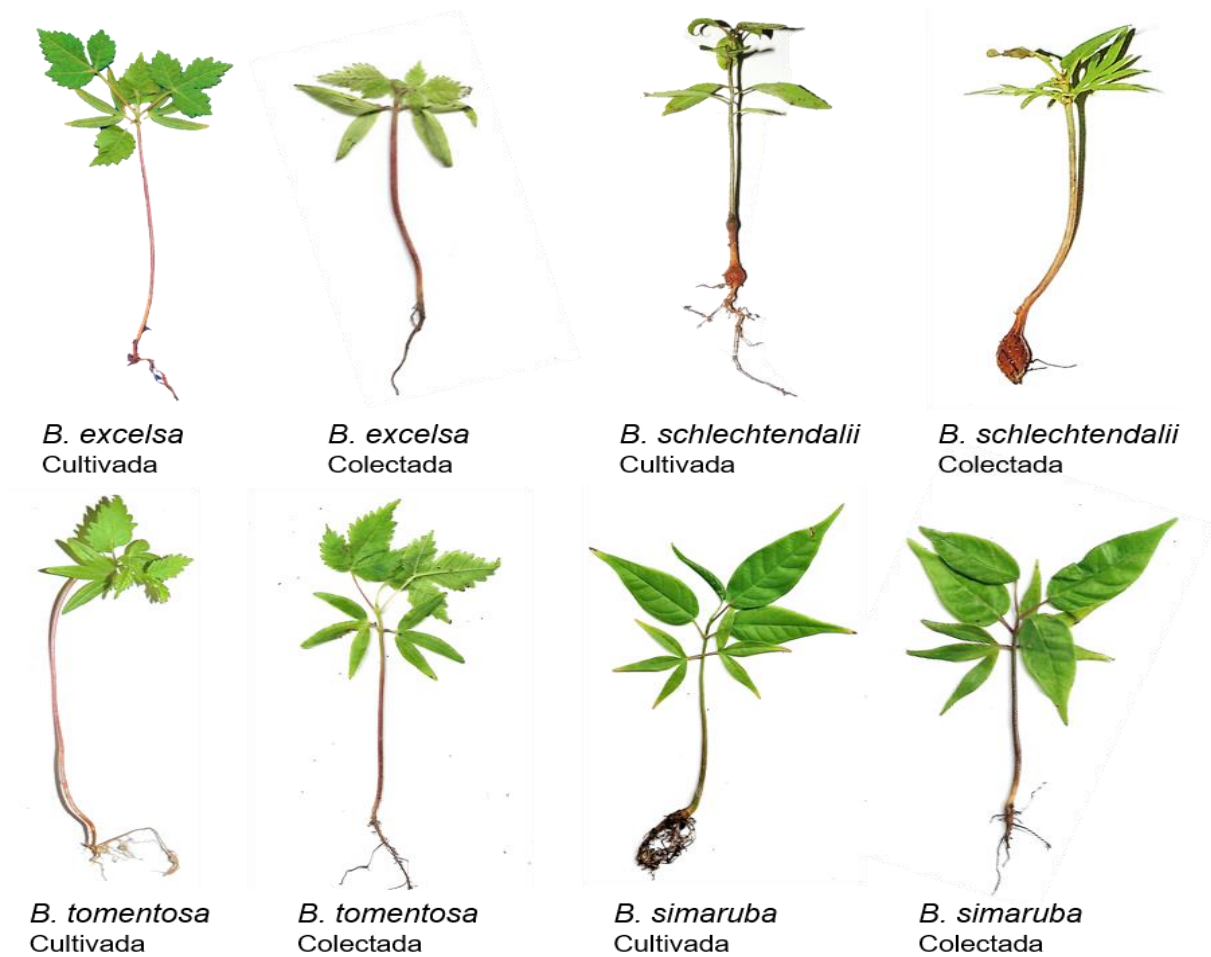


Figura 14. Comparación entre plántulas cultivadas bajo condiciones controladas y plántulas colectadas en campo.

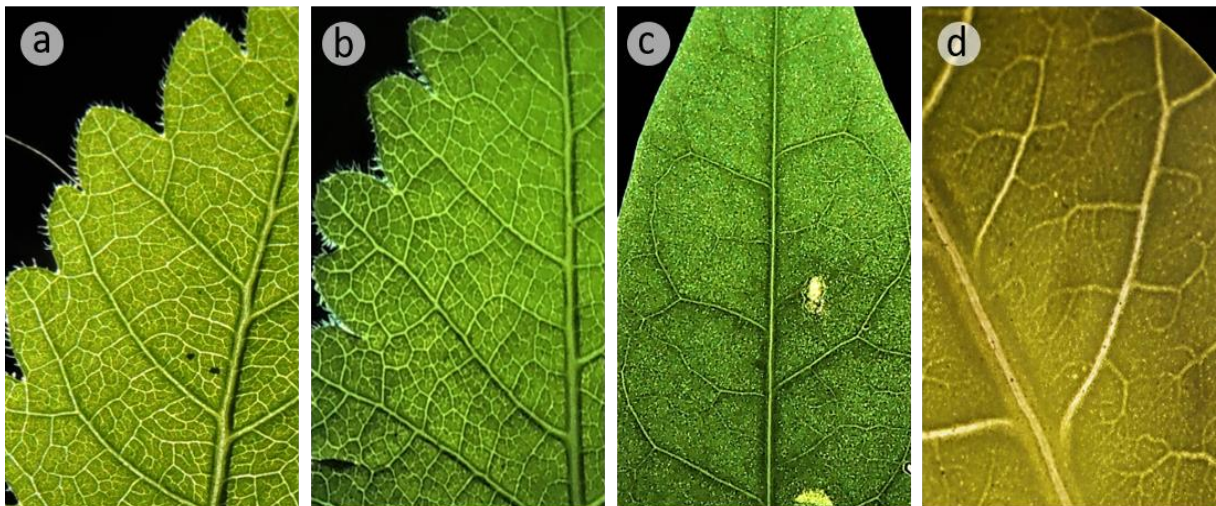


Figura 15. Venación en segundos protofilos, de las cuatro especies de *Bursera*. Venación Craspedódroma: a) *B. tomentosa*, b) *B. excelsa*. Venación Broquidódroma: c) *B. simaruba*. Venación Cladódroma: d) *B. schlechtendalii*.

6.5 Cladograma de caracteres en plántulas.

Los caracteres morfológicos de las plántulas (Cuadro 3 y Cuadro 4) fueron analizados con el programa NONA (Goloboff, 1996) y WINCLADA (Nixon 1999), originando un cladograma que separa a las cuatro especies por sinapomorfias en tres grupos, que originalmente comparten un único carácter, las nervaduras broquidódromas en los cotiledones (Figura 16). Los cuatro caracteres que distinguen a *B. schlechtendalii* son la forma cotiledonar multilobada (carácter 1), la forma elíptica del primer protofilo (4), el margen serrulado del primer protofilo (6) y la base obtusa de los primeros protofilos (7). El ápice atenuado de los primeros protofilos (8) de *B. simaruba* los separan de *B. tomentosa* y *B. excelsa*. Los caracteres compartidos por *B. tomentosa* y *B. excelsa* que sustentan la tercera división son los tricomas presentes en el hipocótilo (3), las nervaduras crasperdódromas en los primeros protofilos (5) y la forma trifoliada (9), margen serrado (10) y tricomas en el haz y envés de los segundos protofilos.

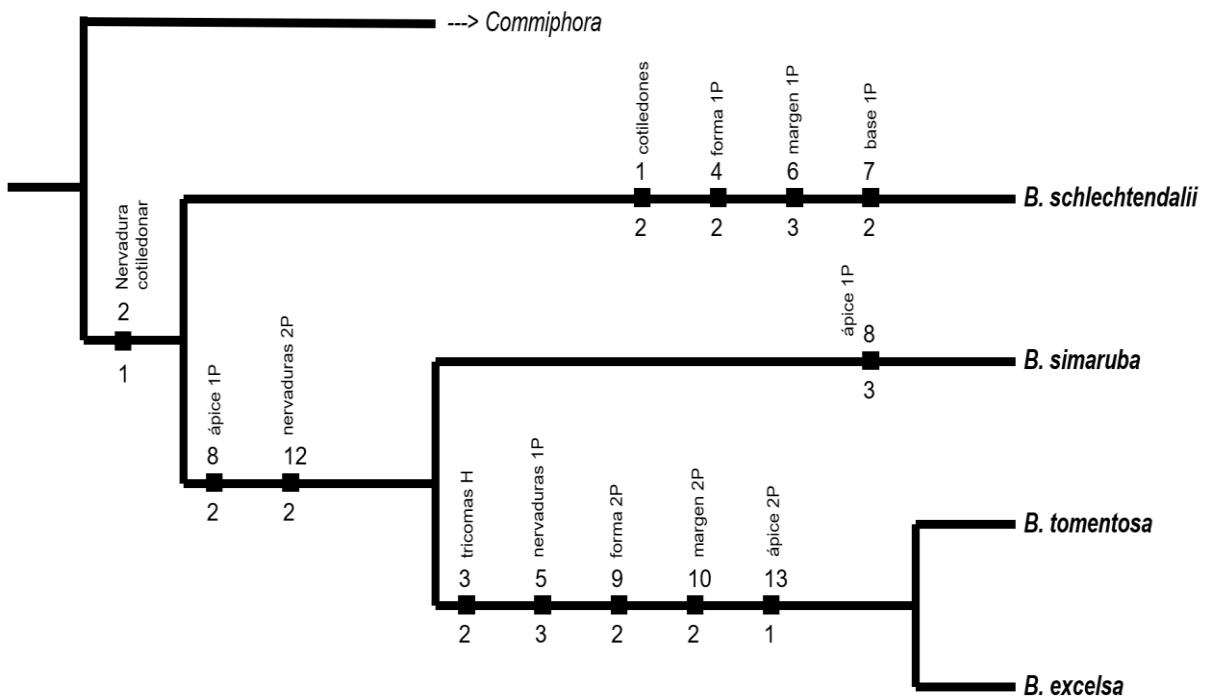


Figura 16. Cladograma de los caracteres morfológicos de las plántulas de *B. excelsa*, *B. schlechtendalii*, *B. tomentosa* y *B. simaruba*. Los números superiores señalan los caracteres y los números inferiores indican sus estados. Cladograma elaborado en el programa WINCLADA (Nixon 1999) mediante el análisis de la matriz, con una longitud de (L)=31 pasos, índice de consistencia (Ci)= 93 y un índice de retención (Ri)=77.

VII.DISCUSIÓN

Las descripciones morfológicas del desarrollo temprano de las especies estudiadas generaron información sobre caracteres morfológicos de cotiledones, protofilos y cambios en la coloración de hipocótilo que permitieron separar las diferentes fases del desarrollo plantular. Los caracteres en las plántulas son caracteres genéticos primarios y no muestran mucha variación en una sola especie, es decir, son específicos de la especie y a veces específicos del género o la familia (Paria y Bose, 2017). En este estudio se encontró que la morfología de las etapas de plántulas de *B. schlechtendalii* y *B. simaruba* tiene características exclusivas que permiten su diferenciación, entre ellas, la forma de los cotiledones, la forma y tamaño de los protofilos, y el ápice, margen y nervaduras de los protofilos. Aunque *B. tomentosa* y *B. excelsa* pueden diferenciarse de las anteriores, entre ellas comparten las características estudiadas, que no permitieron su diferenciación. Varios autores como De Vogel (1980), Fenner & Thompson (2005), De Souza (2009), Zamora-Cornelio y cols. (2010) coinciden en señalar que algunas estructuras que se desarrollan durante las primeras fases de crecimiento desaparecen durante la madurez, y que su omisión no permite reconocer y establecer relaciones de parentesco o conexiones filogenéticas. Lo anterior cobra mayor relevancia para especies poco estudiadas como las del género *Bursera* (Andrés-Hernández y Espinosa-Organista, 2002).

En la primera etapa de desarrollo de las burseras descritas en este trabajo se registraron cotiledones multilobados para *B. schlechtendalii* y trilobados para *B. excelsa*, *B. tomentosa* y *B. simaruba*. Estos hallazgos complementan las observaciones de las especies estudiadas por Andrés-Hernández y Espinosa-Organista (2002) quienes consideraron como un carácter morfológico importante la forma trilobada o multilobada de los cotiledones, en la sección *bullockia* dentro del género *Bursera* solo hay trilobados (*B. excelsa* y *B. tomentosa*), mientras que en la sección *bursera* se encuentran trilobados como *B. simaruba* y multilobados como *B. schlechtendalii*. Estos estudios se basaron en observaciones iniciales de Rzedowski (1979), que en su trabajo de tendencias evolutivas del género, registró la morfología

de las hojas cotiledonares de 29 especies de *Bursera*, sosteniendo que estos órganos solo son de dos tipos: trilobados o multilobados, esta característica se mantuvo vigente hasta el descubrimiento de *B. inversa* que es la primera especie conocida dentro del género que presenta hojas cotiledonares no lobuladas sino simples y de margen eroso (Castro-Laportte, 2013).

Está documentado que la duración de los cotiledones es muy variable, pueden permanecer desde pocos días (“cotiledones efimeros”), o llegar a prolongarse durante varios meses (“cotiledones persistentes”) (Troiani, *et al.* 2017), las burseras estudiadas mantuvieron sus cotiledones por más de dos meses (hasta 70 días) después de la germinación, aun cuando ya estaban desarrollados los primeros y segundos protofilos. Otras especies tropicales con cotiledones persistentes son *Tecoma stans* (Bignoniaceae) y *Dabelbergia nigra* (Fabaceae) con cuatro meses (De Souza, 2009) y *Manilkara zapota* (Sapotaceae) con ocho meses (Cruz-Rodríguez y López Mata, 2010). En esta última especie la plántula puede permanecer con cotiledones pero sin hojas verdaderas, a diferencia de las burseras.

Ello habla de la posibilidad de que la emergencia rápida de los cotiledones foliáceos y no de reserva de *Bursera* no solo permiten el establecimiento inicial de la plántula, dado que se ha documentado que las semillas de este género contienen poco endospermo o escasas reservas nutritivas en el embrión (Ramos-Ordoñez *et al.* 2016), sino que aún ya con láminas foliares verdaderas, siguen contribuyendo al crecimiento, una ventaja ecofisiológica para la captura de recursos en el campo, ya que un mayor número de láminas fotosintéticas permitiría aprovechar la escasa radiación prevaleciente en el sotobosque en la época de lluvias, en donde estas plántulas crecen.

Respecto a los cambios morfológicos de las hojas detectados durante el desarrollo de las plántulas de la burseras, es común que las características de las primeras hojas (nomófilos o protofilos) muestren diferencias considerables respecto a las hojas posteriores y adultas (Paria y Bose, 2017). Las primeras hojas en *Bursera* suelen ser trifolioladas o con un número de foliolos más reducido que el común para la especie en su fase adulta (Rzedowski, 2004), los resultados registrados mostraron que *B. excelsa* y *B. tomentosa* presentan cuatro etapas con

tres cambios importantes en las hojas durante su desarrollo: inicialmente la plántula despliega dos cotiledones de forma trilobada o multilobada, sustituidos gradualmente cuando emergen los primeros protofilos que presentan forma simple y unifoliados, el segundo cambio se da cuando surgen los segundos protofilos o que son trifoliados o con un mayor número de folíolos y finalmente un tercer cambio cuando comienzan a desarrollar hojas típicas del árbol adulto (metáfilas), las cuales en el estudio no fue posible determinar, ya que las plántulas con tres o cuatro meses aun no las desarrollaron. En tanto que *B. simaruba* sus cotiledones fueron sustituidos por hojas simples y no por las hojas compuestas de las adultas. En *B. schlechtendalii* si bien los nomófilos son simples como los adultos, no corresponden ni en forma ni en margen.

En las plántulas los cambios morfológicos de las hojas se reportan como parte del fenómeno de desarrollo heteroblástico o de heterofilia, lo cual es característico y significativo para su uso en la construcción de claves para la identificación de taxones, esta secuencia de cambios es importante ya que si la diferenciación entre protofilos y metafilos es acentuada nos referimos a una planta heteroblástica o helcomórfica (Paria, 2004; Troiani *et al.* 2017), las plántulas en este trabajo descritas son inequívocamente heteroblásticas ya que mantienen cambios constantes en las formas foliares con una marcada transición entre la forma juvenil y la adulta.

Lo antes descrito no debe confundirse con manifestaciones de plasticidad fenotípica que es cuando un individuo puede usar sus mismos genes para crear fenotipos diferentes en respuesta a distintas condiciones ambientales, la heteroblastia no depende completamente del medio ambiente, aunque puede verse afectado por el (Palacio-López *et al.* 2007), cabe recordar que para descartar que los cambios o sucesiones foliares fueran producto de las condiciones ambientales se realizó una comparación estadística de variables morfométricas en cotiledones, hipocótilo y primeros protofilos entre plántulas cultivadas en sombreadero y plántulas silvestres, señalando que ambos tipos de plántulas presentaron prácticamente la misma morfología y los mismos cambios foliares (Cuadro 18).

Pareciera entonces que los caracteres en los primeros estadios de desarrollo de las plantas son constantes y ofrecerían ventajas (Benítez *et al.* 2006) con

respecto a lo extremadamente variables que pueden llegar a ser la estructura, el tamaño y la forma de las hojas adultas dentro de un género o aún dentro de una especie, lo cual en ocasiones significa que tienen una gran plasticidad fenotípica como para utilizarse en clasificaciones taxonómicas.

Anteriormente se ha descrito la venación de las hojas de Burseraceae como broquidodroma, mencionando que incluso puede considerarse como el patrón típico de la familia, ya que está presente en todas las tribus y en la mayoría de sus géneros (Hickey y Wolfe, 1975 en Andrés-Hernández *et al.* 2012). Esta venación broquidódroma está presente en los cotiledones de las cuatro especies de estudio, el carácter permanece en todas las etapas de desarrollo de *B. simaruba*, no así en *B. excelsa*, *B. tomentosa* y *B. schlechtendalii* en las que los primeros protofilos presentan otro tipo de venación. Estos resultados sugieren que la observación de este carácter es relevante para la diferenciación de especies de *Bursera*, ya que se aprecia a simple vista en el envés de las hojas. Si bien es cierto que las otras dos especies se diferencian de *B. tomentosa* y *B. excelsa* fácilmente con estos caracteres, entre estas dos últimas no se observaron diferencias.

De las especies estudiadas, *B. tomentosa* cuenta con un bajo número de estudios anatómicos y morfológicos, sin embargo, su similitud morfológica con *B. excelsa* presenta un reto taxonómico. Las investigaciones que han abordado la búsqueda de caracteres distintivos para esta especie han realizado conteos de número de estomas y de tricomas por campo en hojas de ejemplares adultos, determinando que *B. tomentosa* tiene como característica distintiva que es densamente pubescente por ambos lados de los foliolos, con mayor densidad de tricomas en la epidermis abaxial (Castro y Granada, 2010). Sin embargo, en las plántulas de *B. tomentosa*, ni en los primeros, ni segundos protofilos se presenta esta densa pubescencia que se presenta en sus hojas adultas, por lo que esta característica no ayuda a separarla mientras permanezca en etapa de plántula. Para *B. tomentosa* esta sería la primera descripción de su fase de plántula.

Andrés-Hernández y Espinosa-Organista (2002) obtuvieron doce caracteres en plántulas de diez especies de *Bursera* una red de Wagner dibujada mediante Winclada (Nixon, 1999), obteniéndose tres grupos principales, que se clasificaron en

cuajotes, complejo *B. simaruba* y sección *Bullokia*, los caracteres seleccionados para ese estudio fueron la presencia o ausencia de los raquis alados de las hojas, que es mencionada con mayor frecuencia en individuos adultos de la sección *Bullokia*. Esta característica no fue detectada en las primeras hojas de las burseras estudiadas.

Para el cladograma de este estudio (Figura 13) solo se utilizaron caracteres de plántulas. En este análisis, fue posible establecer tres grupos principales, uno con *B. schlechtendalii*, otro con *B. simaruba* y el último agrupando a *B. tomentosa* y *B. excelsa*. Las diferencias plasmadas en el cladograma (Figura 13) muestran que aun habiendo similitudes entre adultos de *B. simaruba* y *B. schlechtendalii*, como la corteza exfoliante, el fruto trivalvado y las hojas simples, no hay tantas similitudes cuando las plantas son jóvenes y por lo tanto se muestran mucho más alejadas por sus diferencias, como lo son el tipo de ápice obtuso para *B. schlechtendalii* y el ápice de atenuado a acuminado en *B. simaruba*, sumado a los márgenes enteros contra los márgenes serrulados y las nervaduras broquidódromas contra las cladódromas de *B. schlechtendalii* (Figura 13), que separan de manera contundente a estas dos especies. Aunque ambas están consideradas dentro de la sección *Bursera* por sus características de adultas (McVaugh y Rzedowski, 1965).

Por su parte los estudios de morfometría tradicional, indican que las variables representativas de las formas de las estructuras en un estudio pueden ser distintas en las distintas etapas y con los análisis suficientes, en qué zona específica se encontrarían esas diferencias (Toro *et al.* 2010). Los datos morfométricos indican que las frondas cotiledonares son más anchas que largas, y que los cotiledones de *B. simaruba*, *B. excelsa* y *B. tomentosa* tienen siempre un lóbulo lateral más largo que otro y que *B. schlechtendalii* tiene el lóbulo central más largo que los laterales.

Las láminas foliares de los primeros protofilos son más largas que anchas y los segundos protofilos son simples en *B. simaruba* y *B. schlechtendalii*, a diferencia de en *B. excelsa* y *B. tomentosa* que tiene hojas trifoliadas pero con menos folíolos que las hojas adultas, el folíolo central siempre es el de mayor tamaño. Se destaca la importancia de estas observaciones ya que las medidas de las hojas a menudo son empleadas como caracteres taxonómicos, indicadores ecológicos de calidad ambiental y de expresión de caracteres genéticos, para identificar hibridaciones y en

análisis de variabilidad de poblaciones o geográficas (Tsukaya, 2018), sin embargo tienen el inconveniente de que, como indicadores de plantas adultas, suelen ser estructuras muy numerosas y variables en sus dimensiones incluso dentro de un mismo individuo, por lo que se hace difícil el establecimiento de una escala universal para su evaluación (Dale y Beyeler, 2001; citado en Avila *et al.* 2020), en plántulas, podría la morfometría tomar relevancia debido a que el aporte genético es más fuerte que el ambiental y los tamaños podrían ser más constantes, como se demuestra en este estudio.

Cuando se comparan las plántulas que germinaron y crecieron en condiciones controladas y las plántulas que se recolectaron en campo, se observan similitudes en casi todas las estructuras, excepto en dos caracteres de *B. tomentosa*, el largo de los cotiledones son mayores en las plántulas de campo y en los primeros protofilos más pequeños, la plasticidad fenotípica debida a la mayor radiación solar, en estos casos podría ser la razón de estos cambios, ya que como explica (Valladares *et al.* 2014) las hojas que están expuestas al sol pueden ser más pequeñas que las sombreadas.

Se ha mencionado que las plántulas del género *Bursera* se tornan rápidamente leñosas desde el primer año, que son de metabolismo lento y que posiblemente pasan por un estadio juvenil de varios años antes de presentar las características de una planta adulta (Andrés-Hernández y Espinosa-Organista, 2002), esto realza la importancia de conocer las características que mantienen cuando son jóvenes.

Finalmente se destaca que este es un primer acercamiento a los estados de vida temprana de algunas de las burseras que existen en la Selva Baja Caducifolia de la Depresión Central de Chiapas y que se requiere de un mayor número de estudios que abarquen el género en todas sus etapas de vida para una mayor comprensión tanto de su filogenia como de sus relaciones ecológicas y características fisiológicas, lo que podría aportar argumentos biológicos para su conservación.

VIII. CONCLUSIONES

La descripción de las etapas tempranas de desarrollo de plántulas de *Bursera* es de valor taxonómico para su identificación en campo y de relevancia ecológica para entender los procesos de sucesión y conservación de bosques y selvas.

Son aún escasos los estudios sobre la caracterización del desarrollo temprano del género *Bursera*, los resultados señalan que las etapas de germinación, de plántulas cotiledonares y con los primeros protofilos presentan diferencias suficientes para su identificación aun cuando hay semejanzas notables en especies muy cercanas.

Entre las especies estudiadas, la forma de los cotiledones trilobada para *B. simaruba*, *B. tomentosa* y *B. excelsa* en contraste con los cotiledones multilobados de *B. schlechtendalii* es la primera característica que debe considerarse para la correcta identificación de una plántula.

Las plántulas de todas las especies presentaron cotiledones persistentes, de lo cual se infiere su importancia ecológica como tejidos fotosintéticos durante la formación de hojas verdaderas.

Los primeros protofilos (hojas de plántulas) son diferentes de los metafilos (hojas adultas), los primeros presentan formas más simples, son unifoliados o con menos foliolos que los segundos.

Para *B. schlechtendalii* el margen serrulado de sus protofilos es un carácter que los distingue de sus metafilos. Mientras que los foliolos individuales de *B. excelsa* y *B. tomentosa* con margen serrado irregular y de *B. simaruba* con margen entero son más cercanos a los foliolos de los adultos.

Durante las tres primeras fases de crecimiento propuestas para las plántulas no se detectaron diferencias o características únicas para *B. tomentosa* que la identifiquen y separen de *B. excelsa*, ya que los caracteres de identificación que se presentan en la etapa adulta, como la densa pubescencia en el envés de las hojas

no se presentan en la etapa de las plántulas, por lo menos no después de cuatro meses de crecimiento.

Las variables morfológicas y morfométricas (largo y ancho) de hipocótilos, cotiledones, primeros protofilos y segundos protofilos son similares entre plántulas que crecieron bajo condiciones controladas y plántulas colectadas en campo, por lo que las medidas y las formas no presentan variaciones respecto a presiones ambientales al menos en las primeras etapas de desarrollo.

Este es el primer estudio que sistematiza el desarrollo temprano de *Bursera excelsa*, *B. simaruba* y *B. schlechtendalii*, especies de valor ecológico y cultural de las selvas secas de la Depresión Central de Chiapas, México. Sus resultados permiten aportar argumentos para la conservación de estos recursos fitogenéticos al describir la morfología de quizás las etapas más susceptibles en el ciclo de vida de las plántulas.

IX. REFERENCIAS DOCUMENTALES

- Andrés, A.R y Organista D. 2002. Morfología de Plántulas de *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae) y sus implicaciones filogenéticas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*.70: 5-12.
- Andrés- Hernández, A.R.2001. Análisis y descripción de estructuras foliares de especies del género *Bursera* Jacq. ex L. que se distribuyen en la cuenca del Río Balsas México. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias división de estudios de posgrado. Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF., 10 pp.
- Andrés-Hernández, A.R., Espinosa, D., Fraile-Ortega, M. E. y Terrazas, T. 2012. Venation patterns of *Bursera* species Jacq. ex L. (Burseraceae) and systematic significance. *Plant Syst Evol*. 298: 1723-1731.
- Andrés, A.R. 1997. Análisis morfológico en plántulas de 11 especies del género *Bursera* Jacq. ex L. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 53 pp.
- Arellano, J.H. 2009. Caracterización dendrológica de plántulas y árboles adultos del género *Dipteryx* (fabaceae) en el bosque Alexander Von Humboldt, Ucayali. Tesis de Ingeniería, Facultad de Ciencias Forestales y del Ambiente, Universidad Nacional del Centro del Perú, Perú, Huancayo., 11 pp.
- Ávila, D., Ramírez, V. y Pérez, R. Variación espacial de la morfometría foliar en manglares de la Habana, Cuba. *Rev. Biología Tropical*, 68 (2): 466- 478.
- Becerra, J. X. 2003. Evolution of Mexican *Bursera* (Burseraceae) inferred from ITS, ETS, and 5S nuclear ribosomal DNA sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*. 26(2), 300-309.
- Becerra, J.X. y Venable D. 2008. Fuentes y sumideros de diversificación y prioridades de conservación para el bosque seco tropical mexicano. *PLoS ONE* 3 (10): e3436.
- Benítez, C., Cardozo, A., Hernández, L., Marlene, L. Rodríguez, H. Ruiz, T. y Torrecilla, P. 2006. Botánica sistemática, Fundamentos para su estudio. Universidad Central de Venezuela. Venezuela.
- Bonfil-Sanders, C., Cajero- Lázaro, I. y Evans, R. 2008. Germinación de Semillas de seis especies de *Bursera* del centro de México. *Agrociencia*, 42: 827-834.

- Bose, A., & Paria, N. 2019. Seedling Morphology of some selected members of Commelinaceae and its bearing in taxonomic studies. *Plant Science Today*, 6(2): 218-231.
- Burdon, R. D., & Bannister, M. H. 1985. Growth and morphology of seedlings and juvenile cuttings in six populations of *Pinus radiata*. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 15(2): 123-134.
- Castro, M. y Granada, W. 2010. Anatomía foliar de especies de *Bursera* Jacq. (burseraceae) presentes en Venezuela, sus implicaciones taxonómicas y ecológicas. *Ernstia* 20 (2): 89 – 106.
- Castro-Laportte, M. 2013. Estudio Taxonómico del Género *Bursera* Jacq. Ex L. (Burseraceae) en Venezuela. *Ernstia*. 23(2): 125-169.
- Cardoso, C. y Sajo, M. 2004. Vascularização foliar e a identificação de espécies de *Eugenia* L. (Myrtaceae) da bacia hidrográfica do Rio Tibagi, PR. *Revista Brasileira de Botânica, São Paulo*. 27(1): 47 – 54.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2012. Copales. <https://www.biodiversidad.gob.mx/usos/copales/copales.html>. Consultado el 4 de diciembre de 2019.
- CONABIO. 2013. Copales, diversidad y cultura. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1ra Edición. México.
- Cruz-Rodríguez, Juan A., & López-Mata, L. (2010). Cambios ontogénicos en la morfología de plántulas de *Manilkara zapota*: análisis de sus implicaciones ecológicas. *Revista mexicana de biodiversidad*, 81(1), 81-86.
- Cházaro, M., Mostul, B. y García, F. 2010. Los copales mexicanos (*Bursera spp.*). *Bouteloua* 7:57 - 70. Jardín Etnobotánica de plantas medicinales del Centro INAH – Morelos, Acapantzingo Cuernavaca, Morelos.
- Duke, J. & Polhill, R. 1981. Seedlings of Leguminosae. *Advances in legume systematic, part 2. Royal Botanical Gardens*. pp. 941-94.
- Duryea, M., Brown, N. 1984. Seedling physiology and reforestation success. *Proceedings of the Physiology Working Group Technical Session. Springer Netherlands*. Págs. 325.
- De Souza, L. 2009. Sementes e plântulas: germinação, estrutura e adaptação. *Toda Palavra. Paraná, Brasil*. pp. 279.

- De-Nova, J. A., R. Medina, J. C. Montero, A. Weeks, J. A. Rosell, M. E. Olson, L. E. Eguiarte, y S. Magallón. 2012. Insights into the historical construction of species-rich Mesoamerican seasonally dry tropical forests: the diversification of *Bursera* (Burseraceae, Sapindales). *New Phytologist* 193: 276-287.
- De Vogel, E.F. 1980. Seedlings of dicotyledons. Structure, development, types. Agricultural Publishing and Documentation (PUDOC), Wageningen, Holanda.
- Espinosa-Jiménez, J. A., López-Cruz, A., Pérez-Farrera, M. Á., & López, S. 2014. Inventario florístico de la cañada la Chacona-Juan Crispín y zonas adyacentes, Depresión Central de Chiapas, México. *Botanical Sciences*. 92(2), 205-241.
- Fenner, M. & K. Thompson. 2005. The ecology of seeds. Cambridge University, Nueva York, EEUU.
- Frías, C. A., Contreras, R. S., Macías, M.A. y Bugarín, L.F. 2017. Los copales y papelillos del estado de Jalisco. México. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. pp. 139.
- Hassler, M. 2020. World Plants: Synonymic Checklist of the vascular plants of the world (version Nov 2018). In: Species 2000 & ITIS Catalogue of Life. <http://www.catalogueoflife.org/col/details/species/id/a400ce71dfc919ad69c33a54cf0be1c3>. Consultado el 01 de mayo de 2020.
- Hernández, F. 1959. Historia de las plantas de Nueva España. Imprenta Universitaria México, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).
- Hickey, L. 1979. Classification of architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany*. 60(1): 17-33
- Johnson M.B. 1992. The genus *Bursera* (Burseraceae) in Sonora, Mexico and Arizona, U.S.A. *Desert Plants* 10:126-144.
- Langenheim, J. 2003. Plant Resins, Chemistry, Evolution, Ecology, and Ethnobotany. *Timber Press*. Cambridge, UK. Pp. 373.
- Linares, E., y Bye, R. 2008. El Copal en México. CONABIO. *Biodiversitas* 78: 8-11.
- Lopes, A., Rosa-Osman, S. y Fernandez, M. 2011. Caracterização morfológica das plântulas de cinco espécies arbóreas da floresta estacional semidecidual, Brasil. *FLORESTA*. 42(1): 105-114.

- Martínez, M. 1979. Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas, Fondo de Cultura Económica, México. pp. 120
- Medina, L. R. 2018. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. El género *Bursera* en México. Parte II. Version 1.5. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/qcpinc> accessed via GBIF.org on 2020-05-04.
- Milanez, C., Trombert, D. y Dallaqua, M. 2008. Semi-hypogeal Germination in *Pachyrhizus ahipa* (Wedd.) Parodi (Fabaceae: Phaseoleae): Seedling and Sampling Morphology. *Brazilian Archives of Biology and Technology an International Journal*. 51(2): pp. 353 – 359.
- Miranda, F. 2015. La Vegetación de Chiapas. Cuarta edición. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. México. pp. 253
- McVaugh, R. y Rzedowski, J. 1965. Sinopsis del género *Bursera* L. en el oeste de México, con notas sobre el material de *Bursera* recopiladas por Sesse & Mocino. *Kew Bulletin*, 18 (2): 317.
- Molina, fray Alonso de. 1571. Vocabulario en lengua castellana y mexicana y mexicana y castellana, México. Antonio de Spínosa, 1571. Edición facsímil con Estudio preliminar de Miguel León-Portilla, México, Porrúa, 1970. M-C, f. 159 r.
- Montaño Arias y Espinosa, 2019. Patrones de endemismo en el género *Bursera* (Burseraceae)
http://www.conabio.gob.mx/2ep/images/0/02/Cap01_Espinosa_etal_REC_bursera.pdf
- Muñoz Vázquez R.E. 2016. Guía de identificación de Plántulas de 20 especies arbóreas de la depresión central de Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Instituto de Ciencias Biológicas. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.
- Noguez, X. 2016. Las ilustraciones en la obra de Francisco Hernández (1572-1576). *Arqueología Mexicana*. 24 (140): 16-17.
- Nogueira, F., Filho, S. Gallão, M. 2010. Caracterização da germinação e morfologia de frutos, sementes e plântulas de *Dalbergia cearensis* Ducke (pau-violeta) – Fabaceae. *Acta Botânica Brasilica*. 24(4): 978 – 985.
- Ojeda, F. S., Hoc, P. S., García, A., & Teresa, M. (2013). Morphology of seeds and seedlings of four species of *Vigna* Savi (Leguminosae, Phaseolinae). *Acta Botanica Brasilica*, 27(3), 483-489.

- Oliveira, E. 1999. Morfología de plántulas y plantas jóvenes de 30 especies arbóreas de Leguminosae. *Acta botánica Brasilica* 13(3): 263-269.
- Oliveira, E. 1993. Morfologia de plântulas florestais, sementes florestais tropicais. ABRATES, Brasília, pp.175-214.
- Orantes-García, C. Pérez-Farrera, M., Rioja-Paradela, T. y Garrido-Ramírez, E. 2013. Viabilidad y germinación de semillas de tres especies arbóreas nativas de la selva tropical, Chiapas, México. *Polibotánica*. 36: 117-127.
- Palacio-López, K. y Rodríguez-López, N. 2007. Plasticidad Fenotípica en *Lippia alba* (Verbenaceae) en respuesta a la disponibilidad hídrica en dos ambientes lumínicos. *Act biol. Colomb.* 12: 187-198.
- Paria, N. D. y Bose, A. 2017. Seedling morphology and its potential in taxonomic studies in Indian Flora. *The Journal Botanical Society*.3 (96): 233- 242.
- Pennington, T. D. y Sarukhán J. 2005. Árboles tropicales de México: Manual para la identificación de las principales especies. 2da Edición. UNAM. pp. 71 –72.
- Pennington, T. D. y Sarukhán J. 1998. Árboles tropicales de México: Manual para la identificación de las principales especies. 2da Edición UNAM. pp. 71 –72.
- Ramos-Ordoñez, M., Del Coro, M. y Márquez-Guzmán, J. 2012. El fruto de *Bursera*: estructura, maduración y partenocarpia. *AoB plants*. pp. 1-16
- Ramos-Ordoñez, M., F., M. C. Arizmendi, V. Flores-Enríquez y J. Márquez-Guzmán. 2016. Extracción y morfología del embrión de *Bursera bipinnata* (Burseraceae). *Acta Botanica Mexicana* 117: 27-35
- Recasesns, J. y Conesa, J. 2009. Malas hierbas en plántula. Guía de identificación. Universidad de Lleida. España. Pp. 42 – 44.
- Redondo, M. A., Nascimento, A., Bertolosi, A., Fidelis, A., Coelho, A., & Appezzato, B. 2012. Germination and seedling morphology of four South American Smilax (Smilacaceae). *Revista de biología tropical*. 60(1): 495-504.
- Red Mundial de Información Sobre Biodiversidad (REMIB). 2020. Colección El Género *Bursera* en México “MEXU”. http://www.conabio.gob.mx/remib/cgi-bin/remib_distribucion.cgi. Consultado el 03 de mayo de 2020.

- Rüdiger, A., Siani, A. y Veiga, V. 2007. The Chemistry and Pharmacology of the South America genus *Protium* Burm. (Burseraceae). *Pharmacognosy Reviews*. Brazil. Vol 1. pp 93.
- Rzedowski J. 1991. El Endemismo en la Flora Fanerogamica mexicana: Una Apreciación Analítica Preliminimar. *Acta Botánica Mexicana* (15): 47- 49.
- Rzedowski, J., Medina Lemus, R., & Calderón de Rzedowski, G. 2004. Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (México). *Acta Botánica Mexicana*. 66: 23-151.
- Rzedowski, J., y H. Kruse. 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon* 28:103-116.
- Rzedowski, J. y Guevara F. 1992. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. Instituto de Ecología, A. C., Pátzcuaro, Michoacán. Fascículo 3.
- Rzedowski J. y Calderón, G. 1999. *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes*. Instituto de Ecología, A.C., Pátzcuaro, Michoacán. Fascículo 78.
- Rzedowski J. y Calderón G. 1996. Burseraceae. *Flora de Veracruz*. Instituto de Ecologia A.C. - Universidad de California, Riverside. Xalapa, Veracruz, México. Fascículo 94. pp 1
- Rzedowski, J., y H. Kruse. 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon*. 28:103-116.
- Saenz, P.I. 2018. Renovarse o Morir. 10:11-16. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Yucatán.
- Sánchez, O. y Hernández, Z. 2004. Estudio Morfológico de Plántulas de la Familia Bomabacaceae en Quintana Roo, México. *Foresta Veracruzana*. 6(2):1-6.
- Sokoloff, D. D., Remizowa, M. V., Macfarlane, T. D., Tuckett, R. E., Ramsay, M. M., Beer, A. S., & Rudall, P. J. (2007). Seedling diversity in Hydatellaceae: implications for the evolution of angiosperm cotyledons. *Annals of Botany*, 101(1): 153-164.
- Swaine M.D. 1996. The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings. Man and the Biosphere Series. The Parthenon Publishing group limited, UNESCO. 368 páginas.
- Tillich, H. J. 2003. Seedling diversity in Araceae and its systematic implications. *Feddes Repertorium: Zeitschrift für botanische Taxonomie und Geobotanik*, 114(7-8): 454-487.

- The Plant List. 2013. Burseraceae. The Plant List, a working list of all plant species. <http://www.theplantlist.org/1.1/browse/A/Burseraceae/>
- Toledo, M., Cruz, M., Pariona, W. y Mostacedo, B. 2005. Plántulas de 60 especies forestales de Bolivia, guía ilustrada. IBIF, WWF. Bolivia. pp. 72.
- Toro, M., Manriquez, G. y Suazo, I. 2010. Morfometría Geométrica y el estudio de las Formas Biológicas: De la Morfología Descriptiva a la Morfología Cuantitativa. *International Journal of Morphology*. 28 (4): 977- 990.
- Troiani, H., Prina A., Muiño, W., Tamame, M. y Beinticinco, L. 2017. Botánica, morfología, taxonomía y fitogeografía. Editorial Santa Rosa: Universidad Nacional de la Pampa. pp. 326
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Burseraceae. Consultado el 27 de febrero de 2020.
- Tsukaya H. 2018. The Leaf: A Platform for Performing Photosynthesis. A Consideration of Leaf Shape Evolution in the Context of the Primary Function of the Leaf as a Photosynthetic Organ. Springer, Cham. 44: 1- 26
- Vallardes, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araújo, M., Balaguer, L., Benito-Garzón, M. Cornwell, W., Gianoli, E., Kleunen, M., Naya D., Nicotra A., Poorter H. y Zavala, M. 2014. The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters*, 17: 1351 – 1364.
- Vázquez-Yanes, C., Batis, M., Alcocer, M., Gual-Díaz y Sánchez-Dirzo, C. 1999. Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico de proyecto J084. CONABIO – Instituto de Ecología de la UNAM.
- Villaseñor, J. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 87(3): 559-902.
- Vogel, E. 1980. Seedlings of dicotyledons. Centre of Agricultural Publishing and Documentation, Netherlands. pp. 465
- Weeks, A., Daly, D. y Simpson, B. 2005. The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on 71 nuclear and chloroplast sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35(1): 85–101.
- Zamora-Cornelio LF, Ochoa-Gaona S, Vargas Simón V, Castellanos Albores J, de Jong BHJ. 2010. Germinación de semillas y clave para la identificación de plántulas de seis

especies arbóreas nativas de humedales del sureste de México. *Rev. Biol. Trop.* Vol. 58 (2): 717-732

Zanne, A., Chapman, A., & Kitajima, K. 2005. Evolutionary and ecological correlates of early seedling morphology in East African trees and shrubs. *American Journal of Botany*. 92(6): 972-978.