

**UNIVERSIDAD DE CIENCIAS
Y ARTES DE CHIAPAS**

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

**Asociaciones fenológicas y estacionales
de volátiles de las resinas de *Bursera
simaruba* (L.) Sarg. y *Bursera tomentosa*
(Jacq.) Triana & Planch.**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS EN
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN DE
ECOSISTEMAS TROPICALES**

PRESENTA

Zuleima Guadalupe Hernández Rodríguez

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

Mayo de 2019



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS

Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

**Asociaciones fenológicas y estacionales
de volátiles de las resinas de *Bursera
simaruba* (L.) Sarg. y *Bursera tomentosa*
(Jacq.) Triana & Planch.**

PRESENTA

Zuleima Guadalupe Hernández Rodríguez

Director:

Dr. Iván de la Cruz Chacón

Asesoras:

Dra. Alma Rosa González Esquinca

Dra. Marisol Castro Moreno

Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal



Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

Mayo de 2019



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS
DIRECCIÓN DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas
11 de abril de 2019
Oficio No. DIP/0255/2019

C. Zuleima Guadalupe Hernández Rodríguez
Candidata al Grado de Maestra en Ciencias en Biodiversidad
y Conservación de Ecosistemas Tropicales UNICACH
Presente

En virtud de que se me ha hecho llegar por escrito la **opinión favorable** de la Comisión Revisora que analizó su trabajo terminal denominado "**Asociaciones fenológicas y estacionales de volátiles de las resinas de *Bursera simaruba* (L.) Sarg. Y *Bursera tomentosa* (Jacq.) Triana & Planch**", y que dicho trabajo cumple con los criterios metodológicos y de contenido, esta Dirección a mi cargo le **autoriza la impresión del documento** mencionado, para la defensa oral del mismo, en el examen que Usted sustentará para obtener el **Grado de Maestra en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales**.

Se le pide observar las características normativas que debe tener el documento impreso y entregar en esta Dirección un tanto empastado del mismo.

Atentamente

"Por la Cultura de mi Raza"



Dra. Magnolia Solís López
Directora



DIRECCION DE INVESTIGACIÓN
Y POSGRADO



C.c.p. Expediente
*MSL/rags

Ciudad Universitaria
Lib. Norte Poniente núm. 1150
Colonia Lajas Maciel C.P. 29039
Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México
Tel: (01 961) 61 70 440 Ext. 4360
investigacionyposgrado@unicach.mx

A mis queridos padres:

Zulma Edith Rodríguez Martínez y Abel Hernández Palacios

A mi hermana:

Verónica Yadira Hernández Rodríguez

Por su esfuerzo durante todos estos años de apoyo a mi educación y sobre todo por el amor que me han brindado siempre... Quiero que sientan que este logro también es suyo.

Agradecimientos

Al Instituto de Ciencias Biológicas (ICIBIOL) de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH) y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por brindarme la oportunidad de extender mis conocimientos.

A la coordinación de posgrado, en especial al Dr. Esteban Pineda Diez de Bonilla por su orientación académica y administrativa en el proceso de registro de este trabajo.

A los profesores de la maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales, quienes aportaron conocimientos y experiencias a mi formación profesional durante todo este proceso de aprendizaje. En especial al Dr. Sergio López Mendoza y al Dr. Wilfredo Matamoros por dedicarme algún momento de su tiempo para intercambiar opiniones y por brindarme su orientación y sugerencias ante algunas dudas que surgieron durante este proceso.

Al Dr. Iván de la Cruz Chacón por su tiempo, dedicación y orientación constante desde el principio hasta el final para la elaboración de esta tesis.

A la Dra. Marisol Castro Moreno y a la Dra. Alma Rosa González Esquinca por las sugerencias y la ayuda en brindada durante el proceso de realización de este trabajo.

A la Dra. Mari, Dra. Rocío y al Dr. Sergio por ser parte del comité revisor de esta tesis, gracias por sus correcciones y sugerencias.

A Alex Chong, Alexander, Sami, Armando, Imelda, Franco, César, Dr. Iván, Dra. Mari, a mi familia y cada uno de los compañeros y amigos que me brindaron su tiempo para acompañar a las salidas de campo, sin ustedes no hubiese sido posible llevar a cabo este trabajo.

A cada uno...

Muchas gracias



*La tierra es insultada y ofrece
flores como respuesta*

(Rabindranath Tagore)

ÍNDICE

RESUMEN	1
I. INTRODUCCIÓN	3
II. MARCO TEÓRICO	6
2.1. Familia Burceraceae	6
2.2. Género <i>Bursera</i>	6
2.2.1. <i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	8
2.2.2. <i>Bursera tomentosa</i> (Jacq.) Triana & Planch.	12
2.3. Selva Baja Caducifolia (SBC)	14
2.3.1. Fenología vegetal en la SBC	17
2.3.2. Clasificación de la fenología vegetativa y reproductiva en la SBC	18
2.4. Diversidad fitoquímica	20
2.5. Resinas vegetales	21
2.5.1. Composición química.....	22
III. ANTECEDENTES	25
IV. OBJETIVOS	27
V. HIPÓTESIS	27
VI. MÉTODO	28
6.1. Diseño de estudio	28
6.1.1. Área de estudio	29
6.1.2. Caracterización fenológica	30
6.1.3. Cuantificación y composición química de resinas	31
6.1.4. Caracterización ambiental	32
6. 2. Análisis de datos	33
6.2.1. Análisis de datos fenológicos	33
6.2.2. Análisis estadístico y caracterización de las resinas.....	33
VII. RESULTADOS	36
7.1. Caracterización fenológica de <i>Bursera simaruba</i>	36
7.1.1. Fenología reproductiva.....	36

7.1.2. Fenología vegetativa.....	37
7. 2. Caracterización fenológica de <i>Bursera tomentosa</i>	40
7.2.1. Fenología reproductiva.....	40
7.2.2. Fenología vegetativa.....	40
7.3. Patrones fenológicos de <i>B. simaruba</i> y <i>B. tomentosa</i>	45
7.4. Caracterización de la resina de ambas especies.....	46
7.4.1. Volumen de producción de resinas.....	46
7.5. Riqueza y diversidad de compuestos volátiles detectados por CCF en resinas de <i>Bursera</i>	48
7.5.1. Riqueza y diversidad de compuestos volátiles en resina de <i>Bursera simaruba</i>	48
7.5.2. Riqueza y diversidad de compuestos volátiles en resina de <i>Bursera tomentosa</i>	51
7.5.3. Riqueza de compuestos volátiles en resinas de <i>Bursera</i> detectados por Cromatografía de gases/masas (GC/MS)	53
7.6. Diversidad Beta: similitud de composición volátil en resinas de <i>Bursera</i> por meses de muestreo	56
7.7. Asociación de la composición volátil de resinas de <i>Bursera</i> con su fenología y las variables ambientales	61
VII. DISCUSIÓN	65
VIII. CONCLUSIONES.....	74
IX. CONSIDERACIONES FINALES	75
X. LITERATURA CITADA.....	76
ANEXOS	87

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Clasificación de la diversidad fitoquímica.....	21
Cuadro 2. Descripción de los índices de diversidad fitoquímica	34
Cuadro 3. Variables descriptivas del análisis de estadística circular aplicado a fenología de <i>B. simaruba</i>	37
Cuadro 4. Variables descriptivas del análisis de estadística circular aplicado a fenología de <i>B. tomentosa</i>	41
Cuadro 5. Abundancia promedio de cada compuesto presente en muestras de resina de <i>B. simaruba</i> colectada en un ciclo anual	49
Cuadro 6. Riqueza específica e índices de diversidad para compuestos volátiles en resinas de <i>B. simaruba</i>	50
Cuadro 7. Abundancia promedio de cada compuesto presente en muestras de resina de <i>B. tomentosa</i> colectada en un ciclo anual	52
Cuadro 8. Riqueza específica e índices de diversidad para compuestos volátiles en resinas de <i>B. tomentosa</i>	53
Cuadro 9. Compuestos detectados por GC/MS en la resina de <i>Bursera simaruba</i>	54
Cuadro 10. Compuestos detectados por GC/MS en la resina de <i>Bursera tomentosa</i>	55
Cuadro 11. Similitud entre los meses de muestreo en función del índice de Morisita-Horn	57
Cuadro 12. Compuestos característicos que definen la similitud del perfil químico de la resina de <i>B. simaruba</i>	58
Cuadro 13. Compuestos característicos que definen la similitud y disimilitud en la agrupación de compuestos de <i>B. simaruba</i> en temporada de lluvia y sequía.....	58
Cuadro 14. Compuestos característicos que definen la similitud del perfil químico de la resina de <i>B. tomentosa</i>	60
Cuadro 15. Compuestos característicos que definen la similitud y disimilitud en la agrupación de compuestos de <i>B. tomentosa</i> en temporada de lluvia y sequía	60

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de distribución de Burseraceae	7
Figura 2. Mapa de distribución de <i>Bursera</i>	9
Figura 3. Estructuras vegetativas y reproductivas de <i>Bursera simaruba</i>	11
Figura 4. Estructuras vegetativas y reproductivas de <i>Bursera tomentosa</i>	13
Figura 5. Distribución de las Selvas Secas	16
Figura 6. Duración aproximada de eventos fenológicos	18
Figura 7. Diagrama idealizado de frecuencia y regularidad de la floración.....	19
Figura 8. Corte transversal del tallo de <i>Bursera simaruba</i>	22
Figura 9. Esquema generalizado de la biosíntesis de terpenos que constituyen las resinas.....	24
Figura 10. Esquema general del diseño de estudio.....	28
Figura 11. Limítrofe Municipal de la Zona Protectora Forestal Villa Allende	29
Figura 12. Caracterización ambiental del Área Natural Protegida Villa Allende	32
Figura 13. Índice de intensidad fenológica para fase reproductiva y vegetativa de <i>B. simaruba</i>	37
Figura 14. Fases fenológicas de <i>Bursera simaruba</i> durante un ciclo anual	38
Figura 15. Fenología de <i>Bursera simaruba</i>	39
Figura 16. Índice de intensidad fenológica para fase reproductiva y vegetativa de <i>B. tomentosa</i>	41
Figura 17. Fases fenológicas de <i>Bursera tomentosa</i> durante un ciclo anual	42
Figura 18. Fenología de <i>Bursera tomentosa</i>	43
Figura 19. Matriz de correlación de Spearman (r_s) de variables ambientales y el índice de actividad fenológica de <i>B. simaruba</i> y <i>B. tomentosa</i>	44
Figura 20. Categorización de los tipos funcionales de la fenología vegetativa	45
Figura 21. Características físicas de la resina	46
Figura 22. Volumen de resina colectada mensualmente durante un ciclo anual	47

Figura 23. Matriz de correlación de Spearman de variables ambientales, el índice de actividad fenológica y el volumen de resina colectado <i>B. simaruba</i> y <i>B. tomentosa</i>	47
Figura 24. Riqueza de compuestos detectado por cromatografía en capa fina de la resina de <i>B. simaruba</i>	49
Figura 25. Riqueza de compuestos detectados por cromatografía en capa fina de la resina de <i>B. tomentosa</i>	52
Figura 26. Análisis de agrupación de los meses de muestreo de resina de <i>B. simaruba</i> colectada.....	57
Figura 27. Análisis de agrupación de los meses de muestreo de resina de <i>B. tomentosa</i>	59
Figura 28. Análisis de Correspondencia Canónica de compuestos volátiles detectados por CFF en la resina de <i>B. simaruba</i>	63
Figura 29. Análisis de Correspondencia Canónica de compuestos volátiles detectados por CFF en la resina de <i>B. tomentosa</i>	64
Figura 30. Cromatografía de gases masas de la resina de <i>Bursera simaruba</i>	87
Figura 31. Cromatografía de gases masas de la resina de <i>Bursera tomentosa</i>	88

RESUMEN

El género *Bursera* es característico principalmente de las Selvas Bajas Caducifolias (SBC) de México, país al que se le considera el centro de mayor diversidad; su resina es conocida como copal, un incienso aromático usado desde épocas prehispánicas en la medicina tradicional y ritos ceremoniales (Purata-Velarde, 2008; Fuentes, 2009). La producción de copal es una actividad primaria que ha subsistido solamente con el conocimiento botánico de los campesinos copaleros (Cruz-León et al., 2006), por lo que es imperante generar información sobre su extracción y la caracterización de su aroma para un aprovechamiento útil y sustentable.

Debido a que la producción resínica es parte del metabolismo especializado de las plantas y es modulada en respuesta a diferentes factores bióticos y abióticos, el presente estudio estableció la relación de la producción y composición volátil de las resinas de *B. simaruba* y *B. tomentosa* con la variación fenológica y estacional durante dos temporadas (lluvia y sequía) en un ciclo anual de la SBC en el Área Natural Protegida “Villa Allende” Chiapas, México. El trabajo se realizó de mayo de 2017 a abril de 2018 abarcando tres etapas: 1) caracterización estacional de la SBC; 2) determinación de los patrones fenológicos de las dos especies de *Bursera* y 3) Cuantificación de las resinas y determinación de la variabilidad de su química volátil.

Se encontró que, en las condiciones de la SBC de Villa Allende en San Fernando, las fenologías de *B. simaruba* y *B. tomentosa* son muy similares, ambas son de follaje caducifolio cuya ausencia de hojas perdura durante la época de sequía; la floración y brotación foliar son etapas breves, mientras que la fructificación es extendida.

Producen coincidentemente mayor resina en un periodo de la estación seca (febrero), mientras que en su composición aromática son diferentes, *B. tomentosa* es mas diversa en compuestos durante la sequía, mientras que *B. simaruba* tuvo mayor diversidad química durante la lluvia. Los compuestos volátiles responsables en gran parte de la fragancia de la resina son exclusivamente de naturaleza terpénica. Se distinguieron por su constancia dos grupos de terpenoides, un conjunto permanente durante todo el año y un conjunto de presencia variable a lo largo del año.

La quimiodiversidad de los volátiles de las resinas parece estar respondiendo más a la fenología que a las condiciones ambientales. Ello demuestra la dinámica del metabolismo especializados de las resinas. Aun así nuestros resultados no son del todo contundentes sobre las condiciones que modulan el volumen y composición química de las resinas pues todas las variables

actúan conjuntamente y dado que existen diferentes mecanismos que participan en la producción, hay que considerar otras variables que no han sido tomadas en cuenta que podrían ser relevantes, como los antecedentes genéticos, algún tipo de estrés no visible o variables dendrométricas, anatómicas o fisiológicas.

Este estudio constituye un primer trabajo de campo sistematizado al conocimiento de la variabilidad en la producción de resinas y aromas, generando al mismo tiempo información útil para el aprovechamiento del copal y garantizar el manejo sustentable de estas especies dominantes de la SBC.

I. INTRODUCCIÓN

Los metabolitos secundarios o especializados (ME) son los responsables de los olores, sabores, colores y sustancias tóxicas de las plantas. Estas moléculas de bajo peso molecular le permiten interactuar con su ambiente, ya sea para defenderse de enemigos naturales (herbívoros y/o patógenos), atraer organismos benéficos (polinizadores, dispersores de semillas y rizobacterias) o responder frente a algún estrés abiótico (radiación UV, sequía y salinidad). La biosíntesis de ME está íntimamente asociada al genotipo y fenología de la especie, al grado de desarrollo del tejido, a factores ambientales como los cambios estacionales, ello origina una variación espacio-temporal en la proporción relativa de las moléculas que constituyen el perfil de ME de la especie (Anaya, 2003; Wink, 2010; Lakusic *et al.*, 2013).

Una de las formas de las plantas para producir y acumular ME es la biosíntesis de resinas. Las resinas son savias fragantes que se distinguen de otros exudados, como las gomas, mucílagos, ceras y látex, porque son una mezcla liposoluble de metabolitos secundarios volátiles y no volátiles, principalmente de naturaleza terpénica, se secretan por estructuras especializadas situadas al interior o en la superficie de la planta y poseen relevancia en las interacciones ecológicas (Langeheim, 2003). La fracción aromática volátil (aceite esencial) es la más abundante, consiste principalmente de mono- y sesquiterpenos (10 y 15 C respectivamente), mientras que la fracción minoritaria no volátil de di- y triterpenos (20 y 30 C). Cuando las resinas están frescas son líquidos translúcidos que, con el tiempo y la pérdida de la fracción volátil, se convierten en sólidos de color marrón, amarillo o blanco y que, por polimerización y oxidación, se fosilizan como el ámbar (Case *et al.*, 2003; Gigliarelli *et al.*, 2015).

Varias funciones han sido atribuidas a las resinas, entre ellas, las de representar un mecanismo de defensa contra fitopatógenos y herbívoros, de forma directa porque los aceites esenciales impiden la alimentación y oviposición de algunos herbívoros, actúan como toxinas para hongos patógenos o inhabilitan al insecto con su consistencia pegajosa o de forma indirecta porque sus volátiles atraen a los depredadores de sus herbívoros (Pichersky y Gershenzon, 2002; Langeheim, 2003). De forma general, el volumen de la emisión y la proporción de los volátiles en la mezcla cambian significativamente con respecto a sus relaciones bióticas y abióticas (Bautista-Lozada *et al.*, 2012).

Se han documentado al menos 12,000 especies productoras de resinas, de las cuales alrededor de 500 son de coníferas y el resto de angiospermas, entre estas últimas las de la familia Burseraceae (Becerra et al, 1994; Case *et al*, 2003; Langeheim, 2003; Espinosa, 2009).

Burseraceae comprende 615 especies en 16 géneros (The Plant List, 2013), en México habitan 100 de ellas, agrupadas en tres géneros (*Beiselia*, *Bursera* y *Protium*), 94 especies sólo son de *Bursera* y 73 de estas son endémicas (Villaseñor *et al.*, 2016). Las burseras son conocidas con los nombres genéricos de *mulatos*, *copales* y *cuajíotes*, apreciadas desde hace mucho por las propiedades aromáticas de las cortezas y resinas de sus tallos, principalmente en la perfumería y en forma de incienso en rituales ceremoniales (Montúfar, 2007; CONABIO, 2016).

El género *Bursera* es un componente característico y dominante de las Selvas Bajas Caducifolias (SBC), principalmente en lugares no perturbados. *Bursera simaruba* se distribuye en 40 municipios de Chiapas, mientras que *Bursera tomentosa*, al parecer, ocupa un territorio menos extenso al distribuirse en ocho municipios (REMIB, 2016). Estos territorios generalmente conforman las regiones de la SBC.

Una de las características de esta región florística es la alternancia de las estaciones de lluvia y estiaje (sequía), la cual condiciona los patrones fenológicos de las plantas que las habitan, incluyendo la duración de los periodos de desarrollo de hojas, floración y fructificación. En tales ambientes la mayoría de las especies son deciduas, con la caída de las hojas al inicio o durante la temporada de estiaje y la foliación después de las primeras lluvias. La mayoría de los patrones incluyen la floración en la temporada de lluvias (Bullock y Solís-Magallanes 1990); en otros casos, el inicio de la fase reproductiva ocurre durante el periodo de sequía (Singh y Kushwaha, 2006). Sin embargo, ciertas especies muestran fenologías menos comunes, como permanecer con follaje perenne (Choat et al., 2005, Rojas-Jiménez 2007).

El metabolismo especializado o secundario también se ve influenciado por la estacionalidad de la SBC, ya sea porque está asociado a eventos fenológicos que suceden en ciertos momentos del año, o porque responden a las variables ambientales (Castro-Moreno et al., 2013). La quimiodiversidad, entendida como el número y proporción de ME, es una característica fisiológica de las plantas, por lo que para entender su función e importancia hay que clasificarla de acuerdo a escalas temporales y espaciales durante su fenología.

En las burseras y en particular, para *B. simaruba* y *B. tomentosa* no existen estudios sistemáticos que hayan caracterizado la fenología anual, los estudios más cercanos relatan periodos

fenológicos puntuales de floración-fructificación y foliación-senescencia que dependen del sitio de los cuales se ha reportado (Rzedowski, 2004; García *et al.*, 2013). Algo similar ocurre con el perfil de aceites esenciales de sus resinas, se conoce la composición química solo de recolectas en etapas fenológicas específicas (Bentes-Machado, 2003; Setzer, 2014) pero no su variación durante el año ni su posible función ecológica.

Por observaciones personales de campo y de acuerdo con una revisión de un inventario florístico de la zona (Espinosa-Jiménez *et al.*, 2014, REMIB, 2015), se corroboró que *B. simaruba* y *B. tomentosa* cohabitan en el área natural protegida de Villa Allende, conformando una población dominante. Villa Allende se ubica en los límites de los municipios de Berriozábal, Tuxtla Gutiérrez y San Fernando, de la Depresión Central de Chiapas, su vegetación está constituida principalmente de SBC y selva mediana perennifolia (CONANP, 2015). Ello permitió estudiar conjuntamente a) su fenología anual y b) la variación estacional de la producción de resina y su perfil químico volátil. Por tanto, se pretendió responder las siguientes preguntas de investigación: ¿Existe una relación fenológica entre *Bursera simaruba* y *B. tomentosa*? ¿Las resinas de ambas especies se producen durante todo el año? Y en todo caso, ¿cuál es la composición volátil? ¿Hay diferencias en el perfil volátil de las resinas intra o interespecie durante el año? ¿Existe alguna relación entre el perfil químico de las resinas con las condiciones climáticas o con su fenología?

II. MARCO TEÓRICO

2. 1. Familia Burseraceae

La familia botánica Burseraceae forma parte del orden Sapindales junto a Anacardiaceae, Biebersteiniaceae, Kirkiaceae, Meliaceae, Nitrariaceae, Rutaceae, Sapindaceae, Simaroubaceae y Tetradiclidaceae. Burseraceae cuenta con 18 géneros y cerca de 600 especies en el mundo (The Plant List, 2013; Catalogue of Life, 2018). De ocho a nueve géneros con 240 especies, están representados en América, seis de los cuales son endémicos, entre ellos el género *Bursera* (Cuatrecasas, 1958; Espinosa *et al.*, 2006; Farias-Castro, 2017).

Las Burseráceas son árboles deciduos o perennifolios, dioicos o poligamodioicos, de hojas alternas, rara vez opuestas, pinnado-compuestas, ocasionalmente bipinnadas, 3-folioladas o 1-folioladas, exstipuladas. Sus inflorescencias son axilares o terminales, cimosas, paniculadas, pseudoracimos, fasciculadas o flores solitarias, las flores generalmente unisexuales, actinomorfas, 3-5(-6)-meras, imbricadas o valvadas, por su parte los frutos son drupáceos 2-5-valvados, con pericarpo carnoso, luego dehiscentes, o cápsulas; huesos 1-5, generalmente monospermos, con endocarpo leñoso, cubiertos frecuentemente por un pseudoarilo; sus semillas no tienen endospermo y el embrión recto (Medina-Lemos, 2008; Daly *et al.*, 2010).

Burseraceae se distribuye en los trópicos subhúmedos y secos de América, África y Asia (Figura 1). Los géneros más diversos son: *Bursera* (~100 spp.), *Cannarium* (77 spp.), *Commiphora* (190 spp.) y *Protium* (80 spp) (Robles *et al.*, 2005; Medina-Lemos, 2008; Espinosa, 2009).

En México pueden encontrarse tres géneros (*Beiselia*, *Bursera* y *Protium*) y cerca de 110 especies (Villaseñor, 2016), las cuales son abundantes e incluso dominantes en los bosques tropicales secos de México, sobre todo en la vertiente del Pacífico, desde Sonora hasta Chiapas (Rzedowski y Kruse, 1979, Toledo-Manzur, 1982; Farías-Castro, 2017).

2. 2. Género *Bursera*

El género *Bursera* es uno de los más representativos de la familia Burseraceae debido a su número de especies y a la amplitud geográfica de su distribución (Rzedowski *et al.*, 2005; CONABIO, 2013); sus especies se agrupan en dos secciones. La primera, *Bullockia*, corresponde a los copales, arbustos y árboles pequeños de climas semiáridos que suelen tener propiedades aromáticas. En la segunda sección, llamada también *Bursera*, se agrupan los mulatos, árboles altos del trópico húmedo

y los cuajotes, arbustos y árboles pequeños de climas subhúmedos y semiáridos (McVaugh y Rzedowski, 1965; CONABIO, 2013).

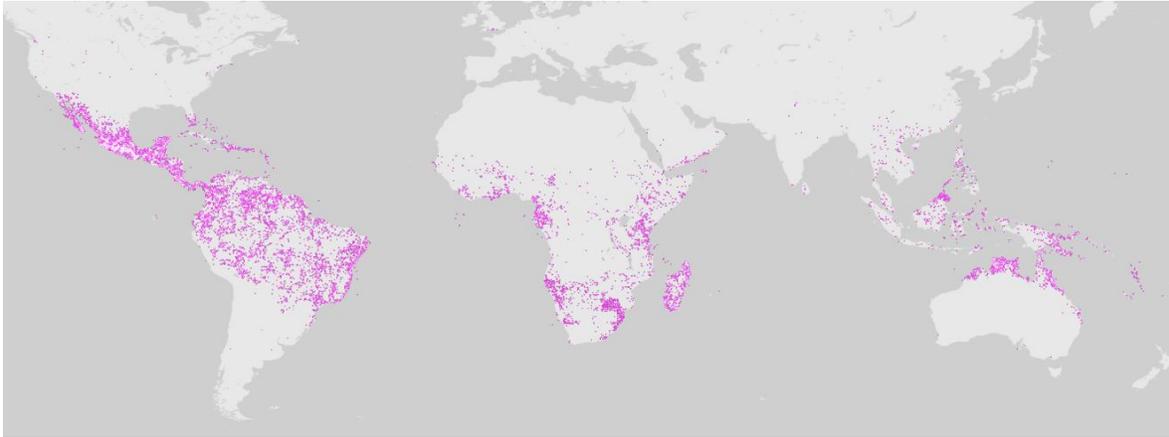


Figura 1. Mapa de distribución de Burseraceae. En color púrpura se muestra la distribución de la familia Burseraceae. (85,102 registros georreferenciados, Global Biodiversity Information Facility (GBIF), (2017).

Este grupo taxonómico se caracteriza por tener árboles de porte bajo a medio muy ramificados con una altura de 5 a 15 m, son generalmente deciduos, dioicos o poligamodioicos, rara vez hermafroditas, cuyos troncos son de corteza externa exfoliante, rojiza a amarillenta (cuajotes), que se desprende en láminas grandes o pequeñas, la corteza interna con tonos de verde muy diversos o corteza no exfoliante, lisa y gris (copales), con resinas aromáticas; frecuentemente con ramas cortas (braquiblastos); catafilos generalmente conspicuos o inconspicuos, 1-varios y dispuestos en rosetas, aparecen antes que las hojas, oblongos, lanceolados o triangulares, generalmente pubescentes, pronto deciduos (Medina-Lemos, 2008; Loeza-Corte *et al.*, 2013).

Sus hojas se desarrollan en rosetas sobre el ápice de los braquiblastos o ramas de nuevo crecimiento, generalmente imparipinnadas, compuestas con folíolos opuestos, ocasionalmente 2-pinnadas, 3-folioladas o 1-folioladas (simples), las primeras hojas generalmente 3-folioladas o con menos folíolos que las hojas maduras, raquis generalmente alado. Inflorescencias axilares, aparecen antes de las primeras hojas, fasciculadas aparentemente o aglomeradas sobre los braquiblastos, en panículas, tirsos, pseudoracimos, cimas, glomérulos o flores solitarias, brácteas y/o bracteólas

presentes. Flores unisexuales, rara vez funcionalmente hermafroditas, 3-5(-6)-meras y frutos drupáceos, 2-3-valvados, ovoidales, elipsoidales a esferoidales, biconvexos o asimétricamente trígono, exocarpo carnoso inicialmente, coriáceo en la madurez y tardíamente dehiscente, hueso parcial o totalmente cubierto por un pseudoarilo rojo, anaranjado o amarillo, que se torna gris o blanquecino, generalmente tienen una semilla por fruto (Medina-Lemos, 2008; Loeza-Corte *et al.*, 2013).

Las Burseras son características de la Selva Baja Caducifolia, que es la vegetación que se desarrolla en los lugares donde hay una sequía prolongada durante más de cuatro meses al año, lo que hace que los árboles tiren todas sus hojas y luego con las lluvias reverdezcan. La mayoría de las Burseras producen flores al principio de la temporada de lluvias, hacia fines de mayo y principios de junio. Las flores aparecen al mismo tiempo que las nuevas hojas. La floración es rápida y hacia finales de junio ya hay frutos verdes. La mayoría de los frutos maduran entre agosto y principios de septiembre (Purata-Velarde, 2008).

En México se han registrado 94 especies de *Bursera* por lo que se le considera el centro de mayor diversidad (Villaseñor, 2016). *Bursera* es un género importante desde el punto de vista ecológico, ya que domina la SBC principalmente en lugares no perturbados (Purata-Velarde, 2008; Loeza-Corte *et al.*, 2013).

2. 2. 1. *Bursera simaruba* (L.) Sarg.

Especie incluida en la sección *Bursera* (CONABIO, 2013), es de amplia distribución en ambas vertientes de México, a menudo es un componente de bosques tropicales subcaducifolios y perennifolios en altitudes inferiores a 1200 m.s.n.m (Rzedowski *et al.*, 2005). Es la especie más ampliamente distribuida del género, pues se encuentra en EUA, Bahamas, Cuba, Jamaica, Puerto Rico, Barbados, Dominica, Trinidad, Tobago, Aruba, Bonaire, Isla Margarita, Costa Rica, Nicaragua, Guatemala, Honduras, Guyana, Guyana Francesa, Belice, Panamá, Colombia, Brasil, Venezuela y México. En México se distribuye en los estados de Aguascalientes, Campeche, Chiapas, Chihuahua, Colima, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán, Zacatecas (Rzedowski *et al.*, 2005; GBIF Secretariat, 2017; Catalogue of Life, 2018) (Figura 2A). En el estado de Chiapas, esta especie se distribuye en los municipios de Acala, Benemérito de las Américas, Berriozábal, Chiapa de Corzo, Chicoasén,

Chicomuselo, Cintalapa, Escuintla, Jiquipilas, La Concordia, La Grandeza, Las Margaritas, Las Rosas, La Trinitaria, Marqués de Comillas, Motozintla, Ocosingo, Ocozocoautla de Espinosa, Osumacinta, Oxchuc, Palenque, San Fernando, Siltepec, Solosuchiapa, Soyaló, Tapachula, Tenejapa, Tumbalá, Tuxtla Chico, Tuxtla Gutiérrez, Tonalá, Tuzantan, Villa Corzo, Villaflores y Yajalón (REMIB, 2015).

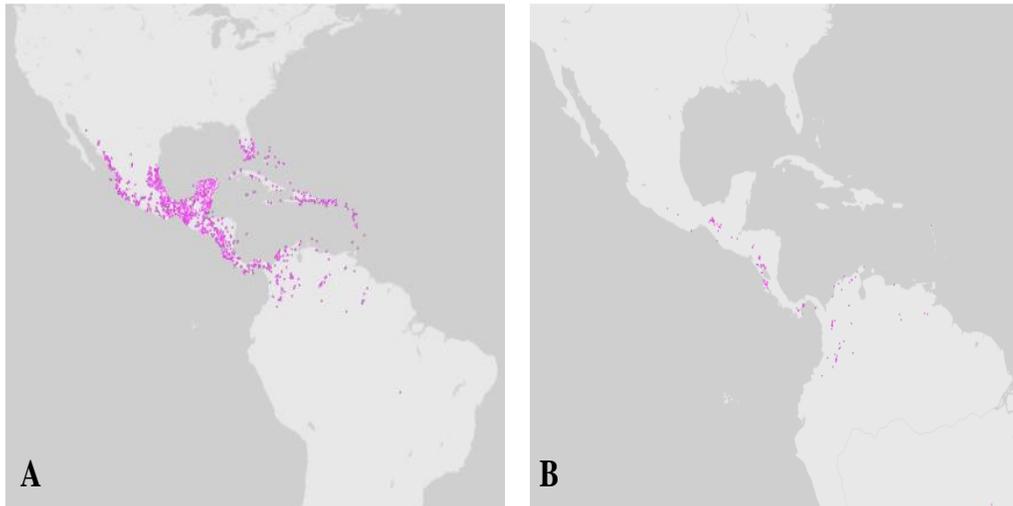


Figura 2. Mapa de distribución de *Bursera* en America Central. A) En color purpura se muestra la distribución de *Bursera simaruba* (6,245 registros georeferenciados); B) en color purpura, se muestra la distribución de *Bursera tomentosa* (280 registros georeferenciados). Global Biodiversity Information Facility (GBIF), 2017.

Conocida en México como almacigo chaká, encuero, indio desnudo, jiote, jiñocuabo o palo mulato (CONABIO, 2013; Orwa *et al.*, 2009). Es un árbol caducifolio de tamaño mediano de 18-30 m de altura con tronco relativamente grueso y un diámetro a la altura de pecho de 10-100 cm. Tiene ramas grandes, extendidas y es de follaje irregular y disperso (Vázquez-Yanes *et al.*, 1999; Orwa *et al.*, 2009; Estrada-Faggioli, 2013).

El tronco y las ramas son gruesas y están cubiertas de corteza resinosa, por lo que es un árbol aromático fácilmente reconocible por la corteza lisa, de color rojizo-marrón o cobrizo con un aspecto atractivo y brillante, desprende su corteza exfoliante en copos de papel y expone la cara marrón-verdosa debajo (Figura 3) (Rzedowski *et al.*, 2004; Orwa *et al.*, 2009; Estrada-Faggioli, 2013; Gilman y Watson, 2014). Las hojas son compuestas y están dispuestas en espiral, alternas y pinnadas de 15 a 30 cm de largo, con 7-13 folíolos, cada uno de los cuales es ovalado y ancho de 4 a 10 cm de largo y 2 a 5 cm de ancho (Orwa *et al.*, 2009; Estrada-Faggioli, 2013). Los folíolos son

de color verde oscuro o brillante, ovales-lanceolados y oblongos con ápice acuminado y una base asimétrica (Orwa *et al.*, 2009).

Puede ser monoica o dioica, los racimos florales son terminales y laterales, ramificados y estrechos; las flores están en tallos delgados, generalmente cortos, la flor masculina es una panícula de 15 cm de largo, con 4 a 5 pétalos rosados, verde amarillentos o blancos. La flor femenina es también una panícula de 10-12 cm de largo con solo tres pétalos y es principalmente polinizada por insectos, en especial por abejas (Vázquez-Yanes *et al.*, 1999; Estrada-Faggioli, 2013).

Los frutos son drupas resinosas, en forma de diamante o cápsula trivalvada globosa u ovoide con sólo el exocarpio dehiscente, de 10 a 15 mm de largo, rojizo o café en la madurez, el hueso está totalmente cubierto por un pseudoarilo rojo o anaranjado, cada fruto contiene una sola semilla (Rzedowski *et al.*, 2004; Orwa *et al.*, 2009; CONABIO, 2013; Barrance *et al.*, 2017), que es principalmente dispersada por mamíferos y aves (García, 1991).



Figura 3. Estructuras vegetativas y reproductivas de *Bursera simaruba*. A) árbol donde se exhibe la morfología vegetativa (hojas); B) tallo con corteza exfoliante; C) panículo con botones florales; D) frutos con brotes foliares. Imágenes: Hernández-Rodríguez, Z. G. (2018).

2. 2. 2. *Bursera tomentosa* (Jacq.) Triana & Planch.

Especie del género *Bursera* incluida en la sección *Bullockia* (CONABIO, 2013), se distribuye en Costa Rica, Nicaragua, Colombia, Brasil, Guatemala, Panamá, Venezuela y México, específicamente en México se encuentra en los estados de Campeche, Chiapas, Guerrero, Oaxaca, Quintana Roo y Yucatán (Figura 2B) (GBIF Secretariat, 2017; Catalogue of Life, 2018). En Chiapas se distribuyen en los municipios de La Trinitaria, Las Margaritas, Ocozocoautla de Espinosa, Las Rosas y Zinacantán (REMIB, 2015).

Comúnmente conocida como copal, copal blanco o caratillo. Es un árbol deciduo que alcanza un tamaño de hasta 10 m de altura (Castro-Laportte, 2013). Su tronco es de corteza lisa, grisácea y lenticelada (Figura 4). Sus hojas son compuestas y pinnadas de hasta 9 folíolos 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, bordes dentados y base aguda a obtusa con el raquis alado, marcadamente pubescente (Castro-Laportte, 2013; CONABIO, 2013). Inflorescencias ubicadas en el ápice de las ramas cortas; flor masculina tetrámera, pedicelo de 1-4 mm de largo, sépalos verdes y pétalos blanquecinos, externamente pubescentes principalmente en la nervadura media, la flor femenina es semejante a la masculina. Fruto bivalvado, ovado 8-7 mm de largo x 5-6 mm de ancho, levemente apiculado, rojizo cuando maduro y semilla más o menos triangular (Castro-Laportte, 2013).



Figura 4. Estructuras vegetativas y reproductivas de *Bursera tomentosa*. A) tallo de corteza no exfoliante; B) flores y hojas; C) hojas jóvenes; D) frutos. Imágenes: Hernández-Rodríguez, Z. G. (2018).

2. 3. Selva Baja Caducifolia (SBC)

La Selva Baja Caducifolia, también conocida como Bosque Tropical Caducifolio, es el conjunto de comunidades vegetales forestales de estatura baja que prosperan sobre laderas de cerros en condiciones de clima cálido (Rzedowski y Calderón, 2013). Se desarrollan en regiones que se encuentran generalmente entre 20 y 10° de latitud a ambos lados del Ecuador y se caracterizan por presentar una larga temporada de sequía, más apropiadamente, de estiaje; las SBC son definidas como aquellas que pierden entre el 50 y 100 % de su follaje en el estiaje (Bezaury-Creel, 2010).

Estas selvas tienen una amplia distribución en México, se extienden desde el norte hasta la frontera con Guatemala, en el sur del país, se establece en la vertiente pacífica, con importantes entrantes en las cuencas del río Lerma-Santiago y Balsas, también representada en manchones discontinuos en la vertiente del Golfo y en la Península de Yucatán (Figura 5) (Bezaury-Creel, 2010). Las SBC de la vertiente continental del Pacífico mexicano forman una unidad ecológica y florística discreta con continuidad en tiempo y en espacio (Rzedowski, 1978; Trejo, 1998).

Presentan una distribución correlacionada con la presencia de las lluvias monzónicas y con los macizos montañosos de la vertiente del Pacífico en las sierras Madre Occidental, Madre del Sur y de Chiapas, ocupando esencialmente las provincias fisiográficas de los Acatilados de la Sierra Madre Occidental, porciones de la Planicie Costera desde Sinaloa hasta Chiapas y las cuencas del Balsas y la central de Chiapas (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2009).

Debido a la heterogeneidad ambiental en la que se desarrolla este tipo de vegetación, le permite albergar una gran diversidad biológica, por ejemplo, un estudio en México reveló que es posible encontrar en promedio 74 especies con diámetro a la altura del pecho ≥ 1 cm en 0.1 ha y un sobresaliente recambio de especies (diversidad β), pues de 20 sitios, en una muestra se encontraron 72 % de las especies (Trejo, 2005).

La amplitud en la distribución geográfica de las SBC en México, así como la heterogeneidad en las condiciones físicas en las que se establece, dificulta el reconocimiento de las variantes fisonómicas de estas comunidades (Trejo, 1996; Bezaury-Creel, 2010), sin embargo, entre las principales características para reconocer a este tipo de vegetación se distingue:

Altitud y latitud: las SBC se desarrollan en México en regiones que se encuentran generalmente entre 20 y 10° de latitud a ambos lados del Ecuador, entre 0 y 1900 m de altitud, más frecuentemente por debajo de los 1500 m.s.n.m. entre los declives del Golfo de México

(exceptuando la Depresión en Chiapas) no se le ha observado por arriba de 800 m.s.n.m. (Rzedowski, 2006; Bezaury-Creel, 2010).

Temperatura: un factor ecológico que define la distribución geográfica de la SBC es la temperatura y en especial la mínima extrema, que en general no es menor de 0 °C. La temperatura media anual es del orden de 20 a 29 °C, siendo más alta en algunas depresiones interiores y no necesariamente al nivel del mar (Trejo, 1999; Rzedowski, 2006).

Precipitación: la SBC se caracteriza por presentar dos estaciones bien marcadas: la lluviosa y la seca. El número de meses secos consecutivos varía de 5 a 8, lo cual da idea de lo acentuado de la aridez entre diciembre y mayo. El monto de la precipitación media anual varía entre 300 y 1800 mm (más frecuentemente entre 600 y 1200mm) (Trejo, 1999; Rzedowski, 2006; Trejo, 2010).

Clima: las condiciones climáticas de las SBC en México muestran marcadas tendencias, de acuerdo con la clasificación de Koeppen (1948), el tipo de clima más común correspondiente a esta formación vegetal es el Aw, Aunque también hay algunos sitios con climas BS y Cw. Salvo el caso de Baja California y de algunas partes de Istmo de Tehuantepec, donde se desarrolla sobre una gran variedad de situaciones topográficas y tipos de tierra (Trejo, 1999).

Suelo: los suelos en los que se establecen las SBC son variables, en general son someros y en ocasiones pedregosos. El mayor porcentaje se asienta en suelos de tipo regosol y litosol, cuyo origen también es variable ya que surgen en litologías desde ígneas a sedimentarias (Trejo, 1996).

Vegetación: aun con la complejidad estructural en el límite norte de distribución de la SBC, la composición florística es aún muy diversa y está claramente relacionada con la variedad de hábitats que, a su vez, está determinada por cambios topográficos, edáficos y climáticos. Los elementos predominantes en la flora son de origen neotropical, con abundancia de especies de la familia Leguminosae, Euphorbiaceae, Cactaceae, Burseraceae, Compositae, Malpigiaceae y Anacardiaceae (Trejo, 2010). Las especies del género *Bursera* son miembros prominentes y característicos tanto de la flora como de la vegetación de México y son típicas de las selvas secas (Rzedowski *et al.*, 2005; Búrquez y Martínez-Yrizar, 2009).

En la Depresión Central de Chiapas, este tipo de vegetación es el más extendido, en esta región las especies preponderantes son del género *Bursera*, sobre todo las pertenecientes a la sección *Bursera*, que localmente se conocen como “cuajiotos”, de donde deriva el termino cuajiotal, utilizado en los trabajos de Miranda (Rzedowski, 2006).



Figura 5. A) Distribución de las selvas secas que se extienden en la vertiente del Pacífico desde Sinaloa hasta Chiapas, penetrando al centro de la República Mexicana a través de la cuenca del Balsas (Vegetación potencial a partir de Rzedowski, 1978; Trejo, 1999; Inventario Nacional Forestal, 2000). B) Follaje durante la temporada de lluvias; C) caducidad durante el estiaje.

2. 3. 1. Fenología vegetal en la SBC

La fenología es el estudio de eventos biológicos recurrentes y su relación con factores climáticos (White *et al.*, 1997). Se distinguen dos tipos de registros fenológicos, la fenología vegetativa, que describe el crecimiento y desarrollo de una planta, con la cual se identifica la foliación (brotes de hojas nuevas) y defoliación (senescencia), mientras que la fenología reproductiva implica las fenofases de reproducción de una planta (floración, fructificación, dispersión y germinación de semillas) (García *et al.*, 2013).

Debido a que las selvas secas tropicales y subtropicales se caracterizan por presentar una larga temporada de sequía, pierden entre 50 y 100 % de su follaje (Creel, 2010), el aspecto de la vegetación durante esta época del año es grisáceo, debido a que la defoliación es la fenofase predominante (Ceballos *et al.*, 2010; Arias *et al.*, 2002), mientras que en época de lluvias la vegetación luce exuberantemente verde, debido a que predomina la foliación (Arias *et al.*, 2002).

Las principales causas de la fenología que tienen las especies tropicales provienen de la variedad de especies y sus tipos ecofisiológicos de hojas comunes a un régimen de humedad y su relativa sincronía de desarrollo, subsecuentemente, las especies de la SBC pueden ser sensibles a la temperatura elevada y a los efectos directos del CO₂ elevado; las temperaturas más altas conducen a un agotamiento más rápido del agua y por ende a una caída más temprana de la hoja y por lo tanto, ocurren períodos más largos sin hojas fuertemente sincronizados (Reich, 1994), es decir, la sequía de la estación seca restringe algunas fenofases como la aparición de órganos foliares (Reich y Borchert, 1984).

Además, los árboles que permanecen sin hojas durante una parte de la estación seca o durante toda esta y que producen nuevas hojas, ya sea antes o al inicio de la estación lluviosa, muestran diferentes patrones reproductivos ya que las especies florecen en diferentes momentos, ya sea durante la estación húmeda o la seca (Monasterio y Sarmiento, 1996).

Las fases de caducidad, floración y crecimiento de brotes también se correlacionan con los cambios estacionales en el estado hídrico del árbol, pues, la disponibilidad de agua del subsuelo, así como la densidad de la madera, la capacidad de almacenamiento de agua del tallo, la profundidad y densidad de los sistemas de raíces, permiten la rehidratación de los tejidos del tallo y el posterior desarrollo fenológico reproductivo durante la estación seca (Borchert, 1994).

Por otra parte, se ha observado que la irradianza tiene implicación con una fuerte selección fenológica para las plantas de muchos bosques de hoja caduca, pues producen hojas y flores cuando la irradianza sobre el sotobosque es máxima (Wright y Schaik, 1994).

2. 3. 2. Clasificación de la fenología vegetativa y reproductiva en la SBC

Entre los tipos de vegetación, los patrones fenológicos son variables en escalas espaciales y temporales. Específicamente, en la SBC este tipo de estudios se complica debido a que los ciclos anuales son muy complejos e irregulares, además de que el patrón de reconocimiento no es muy estandarizado (Newstrom *et al.*, 1994). La fenología vegetativa es el referente para identificar los tipos de vegetación, los principales tipos funcionales conocidos, según el periodo de duración de hojas en la copa del árbol, son: deciduo, en el cual los árboles permanecen en caducidad por más de cuatro meses; brevi-caducifolio, que comprende árboles que tiran sus hojas por menos de cuatro meses y siempre verde, compuesto de árboles que al tener un cambio de hojas no se quedan en caducidad (Figura 6).

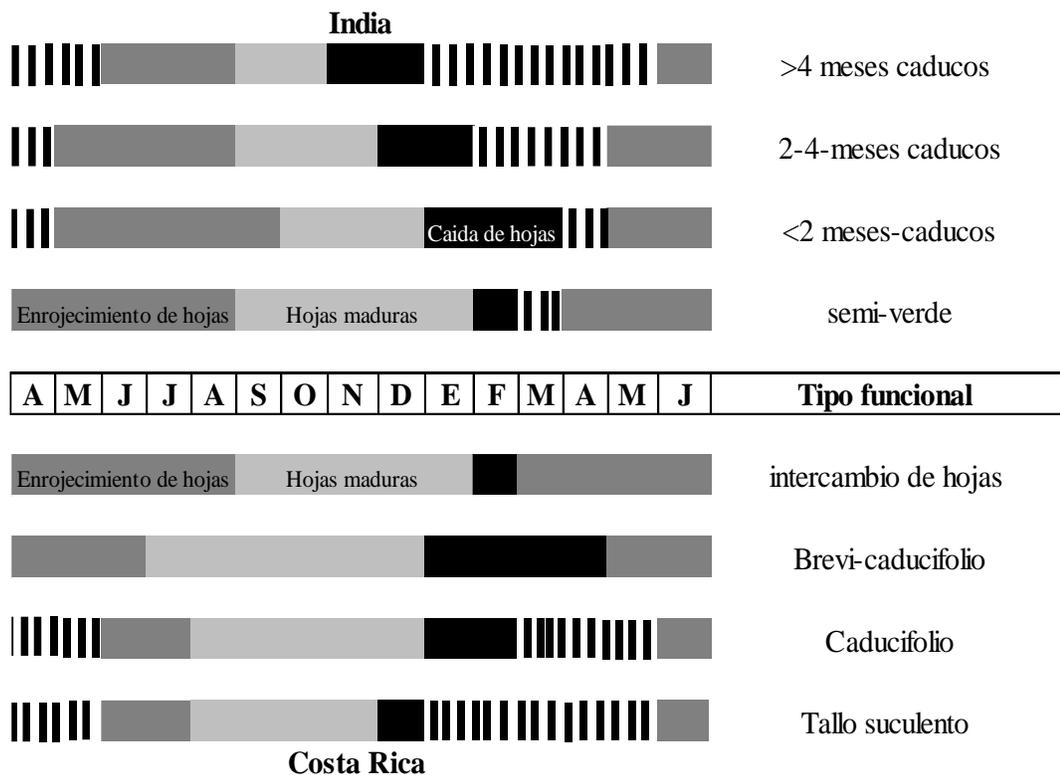


Figura 6. Duración aproximada de varios eventos fenológicos vegetativos de cuatro tipos funcionales reconocidos en India (Kushwaha y Singh, 2015) y en Costa Rica (Rivera *et al.*, 2002).

Estos patrones están regulados por factores externos como las lluvias o la temperatura (Rivera *et al.*, 2002), por ejemplo, en los bosques fríos y templados, todos los árboles de hoja ancha están fuertemente sincronizados por el frío del invierno. En contraste, la sequía estacional en la SBC no sincroniza la fenología vegetativa. Este tipo de vegetación es por lo general un mosaico de árboles de diferentes tipos funcionales, en los cuales la brotación y senescencia de las hojas ocurre en momentos diferentes durante y después de la estación seca (Borchet, 2002; Rivera *et al.*, 2002; Kushwaha *et al.*, 2015).

Respecto a la fenología reproductiva, para la floración se distinguen cuatro clases basadas en la frecuencia, definida como el número de ciclos “on/off” por año (un ciclo consiste de un episodio de floración seguido de un intervalo sin floración). Las cuatro clases básicas son: continua (floración con breves interrupciones esporádicas), subanual (floración por más de un ciclo al año), anual (solo un ciclo importante por año) y supraanual (un ciclo durante más de un año) (Figura 7). De acuerdo a la amplitud o duración del patrón de floración anual, se utiliza una división de tres tiempos: floración breve (<1 mes), floración intermedia (1-5 meses) y floración extendida (>5 meses). Así mismo, se ha utilizado un segundo criterio de clasificación, basado en la regularidad del episodio de floración y no floración (Newstrom *et al.*, 1994).

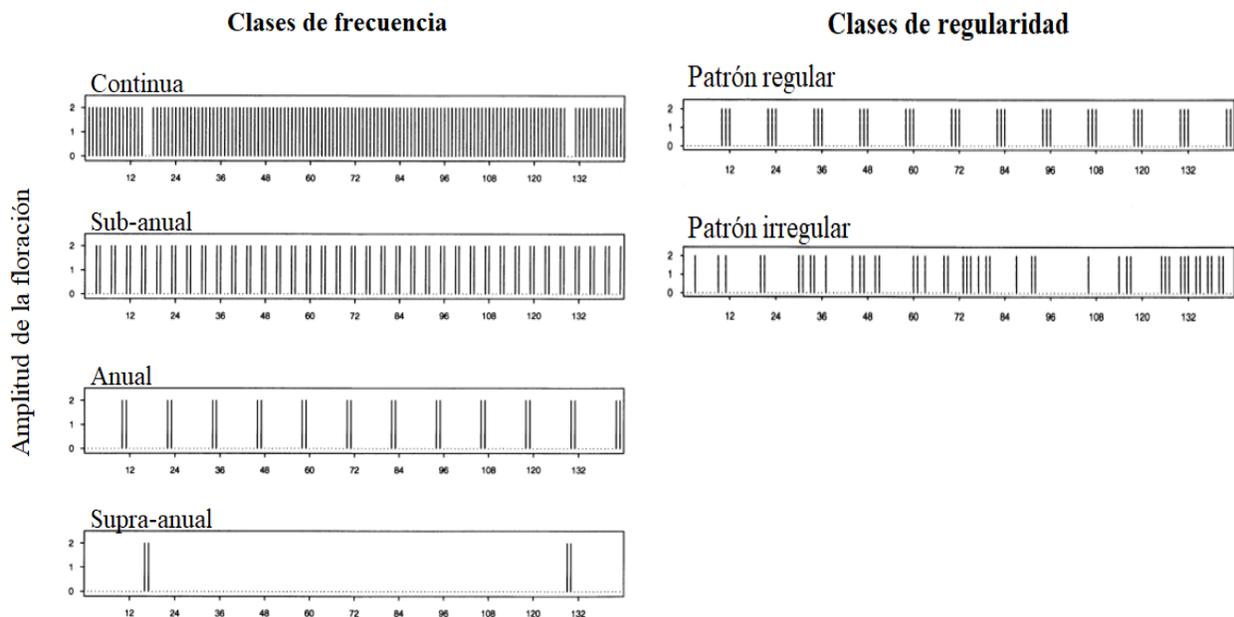


Figura 7. Diagrama idealizado de cuatro clases de frecuencia y dos clases de regularidad para revelar la esencia de cada criterio de la amplitud de la floración de 144 meses (Newstrom *et al.*, 1994).

2.4. Diversidad fitoquímica

Las plantas producen miles de compuestos químicos diferentes conocidos como metabolitos secundarios o especializados (ME). La variedad y proporción de estos ME se conoce como diversidad fitoquímica, un componente clave de la diversidad funcional, pues median las relaciones de los individuos que comparten un mismo hábitat (Lewinsohn y Gijzen, 2009; Richards *et al.* 2015).

El estudio de la biodiversidad se ha enfocado principalmente a nivel de ecosistemas, especies y genes, poca importancia se le ha dado a la búsqueda de métodos para medir la diversidad fitoquímica. Tradicionalmente se conoce a la diversidad alfa como la riqueza de especies de una comunidad particular a la que se considera como homogénea, la diversidad beta es el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre las diferentes comunidades en un paisaje y la diversidad gamma es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje, resultante de diversidad alfa y beta (Moreno, 2001; Villarreal *et al.*, 2004; Aguirre-Mendoza, 2013). Aunque no existen parámetros específicos para medir este tipo de diversidad, análogamente se ha hecho uso de los términos de diversidad alfa, beta y gamma para evaluar la diversidad de ME para entender su función e importancia a escalas espaciales y temporales en las que ocurre (Cuadro 1). La diversidad fitoquímica alfa (DFA) describe al número y concentración de los ME en un tejido vegetal, la diversidad fitoquímica beta individual (DFBi) es el grado de recambio en la composición de ME entre los fenotipos químicos de diferentes tejidos de una planta y la diversidad fitoquímica beta poblacional (DFBp) es el grado de recambio en la composición de fenotipos químicos de los individuos de una especie (García-Rodríguez *et al.*, 2012).

Cuadro 1. Clasificación de la diversidad fitoquímica tomado de García-Rodríguez, *et al.*, (2012)

Tipo	Escala espacial	Contexto temporal
Diversidad fitoquímica alfa (DFA)	Aquella que ocurre en las mezclas de metabolitos secundarios presentes en los tejidos vegetales. Su descripción incluye al número de estructuras de ME (riqueza junto con la abundancia de cada uno de ellos en un tejido vegetal). Con esto se obtiene el perfil o el fenotipo químico del tejido. El conjunto de fenotipos químicos tisulares constituye el fenotipo químico del individuo.	a) la ontogenia de un individuo o un tejido vegetal b) un momento en el tiempo c) en estaciones diferentes d) entre el mismo tejido antes y después del ataque de un agente de estrés biótico o abiótico
Diversidad fitoquímica beta individual (DFBi)	Es el grado de recambio en la composición de ME entre los fenotipos químicos de los diferentes tejidos de una planta.	
Diversidad fitoquímica beta poblacional (DFBp)	Es el grado de recambio en la composición de fenotipos químicos individuales de una especie biológica: a) dentro de una población; b) entre poblaciones de una especie.	a) en un momento en el tiempo b) a lo largo de las generaciones
Diversidad fitoquímica gamma (DFG)	Es la riqueza de fenotipos químicos individuales en las comunidades vegetales que integran un paisaje. Grado de diferenciación entre individuos de diferentes especies que conforman una comunidad o paisaje.	a) en las estaciones b) a lo largo de las generaciones

2. 5. Resinas vegetales

Las resinas son productos comunes que las coníferas y angiospermas tropicales exudan naturalmente (resinas de superficie) o que pueden obtenerse por incisión o infección (resinas internas) (Dell y McComb, 1979; Langenheim, 2003); económicamente se ha considerado a las resinas como productos forestales menores o productos forestales no maderables, los cuales se vienen usando desde la antigüedad en procesos mágico-religiosos, en terapias curativas, entre otros (Murugesan *et al.*, 2011).

Algunas de las resinas de mayor importancia por su valor económico o tradicional son las resinas de coníferas para elaboración de trementina o de burseras como el copal y el incienso (Quiroz-Carranza y Magaña, 2015). Operacionalmente se define a la resina como una mezcla soluble en lípidos de compuestos terpénicos volátiles y no volátiles que son biosintetizadas en estructuras o conductos secretores internos llamados canales resiníferos (Figura 8).

La localización de los canales resiníferos es diversa, puede ser superficial en el parénquima cortical o bien profunda en el parénquima vascular o medular (Alonso-Peña, 2011). El proceso de formación de estos canales no es bien conocido. No obstante, se plantea que son formados en el

cambium como consecuencia de un estrés hídrico y/o la cavitación de la resina; también se originan por la formación de un hueco entre las células parenquimáticas por esquizogénesis, lisogénesis o una combinación de ambas (Cown, 1973; Daly et al., 2010; Alonso-Peña, 2011; Tolera et al., 2013).

La esquizogénesis implica la separación de las células del parénquima entre sí; después de varias divisiones celulares, el espacio intracelular incrementa, produciendo un espacio, rodeado de las células secretoras ocurriendo en una capa o en capas epiteliales (Langenheim, 2013). La lisogénesis es un proceso que implica la descomposición de una masa de células maduras llenas de secreción que liberan la secreción a medida que se degeneran. Aunque la ubicación de los canales varía en diferentes géneros están asociados con prácticamente todos los tejidos vasculares, principalmente se han identificado en estructuras vegetativas como raíces, tallos y hojas, aunque en estas últimas son esencialmente desconocidos; también puede presentarse en estructuras reproductivas (flores y frutos) (Daly et al., 2010; Langenheim, 2013).



Figura 8. Corte transversal de tallo de *Bursera simaruba*. 1: Médula, 2: Xilema, 3: Cámbium, 4: Floema, 5: Canales resiníferos, 6: Epidermis. Imagen: Hernández-Rodríguez, Z. G. (2018).

2. 5. 1. Composición química

La fracción aromática volátil de la resina es la más abundante, consiste de mono- y sesquiterpenos (10 y 15 C respectivamente) con algunos compuestos oxigenados y ocasionalmente de algunos hidrocarburos diterpenicos (20 C), mientras que la fracción minoritaria es no volátil y

está compuesta principalmente de di- y triterpenos (20 y 30 C) (Moore, 1993; Daly et al., 2010; Langenheim, 2013).

De forma general estos ME (terpenos) son hidrocarburos que pertenecen a las familias de los alquenos, alcoholes, éteres, ésteres, aldehídos y cetonas, cuando las moléculas contienen átomos de oxígeno se da preferencia al término terpenoide, aunque ambas denominaciones, terpeno y terpenoide suelen utilizarse indistintamente (Ormeño y Fernández, 2012). En las plantas, los terpenos se localizan en las hojas, flores y en los frutos y en menor medida en los troncos y raíces, en las resinas de los troncos pueden acumular cantidades muy elevadas de estos ME. También se producen resinas fenólicas que comúnmente se entremezclan con los terpenoides, particularmente aquellos que cubren la superficie de los órganos jóvenes (Langenheim, 2003; Ormeño y Fernández, 2012). Todas estas moléculas son acumuladas en los tejidos vegetales y luego liberadas al ambiente principalmente por volatilización desde las hojas, la lixiviación o arrastre por la lluvia y la exudación desde las raíces (Bautista-Lozada, *et al.*, 2012; Ormeño y Fernández, 2012).

Los terpenos y compuestos fenólicos que constituyen a las resinas, se derivan de carbohidratos producidos fotosintéticamente que se descomponen para producir compuestos más simples (productos de piruvato) como los terpenoides y compuestos fenólicos que se biosintetizan a través de diferentes vías metabólicas. Dos vías biosintéticas conducen a la formación de la unidad estructural básica de biosíntesis de terpenos; a) en la vía del ácido mevalónico (MVA) que sucede en el citosol, tres moléculas de acetil coenzima A se condensan paso a paso para formar ácido mevalónico (Figura 9). Este intermediario clave de seis carbonos es pirofosforilado, descarboxilado, y deshidratado para formar isopentenil difosfato (IPP), el cual es la unidad básica activada de cinco carbonos de los terpenos.; b) en una segunda vía conocida como ruta del fosfato de metileritritol (MEP) que funciona en el cloroplasto, el IPP se forma como intermediario de la glicólisis o del ciclo fotosintético de reducción del carbono a través de una serie de reacciones independientes (Taiz y Zeiger, 2007). Independientemente de la ruta, el isopentenil bifosfato y su isómero dimetilalil difosfato (DMAPP) son los precursores activados en la biosíntesis de todos los terpenos mediante reacciones de condensación, sin embargo biogénicamente los monoterpenos y los diterpenos via geranyl difosfato (GPP) y geranylgeranyl difosfato (GGPP) se formarían en los cloroplastos y los sesquiterpenos y triterpenos se originan en el citosol vía el farnesil difosfato (FPP) (Langenheim, 2003; Taiz y Zeiger, 2006).

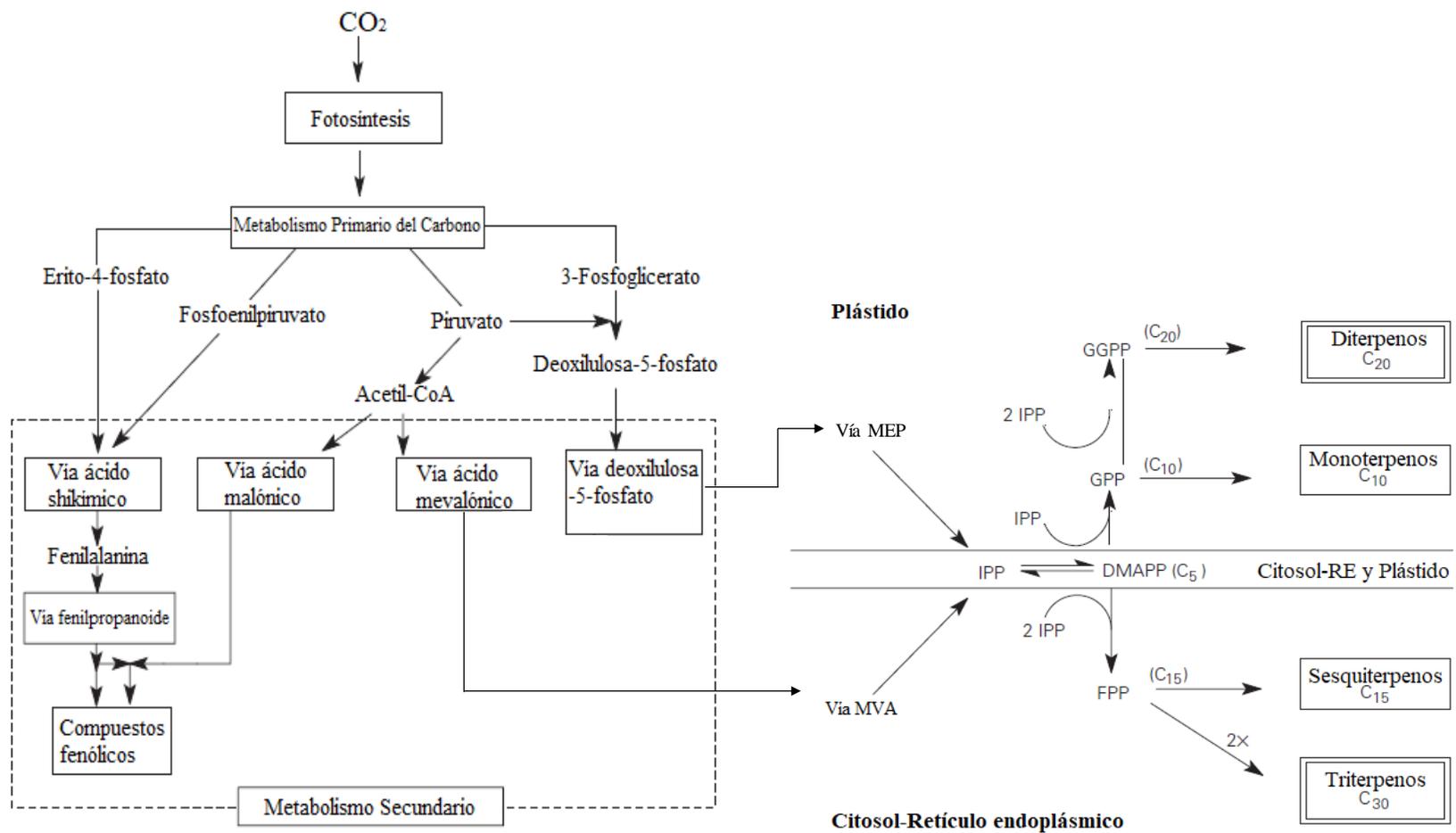


Figura 9. Esquema generalizado de la biosíntesis de terpenos y compuestos fenólicos que constituyen las resinas, se muestra la interconexión con compuestos y proceso primarios importantes. La biosíntesis de terpenoides son presentados de acuerdo con la compartimentación de las dos vías. Los componentes de terpeno de las resinas se indican en recuadros; los componentes volátiles tienen un contorno único y los componentes no volátiles tienen un contorno doble. DMAPP, dimetilalil difosfato; MEP, ruta del fosfato de metileritritol; FPP, difosfato de farnesilo; GGPP, geranylgeranyl difosfato; GPP, geranyl difosfato; IPP, isopentenil difosfato; Vía MVA, ácido mevalónico o mevalonato (Langenheim, 2003).

III. ANTECEDENTES

Se han realizado algunos estudios que exhiben la fenología de algunas especies en un tiempo específico, determinándose que son especies de follaje caducifolio en época de seca con mayor incidencia en febrero, que florecen de marzo a junio y fructifican a lo largo del año principalmente en mayo y junio (Rojas-Rodríguez y Torres-Córdoba, 2011; García et al, 2013; Berdugo-Lattke y Rangel-Ch, 2014).

Por otra parte, el análisis de la variación estacional o fenológica en la producción de resina y su composición química en el género *Bursera* no ha sido ampliamente documentada. El estudio más cercano ha evaluado solamente la producción de resina en tres especies de la sección *Bullockia* (*B. bipinnata*, *B. jorullensis* y *B. glabrifolia*), cuyos volúmenes de resina no muestran diferencias significativas entre los meses de muestreo (temporada de lluvias) (Cruz-Cruz et al., 2017).

Una evaluación de la composición de exudados vegetales realizado durante fases fenológicas específicas, ha sido realizada por Moreno et al., (2010) quienes analizaron por cromatografía de gases/masas (GC/MS), la composición química del aceite esencial de tallo de *B. tomentosa* en estado de floración, de lo que identificaron 28 compuestos que constituyen el 90.1% del aceite esencial, los constituyentes mayoritarios fueron spatulenol (11.4%), globulol (8.9%), epi- α -cadinol (8.8%), *cis*-cimeno (7.3%), biciclogermacreno (6.6%), 1-nonano (6.4%) and β -selineno (3.9%).

La foliación ha sido otra fase fenológica importante en el análisis de la composición química; Leyva *et al.*, (2007) encontraron que los constituyentes mayoritarios en el aceite de hojas de esta especie fueron limoneno (48.3%), óxido de cariofileno (13.6%) y *trans*-cariofileno (8.1%). Por su parte, Carmona *et al.*, (2007) identificaron por GC y GC/MS, 97 constituyentes de los cuales los compuestos más prominentes fueron limoneno (30.7%), (E)- β -ocimeno (20.8%) y β -elemeno (11.3%).

Luján-Hidalgo et al., (2012) realizaron el análisis de la composición química de hojas de *Bursera graveolens*, encontrando que el aceite esencial de la hoja está compuesto principalmente por limoneno (42.9%), β -ocimeno (17.39%), β -elemeno (11.82%) y mentofurano (6.79%),

Muñoz-Acevedo et al., (2013) analizaron la composición de la resina de *B. graveolens* por GC-MS en fase reproductiva (fructificación) durante la época de lluvia (agosto), encontrando que

los volátiles principales de este exudado son limoneno (23.2%), mentofurona (15.9%), pulegona (12.1%), 3-hidroxi-mentofurona (8.6%), mentofurano (6.2%) e iso-mentofurona (2.3%).

En 2014, Setzer analizó la composición de los aceites de hojas y corteza de tallo de *B. simaruba* extraídos por hidrodestilación. Del aceite de hojas determinó que está dominado por el monoterpeno *o*-cimeno (65.2%), mientras que el aceite de tallo está compuesto principalmente por α -felandreno (29.1%), (*E*)-cariofileno (19.3%), *o*-cimeno (13.1%) y α -tujeno (11.9%).

Respecto al análisis de la composición química de resinas en diferentes épocas estacionales y estados fenológicos, en el género *Protium*, también de la familia Burseraceae. Bentes-Machado et al., (2003) realizaron un estudio para determinar la variación estacional a lo largo de un año en la composición de aceites esenciales de hojas, ramas y resinas de *Protium spruceanum*, encontrando que existe una variación estacional en el volumen de la resina y su composición química, pues de junio a septiembre (todo el verano) no se produjo el exudado, pero sí de octubre a mayo, con abundancia más alta en octubre-noviembre, y con relación a la composición del perfil en los meses de octubre y noviembre predominaron los monoterpenos sabineno y *cis* sabineno con casi el 90% de abundancia, en cambio en abril y mayo la proporción es más baja (40-50%), aumentado los componentes minoritarios (terpineno, cimeno, felandreno).

Por otra parte, Carvajal et al., (2016) identificaron en el aceite esencial de *Protium colombianum* procedente de dos zonas tropicales diferentes, 92 componentes terpénicos y fenólicos que constituyen el 98-99% de la composición total del aceite. La composición química no varió significativamente con el tiempo, pero, sí de acuerdo a la zona de origen, siendo sabineno, el compuesto principal que contribuye al agrupamiento poblacional de plantas en una zona (Corcona), mientras que la otra población (San Luis), se caracterizó por el contenido de α -tujeno, α -pineno, y limoneno, estableciendo así estos componentes como indicadores de la zona de origen.

IV. OBJETIVOS

General

- Establecer las posibles asociaciones fenológicas y estacionales involucradas en el volumen de producción y composición volátil de las resinas de *Bursera simaruba* y *B. tomentosa*.

Particulares

- Caracterizar la fenología de *B. tomentosa* y *B. simaruba* durante un ciclo anual.
- Determinar si existen variaciones en la producción de resina de ambas especies durante las estaciones y durante sus fases fenológicas.
- Determinar las variaciones en la quimiodiversidad del perfil volátil de la resina de *B. tomentosa* y *B. simaruba* durante un ciclo anual.

V. HIPÓTESIS

Bursera simaruba y *Bursera tomentosa* son especies resiníferas que pertenecen a diferentes secciones del género *Bursera*, estas secciones se distinguen principalmente por su morfología, pero también por las cantidades disimiles de resina que producen. Independientemente a la especie, se espera que las diferentes etapas fenológicas de los individuos, así como los factores ambientales que predominan en la SBC donde habitan, sean factores que estén asociados tanto a la producción de resina como a su composición química volátil.

VI. MÉTODO

6. 1. Diseño del estudio

El estudio comprendió dos etapas, en la primera se delimitó el área de recolecta, se registró la población de burseras, se seleccionaron los árboles y se puso a punto el método de muestreo de resinas; la segunda etapa comprendió cuatro fases (Figura 10): 1) Caracterización fenológica de ambas especies, 2) Recolecta de la resina para evaluar el volumen de producción y su composición química, 3) Caracterización ambiental del área de estudio, 4) Análisis de los datos obtenidos para determinar las posibles asociaciones fenológicas y estacionales en la producción de resinas y su composición volátil para las dos especies de *Bursera*.

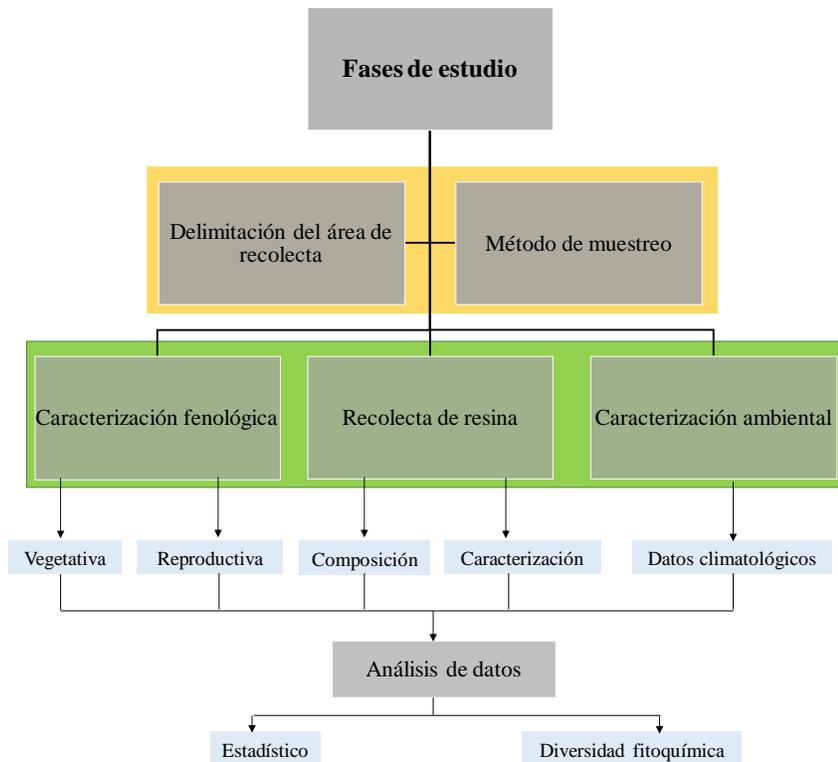


Figura 10. Esquema general del diseño del estudio que comprende dos bloques, el bloque uno (recuadro amarillo) comprende la delimitación del área de recolecta y selección del método de muestreo, el segundo bloque (recuadro verde) comprende tres aspectos principales a realizarse.

6. 1. 1. Área de estudio

El área de recolecta se localiza dentro de los límites del vértice 4 del Área Natural Protegida y Zona Protectora Forestal Vedada “Los terrenos forestales de Villa Allende” (Recuadro amarillo de la Figura 11) correspondientes al sitio conocido como “La Chacona”, este vértice abarca parte de los límites de los Municipios de Tuxtla Gutiérrez, San Fernando y Berriozábal, Chiapas (D.O.F, 1939). En el vértice 4 se identificó un sendero ya establecido, del cual se delimitó como zona de recolecta una fracción de 1.8 km de longitud y de 2 a 6 m de amplitud en cada margen, comprendidas entre las coordenadas $16^{\circ}48'11.7''N$, $093^{\circ}11'18.7''W$ y $16^{\circ}47'28.5''N$, $093^{\circ}11'16.1''W$. Un ejemplar de cada especie fue ingresado al herbario CHIP del Jardín Botánico Faustino Miranda, para su identificación con el registro 50312.

Dentro de los límites establecidos como zona de recolecta, se reconoció a una población de más de 100 individuos de cada especie de *Bursera*, de la cual se seleccionó al azar a 50 individuos de *Bursera simaruba* y 50 de *Bursera tomentosa* con diámetro mayor a 20 cm. Cada árbol fue marcado con una etiqueta de aluminio de 5 x 4 cm.

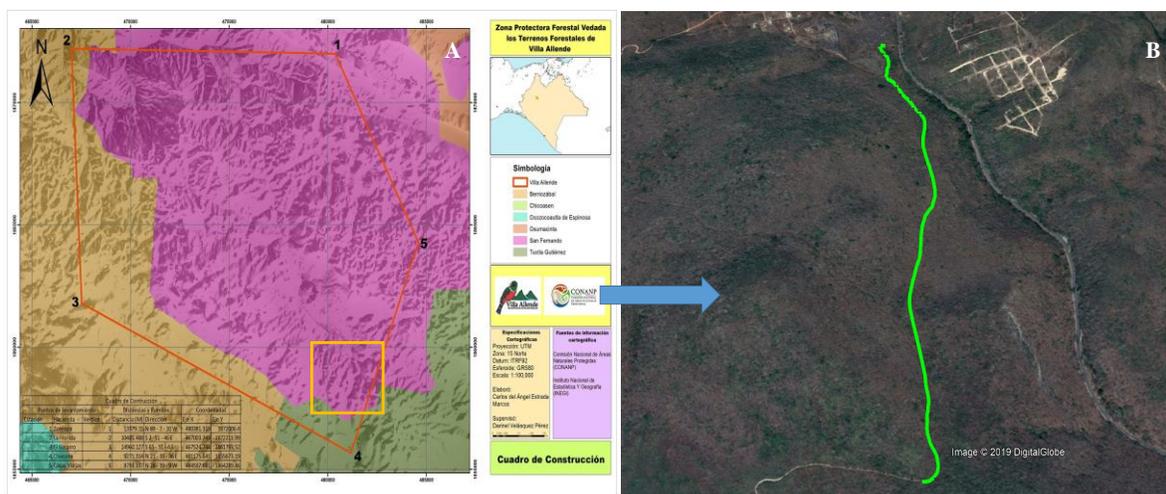


Figura 11. A) Limítrofe Municipal de la Zona Protectora Forestal Vedada, los Terrenos Forestales de Villa Allende (CONANP, 2017, en proceso de aceptación). En el recuadro amarillo, se señala la zona de recolecta. B) Vista de la zona de recolecta, en la que se señala con verde el sendero recorrido para las observaciones de fenología y recolecta de resina.

6. 1. 2. Caracterización fenológica

Se realizaron observaciones mensuales de la fenología vegetativa y quincenales de la fenología reproductiva, durante el periodo comprendido de mayo de 2017 a abril de 2018. La fase vegetativa comprendió tres fases: a) brotes foliares (que comprendió la aparición de yemas foliares a hojas desarrolladas), b) hojas maduras (hojas ya desarrolladas) y c) senescencia/caducidad (ausencia de brotes foliares y hojas desarrolladas).

En la fase reproductiva se abarcaron dos fases de la floración: a) botón floral y b) flores abiertas. La fructificación se separó en dos fases: a) desarrollo de frutos (que comprendió desde la aparición del fruto hasta su máximo desarrollo) y b) permanencia de frutos (frutos completamente desarrollados y aparentemente maduros). Las fases fenológicas se registraron mediante la escala del método modificado de Fournier (1974), con las siguientes categorías que indican el porcentaje de la copa que presenta la fase:

- [0] Ausencia de la fenofase observada (0%)
- [1] Una cuarta parte de la copa del árbol presenta la fenofase observada (25%).
- [2] Mitad de la copa del árbol presenta la fenofase observada (50%).
- [3] Tres cuartas partes de la copa del árbol presenta la fenofase observada (75%).
- [4] El total de la copa del árbol presenta la fenofase observada (100%).

A partir de las escalas de fenología se determinó el índice de actividad fenológica (*IA*) por mes a partir de la siguiente fórmula:

$$IA = \frac{\sum \text{categorias fenologicas}}{(\text{total de categorias})(\text{numero de individuos})} \times 100$$

También se determinó el tipo funcional de la fenología vegetativa de acuerdo a las categorías utilizadas por Rivera *et al.*, (2002) y Kushwaha y Singh (2015):

Brevicaducifolio: 4 meses de caída de hojas
Caducifolio: más de cuatro meses caducos
Semi-Verde: menos de dos meses caducos

El patrón de duración de la fenología reproductiva (floración y fructificación) se categorizó de acuerdo a las clases de amplitud y regularidad establecidas para la floración por Newstrom *et al.*, (1994):

Floración o fructificación breve: <1 mes
Floración o fructificación intermedia: 1-5 meses
Floración o fructificación extendida: >5 meses

6. 1. 3. Cuantificación y composición química de resinas

Se seleccionaron 30 árboles productores de resina de los mismos individuos que se monitorearon para fenología, la resina se recolectó mensualmente iniciando en mayo de 2017 y se concluyó en abril de 2018. Para ello, se realizó una perforación de 0.131 cm³ con una tachuela de hierro galvanizado, a la altura del pecho, se adhirió una lámina de aluminio de 1 x 2 cm en forma cóncava para la recolecta de la resina exudada. Pasadas 48 h la resina se recogió en un tubo Ependorff (previamente pesado). Las muestras se trasladaron al Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal del Instituto de Ciencias Biológicas de la UNICACH y se registró el peso de la resina. Después de cuantificar la resina recolectada, las muestras fueron conservadas a -4°C hasta su análisis químico.

Para la evaluación de la composición química del perfil volátil se realizaron muestras compuestas de la resina de cinco individuos, obteniendo una n de 10 muestras por mes para cada especie. Para determinar el número de terpenoides y fenil propanoides de las resinas, se determinó el perfil cromatográfico de cada muestra mediante cromatografía en capa fina (CCF), utilizando el método de Wagner y Blandt (2001). Se colocó una cantidad de hexano a las resinas para lograr una concentración de 100 µg/mL, posteriormente fueron puestas a baño maría a 30 °C durante 30 min, con una micro pipeta se tomó 1 µL de la disolución anterior y se aplicó a la placa cromatográfica. La fase móvil estuvo formada de una mezcla de tolueno (C₆H₅CH₃) y acetato de etilo (AcOEt) ambos en grado analítico J.T. Baker®, en proporción 93:7 v/v. La fase estacionaria consistió en placas cromatográficas de gel de Sílice-60 de 14 x 12 cm. Las placas fueron marcadas con una línea horizontal, dejando 1 cm en cada extremo y 10 cm para el recorrido de la fase móvil. La aplicación de las muestras se hizo en un extremo de la placa, que sirvió como referencia para el punto de migración, la distancia entre las muestras fue de 1 cm. Los cromatogramas se realizaron en posición ascendente en una cámara de vidrio cerrada para CCF y saturada con la fase móvil. De acuerdo al método de Rasgado-Bonilla *et al.*, (2016) se utilizó como revelador una disolución de vainillina-ácido sulfúrico (VAS). Se calculó la distancia recorrida por cada compuesto o factor de retención (Rf) con respecto a la distancia recorrida por la fase móvil (10 cm), se utilizó mentol como compuesto de referencia.

$$Rf = \frac{\text{distancia del compuesto}}{\text{distancia de la fase móvil}}$$

El área que ocupó cada uno de los compuestos en la cromatografía, fue calculada mediante el software de dominio público ImageJ, esta área se consideró como la abundancia de los compuestos en cada muestra correspondiente.

Para la identificación de las moléculas que componen el perfil volátil de las resinas, se analizaron las mezclas de las muestras de cada mes por cromatografía de gases masas (CG/MS) con un equipo de GC Perkin Elmer Modelo Clarus 680 GC acoplado a un espectrómetro Clarus SQ8T MS. La muestra de las resinas se diluyó en 2 mL de hexano y se inyectó al cromatógrafo. Se utilizó una columna capilar Elite-1 Perkin Elmer (30m x 0.25mm x 0.25 μ m) y helio como gas de arrastre (1 mLm⁻¹). La temperatura inicial del horno fue de 100°C con aumento de 4°C/min hasta alcanzar 250°C.

6. 1. 4. Caracterización ambiental

Se tomaron datos mensuales de temperatura y humedad con Datalogers en el área de estudio y se solicitó a CONAGUA datos de precipitación y temperatura de la estación climatológica Plan de Ayala, debido a que es la estación más cercana a la zona de recolecta. De acuerdo a estos datos el clima fue caracterizado en dos temporadas, la de lluvia (de mayo a octubre) y la temporada de sequía (noviembre a abril) (Figura 12).

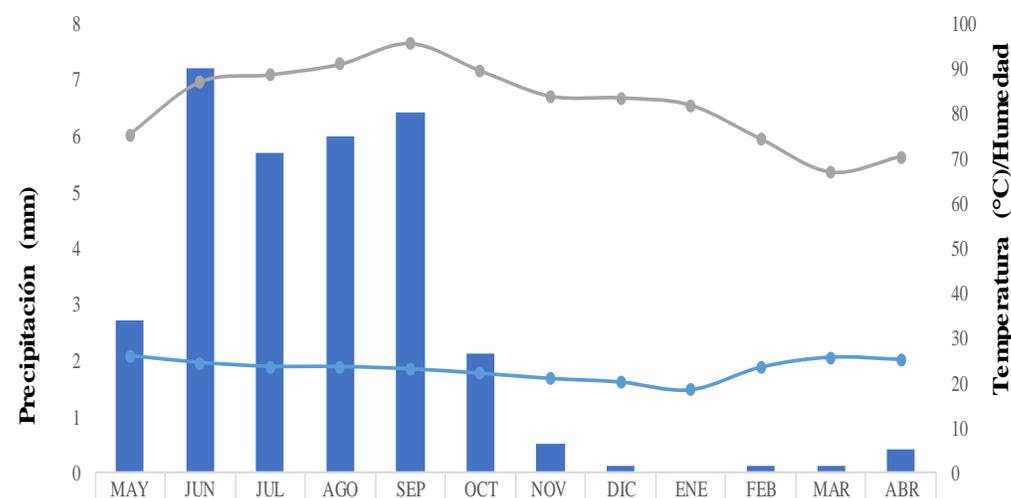


Figura 12. Caracterización ambiental del Área Natural Protegida “Villa Allende”, de acuerdo a las precipitaciones mensuales se distingue una temporada de lluvia (May-Oct) y una de sequía (Nov-Abr).

6. 2. Análisis de datos

6. 2. 1. Análisis de datos fenológicos

Los patrones fenológicos y la estacionalidad de las fenofases vegetativa y reproductiva fueron analizadas usando estadística circular con el programa Oriana 4.0 (Kovach, 2018). Para cada fenofase, el ángulo medio (o vector medio) (μ), el largo del vector medio r y la prueba de Rayleigh (Z y p) fueron calculados. El ángulo medio representa el promedio de los datos de la actividad fenológica y r es el grado de agregación temporal o sincronía de actividad de la fenofase para cada especie. Valores altos de r (> 0.5) indican la sincronía o agregación estacional (Morellato *et al.*, 2010; Sigrist *et al.*, 2017). La prueba de Rayleigh (Z) fue aplicada para probar la hipótesis nula de que no hay una dirección media de la población. La hipótesis (H_0) establece que las muestras de la población están distribuidas uniformemente alrededor del círculo; la hipótesis alternativa (H_A) prueba que las muestras de una población no muestran una distribución circular uniforme. Esto quiere decir que cuando hay una distribución uniforme la fenofase no es estacional.

6. 2. 2. Análisis estadístico y caracterización de las resinas

Para determinar si existió una variación estacional en la producción de resinas (incluyendo una comparación inter-especie) se realizó una prueba Kruskal-Wallis y mediante una prueba a posteriori (U de Mann-Whitney) se determinó si existían diferencias significativas entre los meses de muestreo. El análisis se realizó con el programa estadístico IBM SPSS Statistics versión 21.

Una vez realizado el perfil cromatográfico, se calcularon y adecuaron los índices de Shannon y de Simpson (Rocha-Ramírez, 2013; Velázquez-Velázquez *et al.*, 2008) para señalar la riqueza química de compuestos, las modificaciones realizadas a las formulas se muestran en el Cuadro 2, por ejemplo, los compuestos fueron consideradas como especies o el número de compuestos como el número de individuos, además de estos índices se calculó un índice de área para determinar cuáles son los meses de mayor diversidad fitoquímica. El análisis de estos índices se realizó con el paquete BioFTF del programa estadístico R (R Core Team, 2013). También se calculó el índice de similitud de Morisita-Horn, este índice fue de utilidad para ver el grado de recambio en la composición de ME entre cada mes de muestreo.

Adicionalmente, se realizó un Análisis UPGMA para analizar la estructura de los grupos de compuestos en las muestras de cada mes por temporada. Este tipo de clasificación se basa en agrupamientos de muestras que tienen propiedades en común (Tellaroli *et al.*, 2016), en este caso

la diversidad fitoquímica. Este análisis se realizó con el programa estadístico R (R Core Team, 2013).

Para visualizar la interrelación entre los meses de muestreo y los compuestos, se realizó un Análisis Multidimensional no Métrico (nMDS), que sirve para evaluar la dimensionalidad de los datos (Cuadras, 2018) ordenando las muestras conforme a rangos de similitud entre ellas, mediante el programa estadístico PAST (Hammer *et al.*, 2001).

Cuadro 2. Descripción de los índices de diversidad fitoquímica

Índice	Descripción	Fórmula*
Shannon-Wiener (H')	Conocido también como índice de heterogeneidad porque considera tanto la uniformidad como la riqueza de especies (Velázquez-Velázquez, et al., 2008)	$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log^2 p_i$ <p><i>H'</i> = índice de Shannon-Wiener <i>P_i</i> = Proporción del compuesto <i>i</i> (<i>n_i</i>/<i>N</i>) <i>S</i> = número de compuestos <i>n_i</i> = área de la CCF que ocupa un compuesto en la muestra <i>N</i> = área total de la CCF que ocupan los compuestos en la muestra</p>
Simpson (D')	Manifiesta la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra sean de la misma especie. Está fuertemente influido por la importancia de las especies más dominantes (Magurraan, 1988)	$D = \sum_{i=1}^s p_i^2$ <p><i>D</i> = Índice de Simpson (índice de dominancia) <i>P_i</i> = Proporción del compuesto <i>i</i> en la comunidad = <i>n_i</i>/<i>N</i> <i>n_i</i> = área de la CCF que ocupa un compuesto en la muestra <i>N</i> = área total de la CCF que ocupan los compuestos en la muestra</p>
Morisita-Horn (I _{M-H})	Relaciona las abundancias específicas con las abundancias relativas y total. Es altamente sensible a la abundancia de las especies abundantes, pues considera los valores de abundancia de las especies compartidas o no, entre los dos sitios en comparación (Villareal et al., 2004).	$I_{M-H} = \frac{2\sum(a_n b_n)}{(da + db)aNbN}$ <p><i>a_n</i> = número de compuestos de la <i>i</i>ésima especie en el sitio A <i>b_n</i> = número de compuestos de la <i>j</i>ésima especie en el sitio B <i>da</i> = $\sum a_n^2/aN^2$ <i>db</i> = $\sum b_n^2/bN^2$ <i>aN</i> = número total de compuestos en el sitio A <i>bN</i> = número total de compuestos en el sitio B</p>

También se realizó un test de Análisis de Similitud (ANOSIM), para evaluar las similitudes en y entre los grupos creados por mes. Este análisis se basa en el ranking de disimilitud (R) que oscila entre +1 y -1. Un valor de +1 indica que todas las muestras más similares están dentro de los mismos grupos. El valor de R= 0 ocurre si las similitudes altas y bajas se mezclan perfectamente y no tienen relación con el grupo. Un valor de -1 indica que las muestras más similares están todas fuera de los grupos (Seaby y Henderson, 2014), para este estudio, el ANOSIM se utilizó para ver posibles diferencias en la composición del perfil químico de resinas, para ello se utilizó el programa estadístico R (R Core Team, 2013).

Así mismo, se realizó un Análisis de Porcentaje de Similitud (SIMPER) para obtener la contribución de los compuestos a la similitud al interior de los grupos y la disimilitud entre ellos. Estos análisis de clasificación y ordenación fueron analizados con el programa estadístico PAST (Hammer *et al.*, 2001).

VII. RESULTADOS

7. 1. Caracterización fenológica de *Bursera simaruba*.

Se monitorearon siete etapas fenológicas, cuatro reproductivas y tres vegetativas, encontrando, un patrón fenológico frecuente de las especies que habitan en la selva baja caducifolia. La floración coincide con la brotación foliar, ambas de corta duración, en comparación con el largo proceso de fructificación que ocurrió a lo largo del año (mayo 2017 - abril 2018) y que se traslapa con las otras etapas fenológicas.

7. 1. 1. Fenología reproductiva

La floración (fenofases botón floral y flor abierta) se presentó una sola vez en el año, con un periodo rápido (~ tres meses), sincrónico ($r > 0.9$; cuadro 3) y unimodal (Figura 13). La aparición de botones florales (Figura 14) sucedió de marzo a abril con un índice de intensidad inicial de 15% y un máximo en abril de 56% (Figura 13), indicando un alto grado de sincronía entre los individuos ($r = 0.989$, $Z = 70.41$), la estimación del auge de esta fenofase ocurrió entre la primera y segunda semana de abril ($\mu = 98.884^\circ$). Las flores abiertas se presentaron de marzo a mayo con mayor actividad en abril y mayo (40 a 45 %, respectivamente) y su apogeo estimado en los últimos días de abril ($\mu = 117.595^\circ$). Durante marzo y abril, las inflorescencias presentaron ambas fases y aunque no se registró el tiempo exacto en el cual un botón se transforma en flor, este fenómeno sucede en menos de una semana.

La fructificación en este estudio se dividió para su caracterización en dos fases, desarrollo del fruto (formación) y permanencia del fruto (maduración) (Figura 15). El desarrollo de frutos fue una fase fenológica estacional que ocurrió de abril a septiembre ($r = 0.744$), mientras que la permanencia de frutos fue una fase semi-estacional ($r = 0.527$) que sucedió de octubre a abril coincidiendo con la aparición de nuevos frutos. Es decir los frutos permanecen desde su formación hasta la dispersión de las semillas en el árbol, prácticamente todo el año.

7. 1. 2. Fenología vegetativa

La presencia de brotes foliares fue una fenofase estacional y sincrónica ($r = 0.951$; $Z = 85.023$, $P < 0.005$) que perduró dos meses (de marzo a mayo), alcanzando su índice de actividad más alta en mayo (44.5%), la intensidad media se estimó en la última semana de abril ($\mu = 116.42^\circ$). Las hojas completamente desarrolladas fueron registradas durante toda la primera mitad del ciclo anual (mayo a noviembre), por ende, el periodo fue relativamente largo, estacional y sincrónico ($r = 0.7$; $Z = 265.535$, $P < 0.005$).

La senescencia foliar, se observó como una fenofase estacional y sincrónica ($r = 0.635$; $Z = 221.904$, $P < 0.005$), que sucedió de noviembre a mayo, con mayor índice de actividad de diciembre a febrero (100% constante), incluso hubo una convergencia de abril a mayo con los brotes foliares del siguiente ciclo fenológico.

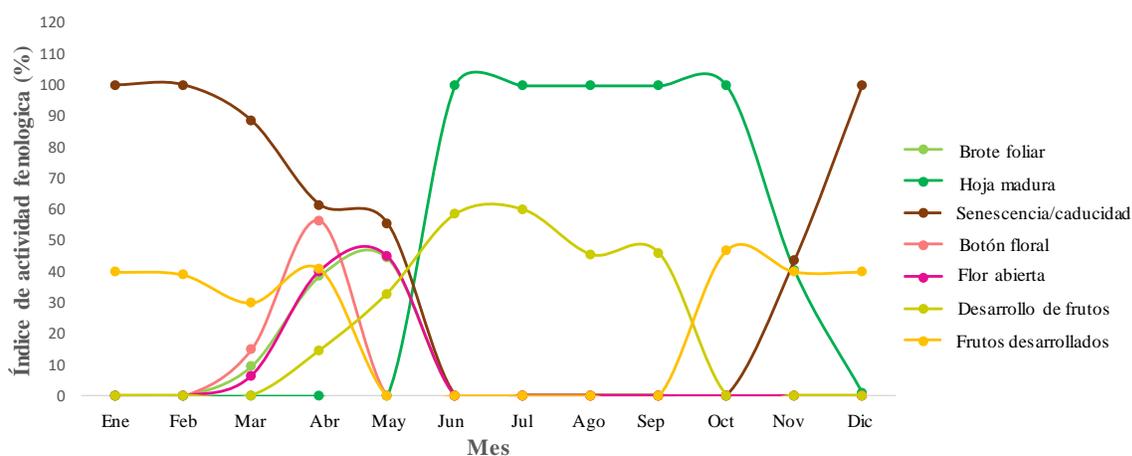
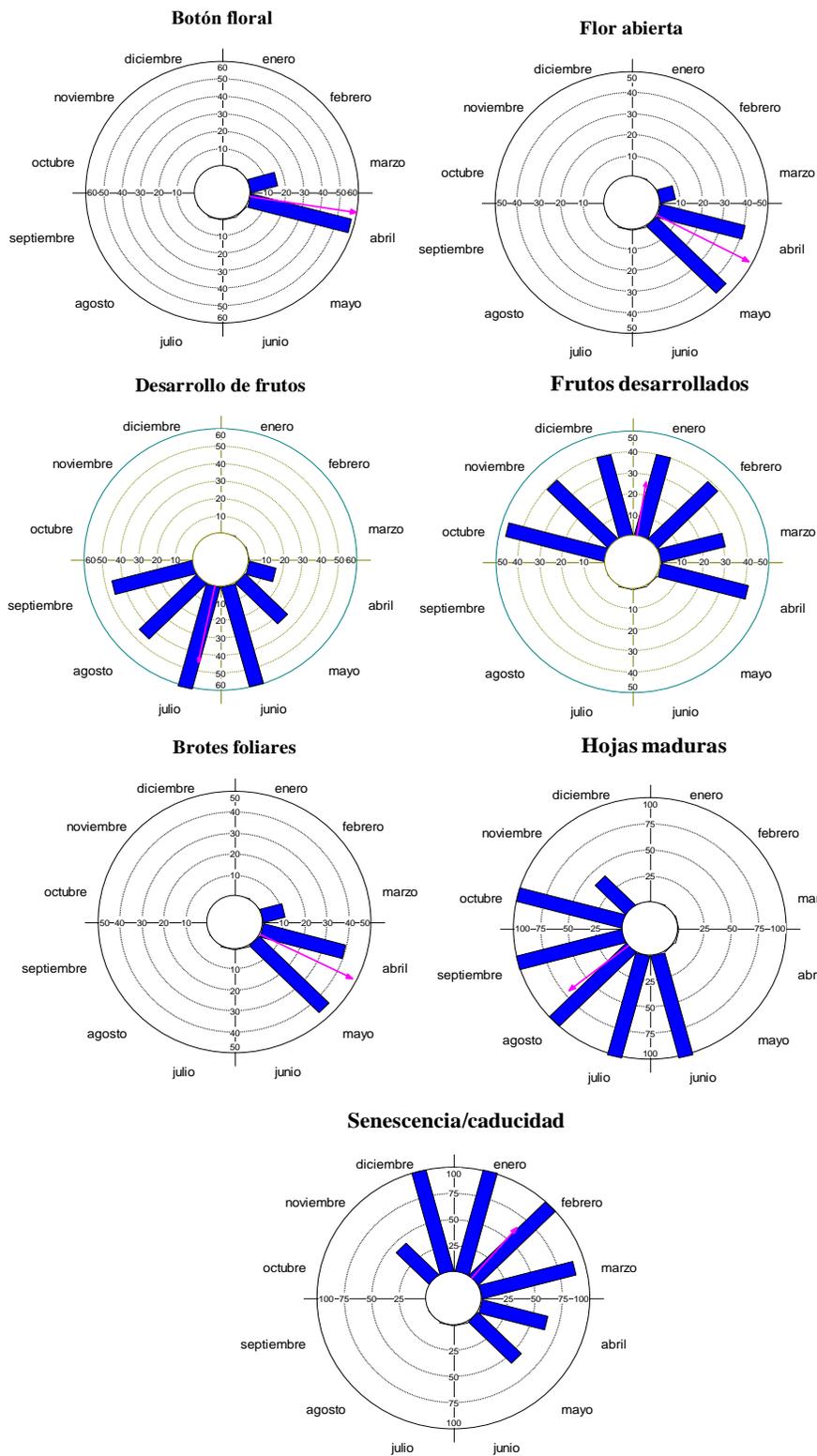


Figura 13. Índice de intensidad fenológica para la fase reproductiva (floración y fructificación) y fase vegetativa (foliación y senescencia) de *B. simaruba*. Los valores fueron obtenidos de acuerdo a las escalas del método de Fournier (1974).

Cuadro 3. Variables descriptivas del análisis de estadística circular aplicados para las etapas de fenología vegetativa y reproductiva de *Bursera simaruba*.

Fenofase	Etapas	Número de observaciones	Media del vector (μ)	Fecha media	Longitud media del vector (r)	Test de Rayleigh (Z)
Floración	Botón floral	72	98.884°	10-abr	0.989	70.412
	Flores abiertas	92	117.595°	29-abr	0.958	84.429
Fructificación	Desarrollo de frutos	258	191.757°	13-jul	0.744	142.969
	Permanencia de frutos	277	8.966°	09-ene	0.527	76.822
Foliación	Brotes foliares	94	116.42°	28-abr	0.951	85.023
	Hojas desarrolladas	542	231.409°	23-ago	0.7	265.535
Senescencia	Ausencia de hojas	551	40.619°	10-feb	0.635	221.904

Para obtener la fecha media se convirtió a los días del año a grados. *Valor de significancia $P < 0.005$



Fenología reproductiva

Fenología vegetativa

Figura 14. Fases fenológicas de *Bursera simaruba* durante un ciclo anual. Análisis de estadística circular, se representa el índice de actividad fenológica en cada mes (barras azules) y el vector promedio r (flecha rosa).

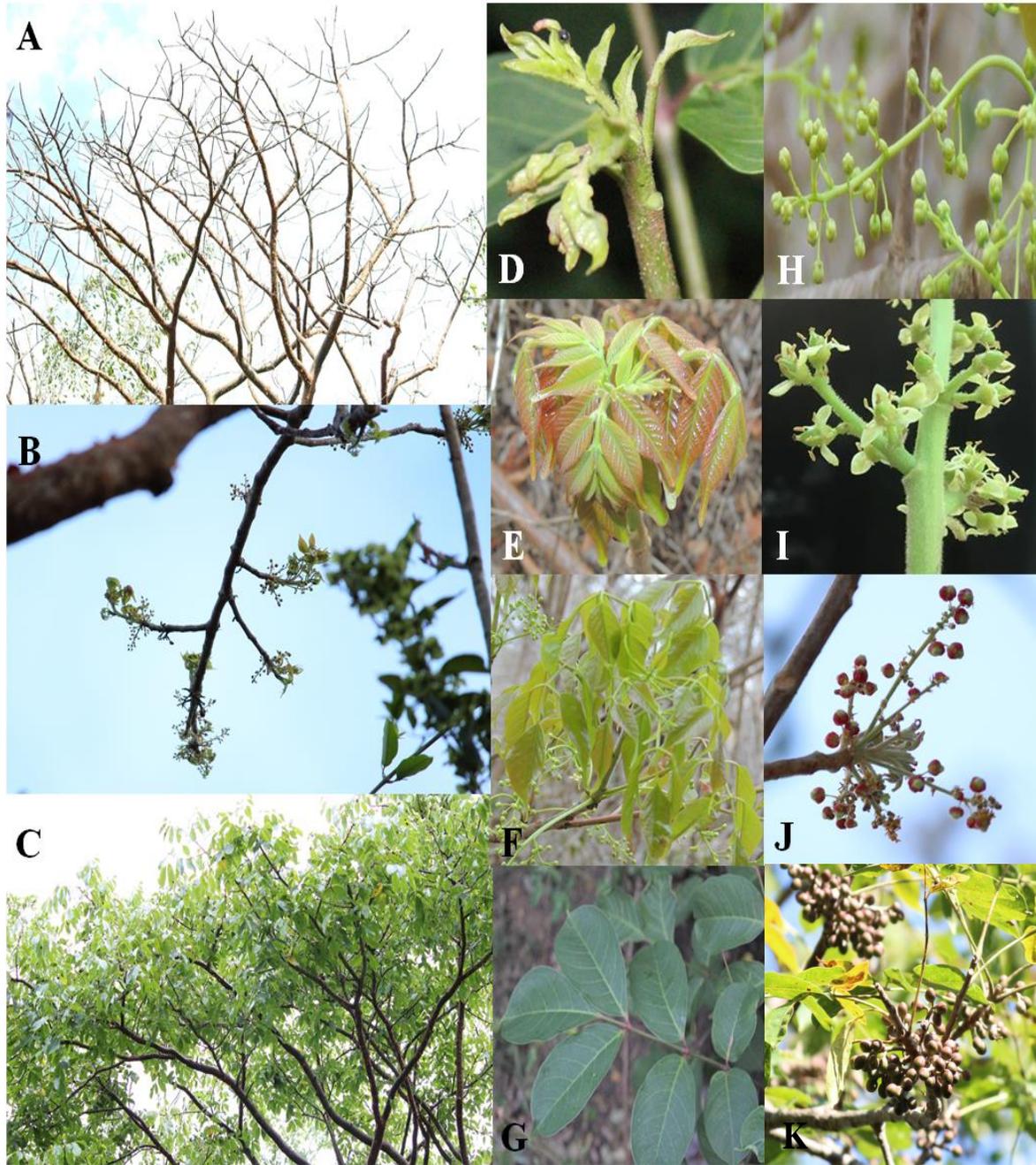


Figura 15. Fenología de *Bursera simaruba*. A-C) Transición de la fase senescente a la fase foliar; D-G) fenología vegetativa desde del desarrollo foliar; H-K) fenología reproductiva desde la aparición de brotes florales, desarrollo de la flor y transición a la aparición de frutos. Imágenes: Hernández-Rodríguez, Z. G. (2018).

7. 2. Caracterización fenológica de *Bursera tomentosa*

Las fenofases reproductivas y vegetativas fueron estacionales ($r > 0.5$) de menor duración que las de *B. simaruba*. La floración (brotes y flor abierta) coincidió con la brotación foliar, mientras que la fructificación coincidió con la presencia de hojas desarrolladas y en menor frecuencia con la ausencia de hojas.

7. 2. 1. Fenología reproductiva

El periodo de floración fue rápido (dos meses) y sincrónico ($r > 0.9$; Cuadro 4). Los botones florales aparecieron en marzo y abril con mayor intensidad en abril (28 %; Figura 16), estimándose su intensidad media para la primera semana de este mes ($\mu = 98.467^\circ$). Las flores abiertas se presentaron de abril a mayo con un índice máximo en el último mes (88%) y un promedio de mayor intensidad para la segunda semana de mayo ($\mu = 132.869^\circ$).

La fructificación fue el periodo fenológico más largo (10 meses; Figura 17), el desarrollo de frutos fue una fase estacional ($r = 0.84$) de cuatro meses (de junio a septiembre). La permanencia de frutos duró seis meses (octubre-marzo) y también fue estacional ($r = 0.795$).

7. 2. 2. Fenología vegetativa

La fenofase de brotes fue estacional y en sincronía ($r = 0.965$; $Z = 136.069$, $P < 0.005$) con un pico máximo de actividad en mayo (100 %) e intensidad media en la primera semana de este mes ($\mu = 124.276^\circ$). La presencia de hojas desarrolladas (Figura 18) ocurrió en la primera mitad del ciclo (junio a diciembre), de forma unimodal, estacional y sincrónica ($r = 0.624$; $Z = 238.999$), mientras que la senescencia durante la segunda mitad del ciclo (diciembre a abril) con mayor índice de actividad en enero y febrero (100 %).

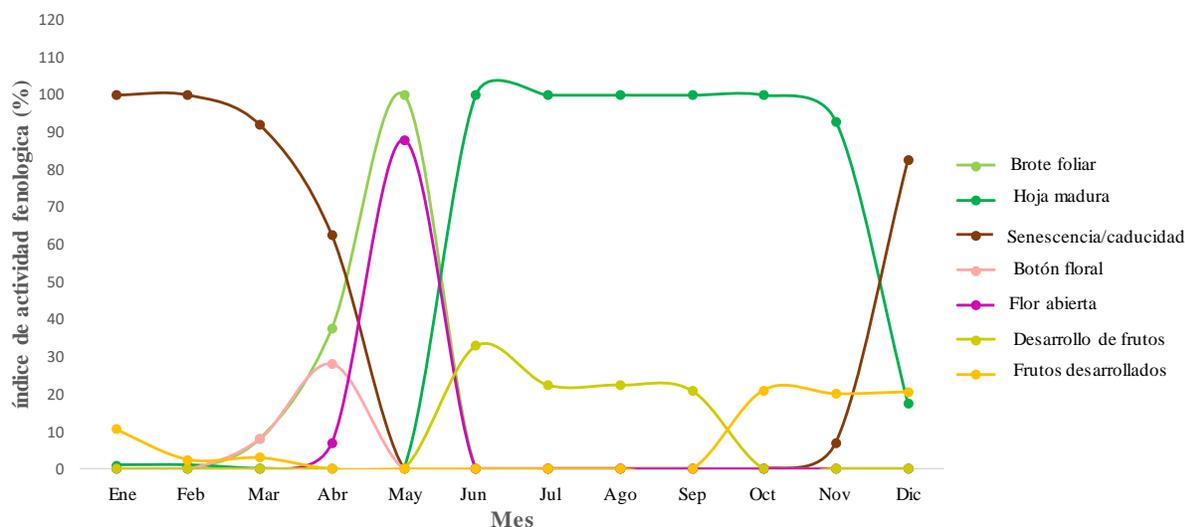


Figura 16. Índice de intensidad fenológica para la fase reproductiva (floración y fructificación) y fase vegetativa (foliación y senescencia) de *B. tomentosa*. Los valores fueron obtenidos de acuerdo a las escalas del método de Fournier (1974).

Cuadro 4. Variables descriptivas del análisis de estadística circular aplicados para las etapas de fenología vegetativa y reproductiva de *Bursera tomentosa*

Fenofase	Etapas	Número de observaciones	Media del vector (μ)	Fecha media	Longitud media del vector (r)	Test de Rayleigh (Z)
Floración	Brotes florales	36	98.467°	10-abr	0.988	35.128
	Flores abiertas	95	132.869°	14-may	1	95
Fructificación	Desarrollo de frutos	100	204.136°	26-jul	0.84	70.572
	Permanencia de frutos	78	328.807°	29-nov	0.795	49.256
Foliación	Brotes foliares	146	124.276°	06-may	0.965	136.069
	Hojas desarrolladas	613	241.755°	02-sep	0.624	238.999
Senescencia	Ausencia de hojas	445	40.228°	10-feb	0.774	266.507

Para obtener la fecha media se convirtió a los días del año a grados. *Valor de significancia $P < 0.005$

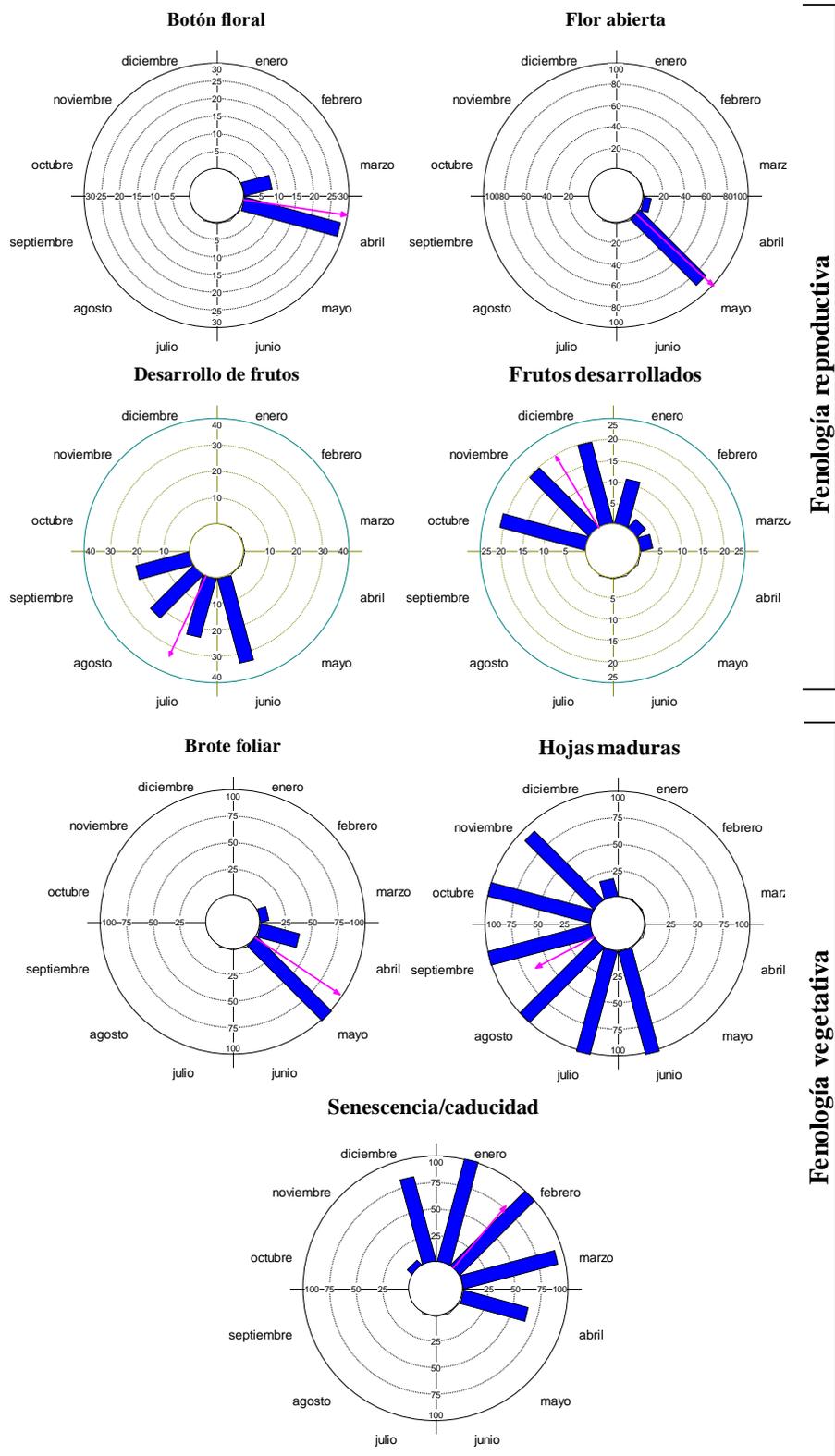


Figura 17. Fases fenológicas de *Bursera tomentosa* durante un ciclo anual. Análisis de estadística circular, se representa el índice de actividad fenológica en cada mes (barras azules) y el vector r (flecha rosa).

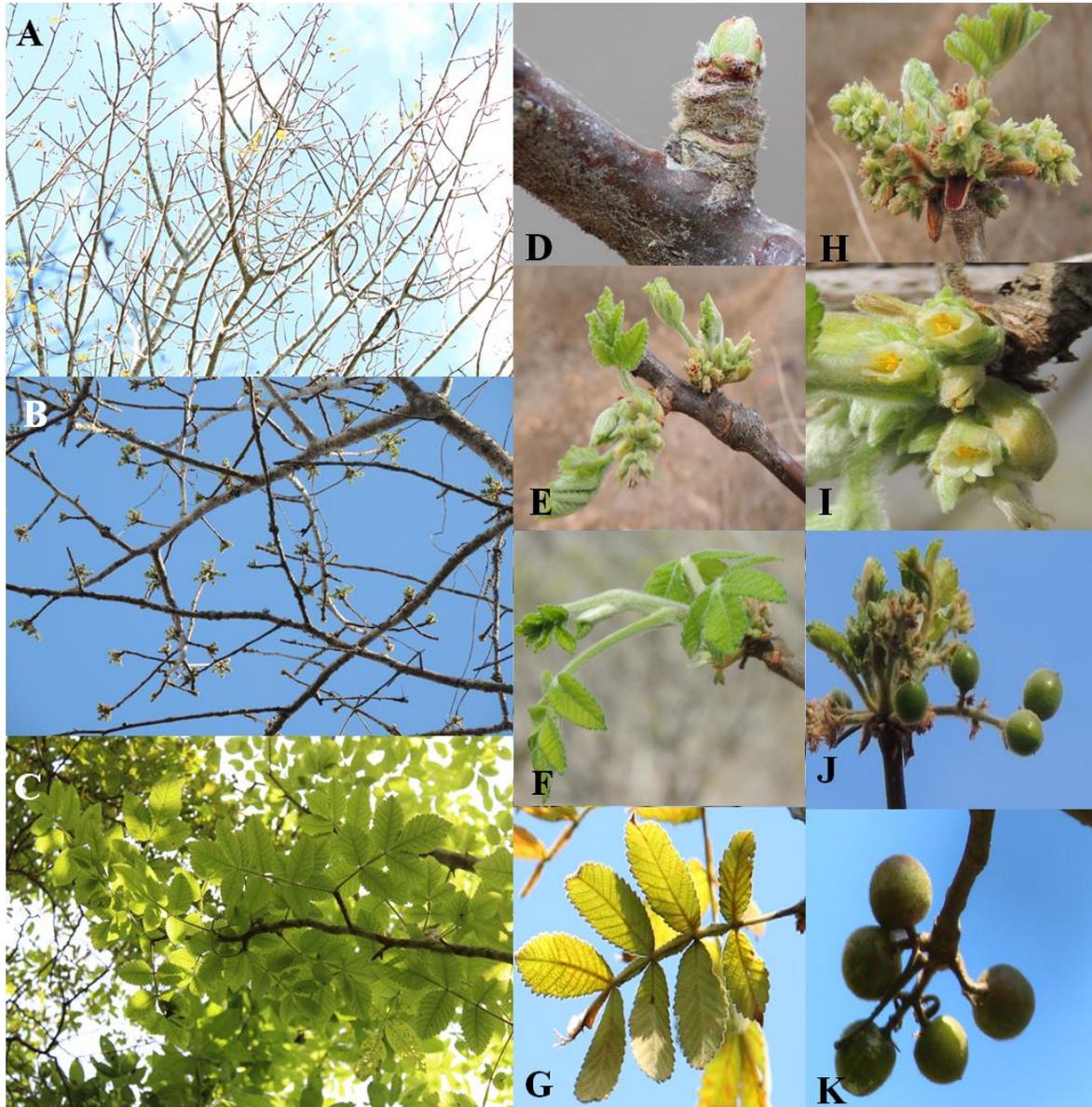


Figura 18. Fenología de *Bursera tomentosa*. A-C) Transición de la fase senescente a la fase foliar; D-G) fenología vegetativa desde el desarrollo foliar; H-K) fenología reproductiva desde la aparición de brotes florales, desarrollo de la flor y transición a la aparición de frutos. Imágenes: Hernández-Rodríguez, Z. G. (2018).

Adicionalmente, se realizaron análisis de correlación de Spearman (r_s) con los índices de actividad fenológica. Para *Bursera simaruba* las fenofases reproductivas de botón floral (BT) y de flor abierta (FA) están asociados positivamente con la temperatura ($r_s = 0.752$, $p = 0.004$ y $r_s = 0.51$, $p = 0.089$, respectivamente) (Figura 19), mientras que el desarrollo de los frutos (DF) y frutos desarrollados (FD) se correlacionan más con la precipitación ($r_s = 0.845$, $p = 0.0005$ y $r_s = -0.65$, $p = 0.02$). Para la fenología vegetativa, la presencia de los brotes foliares (BR) están asociados directamente con la temperatura ($r_s = 0.752$, $p = 0.004$), las hojas maduras (HM) con la humedad ($r_s = 0.927$, $p = 1.40 \cdot 10^{-5}$), la senescencia/caducidad (SN) tiene una asociación inversa con la precipitación ($r_s = -0.912$, $p = 3.5 \cdot 10^{-5}$).

Para *B. tomentosa* la fenología reproductiva en su fenofase de botón floral (BT) está correlacionada más a la humedad ($r_s = -0.639$, $p = 0.025$) y la de flor abierta (FA) a la temperatura ($r_s = 0.591$, $p = 0.042$) (Figura 19B). El desarrollo de frutos (DF) muestra mayor correlación con la precipitación ($r_s = 0.819$, $p = 0.001$), la fenofase de frutos desarrollados (FD) con la temperatura ($r_s = -0.668$, $p = 0.017$). En la fenología vegetativa se observó que los brotes foliares (BR) tiene una mayor correlación con la temperatura ($r_s = 0.752$, $p = 0.004$), la presencia de hojas maduras (HM) está fuertemente correlacionada con la humedad ($r_s = 0.936$, $p = 7.03 \cdot 10^{-6}$), mientras que la senescencia/caducidad (SN) tiene una fuerte correlación negativa con la precipitación ($r_s = -0.922$, $p = 1.90 \cdot 10^{-5}$).

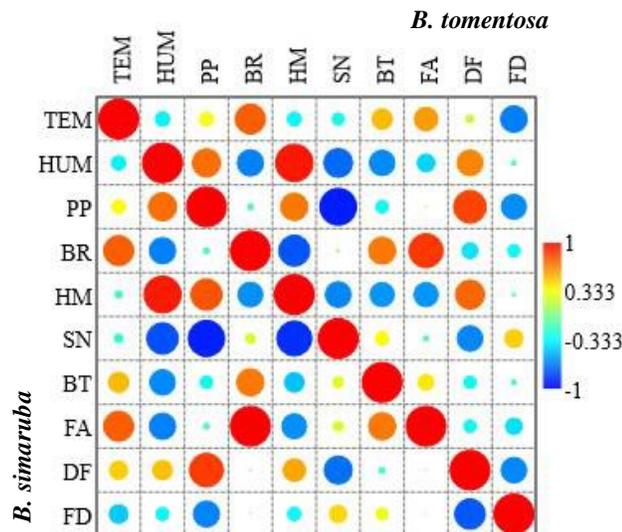


Figura 19. Matriz de correlación de Spearman (r_s) de variables ambientales y el índice de actividad fenológica de *B. simaruba* y *B. tomentosa*. Variables ambientales: Temperatura (TEM), Humedad (HUM) y Precipitación (PP). Fenofases: Brote foliar (BR), Hojas maduras (HM), Senescencia/caducidad (SN), Botón floral (BT), Flor abierta (FA), Desarrollo de frutos (DF) y Frutos desarrollados (FD).

7.3. Patrones fenológicos de *B. simaruba* y *B. tomentosa*

La fenología vegetativa de las burseras fue similar. Los brotes foliares surgieron en los mismos meses (marzo a mayo), mientras que las hojas permanecieron aproximadamente cinco meses (~ un mes más en *B. tomentosa*). Dado que los árboles de ambas pasan más de cuatro meses sin hojas, puede ser consideradas como del tipo funcional caducifolio (Figura 20) de acuerdo con las categorías establecidas por Kuswaha y Singh, (2005).

Brotes foliares
 Hojas maduras
 Senescencia
 Caducidad
 Brotes foliares y caducidad
 Fruto en desarrollo
 Permanencia de fruto
 Botón floral
 Flor abierta

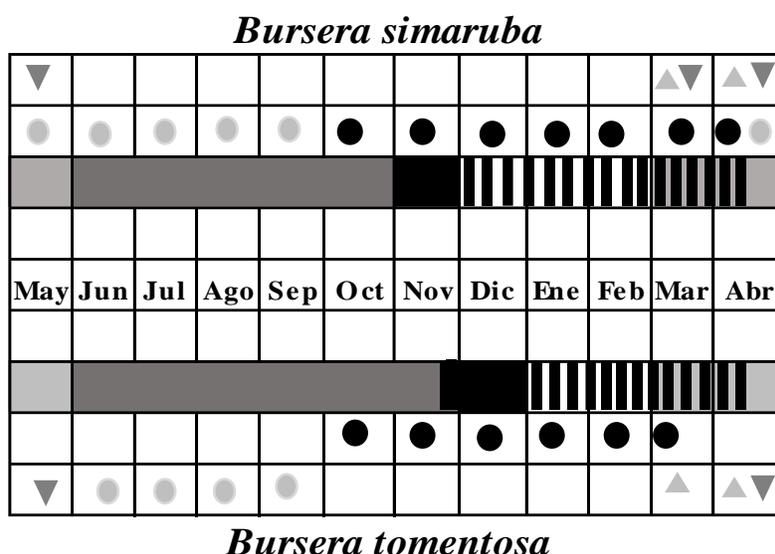


Figura 20. Categorización de los tipos funcionales de la fenología vegetativa de acuerdo a Kushwaha y Singh, (2005) y del patrón de duración de la fenología reproductiva de acuerdo a Newstrom et al., (1994).

En cuanto a la fenología reproductiva, la floración de ambas especies duró los mismos meses, mientras que la fructificación fue más larga en *Bursera simaruba* (12 meses) y por ende coincidió con los 10 meses de fructificación de *B. tomentosa* (de junio de 2017 a marzo de 2018). El patrón de duración breve de las fenofases de botón floral (2 meses) y flor abierta (2-3 meses), evidencia que *B. simaruba* presentó un patrón extendido en el desarrollo de frutos (6 meses), mientras que el de *B. tomentosa* fue intermedio (4 meses). El patrón de duración de la permanencia de frutos fue prolongado para ambas especies (>5 meses).

7. 4. Caracterización de la resina de ambas especies

7. 4. 1. Volumen de producción de resinas

De acuerdo con el volumen de resina que se recolectó durante los doce meses, se observó que *B. simaruba* produjo en promedio casi el doble de resina que *B. tomentosa* ($\bar{x}= 14.4$ y $\bar{x}= 7.32$ g.cm⁻³, respectivamente), con diferencias en el aroma, color y textura.

La resina de *B. simaruba* fue de color oscura durante varios meses (junio a diciembre) (Figura 21A), de textura viscosa a dura y poco aromática, en otros meses (enero a mayo) fue blanca y de textura más ligera. La resina de *B. tomentosa* fue de coloración (amarillenta a transparente) y textura (viscosa) más uniforme durante el año (Figura 21B), siempre fue muy aromática.

La producción fue variable, ambas burseras exudaron el volumen más alto en febrero ($\bar{x}=28.91$ y 17.42 g.cm⁻³) y el menor en julio para *B. simaruba* ($\bar{x}= 7.81$ g.cm⁻³), mientras que para *B. tomentosa* los meses de menor producción fueron enero y julio ($\bar{x}= 3.64$ y 3.73 g.cm⁻³, respectivamente), además de enero para *B. tomentosa*. No se detectó diferencia entre la temporada de lluvia y de sequía para *B. simaruba* ($p = 0.418$) pero si para *B. tomentosa* ($p = 0.017$) (Figura 22).



Figura 21. Características físicas de la resina. Imágenes: Hernández-Rodríguez, Z. G. (2018).

La producción de resina en ambas especies no está influenciada por las variables ambientales, pero si muestra leves asociaciones a algunas fenofases (Figura 23). En *B. simaruba* hubo una correlación positiva ligera con la senescencia/caducidad (SN) foliar ($r_s = 0.472$, $p = 0.120$) y correlación negativa con la fenofase de hojas maduras ($r_s = -0.424$, $p = 0.168$). La producción de resina en *B. tomentosa* tuvo una correlación negativa con el desarrollo de frutos (DF) ($r_s = -0.425$, $p = 0.167$) y una correlación positiva con la maduración de los frutos (FD) ($r_s = 0.343$, $p = 0.274$).

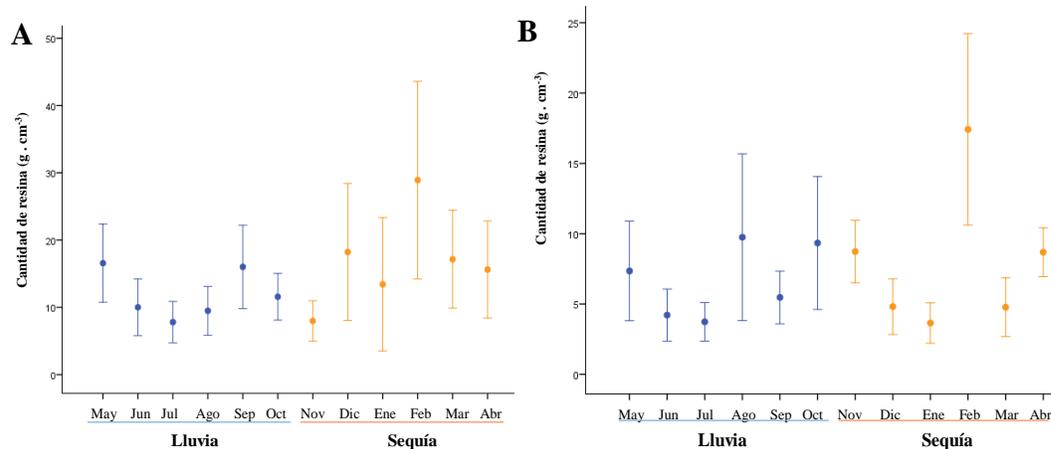


Figura 22. Volumen de resina colectada mensualmente durante un ciclo anual (mayo de 2017 a abril de 2018) ($n=30$). A) Volumen de resina de *B. simaruba*; U de Mann-Whitney para las temporadas ($p = 0.418$); H de Kruskal-Wallis para los meses de colecta ($p = 0.010$). B) U de Mann-Whitney para las temporadas ($p=0.017$); Kruskal-Wallis para los meses de colecta ($p=0.000$); estadísticamente (Games-Howell) se encontraron diferencias significativas entre los meses de muestreo (abril \neq enero, junio y julio; febrero \neq enero, marzo, junio, julio y diciembre; noviembre \neq enero, julio).

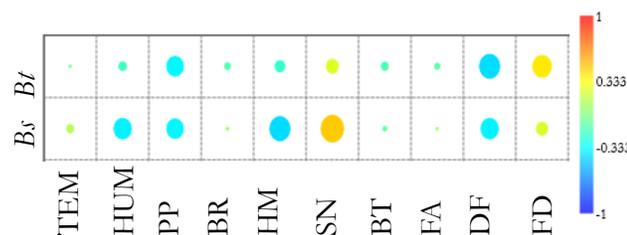


Figura 23. Matriz de correlación de Spearman (r_s) de variables ambientales, el índice de actividad fenológica y el volumen de resina colectado de: A) *B. simaruba* (B_s) y *B. tomentosa* (B_t). Variables ambientales: Temperatura (TEM), Humedad (HUM) y Precipitación (PP). Fenofases: Brote foliar (BR), Hojas maduras (HM), Senescencia/caducidad (SN), Botón floral (BT), Flor abierta (FA), Desarrollo de frutos (DF) y Frutos desarrollados (FD). Volumen de resina (g.cm^{-3}) de *B. simaruba* (CRBS) y *B. tomentosa* (CRBT).

7.5. Riqueza y diversidad de compuestos volátiles detectados por CCF en resinas de *Bursera*

El análisis cromatográfico en capa fina (CCF) indicó diferencias en el número y cantidad de compuestos presentes en las resinas. La de *B. simaruba* se constituyó de 16 compuestos, mientras que la de *B. tomentosa* por 17 compuestos. Esta composición química puede dividirse en dos grupos: metabolitos de “baja polaridad” cuyos factores de retención cromatográfico (Rf) son igual o mayor a 0.5 y los de “alta polaridad” con Rf igual o menores a 0.5 (Figura 24).

7.5.1. Riqueza y diversidad de compuestos volátiles en resina de *Bursera simaruba*

No se encontraron diferencias significativas en la riqueza específica de las resinas de *B. simaruba* durante los 12 meses ($p=0.3824$; Kruskal-Wallis). El grupo más numeroso fue el de alta polaridad con 11 compuestos, mientras que el de baja polaridad estuvo representado solamente con cinco metabolitos, sin embargo, con mayor abundancia en el perfil (área cromatográfica relativa) (Cuadro 5). Las resinas de agosto y octubre fueron las de mayor riqueza específica y abundancia con 14 de los 16 compuestos detectados, seguida de las de enero y abril con 13; la de junio contuvo el menor número de compuestos (siete).

Hubo compuestos constantes y esporádicos, de ellos, BSC9 (Rf= 0.33) fue el único constante en el perfil químico durante el ciclo anual; BSC1 (Rf= 0.01) fue detectado en 11 meses, BSC12 (Rf= 0.5) y BSC13 (Rf= 0.61) en 10 meses, mientras que, BSC4, BSC15 y BSC16 fueron compuestos esporádicos, detectados en 3 o 4 meses.

El índice de Shannon-Wiener (H') que es sensible a los compuestos raros y al número de compuestos, indicó que las resinas más diversas fueron las de agosto ($H'= 2.52$), octubre ($H'= 2.37$), enero ($H'= 2.39$) y abril ($H'= 2.25$), que fueron los meses en donde hubo mayor número de compuestos, incluyendo los compuestos “raros” BSC15 y BSC16.

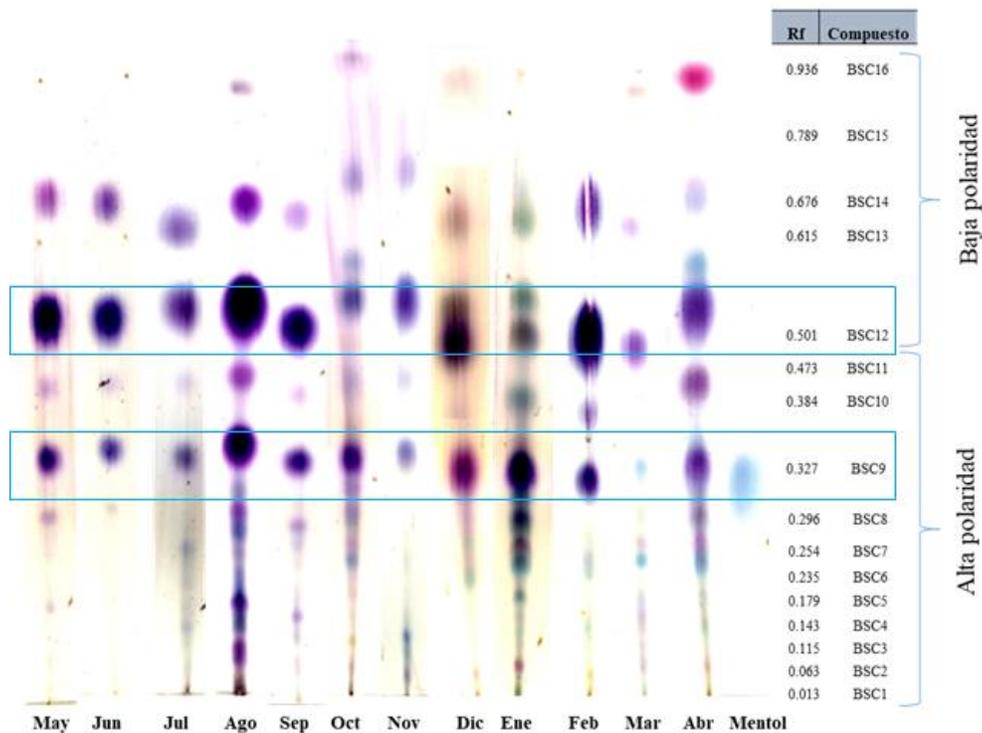


Figura 24. Riqueza de compuestos detectado por cromatografía en capa fina de la resina de *B. simaruba*. Cada compuesto detectado se identificó con un código según su factor de retención (Rf).

Cuadro 5. Abundancia promedio de cada compuesto presente en muestras de resina de *B. simaruba* colectada en un ciclo anual. Nota: la abundancia es el área calculada de la mancha.

Grupo	Código	Rf	Lluvias							Secas				
			May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr
Baja polaridad	BSC16	0.94	0	0	0	103	0	182	0	200	0	0	52	309
	BSC15	0.79	0	0	0	0	0	217	136	0	0	0	0	0
	BSC14	0.68	188	243	0	309	0	183	0	324	157	207	0	184
	BSC13	0.61	0	0	269	189	156	355	201	668	204	0	0	705
	BSC12	0.5	401	382	348	470	381	0	0	438	378	331	193	351
Alta polaridad	BSC11	0.47	102	0	0	142	57	107	55	0	237	0	89	0
	BSC10	0.38	0	96	141	327	0	270	0	136	180	84	0	173
	BSC9	0.33	196	187	187	124	168	114	80	229	144	114	100	186
	BSC8	0.30	79	57	0	85	54	83	0	0	80	0	36	94
	BSC7	0.25	0	0	0	77	50	46	0	83	87	16	45	81
	BSC6	0.24	0	0	104	0	0	37	67	0	66	65	36	75
	BSC5	0.18	0	0	86	64	0	0	0	51	49	0	45	55
	BSC4	0.14	39	0	0	61	24	0	0	0	0	0	0	0
	BSC3	0.12	0	0	46	54	25	19	58	0	8	28	47	22
	BSC2	0.06	20	0	0	46	22	14	29	10	36	0	45	29
	BSC1	0.01	18	0	26	41	27	18	16	12	28	43	27	23

Por otra parte, con el índice de Simpson que es sensible a los compuestos con mayores abundancias, se observó que las resinas de agosto tuvieron mayor diversidad ($D' = 0.88$), seguido de octubre y enero que mantuvieron el mismo índice ($D' = 0.87$), en mayo se observó el valor más bajo de este índice ($D' = 0.4316$). Considerando que el índice de Simpson adquiere los valores numéricos 0 (baja diversidad) a 1 (alta diversidad), los valores obtenidos en *B. simaruba* ($D' = 0.34$ a 0.88), evidencian que la diversidad de compuestos está en un rango medio.

Tanto el índice de Shannon como el de Simpson coincidieron en el rankin de los meses de muestreo con mayor biodiversidad fitoquímica, sin embargo, para establecer un orden único entre todos los meses, independientemente del número de especies de acuerdo a el área bajo la curva, los meses de mayor diversidad fueron agosto, octubre y enero (cuadro 6).

Cuadro 6. Riqueza específica e índices de diversidad para compuestos volátiles en resinas de *B. simaruba*.

Mes	Riqueza específica	Shannon (H')	Simpson (D')	Arc	Área
Agosto	13	2.52	0.88	12.53	7.26
Octubre	12	2.37	0.87	11.57	6.73
Enero	11	2.39	0.87	10.56	6.59
Abril	12	2.25	0.84	11.62	6.54
Marzo	9	2.24	0.85	8.62	5.88
Septiembre	9	1.95	0.78	8.75	5.37
Diciembre	8	1.97	0.81	7.73	5.14
Noviembre	7	1.95	0.81	6.74	4.89
Julio	7	1.94	0.82	6.74	4.88
Febrero	7	1.81	0.78	6.81	4.67
Junio	4	1.49	0.73	4.02	3.43
Mayo	6	0.84	0.34	6.49	2.79

7. 5. 2. Riqueza y diversidad de compuestos volátiles en resina de *Bursera tomentosa*

La riqueza de compuestos de *B. tomentosa* fue muy similar a la de *B. simaruba*, superándola solamente con un compuesto. El grupo más numeroso fue el de alta polaridad con 11 compuestos, mientras que el de baja polaridad ($R_f > 0.5$) se conformó de seis (Figura 25). Las resinas de mayor riqueza y abundancia fueron de enero y febrero con 16 compuestos (Cuadro 7), seguido de julio y abril con 15, en situación contraria la resina de marzo tuvo el menor número de compuestos (4) de baja abundancia.

BTC9 ($R_f = 0.30$), BTC11 ($R_f = 0.42$) y BTC4 ($R_f = 0.13$) fueron los compuestos más típicos de las resinas, los dos primeros aparecieron durante todo el año, el tercero durante 11 meses. Otros medianamente frecuentes son BTC2 ($R_f = 0.03$) y BTC14 ($R_f = 0.69$) presentes en más de la mitad del año. El compuesto menos frecuente y esporádico fue BTC17 ($R_f = 0.93$) detectado en la resina solo durante septiembre, noviembre y abril. Con el índice de Shannon-Wiener (H'), la mayor diversidad fitoquímica se detectó en enero ($H' = 2.86$), seguido de julio y abril ($H' = 2.87$ y $2.$, respectivamente), mientras que el mes menos diverso en compuestos fue marzo ($H' = 1.42$).

Por otra parte, privilegiando la abundancia equilibrada, con el índice de Simpson se observó que la resina de julio fue la más diversa ($D' = 0.93$), seguido de enero y abril que tuvieron el mismo índice de diversidad fitoquímica ($D' = 0.92$), por otra parte, se detectó que los meses con menor diversidad fueron octubre y marzo ($D' = 0.74$). El rankin de los meses de muestreo con mayor biodiversidad fitoquímica, sin embargo, para establecer un orden único entre todos los meses, independientemente del número de especies de acuerdo al área bajo la curva calculado con el algoritmo BioFTF los tres meses de mayor diversidad fueron, enero, julio, febrero y abril, mientras que los meses con menor diversidad de compuestos fueron agosto, junio y marzo (cuadro8).

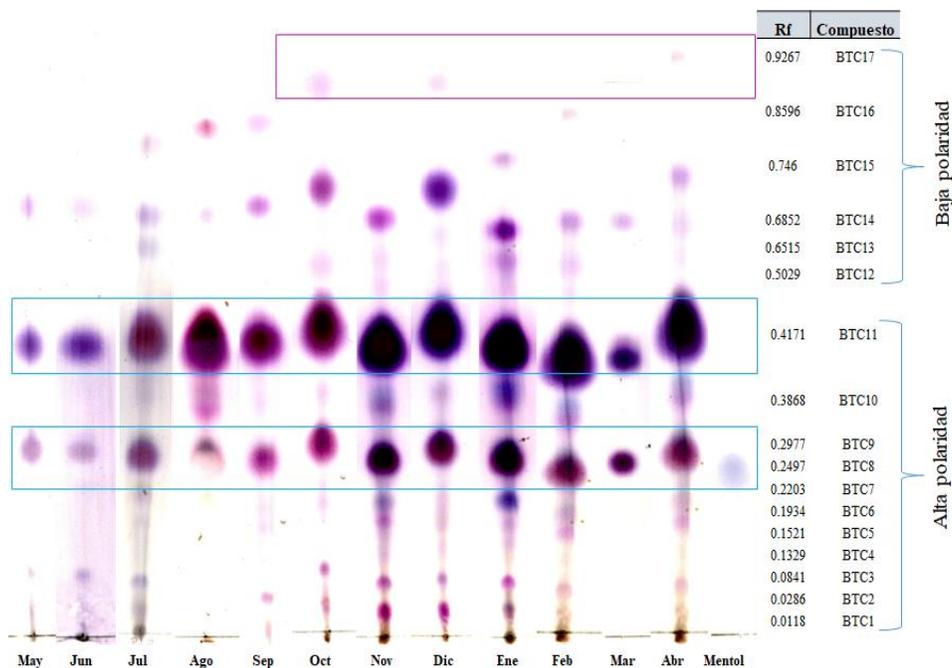


Figura 25. Riqueza de compuestos detectados por cromatografía en capa fina de la resina de *B. tomentosa*. Cada compuesto detectado se identificó con un código según su factor de retención (Rf).

Cuadro 7. Abundancia promedio de cada compuesto presente en muestras de resina de *B. tomentosa* colectada en un ciclo anual.

Grupo	Código	Rf	Lluvias						Secas					
			May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr
Baja polaridad	BSC17	0.93	0	0	0	0	0	153	0	73	0	0	0	50
	BSC16	0.86	0	0	99	91	103	0	9	0	145	56	0	0
	BSC15	0.75	0	0	224	47	0	123	0	212	234	227	0	206
	BSC14	0.69	104	48	230	0	83	101	163	97	148	49	96	243
	BSC13	0.65	186	0	689	496	431	518	344	648	642	222	0	0
	BSC12	0.50	0	127	0	0	0	0	726	0	130	611	0	705
Alta polaridad	BSC11	0.42	168	238	297	171	116	76	193	148	67	670	289	857
	BSC10	0.39	0	0	278	96	0	30	122	151	134	119	0	184
	BSC9	0.30	79	129	357	177	168	185	310	282	315	181	149	231
	BSC8	0.25	0	0	148	0	52	33	107	76	101	349	0	323
	BSC7	0.22	87	0	155	87	36	31	0	0	63	129	0	91
	BSC6	0.19	0	0	122	0	47	0	67	58	64	122	0	82
	BSC5	0.15	0	71	128	0	0	0	56	51	57	78	0	101
	BSC4	0.13	24	59	96	15	24	25	67	39	39	55	0	47
	BSC3	0.08	38	71	93	0	0	16	68	45	53	60	0	101
	BSC2	0.03	35	0	72	17	23	11	33	0	40	49	22	48
	BSC1	0.01	20	53	67	0	0	0	24	35	43	38	0	34

Cuadro 8. Riqueza específica e índices de diversidad de compuestos volátiles en resinas de *B. tomentosa*.

Mes	Riqueza	Shannon (H')	Simpson (D')	Arc	Área
Enero	15	2.86	0.92	14.44	8.32
Julio	14	2.87	0.93	13.43	8.13
Febrero	15	2.72	0.9	14.48	8.09
Abril	14	2.84	0.92	13.44	8.08
Noviembre	13	2.67	0.9	12.48	7.54
Diciembre	12	2.65	0.9	11.49	7.22
Septiembre	9	2.29	0.86	8.59	5.96
Octubre	11	1.99	0.74	10.76	5.93
Mayo	8	2.23	0.87	7.61	5.61
Agosto	8	2.17	0.85	7.64	5.51
Junio	7	2.08	0.85	6.67	5.12
Marzo	3	1.42	0.74	3.11	3.06

7. 5. 3. Riqueza de compuestos volátiles en resinas de *Bursera* detectados por cromatografía de gases/masas (GC/MS)

Se calculó la riqueza de monoterpenos y sesquiterpenos en las resinas de *B. simaruba* y *B. tomentosa* detectados por GC/MS para determinar la predominancia de las rutas biosintéticas que originan estos compuestos volátiles. En el perfil químico de la resina de *B. simaruba* se identificaron 21 compuestos a lo largo del año, sin embargo, en ningún mes se detectó a estos compuestos en conjunto (Cuadro 9, Figura 30-ANEXOS), de estas moléculas seis son monoterpenos y 15 sesquiterpenos, tres monoterpenos (α -Pineno, 3-Careno, D-limoneno) y tres sesquiterpenos (α -Copaeno, Cariofileno y Germacreno D) fueron permanentes en el año, excepto un mes de ausencia para D-limoneno. En contraparte los sesquiterpenos δ -elemeno y β -elemeno fueron compuestos de poca incidencia pues solamente se detectaron en tres meses de la temporada de seca.

Para *B. tomentosa* se identificaron 17 compuestos en el perfil de la resina, tampoco se detectó la presencia conjunta de estos compuestos en alguna recolecta (Cuadro 10, Figura 31-ANEXOS), siete son monoterpenos y 10 sesquiterpenos. Los compuestos omnipresentes fueron tres monoterpenos (Ciclofencheno, α -Pineno y 3-Careno) y cuatro sesquiterpenos (α -Copaeno,

Cariofileno, Humuleno y Germacreno D). Los compuestos esporádicos fueron α -Felandreno, Trans-verbenol y Alloaromandendreno detectados solamente en dos meses.

Hay nueve constituyentes comunes entre las resinas de las burseras, que incluyen a dos monoterpenos, α -Pinoeno, α -Felandreno, 3-Careno y a siete sesquiterpenos, α -Copaeno, β -Bourboneno, Cariofileno, Humuleno, Alloaromandendreno y Germacreno.

Bursera simaruba tuvo como constituyentes exclusivos a D-Limoneno, β -Ocimeno, Cis-Chrisantenol, δ -Elemeno, γ -Selineno, Selina-3,7(11)-dieno, Azuleno y Tau-cadinol, este último es el único volátil oxigenado.

Los constituyentes exclusivos de *Bursera tomentosa* fueron Ciclofencheno, 2-Thujeno, Trans-verbenol, Cubebol, β -Cadineno, Guaiol y al 4-Undeceno-5 metil-z, este último es el único derivado de ácido graso que no provendría de la ruta terpénica. Esta especie biosintetiza tres volátiles oxigenados, el monoterpeno Trans verbenol y los sesquiterpenos Cubebol y Guaiol.

Cuadro 9. Compuestos detectados por GC/MS en la resina de *Bursera simaruba*

TR	Compuestos	Fórmula	Lluvias							Sequía					
			M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	
2.147	α -Pinoeno	C ₁₀ H ₂₄	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
2.496	α -Felandreno	C ₁₀ H ₂₄	X			X	X	X	X		X	X	X	X	
2.546	3-Careno	C ₁₀ H ₂₄			X		X	X	X	X	X	X	X	X	
2.745	D-Limoneno	C ₁₀ H ₂₄	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	
2.795	β -Ocimeno	C ₁₀ H ₂₄	X	X	X	X			X				X	X	
3.891	Cis-chrisantenol	C ₁₀ H ₁₂		X		X	X	X	X			X			
7.33	δ -Elemeno	C ₁₅ H ₂₄									X	X	X		
8.227	α -Copaeno	C ₁₅ H ₂₄	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
8.476	β -Bourboneno	C ₁₅ H ₂₄			X	X		X	X	X	X	X	X	X	
8.576	β -Elemeno	C ₁₅ H ₂₄							X		X	X			
9.22	Cariofileno	C ₁₅ H ₂₄	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
9.971	Humuleno	C ₁₅ H ₂₄	X	X	X	X					X	X		X	
10.12	Alloaromandendreno	C ₁₅ H ₂₄				X			X			X	X		
10.97	γ -Selineno	C ₁₅ H ₂₄	X	X			X	X	X						
10.62	Germacreno D	C ₁₅ H ₂₄	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
11.12	α -Muuroleno	C ₁₅ H ₂₄				X	X	X	X		X	X			
11.42	γ -Cadineno	C ₁₅ H ₂₄								X	X	X	X	X	
11.57	δ -Cadineno	C ₁₅ H ₂₄	X	X						X	X	X	X		
14.01	Selina-3,7(11)-dieno	C ₁₅ H ₂₄							X			X			
14.11	Azuleno	C ₁₅ H ₂₄						X	X			X			
14.41	Tau-cadinol	C ₁₅ H ₂₆ O						X	X	X	X	X	X	X	
Total de monoterpenos			4	4	4	5	5	5	6	3	4	5	5	5	
Total de sesquiterpenos			6	6	5	7	5	8	11	7	11	14	9	7	

Cuadro 10. Compuestos detectados por GC/MS en la resina de *Bursera tomentosa*

TR	Compuestos	Fórmula	Lluvias							Sequía					
			M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	
1.85	4-Undeceno, 5 metil-Z	C ₁₂ H ₂₄						X	X	X					X
2.097	Ciclofencheno	C ₁₀ H ₁₆	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
2.346	α-Pineno	C ₁₀ H ₁₆		X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
2.496	α-Felandreno	C ₁₀ H ₂₄				X								X	
2.297	2-Thujeno	C ₁₀ H ₁₆	X			X			X		X				
2.795	β-Careno	C ₁₀ H ₁₆	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X
3.393	Trans-verbenol	C ₁₀ H ₁₆ O		X											X
8.277	α-Copaeno	C ₁₅ H ₂₄	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
8.426	β-Bournoneno	C ₁₅ H ₂₄	X	X		X			X	X	X	X	X	X	X
9.22	Cariofileno	C ₁₅ H ₂₄	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
9.971	Humuleno	C ₁₅ H ₂₄	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
10.12	Alloaromandendreno	C ₁₅ H ₂₄							X						X
10.47	γ-Muuroloeno	C ₁₅ H ₂₄					X								X
10.57	Germacreno D	C ₁₅ H ₂₄	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
11.42	Cubebol	C ₁₅ H ₂₄ O							X		X				X
11.62	β-Cadineno	C ₁₅ H ₂₄				X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
15.2	Guaiol	C ₁₅ H ₂₆ O			X	X	X	X	X	X	X	X	X		X
Total de monoterpenos			3	4	2	5	2	4	5	4	4	3	4	5	
Total de sesquiterpenos			5	4	5	7	7	6	9	7	8	7	6	10	

7. 6. Diversidad Beta: similitud de composición volátil en resinas de *Bursera* por meses de muestreo

Los datos del índice de similitud de Morisita-Horn indica que de la composición volátil de la resina de *B. simaruba* tiene mayor parecido durante abril y diciembre (96%), a su vez, mayo tuvo un índice de similitud alto (94%) con respecto a junio y julio. Por otra parte, los índices más bajos registrados fueron en noviembre respecto a mayo y julio (10-15%). En cuanto a *B. tomentosa*, el índice de similitud de Morisita-Horn exhibe que los meses de diciembre y octubre son más parecidos entre ellos (95%), al igual que diciembre respecto a julio y agosto (91%), los valores más bajos para este índice se registraron entre los meses de abril-octubre (24%), marzo-enero (25%) y marzo-octubre (28%) (Cuadro 11).

El análisis UPGMA mostró evidencias de agrupación irregulares entre los meses de muestreo, exhibiendo que la composición de resinas de *B. simaruba* no es muy homogénea durante el ciclo anual. Así mismo, se observó que la resina de octubre (temporada de lluvia) es parecida a la de noviembre (temporada de sequía), algunos meses de la temporada de lluvia tienden a agruparse (julio-septiembre) así como algunos otros de la temporada de sequía también tienden a agruparse (diciembre-abril) (Figura 26A). Esta tendencia de agrupación fue algo que se observó un poco mejor con un análisis multidimensional no métrico (nMDS) (Figura 26B), en donde se apreció una agrupación de febrero, diciembre, abril y enero; este análisis se verificó con la prueba de ANOSIM mostrando las diferencias entre las muestras de resina recolectadas ($R=-0.033$; $p<58.24$).

Cuadro 11. Similitud entre los meses de muestreo en función del índice de Morisita-Horn. Índices de similitud para *B. simaruba* (bajo la diagonal) y para *B. tomentosa* (sobre la diagonal).

	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY		0.608	0.825	0.81	0.8247	0.758	0.516	0.762	0.726	0.584	0.64	0.535
JUN	0.946		0.455	0.335	0.3289	0.249	0.659	0.337	0.339	0.781	0.769	0.856
JUL	0.672	0.683		0.836	0.8364	0.819	0.561	0.918	0.933	0.591	0.4	0.473
AGO	0.764	0.791	0.755		0.9516	0.905	0.503	0.914	0.866	0.458	0.377	0.301
SEP	0.859	0.781	0.872	0.716		0.912	0.531	0.902	0.884	0.439	0.378	0.288
OCT	0.241	0.304	0.514	0.635	0.3165		0.495	0.955	0.886	0.382	0.28	0.245
NOV	0.157	0.105	0.548	0.294	0.3956	0.72		0.543	0.648	0.793	0.347	0.751
DIC	0.599	0.636	0.827	0.773	0.7368	0.717	0.593		0.946	0.48	0.326	0.336
ENE	0.781	0.732	0.812	0.926	0.8039	0.597	0.434	0.759		0.537	0.255	0.378
FEB	0.913	0.965	0.712	0.817	0.7639	0.3	0.133	0.635	0.758		0.541	0.954
MAR	0.802	0.673	0.696	0.706	0.8248	0.249	0.266	0.502	0.795	0.7		0.645
ABR	0.469	0.495	0.808	0.722	0.6731	0.778	0.642	0.963	0.718	0.502	0.485	

■ Alta similitud
 ■ Media similitud
 ■ Baja similitud

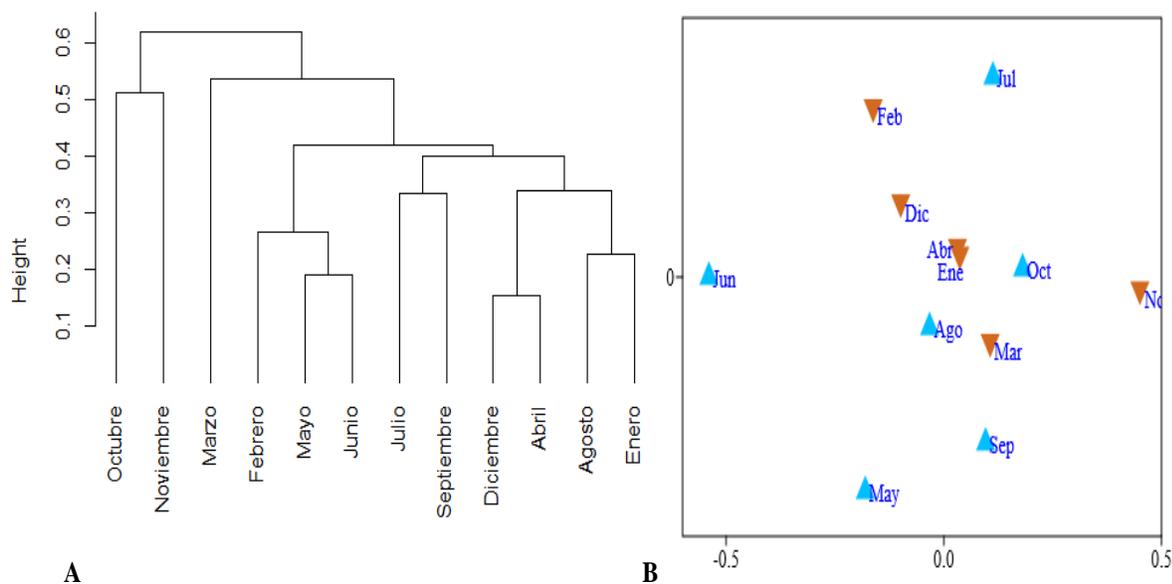


Figura 26. Análisis de agrupamiento por meses de muestreo de resina de *B. simaruba*. A) Análisis de agrupamiento mediante el método UPGMA. B) Análisis Multidimensional no Métrico (nMDS) Stress= 0.1677.

La contribución de los compuestos a la diferenciación o similitud entre los grupos obtenida con el análisis SIMPER fue variable entre las recolectas, especialmente, se observó que hay tres compuestos que contribuyeron generosamente a la composición del perfil de la resina: BSC12 el de mayor aporte durante nueve meses con contribuciones de 35-59%, seguido de BSC9 (20 a 47 %) (Cuadro 12). Otros compuestos sobresalientes son, BSC14 que contribuye durante seis meses al perfil (tres meses con > 25%) y BSC13 durante cuatro meses con 17 y 35 %. Hay compuestos con una sola contribución: BSC11 en junio (25%), BSC15 en octubre (14.82%) y BSC1 en noviembre (16.39%).

En referencia a la estacionalidad, los compuestos sobresalientes para la contribución en la similitud para la agrupación fueron BSC13 (16.3%), BSC9 (15%), BSC12 (12.5%) y BSC11 (12.3%) en la temporada de lluvia, mientras que en la temporada de seca los compuestos de mayor contribución a la similitud fueron BSC9 (14.7%), BSC12 (11.08%), BSC14 (9.37%) y BSC1 (9.2%). Por otra parte, los compuestos de mayor contribución para la disimilitud en la agrupación fueron BSC6, BSC16 y BSC8 (Cuadro 13).

Estos resultados, señalan que el aroma de la resina esta predominado por un pequeño número de compuestos, al cual se le van incorporando otros volátiles durante el año.

Cuadro 12. Compuestos característicos que definen la similitud del perfil químico de la resina de *B. simaruba* en los diferentes meses de muestreo. Resultados obtenidos con el análisis SIMPER. CTB (%)= Contribución Porcentual.

Mes	Mayo			Junio			Julio			Agosto			Septiembre			Octubre		
Compuesto	BSC12	BSC9	BSC14	BSC12	BSC9	BSC14	BSC9	BSC11	BSC13	BSC12	BSC9	BSC13	BSC12	BSC9	BSC8	BSC13	BSC9	BSC15
CTB (%)	39.9	32.4	13.95	59.1	35.9	1.79	47.4	25.3	17.8	38.9	20.8	17.5	44.6	35	6.4	36	30.2	14.82
Mes	Noviembre			Diciembre			Enero			Febrero			Marzo			Abril		
Compuesto	BSC13	BSC9	BSC1	BSC12	BSC14	BSC9	BSC12	BSC9	BSC10	BSC12	BSC14	BSC9	BSC12	BSC9	BSC14	BSC12	BSC9	BSC14
CTB (%)	31.13	18.2	16.39	41.66	30.8	20.29	43.4	23.7	16.5	35.2	30.4	27.3	57.9	39	0.98	35.3	33.4	26.58

Cuadro 13. Compuestos característicos que definen la similitud y disimilitud en la agrupación de compuestos de *B. simaruba* en los meses pertenecientes a la temporada de lluvia y de seca. Resultados obtenidos con el análisis SIMPER. CTB (%) = Contribución Porcentual.

Temporada	Similitud								Disimilitud							
	Lluvia				Seca				Lluvia				Seca			
Compuesto	BSC13	BSC9	BSC12	BSC11	BSC9	BSC12	BSC14	BSC1	BSC6	BSC16	BSC8	BSC13	BSC14	BSC7	BSC11	BSC5
CTB (%)	16.3	15	12.5	12.3	14.7	11.08	9.37	9.2	8.65	7.81	7.74	7.7	7.59	7.25	7.04	6.83

En cuanto a *B. tomentosa*, el análisis UPGMA muestra una agrupación entre meses de lluvias con meses de sequía, por ejemplo, la resina de mayo fue muy parecida a la de junio y marzo, así como la de julio fue muy parecida a la de diciembre y enero (Figura 27A). De forma general, las resinas de los meses de la temporada de sequía son más parecidas entre ellos que las de los meses de lluvia. La resina de marzo fue la menos parecida a las de los otros meses. Con el nMDS se observó el mismo patrón de agrupación (Figura 27B). El valor del ANOSIM sugiere que no hay diferencias entre las muestras de resina colectadas en cada mes del año ($R=0.1463$; $p<0.126$).

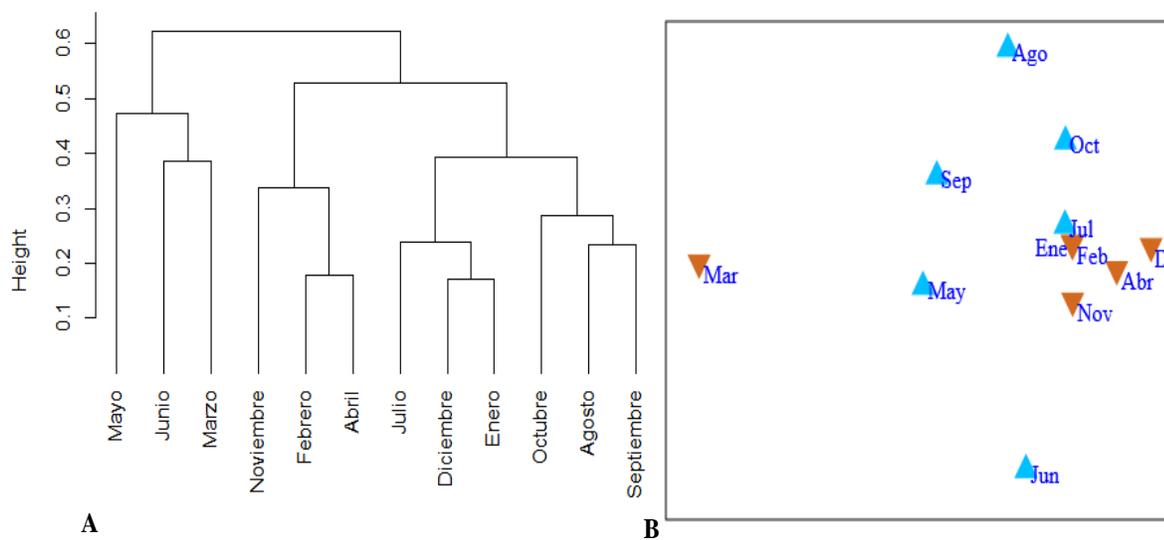


Figura 27. Análisis de agrupamiento por meses de muestreo de resina de *B. simaruba*. A) Análisis de agrupamiento mediante el método UPGMA. B) Análisis Multidimensional no Métrico (nMDS) Stress= 0.1286.

La contribución de los compuestos a la diferenciación o similitud entre los grupos del análisis SIMPER, fue diferente en cada mes. Especialmente, se observó que BTC9 y BTC11 son los que más contribuyeron a la similitud del perfil en los 12 meses (12 a 63 %) (Cuadro 14). Otros compuestos frecuentes son BTC13 que contribuyó durante 6 meses entre 19 y 75% y BTC12 entre 15 y 48 % durante cuatro meses. BTC11 particularmente no tuvo contribución significativa en 11 meses, sin embargo, durante junio fue el de mayor aporte a la similitud entre las muestras (69.79%). Referente a la estacionalidad, BTC9 (12 a 17%) fue el compuesto de mayor contribución en la similitud para la temporada de lluvias y de seca (Cuadro 15), mientras que los compuestos con

mayor aporte a la disimilitud entre grupos fueron BTC12 (10.09%), BTC13 (7.66%), BTC8 (7.55%).

Cuadro 14. Compuestos característicos que definen la similitud del perfil químico de la resina de *B. tomentosa* en los diferentes meses de muestreo. Resultados obtenidos con el análisis SIMPER. CTB (%)= Contribución Porcentual.

Mes	Mayo			Junio			Julio			Agosto			Septiembre			Octubre		
Compuesto	BTC9	BTC12	BTC1	BTC11	BTC9	BTC4	BTC13	BTC9	BTC14	BTC13	BTC9	BTC10	BTC13	BTC9	BTC14	BTC13	BTC9	BTC15
CTB (%)	63.16	24.85	4.32	69.79	27.69	2.09	25.95	22.7	10.49	75.4	12.63	7.83	48.1	39.96	5.9	39.54	32.03	13.42
Mes	Noviembre			Diciembre			Enero			Febrero			Marzo			Abril		
Compuesto	BTC9	BTC14	BTC10	BTC13	BTC9	BTC15	BTC13	BTC9	BTC15	BTC12	BTC9	BTC15	BTC12	BTC9	BTC14	BTC9	BTC12	BTC15
CTB (%)	15.27	14.12	13.75	21.7	18.87	11.86	19.13	16.96	15.55	21.18	18.28	11.11	48.4	43.08	7.16	19.07	15.13	10.58

Cuadro 15. Compuestos característicos que definen la similitud y disimilitud en la agrupación de compuestos de *B. tomentosa* en los meses pertenecientes a la temporada de lluvia y de seca. Resultados obtenidos con el análisis SIMPER. CTB (%)= Contribución Porcentual.

Temporada	Similitud								Disimilitud							
	Lluvia				Seca				Lluvia				Seca			
Compuesto	BTC9	BTC11	BTC13	BTC4	BTC9	BTC11	BTC14	BTC3	BTC12	BTC13	BTC8	BTC10	BTC15	BTC6	BTC5	BTC7
CTB (%)	16.9	16.9	12.9	11	12.2	12.15	10.82	7.87	9.59	8.07	7.98	7.76	7.75	7.45	7.26	7.05

7. 7. Asociación de la composición volátil de resinas de *Bursera* con su fenología y las variables ambientales

Considerando el propósito de determinar si las variables ambientales tienen influencia sobre la producción de terpenos volátiles durante las diferentes etapas fenológicas se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC).

De acuerdo al ACC, la precipitación, la humedad relativa y la temperatura en orden decreciente de importancia, fueron los factores que determinaron la composición de terpenos volátiles en *Bursera simaruba*. Para los compuestos detectados por CCF se observó un gradiente espacial alto (74%) que se relacionó al “eje 1”, mientras que un gradiente débil se relacionó al “eje 2”, en conjunto estos dos primeros ejes del análisis explican 94% de varianza total o de relación entre las variables ambientales y las características químicas de la resina. La variable que definió algunas fenofases como la de hojas maduras, desarrollo de frutos y frutos desarrollados fue la fueron la precipitación y la humedad. Se observó que la presencia de terpenos parece estar asociada a diferentes fases fenológicas, principalmente a las fenofases reproductivas, por ejemplo, se observó que el monoterpeno BSC15 parece estar más asociado a la fase de frutos desarrollados (FD) cuyo factor determinante fue la humedad, de forma similar el sesquiterpeno BSC4 parece estar más asociado a la fase de desarrollo de frutos (DF) durante la temporada de lluvias (Figura 28A).

En cuanto a los compuestos detectados por CG/MS los dos primeros ejes explican 90.8% del total de la varianza. En este caso no se observó una asociación clara entre las etapas reproductivas o vegetativas con la presencia de terpenos, tal parece que los sesquiterpenos están asociados a etapas fenológicas reproductivas como la de botón floral, flor abierta y frutos desarrollados, pero, también se encuentran asociados a fenofases vegetativas como la de brote foliar, hoja madura o la senescencia (Figura 28B), a su vez, las variables ambientales parecer no estar determinando su presencia. Los monoterpenos no muestran asociación alguna con las etapas fenológicas, pero sí parecen estar relacionados principalmente a la temperatura.

Por otra parte, la composición de terpenos volátiles en resinas de *B. tomentosa*, parece estar determinada en orden decreciente por la precipitación, la temperatura y la humedad relativa. Se observó un gradiente espacial alto (77%) en el “eje 1” y un gradiente espacial débil (19%) en el “eje 2”, en conjunto estos dos ejes explican el 96% de la varianza total.

La fenología de *B. tomentosa* parece responder a las variables ambientales de forma similar a *B. simaruba*. En caso contrario, la presencia de terpenos en *B. tomentosa* parece estar asociada tanto la fenología reproductiva como a la vegetativa (Figura 29A), un ejemplo de ello es que los monoterpenos BTC16, BTC13 parecen estar asociados a la fenofase de desarrollo de frutos (DF) así como BTC17 parecen asociado a la fenofase de frutos desarrollados (FD), mientras que los monoterpenos BTC11 y BTC3 parecen estar asociados a la fase de brotes foliares (BR) así como los compuestos BTC7, BTC2, BTC1 parecen estar más asociados a las hojas maduras (HM).

El ACC realizado con los compuestos detectados por CG/MS muestra un 84.3% de la varianza total explicada, siendo la precipitación la que define las etapas fenológicas de desarrollo de fruto y la de hoja madura, así como la humedad es el factor determinante de las etapas reproductivas (BT, FA y FD). De forma similar a lo observado con *B. simaruba* no parece haber una asociación clara entre la fenología y la presencia de terpenos volátiles en la resina de *B. tomentosa*, tampoco parece haber una relación directa entre las variables ambientales y los compuestos, la única asociación se observó en algunos sesquiterpeno con relación a la senescencia (Figura 29B).

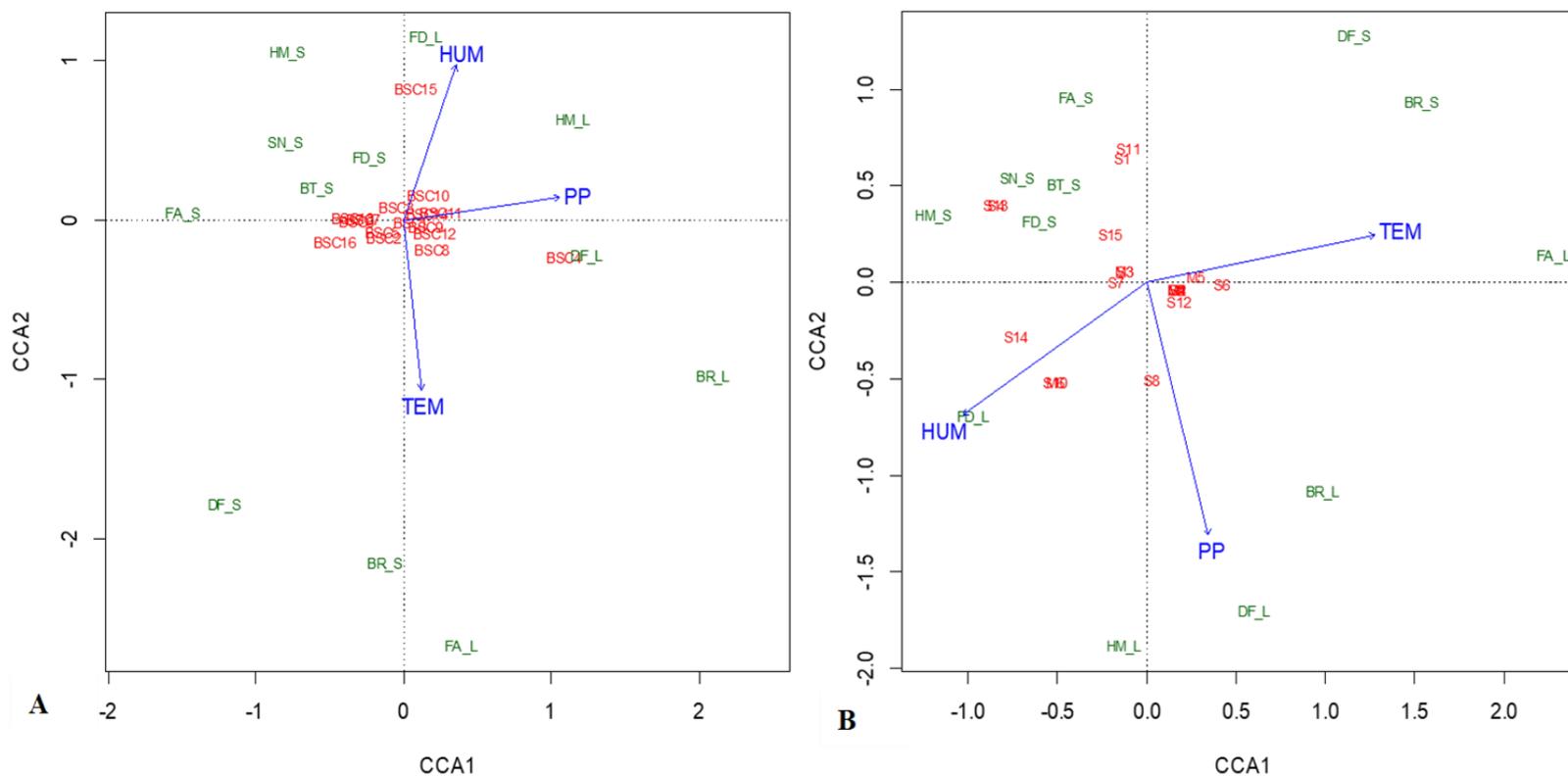


Figura 28. Análisis de Correspondencia Canónica. A) compuestos detectados por CFF en la resina de *B. simaruba* colectada en un ciclo anual con determinadas características ambientales y fenológicas. Eje 1= 74.8%; eje 2= 19.7%, $p = 0.26$). B) compuestos detectados por GC/MS. Eje 1= 50.5%; eje 2= 40.27%.

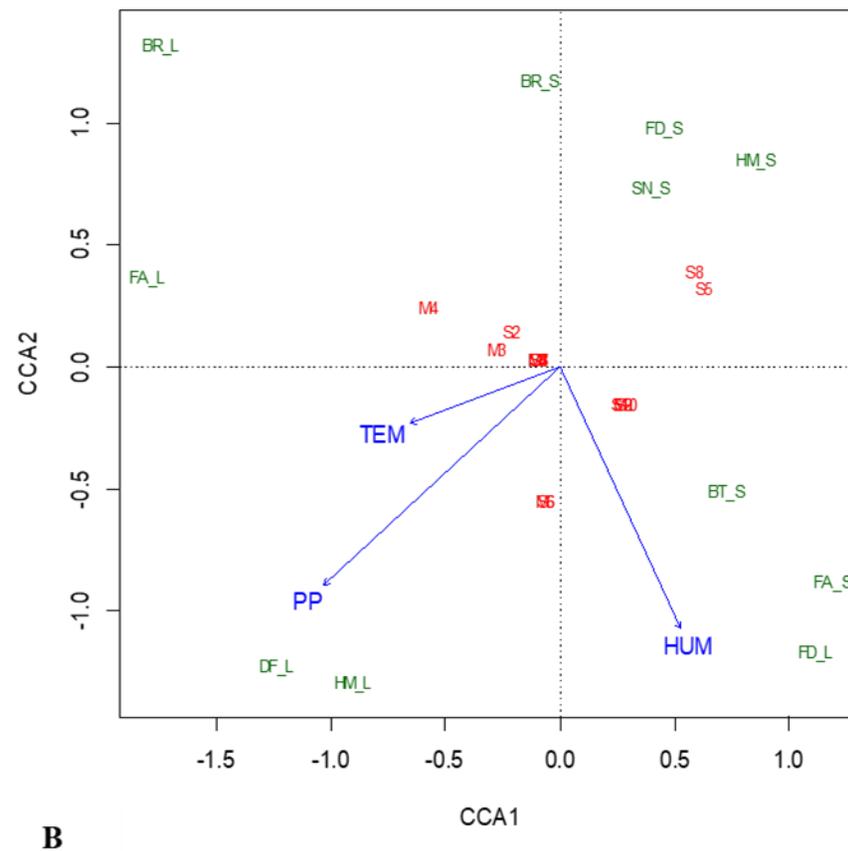
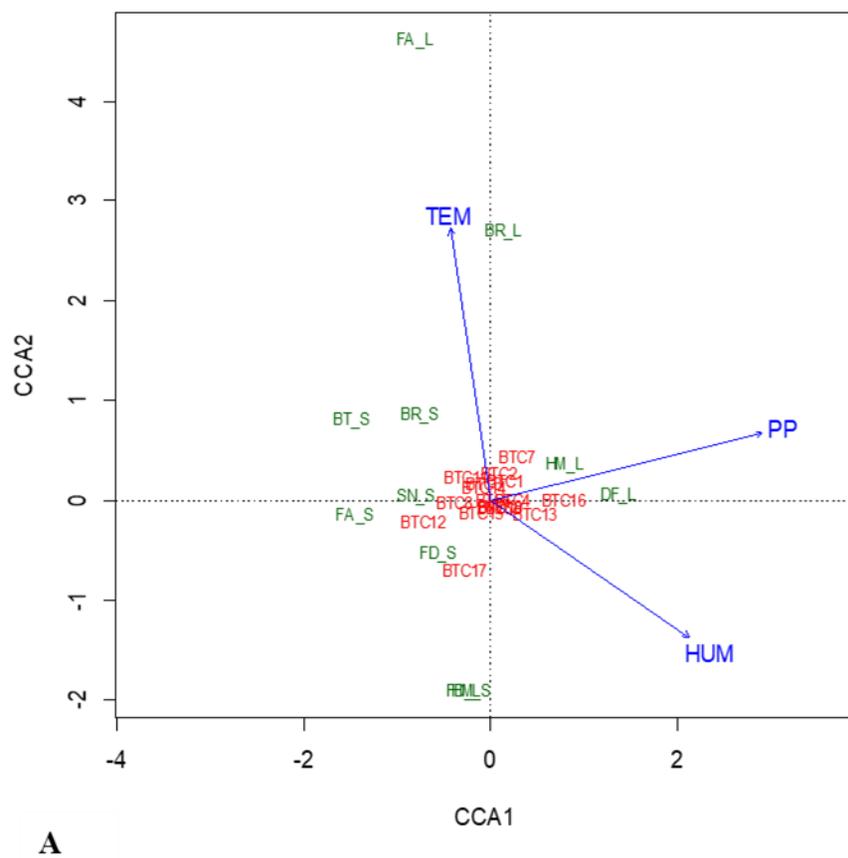


Figura 29. Análisis de Correspondencia Canónica. A) compuestos volátiles detectados por CFF en la resina de *B. tomentosa* colectada en un ciclo anual con determinadas características ambientales y fenológicas. Eje 1= 77.04%; eje 2= 19%. B) compuestos detectados por GC/MS. Eje 1= 53.3%, eje 2= 31%.

VIII. DISCUSIÓN

Los copales (del nahuatl *copalli*, incienso) son resinas aromáticas que se distinguen entre sí por sus aromas, colores y consistencias, los más comunes y conocidos se recolectan de los tallos de los árboles de las Burseráceas, las características de las resinas dependen del metabolismo especializado de la especie de la que se extrae (Case et al., 2003; Langenheim, 2003; De-la Cruz-Cánizares et al, 2005; Montúfar, 2007). En este estudio se encontró que las resinas de *Bursera simaruba* (mulato) y *B. tomentosa* (copal) difieren en los volúmenes producidos y en sus características organolépticas (color, olor y textura).

Evidencias filogenéticas señalan que estas especies pertenecen a secciones diferentes dentro del género, el grupo simaruba (sección *Bursera*), al que pertenece *B. simaruba* es generalmente pobre productor de resina, en tanto que el grupo copallifera (sección *Bullockia*) que incluye a *B. tomentosa* produce volúmenes altos (Becerra y Venable, 1999; Becerra, 2003; Espinosa et al., 2006; Marcotullio et al, 2018), datos que contradicen nuestros resultados, pues en este caso se observó que *B. simaruba* produjo casi el doble de resina que *B. tomentosa* ($\bar{x}= 14.4$ y $\bar{x}= 7.32$ g.cm⁻³). Estas diferencias entre las secciones no han sido evidenciadas sólidamente. Para la sección *Bullockia* se ha observado volúmenes de resinas similares entre las especies *B. bipinnata*, *B. glabrifolia* y *B. jorullensis* (313.4, 260.7 y 284 g/herida; $p>0.05$) (Cruz-Cruz et al., 2017), sin embargo, no hay un estudio similar en la sección *Bursera* que permita comparar las cantidades de resina producidas entre estas dos secciones del género.

Tradicionalmente la resina de *B. tomentosa* es usada como incienso, debido a que su olor es más acentuado, inclusive es llamada como estoraque, un sinónimo usado para las resinas aromáticas de otras especies botánicas (Miranda, 2015). En tanto que la resina de *B. simaruba* tiene usos que no consideran sus características odoríferas, entre ellos como sustituto de pegamento para unir piezas de vidrio, loza y porcelana; también se usa para la fabricación de lacas y barnices (Rzedowski y Guevara-Féfer, 1992; Vázquez-Yanes et al., 1999; Tropical Plants Database, 2019).

Varios autores han señalado la importancia de valorar los atributos ecológicos y el uso etnobotánico de los copales (Case et al, 2003; Peters et al., 2003; Cruz-León et al., 2006), no obstante, no se encuentran datos de estudios sistematizados sobre el método de extracción y los volúmenes producidos que permitan a las comunidades tener un plan de manejo para su aprovechamiento. Tradicionalmente los productores copaleros asocian una mayor producción de resina a la temporada de lluvias, pues según su percepción las lluvias y nutrientes disponibles

permiten que los árboles exuden más goma y se repongan mejor de la recolecta, en tanto que si se extrae en temporada de secas las plantas producen menos y reducen gradualmente su producción (Cruz-León et al., 2006; Purata-Velarde y León Martínez, 2008).

En contraste, hay escasos reportes en un reducido número de especies para confirmar estas percepciones copaleras y los reportados han considerado poco la estacionalidad y menos aún los aspectos fenológicos y ambientales, los cuales son relevantes ya que el metabolismo de las plantas es afectado por estas variables inherentemente conjuntas (Cruz-León et al., 2006; Purata-Velarde y León-Martínez 2008; Leyva et al., 2013; Montúfar-López, 2015; Cruz-Cruz et al., 2017; Moore et al, 2014; Ochoa-López et al, 2015). De formar particular la fluctuación en el volumen de la resina va acompañada también de sus características cualitativas cuyas variaciones suceden a menudo en fases ontogénicas y a través de ciclos circadianos y anuales (Lagenheim 2003).

Por ello en este trabajo la fenología de las dos burseras de estudio fue caracterizada, ambas resultaron de follaje caducifolio, de floración breve, de formación de fruto intermedio y de maduración de frutos extendida (> cinco meses), algo que es común en el género, pero cuyos datos no se han sistematizado lo suficiente (Rzedowski et al., 2005; Bezaury-Creel, 2010; Rojas-Rodríguez y Torres-Córdoba, 2011; Berdugo-Lattke y Rangel-Ch, 2014). Estas características fenológicas estuvieron asociadas a las variables ambientales de la estacionalidad de la SBC (van Schaik et al, 1993; Fenner, 1998; Korner y Basler, 2010). Por ejemplo, la brotación foliar y floración sucedieron rápidamente durante el cambio de estación (finales de la sequía-inicio de las lluvias), el desarrollo de las hojas y frutos ocurrió a la par de las lluvias, mientras que la senescencia y parte de la maduración de los frutos sucedieron durante la sequía. Este tipo de fenología resulta recurrente en la Selva Baja Caducifolia (SBC), por ejemplo, van Schaik et al., (1993) señalan que los climas tropicales muestran un patrón predecible anual, muchas plantas como las burseras producen nuevas hojas y flores en “ráfaga” en vez de hacerlo continuamente, este patrón sugiere que los cambios fenológicos representan una adaptación a factores abióticos. Para *B. simaruba* y *B. tomentosa* están serían las primeras descripciones puntuales de su fenología completa.

Fue posible encontrar asociaciones ambiente-fenología específicas, por ejemplo, *B. simaruba* en su etapa de botón floral y flor abierta estuvo asociado positivamente con la temperatura, mientras que la fructificación (formación y maduración) fue correlacionada negativamente con esta misma variable. Para *B. tomentosa* las etapas de botón floral y flor abierta se correlacionaron con la humedad y con la precipitación (respectivamente), por su parte la

formación de frutos mantuvo una mayor correlación positiva con la precipitación y la maduración de frutos estuvo inversamente relacionada con la temperatura. De la fenología vegetativa de ambas especies, las etapas de brote foliar y hoja madura mostraron correlaciones positivas con la temperatura y humedad, a su vez la senescencia estuvo inversamente relacionada con la precipitación, ello sugiere que cada variable ambiental contribuye de forma específica a la modulación de la fenología de las burseras.

Algunos estudios han afirmado que la temperatura es el principal motor de los eventos fenológicos (Samach y Wigge, 2005; Penfield, 2008), que las precipitaciones, la irradiación solar y los nutrientes en el suelo son causas próximas (van Schaik et al., 1993; Wright y van Schaik, 1994; Williams-Linera y Meave, 2002; Pañuelas et al., 2004; Neil y Wu, 2006) y que la humedad relativa es un desencadenante secundario, particularmente de la floración (Pavón y Briones, 2001; Zipf y Primack, 2017). Aunque el efecto de la humedad sobre los eventos fenológicos no está claro (Zipf y Primack, 2017), se sabe que cuanto más largo es el periodo seco hay menor humedad en los tejidos y por ende hay una mayor necesidad de los árboles para alcanzar la humedad requerida e iniciar eventos fenológicos, sobre esto Laube et al., (2014) plantean que a medida que la temperatura aumenta (en temporada de sequía), la humedad del aire también lo hace, y dado que el transporte activo de agua en los arboles es bajo durante este periodo, la única disponibilidad de agua posiblemente provenga de la humedad relativa del aire, de manera que los tejidos se rehidratan a partir de la densidad de agua en el aire promoviendo el desarrollo foliar (Monteith, 1995; Laube et al., 2014). Ello explicaría, por ejemplo, porque la brotación foliar altamente sincronizada de las burseras sucede durante el cambio estacional de la SBC, en donde se presentaron temperaturas y humedades altas.

La similitud en las fenologías entre las burseras no se reflejó del todo en el volumen y características químicas de sus resinas. La producción resínica mostró escasa variabilidad mensual durante el año, coincidiendo su mayor producción en febrero, pero mientras que para *B. tomentosa* la estacionalidad (lluvias vs sequia) fue determinante para un mayor volumen de exudado, para *B. simaruba* no. Esto pone de manifiesto que en todo caso la percepción de los copaleros no coincide con nuestros datos, dado que la recolecta se debería realizar en febrero para *B. simaruba*, casi en el punto álgido de la estación seca, o en cualquier mes de esta estación para *B. tomentosa*. Cruz-Cruz et al, (2017) también señalan que las extracciones deben realizarse en la estación de lluvias, sus obtenciones sistematizadas de los copales *B. bipinnata*, *B. glabrifolia* y *B. jorullensis* en la SBC del

municipio de San Pedro Juchatengo, Oaxaca, tienen una alta producción de resina durante el verano con lluvias pero sin diferencias entre los meses muestreados (julio, agosto, septiembre y octubre) y entre las especies, sin embargo, los autores no realizaron mediciones en la estación opuesta, lo que imposibilita verificar tal afirmación (Cruz-Cruz et al., 2017). Considerando el tamaño de la herida realizado al árbol por estos autores (15 cm longitud x 1cm ancho x 0.5 cm profundidad), la máxima producción reportada (15-20 g.cm³) es parecida a la de las burseras estudiadas, pero en la estación seca (hasta 15-29 g.cm³). El estudio anual con *Protium spruceanum* un género cercano a *Bursera*, señala que la producción de resinas fue también mayor durante las lluvias en la selva amazónica brasileña (Machado et al, 2003).

Además del volumen de resinas deben considerarse los componentes químicos responsables del aroma y consistencia, los cuales le dan significancia ecológica y atributos para su aprovechamiento antropocéntrico (Langenheim, 2003; Linares y Bye, 2008; Quiroz-Carranza y Magaña, 2015; Cruz-Cruz et al., 2017). La resina, posee de forma general dos componentes, uno volátil y otro de consistencia fija, ambos de naturaleza predominantemente terpénica (Moore, 1993; Langenheim, 1990; Wanke et al., 2001; Langenheim, 2003; Gigliarelli et al., 2015). En este trabajo se caracterizó el perfil volátil, el cual generalmente proporciona las propiedades de defensa y la fragancia característica para su utilización tradicional (Langenheim, 1990; Paré y Tumlinson, 1996; Becerra et al., 2001; Langenheim, 2003; Daly et al., 2010; Llanos et al., 2010).

Las resinas de *B. simaruba* y *B. tomentosa* tuvieron en algún momento una riqueza de hasta 15 y 16 compuestos volátiles respectivamente, este conjunto varió irregularmente. Hay un grupo permanente constituido de un número bajo de moléculas (3/5 y 5/7) y otro grupo “movible” cuyo número es más amplio (13/16 y 12/10) y hasta algunas veces de presencia exclusiva en ciertos meses, todo ello hace que el “pool” acumulado anual de volátiles puede llegar hasta 21 moléculas, un conjunto de aromas dinámico a lo largo del año.

Los volátiles de ambas resinas provienen casi completamente de la ruta metabólica de los terpenos, en *B. simaruba* el grupo permanente está constituido por los monoterpenos α -pineno, D-limoneno, 3-careno y los sesquiterpenos α -copaeno, cariofileno, humuleno, germacreno-D, mientras que en *B. tomentosa* predominan los monoterpenos ciclofencheno, α -pineno, 3-careno y los sesquiterpenos α -copaeno, cariofileno, humuleno y germacreno-D. Varios de estos metabolitos poseen propiedades antimicrobianas o insecticidas (Maffei, 2010) lo que tal vez justificaría su presencia constitutiva. Por ejemplo, se ha identificado que α -pineno, limoneno, β -cariofileno y α -

humuleno son compuestos constitutivos o inducidos formados en tricomas glandulares, conductos resiníferos o en tejidos dañados y que repelen a varios herbívoros, también poseen actividades analgésicas, antiinflamatorias, antioxidantes y anticancerígenas (Legault y Pichette, 2007; Maffei, 2010). Germacreno-D, es una molécula con propiedades antibacterianas, cuya frecuencia en el género *Bursera* lo ha llevado a ser sugerido un rasgo antiguo (Noge y Becerra, 2009; Essien et al., 2016).

La presencia de perfiles constitutivos y movibles (inducidos o no) es una estrategia ecológica común en las plantas, que le permite optimizar recursos frente al estrés abiótico o biótico (Keeling y Bohlmann, 2006; Moreira et al., 2009; Holopainen y Gershenzon, 2010; Maffei, 2010; Bautista-Lozada et al., 2012; Moore et al., 2014; Keefover-Ring et al., 2016). Resinas con mezclas de mayor diversidad de volátiles proporcionarían versatilidad ecológica a las plantas que las producen, ya que como sucede con otros metabolitos de defensa, confieren una protección ante una mayor gama de herbívoros o patógenos (Becerra et al., 2001; Lagenheim, 2003; Gershenzon y Dudareva 2007; Jurgens y Viljoen, 2010; Zulak y Bohlman, 2010; García-Rodríguez et al., 2012; Drescher et al., 2014), esta mayor quimiodiversidad y alta concentración es más eficiente para contener la resistencia de los enemigos naturales en comparación con los compuestos individuales o mezclas de baja diversidad en concentraciones bajas y/o altas que conllevan a la pérdida de la efectividad de las defensas químicas (Cates 1996; Castellanos y Espinosa-García, 1997; García-Rodríguez et al., 2012; Drescher et al., 2014). Los aromas también son defensas indirectas ya que pueden atraer parasitoides o depredadores de los herbívoros que atacan la planta, (Paré y Tumlinson, 1996; Becerra et al., 2001; Arimura et al., 2005; Keeling y Bohlmann, 2006; Holopainen y Gershenzon, 2010; Maffei, 2010; Kessler y Heil, 2011). Según Kessler y Kalske, (2018), un patrón de incremento temporal en la quimiodiversidad puede exponer una variación genética que no se observa cuando solo se expresan los compuestos constitutivos.

Mientras que para ambas especies el conjunto permanente la proporción de monoterpenos y sesquiterpenos es equitativa (1:1), en el conjunto movable la proporción es de un monoterpeno por dos sesquiterpenos (1:2) para *B. simaruba* y de 1:3 para *B. tomentosa*, señalando que la ruta sesquiterpénica aporta la mayor riqueza movable, siendo la ruta monoterpénica más estable, menos rica, pero con mayor abundancia. Esta proporción de terpenoides se debe principalmente a la actividad enzimática, disponibilidad de acetyl-CoA, ATP y NADPH o incluso a la diferenciación morfológica y compartimentación celular que regulan la biosíntesis de este tipo de compuestos

(Moore, 1993; Tholl, 2006; Zulak y Bohlmann, 2010). Estos factores conllevan a que la composición de la resina sea dinámica y responda ante cualquier tipo de estrés ambiental al cual el árbol este expuesto (Dudareva et al., 2004; Zulak y Bohlmann, 2010).

Biosintéticamente ambos tipos de terpenos están constituidos de los mismos precursores dimetil alil difosfato (DMPP) e isopentenil difosfato (IPP), los cuales se forman en rutas y en sitios celulares diferentes, el DMPP e IPP originan a los monoterpenos a través de la ruta desoxixilulosa-5-fosfato (MEP) en los cloroplastos y los de los sesquiterpenos por la vía del mevalonato (MVA) en el citoplasma (Moore, 1993; Holopainen, 2004; Maffei, 2010). Ello sugiere que hay un control independiente para cada tipo de volátil de la resina de las burseras. Aunque también se considera que puede haber intercambio y/o cooperación entre las dos vías o que ambas operen bajo diferentes condiciones fisiológicas dentro de la célula, que dependen de su estado de desarrollo, aunque, este proceso de intercambio no es muy claro (Wanke et al, 2001). En el caso de las burseras se esperaría que, al no ser vías completamente autónomas, hubiera un intercambio de IPP entre los cloroplastos y el citosol, regulando temporalmente la mayor diversidad de sesquiterpenos o la mayor abundancia de monoterpenos (Moore, 1993; Wanke et al., 2001).

Un balance entre la tasa de biosíntesis y de degradación puede controlar la acumulación de cualquier molécula (Trapp y Croteau, 2001; Vivanco et al., 2005; Keeling y Bohlmann, 2006;). En la economía de la planta es importante el recambio de terpenos; ya que una rápida tasa de recambio incluye la catabolización a metabolitos primarios, la liberación al ambiente, la interconversión biosintética intra e interterpenos, las reacciones de conjugación y la polimerización, todo ello afecta el costo de mantener una concentración dada de compuestos defensivos (Gershenzon 1994a, b; Kesselmeier y Staudt, 1999; Keeling y Bohlmann, 2006; Oikawa y Lerdau, 2013; Jiang et al., 2018; Mozzafar et al., 2018). Desde una perspectiva metabólica, los terpenoides se han visto como productos finales estables, aunque Burbott y Loomis, (1969) y Staud et al., (2000) demostraron un rápido recambio de monoterpenos. Este movimiento de número y abundancia de volátiles afecta las propiedades físicas y defensivas de la resina, volviéndola más fluida y aromática, permitiendo el movimiento de los componentes no volátiles más viscosos (di y triterpenoides), por su parte los no volátiles aumentan la viscosidad y la velocidad de cristalización (endurecimiento) de la resina (Langenheim, 1990; Becerra et al., 2001; Trapp y Croteau, 2001; Langeheim, 2003). La proporción entre la fracción volátil/no volátil afecta la velocidad del flujo de resina y con ello la capacidad de

la resina para atrapar e inmovilizar enemigos o cubrir heridas en troncos de árboles (Phillips y Croteau, 1999; Trapp y Croteau, 2001; Langeheim, 2003).

Existen pocos estudios que detallan el efecto de la estacionalidad sobre la biosíntesis de terpenos, por ejemplo Suffredini et al., (2016) y Mbakidi-Ngouaby, (2018) concluyen respectivamente que los terpenos de *Osteophloeum platyspermun* (Myristicaceae) y *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae) se incrementan durante la primavera y verano, otros más señalan que el estrés abiótico y biótico aumentan la emisión de compuestos volátiles (Niinemets et al., 2004; Rupa y Sanati, 2005; Tholl, 2006; Holopainen y Gershenson, 2010; Korner y Basler, 2010; Oikawa et al., 2013; Verma y Shukla, 2015; Jiang et al., 2018). La influencia de estos factores sobre la biosíntesis de volátiles es una cuestión compleja de responder, más aún con rutas que compiten por los recursos biogénicos (Moore, 1993; Maffei, 2010; Dudareva et al., 2013). ¿Qué es entonces, lo que modula la quimiodiversidad de las resinas de *Bursera*? Acaso ¿son los mismos factores que definen su fenología? Para los volátiles resínicos las rutas dependerían en primer momento de la tasa fotosintética, que en una primera instancia debería realizarse en las hojas, pero las burseras (incluyendo las estudiadas), tienen hojas caducifolias (Orwa et al., 2009; Berdugo-Lattke y Rangel-Ch, 2014), por lo que los recursos para la formación de volátiles estarían disponibles solo en una mitad del año (estación de lluvias). Sin embargo, las características de la corteza del tallo de *B. simaruba* (exfoliante y verde), le permiten ser fotosintéticamente activas y con ello ser una fuente de carbono permanente para el metabolismo especializado (Daly, 1993; Daly et al., 2011; Castro y Torrecilla, 2013; Dudareva et al., 2013).

Sobre ello, los resultados sugieren que además de algunas condiciones de la estacionalidad de la Selva Baja Caducifolia del Área Natural Villa Allende (estrés hídrico y térmico) que prevalecen durante la mitad del año, la fenología juega un papel importante en la composición volátil de las resinas de las burseráceas. Por ejemplo, se observó que la precipitación, humedad y temperatura parecen influir de manera general sobre la presencia de algunos monoterpenos y sesquiterpenos en la resina de *B. simaruba* y *B. tomentosa*, entretanto, la fenología parece tener mayor influencia sobre la composición volátil; la fenología reproductiva, así como las fenofases de desarrollo de frutos (DF) y frutos maduros (FM) influyen mayormente sobre la presencia de monoterpenos y sesquiterpenos, mientras que la de botón floral influyen para que la resina sea rica en sesquiterpenos. En tanto que, todas las etapas de la fenología vegetativa parecen influir sobre la mayor presencia de sesquiterpenos.

La diversidad fitoquímica es una característica sobresaliente del aroma de las resinas, la mayor diversidad de *B. simaruba* ocurrió durante la temporada de lluvias, específicamente en agosto y octubre, mientras que en *B. tomentosa* se observó durante la temporada de sequía, particularmente en el mes de enero. Esto significa que las rutas biosintéticas responsables de la parte volátil (aromática) responden de forma distinta en estas especies ante algún factor externo como las condiciones cambiantes

del clima.

De forma similar, en otros géneros de la familia Burseraceae también se ha observado que algunos factores influyen más que otros sobre su composición volátil, por ejemplo, Carvajal et al., (2016) identificaron que en *Protium colombianum* la composición química no varió significativamente con el tiempo, pero, sí de acuerdo a la zona de origen, siendo las precipitaciones el factor principal de influencia, en caso contrario, Bentes-Machado et al., (2003), señalando una variación estacional en el volumen y composición de la resina de *Protium spruceanum* a lo largo del año. Un hecho que destaca es que en ambos casos predominaron los monoterpenos.

Por otra parte, aunque en este trabajo se observó que la producción de resina está más relacionada con la fenología que con las condiciones ambientales, no quiere decir que sea una respuesta única de las condiciones que inducen la producción de resina, pues todas las variables actúan conjuntamente sobre el volumen y composición química de las resinas en cada individuo (Figueiredo et al., 2008; Holopainen y Gershenzon, 2010), por otro lado, hay que considerar que no se tomaron en cuenta variables que influyen en la producción de resinas como por ejemplo, los antecedentes genéticos o los estados de desarrollo de la especie, algún tipo de estrés no visible al que estuviera expuesta la planta o bien variables dendrométricas, anatómicas o fisiológicas (da Silva- Rodríguez-Correa et al., 2013; Rodríguez et al, 2014).

La liberación de las resinas, obedece invariablemente a algún tipo de respuesta ante el daño mecánico que se pueda ocasionar a la planta (tamaño y posición de la herida), la cantidad de exudado liberado está relacionado también con los procesos fisiológicos y las características anatómicas del individuo, sobre ello, Messeri y Saya (1960) explican el mecanismo del flujo de resina en algún evento dañino, incluyendo: 1) un aumento rápido de la turgencia celular que conduce a la oclusión del interior del canal resínico por el hinchamiento de sus células epiteliales, el fenómeno tiene lugar relativamente lejos de la herida, donde los tejidos aún están vivos y se acompaña de una hipersecreción de resina; 2) la emulsificación de la resina en el agua del

citoplasma celular, su desplazamiento y su exudación a través de las membranas hacia el interior del canal; 3) la deshidratación total de las células y embalsamamiento de sus membranas por la resina, en esta etapa el flujo de resina parece cesar y por lo tanto parece que está controlado por el contenido de agua en las células secretoras.

Finalmente, hay que subrayar que este estudio es el primer acercamiento a la evaluación de la variabilidad de la producción de resina y del conocimiento de su composición química volátil en especies de *Bursera* a lo largo de un ciclo anual en condiciones de la SBC, da a conocer el efecto de la estacionalidad y la fenología sobre estos dos aspectos y permite sugerir que la época de recolecta no se restringe a la época de lluvias, de acuerdo a los tiempos de mayor producción de resina, la extracción controlada del exudado garantizará la conservación de las selvas bajas caducifolias en las que se encuentran estas especies.

IX. CONCLUSIONES

Bursera simaruba produjo invariablemente mayor volumen de resinas que *B. tomentosa*, no teniendo relación señalada a las secciones del género. En ambas especies la mayor cantidad de resina se obtuvo durante el mes de febrero (temporada de sequía) y el menor volumen durante julio (temporada de lluvia), solo *B. tomentosa* mostró diferencias en los volúmenes entre las estaciones de lluvia y sequía.

El rendimiento resínico tuvo una asociación de baja a moderada con los factores ambientales y de moderada a alta relación con la fenología. Específicamente el volumen de resina en *B. simaruba* estuvo más asociado a fenofases vegetativas y *B. tomentosa* a fenofases reproductivas.

La composición volátil de ambas resinas tuvo una riqueza de entre 16-21 moléculas de naturaleza casi completamente terpénica y conformada por dos grupos, un número fijo de moléculas –predominado por monoterpenos- y un conjunto móvil de sustancias predominado por sesquiterpenos. Los monoterpenos se detectaron en menor número, pero de mayor concentración, mientras que los sesquiterpenos son más numerosos, pero con menor proporción. Esta diversidad fitoquímica le confiere el aroma característico a la resina.

El grupo de compuestos constantes, que fue común en ambas especies y que caracteriza el aroma está compuesto principalmente por las moléculas α -pineno y 3-careno (monoterpenos) y α -copaeno, cariofileno y germacreno-D (sesquiterpenos), estos compuestos tienen varias actividades biológicas que además de primordiales para las relaciones ecológicas de la planta también amplía su valor de uso.

La conjunción de mayor volumen de resinas y diversidad de volátiles fue diferente entre las *Burseras*. *B. tomentosa* exudó más resina y con una quimiodiversidad volátil más alta durante la sequía, mientras que *B. simaruba* lo hizo más durante la temporada de sequía, pero con una mayor diversidad fitoquímica durante la temporada de lluvias.

La precipitación y la humedad parecen ser los principales desencadenantes de la fenología vegetativa y reproductiva. Las fenofases estacionales más evidentes fueron la foliación (que ocurre durante la temporada de lluvias) y la senescencia/caducidad (que sucedió durante la temporada de sequía). La fenología reproductiva se distinguió por tener periodos breves de floración y la fructificación por ser una etapa fenológica extendida.

La composición de terpenos volátiles en resinas de *Bursera* parece estar relacionada a la precipitación y la humedad, así mismo está asociada a eventos fenológicos específicos, particularmente a fenofases reproductivas (desarrollo de frutos y frutos desarrollados).

X. CONSIDERACIONES FINALES

La extracción de resina de las burseras es una actividad económica primaria en México de baja frecuencia, sin embargo, las comunidades copaleras no cuentan con planes de manejo que garanticen su aprovechamiento adecuado. El estudio de las características físicas y químicas de las resinas de los copales contribuye al desarrollo de procedimientos para el aprovechamiento sustentable de estos bienes naturales y proporciona argumentos que evitan la sobreexplotación y el deterioro de los ecosistemas que alojan a las burseras resinosas.

En este estudio se consideraron como atributos sobresalientes de las resinas de *Bursera simaruba* y *B. tomentosa*, el volumen exudado y su composición volátil. Estos atributos además permiten determinar la relevancia ecológica para la planta, que está asociada a eventos fenológicos y a las variables ambientales anuales, el primero es importante por el rendimiento económico que los copaleros pueden obtener y el segundo es el que determina el aroma por el cual son procuradas.

Por otro lado, también es necesario realizar evaluaciones sensoriales que determinen si la mayor diversidad de volátiles –que hipotéticamente si- se refleja en una resina más aromática en su uso tradicional o en sus propiedades biológicas.

Finalmente, es importante señalar que deben sumarse esfuerzos para implementar estudios etnobotánicos, fisiológicos y ecológicos, para optimizar los procesos de extracción de la resina que colabore a la conservación de los recursos naturales resínicos.

XI. LITERATURA CITADA

- Aguirre-Mendoza, Z. 2013. Guía de métodos para medir la biodiversidad. Universidad Nacional de Loja. Loja, Ecuador. 74 pp
- Alonso-Peña, J. R. 2011. Manual de Histología Vegetal. Ediciones Mundi-Prensa. España. 326 pp
- Anaya-Lang, A. L. 2003. Ecología Química. Editorial Plaza y Valdés. México. 349 pp
- Arias, D., Dorado, O. y B. Maldonado. 2002. Biodiversidad e importancia de la selva baja caducifolia: La Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. CONABIO. Biodiversitas. 45: 7-12
- Arimura, G., Kost, C., Boland, W., 2005. Herbivore-induced, indirect plant defences. *Biochimica et Biophysica Acta-Molecular and Cell Biology of Lipids* 1734, 91–111.
- Bautista-Lozada, A., Bravo-Monzón, A. E. y F. J. Espinosa-García. 2012. Importancia Ecológica de la Emisión de Compuestos Volátiles Vegetales. En: Rojas, J. C. y E. A. Malo (eds.). *Temas Selectos en Ecología Química de Insectos*. El Colegio de la Frontera Sur. México. 446 pp
- Becerra, J. X. 1994. Squirt-gun defense in *Bursera* and the chrysomelid counterploy. *Ecology*. 75, 1991–1996.
- Becerra, J. X. y D. L. Venable. 1999. Nuclear Ribosomal DNA and its Implications for Evolutionary Trends in Mexican *Bursera* (Burseraceae). *American Journal of Botany*. 86 (7): 1047-1057
- Becerra, J. X., Venable, D. L., Evans, P. H. y W. S. Bowers. 2001. Interaction Between Chemical and Mechanical Defenses in the Plant Genus *Bursera* and Their Implications for Herbivores. *AMER. ZOOL.* 41: 865-876
- Bentes-Machado, L., Zoghbi, M. G. B. y E. H. A. Andrade. 2003. Seasonal variation in the composition of the essential oils from the leaves, thin branches and resin of *Protium spruceanum* (Benth.) Engl. *Flavour and Fragrance Journal*. 18: 338-341
- Berdugo-Lattke, M. L. y J. O. Rangel-Ch. 2014. Composición Florística del Bosque Tropical Seco del Santuario “Los Besotes” y Fenología de especies Arbóreas Dominantes (Valledupar, Cesar, Colombia). *Colombia Forestal*. 18 (1): 81-103
- Bezaury-Creel, J. 2010. Las Selvas Secas del Pacífico Mexicano en el context mundial. En: Ceballos, E., Martínez, L., García, A., Espinosa, E., Bezaury, E. y R. Dirzo (eds). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservacion de las selvas bajas caducifolias*. CONABIO. México. Pp 21-40
- Biblioteca de Medicina Tradicional Mxicana (BDMTM). 2009. Copal. UNAM. www.medicinatradicionalmexicana.unam.mx/termino.php?l=1&t=copal
- Borchert, R. 1994. Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest. *Ecology*. 75 (5): 1437-1449
- Borchert, R., Rivera, G. y W. Hagnauer. 2002. Modification of Vegetative Phenology in a Tropical Semi-deciduous Forest by Abnormal Drought and Rain. *BIOTROPICA*. 34 (1): 27-39 77

- Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*. 21: 22-35
- Burbott, A. J. y W. D. Loomis. 1969. Evidence for metabolic turnover in peppermint. *Plant Physiology* 44: 173–179
- Carmona, R., Quijano-Celis, C. E. y J. A. Pino. 2009. Leaf Oil Composition of *Bursera graveolens* (Kunth) Triana et Planch. *Journal of Essential Oil Research*. 21-: 387-389
- Carvajal, D., Alvarez, R. y E. Osorio. 2016. Chemical variability of essential oils of *Protium colombianum* from two tropical life zones and their in vitro activity against isolates of *Fusarium*. *Journal of Pest Science*. 89: 241-248
- Case, R. J., Tucker, A. O., Maciarello, M. J., Wheeler, K.A. 2003. Chemistry and ethnobotany of commercial incense copals, copal blanco, copal oro, and copal negro, of North America. *Econ. Bot.* 57,189–202
- Castellanos, I. y F. J. Espinosa-García. 1997. Plant Secondary Metabolite Diversity as a Resistance Trait against Insects: a Test with *Stophilus granarius* (Coleoptera: Curculionidae) and Seed Secondary Metabolites. *Biochemical Systematics and Ecology*. 25 (7): 591-602
- Castro-Moreno, M., Tinoco-Ojangurén, C. L., Cruz-Ortega, M. R. y A. R. González-Esquinca. 2013. Influence of seasonal variation on the phenology and liriodenine content of *Annona lutescens* (Annonaceae). *Journal of Plant Research*. 126: 529-537
- Castro, M. E. y P. Torrecilla. 2013. Estudio de la epidermis foliar en algunas especies de *Bursera* Jacq. Ex L. (Burseraceae) y sus implicaciones taxonómicas. *Acta Botánica Mexicana*. 105: 11-29
- Castro-Laportte, M. 2013. Estudio taxonómico del género *Bursera* Jacq. Ex. L. (Burseraceae) en Venezuela. *ERNSTIA*. 23 (2): 125-169
- Choat, B., Ball, C. M., Luly, B. J. y J. A. M. Holtum. 2005. Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees*. 19: 305-311
- CONABIO. 2013. *Copales, diversidad y cultura*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, primera reimpresión, Mexico.
- CONANP. 2017. Estudio y análisis para determinar la categoría de Área Natural Protegida acorde a la Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente. Zona Protectora Forestal Vedada, Los Terrenos Forestales de Villa Allende. Chiapas, México. 57 pp
- Cown, D. 1973. Resin pockets: Their occurrence and formation in new Zealand forest. *N. Z. For.* 18: 233.251
- Cuadras, C. M. 2018. *Nuevos Métodos de Análisis Multivariante*. CMC Editions. Barcelona, España. 305 pp
- Cuatrecasas, J. 1958. Prima Flora Colombiana. *Journal of Plant Taxonomy and Geography*. 13 (2): 343-664
- Cruz-Cruz, M., Antonio-Gómez, V. M., Rodríguez-Ortiz, G., Vásquez-Barranco, I. G., Lagunes-Rivera, L. y E. Hernández-Santiago. 2017. Resina y aceites esenciales de tres especies de copal del Sur de Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Agroecosistemas*. 4 (1): 12-23

- Cruz-León, A., Salazar-Martínez, L. y M. Campos- Osorno. 2006. Antecedentes y actualidad del aprovechamiento del copal en la Sierra de Huahutla, Morelos. *Revista Geografía Agrícola*. 37: 97-115
- Daly, D. C. 1993. Notes on *Bursera* in South America, including a new species. *Studies in Neotropical Burseraceae VII. Brittonia*. 45: 240-246
- Daly, D. C., Harley, M. M., Martínez-Habibe, M. C. y A Weeks. 2010. *Burseraceae*. En: Kubitzki K. (eds.) *Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Biomedical and Life Science*. Springer, Berlin, Heidelberg. Vol. 10: 76-104 pp
- Da Silva-Rodríguez-Correa, K. C., de Lima, J. y A. G. Fett-Neto. 2013. Pine oleoresin: tapping green chemicals, biofuels food protection, and carbón sequestration from multipurpose trees. *Food and Energy Security*. 1 (2): 81-93
- De la Cruz-Cañizares, J., Doménech-Carbó, M. T., Gimeno-Adelantado, J. V., Mateo-Castro, R., & Bosch-Reig, F. (2005). Study of *Burseraceae* resins used in binding media and varnishes from artworks by gas chromatography–mass spectrometry and pyrolysis-gas chromatography–mass spectrometry. *Journal of Chromatography A*, 1093(1-2), 177-194.
- Dell, B. y A. J. McComb. 1979. Plant Resin. Their Formation, Secretion and Possible Functions. *Advances in Botanical Research*. 6: 277-316
- Drescher, N., Wallace, H. M., Katouli, M., Massaro, C. F. y S. D. Leonhardt. 2014. Diversity matters: how bees benefit from different resin sources. *Oecología*. 176: 943-953
- Dudareva, N. Pichersky, E. y J. Gershenson. 2004. Biochemistry of Plant Volatiles. *Plant Physiol*. 135: 1893-1902
- Dudareva, N., Klempien, A., Muhlemann, J. K. y I. Kaplan. 2013. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. *New Phytologist*. 198: 16-32
- Espinosa, D. 2009. Copales. CONABIO. Biodiversidad Mexicana. <http://www.biodiversidad.gob.mx/usos/copales/copales.html>
- Espinosa, D., Llorente, J. y J. J. Morrone. 2006. Historical biogeographical patterns of the species of *Bursera* (*Burseraceae*) and their taxonomic implications. *Journal of Biogeography*. 33: 1945-1958
- Espinosa-Jimenez, J. A., López-Cruz, A., Pérez-Farrera, M. A. y S. López. 2014. Inventario Florístico de la Cañada de la Chacona-Juan Cripín y Zonas adyacentes, Depresión Central de Chiapas, México. *Botanical Science*. 92 (2): 205-241
- Estrada-Faggioli, C. 2013. *Bursera simaruba*, el árbol sagrado. *BIOMA*. 1(7): 7-11
- Farías-Castro, A. 2017. Papelillos y Copales (familia *Burseraceae*). En: *La Biodiversidad en Jalisco Estudio de Estado*. Vol. 2. CONABIO. Ed. México.
- Fenner, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 1 (1): 78-91
- Figueiredo, A. C., Barroso, J. G., Pedro, L. G. y J. C. Scheffer. 2008. Factors affecting secondary metabolite production in plants: volatile components and essential oil. *Flavour and Fragrance Journal*. 23: 213-226 79

- Fournier, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba*. 24: 422-423
- Fuentes, A. F. 2009. Identidad Taxonómica y Aspectos Sobre la Historia Natural y Usos del “Copal de los Yungas” en Bolivia. *Kempffiana*. 5 (2): 3-19
- García, A. 1991. La dispersión de las semillas. *Ciencias*. 24: 3-6
- García-Rodríguez, Y., Bravo-Monzón, A., Martínez-Díaz, Y., Torres-Gurrola, G. y F. J. Espinosa-García. 2012. Variación Fitoquímica Defensiva en Ecosistemas Terrestres. En: Rojas, J. C. y E. A. Malo (eds.). *Temas Selectos en Ecología Química de Insectos*. El Colegio de la Frontera Sur. México. Pp 217-252
- Gershenson, J. 1994. Metabolic costs of terpenoid accumulation in higher-plants. *Journal of Chemical Ecology*. 20: 1281-1328
- Gigliarelli, G., Becerra, J., Curini, M. y M. C. Marcotullio. 2015. Chemical Composition and Biological Activities of Fragrant Mexican Copal (*Bursera* spp.) *Molecules*. 20 (12): 22383-22394
- Global Biodiversity Information Facility (GBIF). 2017. Burseraceae. GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2018-09-21.
- Global Biodiversity Information Facility (GBIF). 2017. *Bursera simaruba* Sarg. GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2018-09-21.
- Global Biodiversity Information Facility (GBIF). 2017. *Bursera tomentosa* Triana & Planch. GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2018-09-21.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. and Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontología Electrónica*, 4, 9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hammer, Ø. 2018. PAST. Version 3.21. Reference manual. University of Oslo. 264 pp
- Holopainen, J. K. 2004. Multiple functions of inducible plant volatiles. *Trends in Plant Science*. 9 (11): 529-533
- Holopainen, J. K. y J. Gershenson. 2010. Multiple stress factors and the emission of plant VOCs. *Trends in Plant Science*. 15 (3): 176-184
- Jiang, X., Guenther, A., Potosnak, M., Geron, C., Seco, R., Karl, T., Kim, S., Gu, L. y S. Pallardi. 2018. Isoprene emission response to drought and the impact on global atmospheric chemistry. *Atmospheric Environment*. 183: 69-83
- Keefover-Ring, K., Trowbridge, A., Mason, C. J. y K. F. Raffa. 2016. Rapid Induction of Multiple Terpenoid Groups by Ponderosa Pine in Response to Bark Beetle-Associated Fungi. *J Chem Ecol*. 42: 1-12
- Keeling, C. I. y J. Bohlmann. 2006. Genes, enzymes and chemicals of terpenoid diversity in the constitutive and induced defence of conifers against insects and pathogens. *New Phytologist*. 170: 657-675 80

- Keeselmeier, J. y M. Staudt. 1999. Biogenic Volatile Organic Compounds (VOC): An Overview on Emission, Physiology and Ecology. *Journal of Atmospheric Chemistry*. 33: 23-88
- Kessler, A., y M. Heil. 2011. The multiple faces of indirect defences and their agents of natural selection. *Functional Ecology*, 25(2), 348-357.
- Kessler, A., y A. Kalske. 2018. Plant secondary metabolite diversity and species interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49, 115-138.
- Kininmonth, J. A. y L. J. Whitehouse. 1991. Properties and uses of New Zealand radiata pine. V.I. Wood properties. Forest Research Institute, Rotorua, New Zealand
- Korner, C. y D. Basler. 2010. Phenology Under Global Warming. *Science*. 327: 1461-1462
- Kushwaha, C. P., Tripathi, S. K., Singh, G. S. y K. P. Singh. 2010. Diversity of deciduousness and phenological traits of key Indian dry tropical forest trees. *Annals of Forest Science*. 67: 310-318
- Kushwaha, C. P., Tripathi, S. K. y K. P. Singh. 2015. Diversity of leaf deciduousness in important trees of dry tropical forest, India. *Biodiversity in Topical Ecosystems*. 177-189
- Laube, J., Sparks, T. H., Estrella, N. y A. Menzel 2014. Does humidity trigger tree phenology? Proposal for an air humidity based framework for bud development in spring. *New Phytologist*. 202: 350-355
- Langenheim, J. H. 2003. *Plant Resins. Chemistry, Evolution, Ecology and Ethnobotany*. Timber Press Inc. Hong Kong. 580 pp
- Lakusic, B. S., Ristic, M. S., Slavkovska, V. N., Stojanovic, D. L. y D. V. Lakusic. 2013. Variations in essential oil yields and compositions of *Salvia officinalis* (Lamiaceae) at different developmental stages. *Botanica SERBICA*. 37 (2): 127-139
- Lewinsohn, E. y M. Gijzen. 2009. Phytochemical diversity: The sounds of silent metabolism. *Plant Science*. 176 (2): 161-169
- Leyva, M A., Martínez, J. R. y E. E. Stashenko. 2007. Composición química del aceite esencial de hojas y tallos de *Bursera graveolens* (Burseraceae) de Colombia. *Scientia et technical*. 1 (33): 201-202
- Leyva-Ovalle, A., Velázquez-Martínez, A., Aldrete, A., Gómez-Guerrero, A. y A. Medina-Hernández. 2013. La producción de resina de pino en México. CONAFOR. México. 93 pp
- Linares, E. y R. Bye. 2008. El Copal en México. CONABIO. *Biodiversitas*. 78: 8-11
- Llanos, L. A., Salinas-Sanchez, D. O., Valdés-Estrada, M., Gutiérrez-Ochoa, M. y M. G. Valladares-Cisneros. 2010. Evaluación bioinsecticida de extractos de *Bursera copallifera* (D. C.) Bullock y *Bursera grandifolia* (Schltdl.) Engl. En gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* J. E. Smith (Lepidoptera: Noctuidae). *Polibotánica*. 29: 149-158
- Lujan-Hidalgo, M. C., Gutiérrez-Miceli, F., Venturacanseco, L. M. C. y L. Dendooven. 2012. Chemical composition and antimicrobial activity os *Bursera graveolens* y *Taxodium mucronatum* essential oils from Chiapas, Mexico. *Gayana-Botanica*. 69: 7-14 81

- Marcotullio, M. C. Curini, M. y J. X. Becerra. 2018. An Ethnopharmacological, Phytochemical and Pharmacological Review on Lignans from Mexican *Bursera* spp. *Molecules*. 3-20. doi:10.3390/molecules23081976
- Mbakidi-Ngouaby, H., Pinault, E., Gloaguen, V., Costa, G., Sol, V., Millot, M. y L. Mambu. 2018. Profiling and seasonal variation of chemical constituents from *Pseudotsuga menziesii* wood. *Industrial Crops and Products*, 117, 34-49.
- McVaugh, R. y J. Rzedowski. 1965. Synopsis of the genus *Bursera* L. in western Mexico, with notes on the material of *Bursera* collected by Sessé and Mociño. *Kew Bulletin*, 18: 317-382.
- Medina-Lemos, R. 2012. El género *Bursera* en México. Parte II. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. Herbario Nacional. Informe final SNIB-CONABIO, Proyecto No. E007. México, D. F.
- Messeri, A. y I. Saya. 1960. The anatomical and physiological mechanisms of resin-tapping. III. Mechanism of the immobilization and drainage of the resin after wounding. *Annali Accademia Italiana di Scienze Forestali*. 9: 153-166
- Monasterio, M. y G. Sarmiento. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography*. 3: 325-356
- Monteith, J. L. 1995. A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant, Cell and Environment*. 18: 357-364
- Montúfar, A. 2007. Los copales mexicanos y la resina sagrada del Templo Mayor de Tenochtitlan, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 116 pp.
- Montúfar-López, A. 2015. “Copal, humo aromático de tradición ritual mesoamericana”. *Arqueología Mexicana*. 135: 64-65
- Montúfar-López, A. 2016. Copal de *Bursera bipinnata*. Una resina mesoamericana de uso ritual. <http://journals.openedition.org/trace/2274>
- Moore, T. S. 1993. *Lipid Metabolism in Plants*. CRC Press. USA. 653 pp
- Moore, B. D., Andrew, R. L., Kulheim, C. y W. J. Foley. 2014. Explaining intraspecific diversity in plant secondary metabolites in an ecological context. *New Phytologist*. 201: 733-750
- Moreira, X., Sampedro, L., Llusía, J., Pañuelas, J. y R. Zas. 2009. Fuerte control genético y débil modulación ambiental del contenido de terpenos foliares constitutivos e inducidos por metil jasmonato en plántulas de *Pinus pinaster*. IX Congreso de la Asociación Española de Ecología Terrestre. Ubeda. Sesión 2. Ecología de Interacciones y Comunidades 18-22
- Morellato, L. P. C., Alberti, L. F., y I. L. Hudson. 2010. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. En: Hudson, I. L., Keatly, M. R. (eds.). *Phenological Research: methods for environmental and climate change analysis*. Springer, London. Pp 339-359
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SE, Vol. 1. Zaragoza, España. 84 pp 82

- Moreno, J., Rojas, L. B., Aparicio, R., Marco, L. M. y A. Usubillaga. 2010. Chemical composition of the essential oil from the bark *Bursera tomentosa* (Jacq) Tr & Planch. Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas. 9 (6): 491-494
- Mozzafar, A., Schoon, N., Bachy, A., Digrado, A., Heinesch, B., Aubinet, M., Fauconnier, M. L., Delaplace, P., du Jardin, P. y C. Amelynck. 2018. Biogenic volatile organic compound emission from senescent maize leaves and a comparison with other leaf development stages. Atmospheric Environment. 176: 71-81
- Muñoz-Acevedo, A., Serrano-Uribe, A., Parra-Navas, X. J., Olivares-Escobar, L. A. y M. E. Niño-Porras. 2013. Análisis multivariable y variabilidad química de los metabolitos secundarios volátiles presentes en las partes aéreas y la resina de *Bursera graveolens* (Kunth) Triana & Planch. de Soledad (Atlántico, Colombia). Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas. 12 (3): 322-337
- Neil, K., y J. Wu. 2006. Effects of urbanization on plant flowering phenology: a review. Urban Ecosystems. 9: 243-257
- Newstrom, L. E., Frankie, G. W. y H. G. Baker. 1994. A New Classification for Plant Phenology Base don Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. Biotropica. 26 (2): 141-159
- Ochoa-López, S., Villamil, N., Zedillo-Avelleyra, P. y K. Boege. 2015. Plant defence as a complex and changing phenotype throughout ontogeny. *Annals of Botany*. 116: 797-806
- Ormeño, E. y C. Fernández. 2012. Los terpenos de las plantas. Investigación y Ciencias. 62-69
- Orwa, C., Mutua, A., Kindt, R., Jamnadass, R., y A. Simons. 2009. Agroforestry Database: a tree reference and selection guide version 4.0 (<http://www.worldagroforestry.org/af/treedb/>)
- Pañuelas, J., Filella, I., Zhang, X., Llorens, L., Ogaya, R., Lloret, F., Comas, P., Estiarte, M. y J. Terradas. 2004. Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. *New Phytologist*. 161: 937-846
- Paré, P. W. y J. H. Tumlinson. 1996. Plant Volatile Signal in Response to Herbivore Feeding. Florida Entomological Society. 79 (2): 93-103
- Penfield, S. 2008. Temperature perception and signal transduction in plants. *New Phytologist*. 179: 615-628
- Peters, C. M., Purata, S. E., Chibnik, M., Brosi, B. J., López, A. M. y M. Ambrosio. 2003. The life and times of *Bursera glabrifolia* (H. B. K) Engl. In Mexico: A parable for ethnobotany. *Economic Botany*. 57 (4): 431-441
- Phillips, M. A y R. B. Croteau. 1999. Resin-based defenses in conifer. *Trends in Plant Science*. 4 (5): 184-190
- Pichersky, E. y J. Gershenzon. 2002. The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. *Physiology and Metabolism*. 5 (3): 237-243
- Purata-Velarde, S. E. 2008. Uso y Manejo de los copales aromáticos: resinas y aceites. CONABIO. México. 54 pp 83

- Purata-Velarde, S. E. y M. León-Martínez. 2008. La recolecta de resina. En: Uso y Manejo de los copales aromáticos: resinas y aceites. CONABIO. México. Pp 17-20
- Quiroz-Carranza, J. A. y M. A. A. Magaña. 2015. Resinas naturales de especies vegetales mexicanas: usos actuales y potenciales. *Madera y Bosque*. 21 (3): 171-183
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Rasgado-Bonilla, F. A., Soto-Hernández, R. M., Conde-Martínez, V., Vibrans, H. y D. Cibrián-Tovar. 2016. Variación Estacional en la Composición Química de Resinas y Aceites Esenciales de *Liquidambar styraciflua* de Hidalgo, México. *Botanical Sciences*. 94 (2): 331-344
- Reich, P. B. y R. Borchert. 1984. Water Stress and Tree Phenology in a Tropical Dry Forest in the Lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*. 72 (1): 61-74
- Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB). 2015. www.conabio.gob.mx/remib/cgi-bin/remib_distribucion.cgi
- Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB). 2016. www.conabio.com
- Reich, P. B. 1994. Phenology of tropical forests: patterns, causes and consequences. *Canadian Journal of Botany* 73: 164-174
- Richards, L. A., Dyers, L. A., Forister, M. L., Smilanich, A. M., Dodson, C. D., Leonard, M. D. y C. S. Jeffrey. 2015. Phytochemical diversity drives plant-insect community diversity. **Proc. Natl. Acad. Sci.** 112 (35): 10973-10978
- Rivera, G., Elliot, S., Caldas, L. S., Nicolossi, G., Coradin, V. T. R. y R. Borchert. 2002. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees*. 16: 445-456
- Robles J., Torrenegra R., Gray A. I., Piñeros C., Ortiz L. y M. Sierra. 2005. Triterpenos aislados de corteza de *Bursera graveolens* (Burseraceae) y su actividad biológica. *Brazilian Journal of Pharmacognosy*. 15 (4): 283-286
- Rodríguez-García, A., López, E., Martín, J. A. y F. Pinillos. 2014. Resin yield in *Pinus pinaster* is related to tree dendrometry, stand density and tapping induced systemic changes in xylem anatomy. *Forest Ecology and Management*. 313: 47-54
- Rojas-Jimenez, K., Holbrook, N. M. y M. V. Gutiérrez-Soto. 2007. Dry-season leaf flushing of *Enterolobium cyclocarpum* (ear-pod tree): above-and belowground phenology and water relations. *Tree Physiology*. 27: 1561-1568
- Rojas-Rodríguez, F. y G. Torres-Córdoba. 2011. Árboles del Valle Central de Costa Rica: reproducción indio desnudo. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú (Costa Rica)*. 8 (20): 39-42
- Rzedowski, J. 1978. *Plantae Guerrerenses Kruseanae*. *Ciencia, Méx.* 28: 49-56.
- Rzedowski, J. y H. Kruse. 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon* 28:103-116.
- Rzedowski, J. y F. Guevara-Féfer. 1992. Burseraceae. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. Fascículo 3. 46 pp 84

- Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski. 1996. Burseraceae. Flora de Veracruz. Instituto de Ecología, A. C. México. 37 pp
- Rzedowski, J. 2004. Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (México). *Acta Botánica Mexicana*. 66: 23-151
- Rzedowski, J., Medina-Lemos, R., Calderón de Rzedowski, G. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae) *Acta Botánica Mexicana*. 70: 85 – 111
- Rzedowski, J., 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504 pp.
- Sakai, S. 2001. Phenological diversity in tropical forest. *Population Ecology*. 43 (1): 77-86
- Samanch, A. y P. A. Wigge. 2005. Ambient temperature perception in plants. *Curren Opinion in Plant Biology*. 8: 483-486
- Seaby, R. y P. Henderson. 2014. Community Analisis Package 5.0. PISCES Conservation Ltd. Lymington, Reino Unido. 178 pp
- Setzer W. 2014. Leaf and bark essential oil composition of *Bursera simaruba* from Monteverde, Costa Rica. *American Journal of Essential Oils and Natural Products*. 1 (3): 34-36
- Sigrist M. R., Stefanello, T. H., Silveira de Souza, C., Vargas, W., Sousa, M. A. K., Laroca, S. y V. F. Mansano. 2018. Phenology and pollination ecology of *Prosopis rubiflora* (Leguminosae, Mimosoideae), a species from the semi-arid Brazilian Chaco. *Brazilian Journal of Botany*. 41: 103-115
- Singh, K. P. y C. P. Kushwaha. 2006. Diversity of Flowering and Fruiting Phenology of Trees in Topical Deciduous Forest in India. 97: 265-276
- Staudt, M., Bertin, N., Frenzel, B. y G. Seufert. 2000. Seasonal Variation in Amount and Composition of Monoterpenes Emitted by Young *Pinus pinea* Trees- Implications for Emission Modeling. *Journal of Atmospheric Chemistry*. 35: 77-99
- Suffredini, I. B., de Sousa, S. R. N., Frana, S. D., Sffredini, H. B., Díaz, I. E. C. y M. L. B. Paciencia. 2016. Multivariate Analysis of the Terpene Composition of *Osteophloeum platyspermun* Warb. (Myristicaceae) and Its Relationship to Seasonal Variation Over a Two-Year Period. *TEOP*. 19 (6): 1380-1393
- Taiz, L. y E. Zeiger. 2006. *Fisiología Vegetal*. 3ra ed. Publicaciones de la Universitat Jaume. España. 581 pp
- Taiz, L. y E. Zeiger. 2007. *Fisiología Vegetal*. Volumen I. Universitat Jaume I. 1338 pp
- Tellaroli, P., Bazzi, M., Donato, M., Brazzale, A. R. y S. Draghici. 2016. Cross-Clustering: A Partial Clustering Algorithm with Automatic Estimation of the Number of Clusters. *PloS ONE*. 11(3): e0152333. doi:10.1371/journal.pone.0152333
- The Plant List, 2013. Burseraceae. The Plant List, a working list of all plant species. www.theplantlist.org/1.1/browse/A/Burseraceae/
- Toledo Manzur, C. A. 1982. El género *Bursera* (Burseraceae) en el estado de Guerrero. Tesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 182pp. 85

- Tolera, M., Menger, D., Sass-Klaassen, U., Sterck, F. J., Copini, P. y F. Bongers. 2013. Resin secretory structures of *Boswellia papyrifera* and implications for frankincense yield. *Annals of Botany*. 111: 61-68
- Trapp, S. y R. Croteau. 2001. Defensive Resin Biosynthesis in Conifers. ***Annu. Rev. Plant Physiol. Plant. Mol. Biol.*** 52: 89-724
- Trejo-Vázquez, I. 1999. El Clima de la Selva Baja Caducifolia en México. *Investigaciones geográficas*. 39: 40-52
- Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México, en: Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P y A. Melic (eds.). *Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Sociedad Entomologica Aragonesa, Zaragoza. Pp 111-122
- Trejo, I. 2010. Las Selvas Secas del Pacífico Mexicano. En: Ceballos, E., Martínez, L., García, A., Espinosa, E., Bezaury, E. y R. Dirzo (eds). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas bajas caducifolias*. CONABIO. México. Pp 41-51
- Tropical Plant Database. 2019. *Bursera simaruba*. tropical.theferns.info/viewtropical.php?id=Bursera+simaruba
- Unsicker, S. B., Kunert, G. y J. Gershenzon. 2009. Protective perfumes: the role of vegetative volatiles in plant defense against herbivores. *Current Opinion in Plant Biology*. 12: 479-485
- Van Schaik, C. P., Terborgh, J. W. y S. J. Wright. 1993. The Phenology of Tropical Forest: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377
- Vázquez-Yanes, C., A. I. Batis Muñoz, M. I. Alcocer Silva, M. Gual Díaz y C. Sánchez Dirzo. 1999. Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico del proyecto J084. CONABIO - Instituto de Ecología, UNAM.
- Villarreal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M. y A. M. Umaña. 2004. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 236 pp
- Villaseñor, J. L., 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 87: 559-902
- Vivanco, J. M., Cosío, E., Loyola-Vargas, V. M. y H. E. Flores. 2005. Mecanismos químicos de defensa en las plantas. *Investigación y Ciencia*. 68-75
- Wagner H. y Blatt S. 2001. Drugs Containing Essential Oils (Aetherolea), Balsams and Oleo-Gum-Resins. En: Wagner H. y Blatt S. *Plant Drug Analysis. A Thin Layer Chromatography Atlas*, Springer-Verlag, Heidelberg. pp 149-192
- Wanke, M., Skorupinska-Tudek, K. y E. Swiezewska. 2001. Isoprenoid biosynthesis via 1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate/2-C-methyl-D-erythritol 4-phosphate (DOXP/MEP) pathway. *Acta Biochimica Polonica* 48, 663–672. 86

- White, M. A., Thorton, P. E. y S. W. Running. 1997. A continental phenology model for monitoring vegetation response to interannual climate variability. *Global Biogeochem Cycles*. 11: 217-234
- Williams-Linera, G. y J. Meave. 2002. Capítulo 17: Patrones fenológicos. En: Guariguata, M. R. y G. H. Kattan (eds.) *Ecología y conservación de bosques neo tropicales*. Editorial Tecnológica. Costa Rica. 407-431
- Wink, M. 2010. Introduction: Biochemistry, physiology and ecological functions of secondary metabolites. In Wink, M. (ed.) *Biochemistry of plant secondary metabolism*. Second edition. *Annual Plant Reviews*. Wiley-Blackwell, Oxford, UK. 40: 1-19
- Wright, S. J., y C. P. Van Schaik. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *The American Naturalist*. 43: 192-199
- Yadav, R. K. y A. S. Yadav. 2008. Phenology of selected woody species in a tropical dry deciduous forest in Rajasthan, India. *Tropical Ecology*. 49 (1): 25-34
- Zipf, L. y R. B. Primack. 2017. Humidity does not appear to trigger leaf out in woody plants. *Int J Biometeorol*. DOI 10.1007/s00484-017-1428-8
- Zulak, K. G y J. Bohlmann. 2010. Terpenoid Biosynthesis and Specialized Vacular Cells of Conifer Defense. *Journal of Integrative Plant Biology*. 52 (1): 86-97

ANEXOS

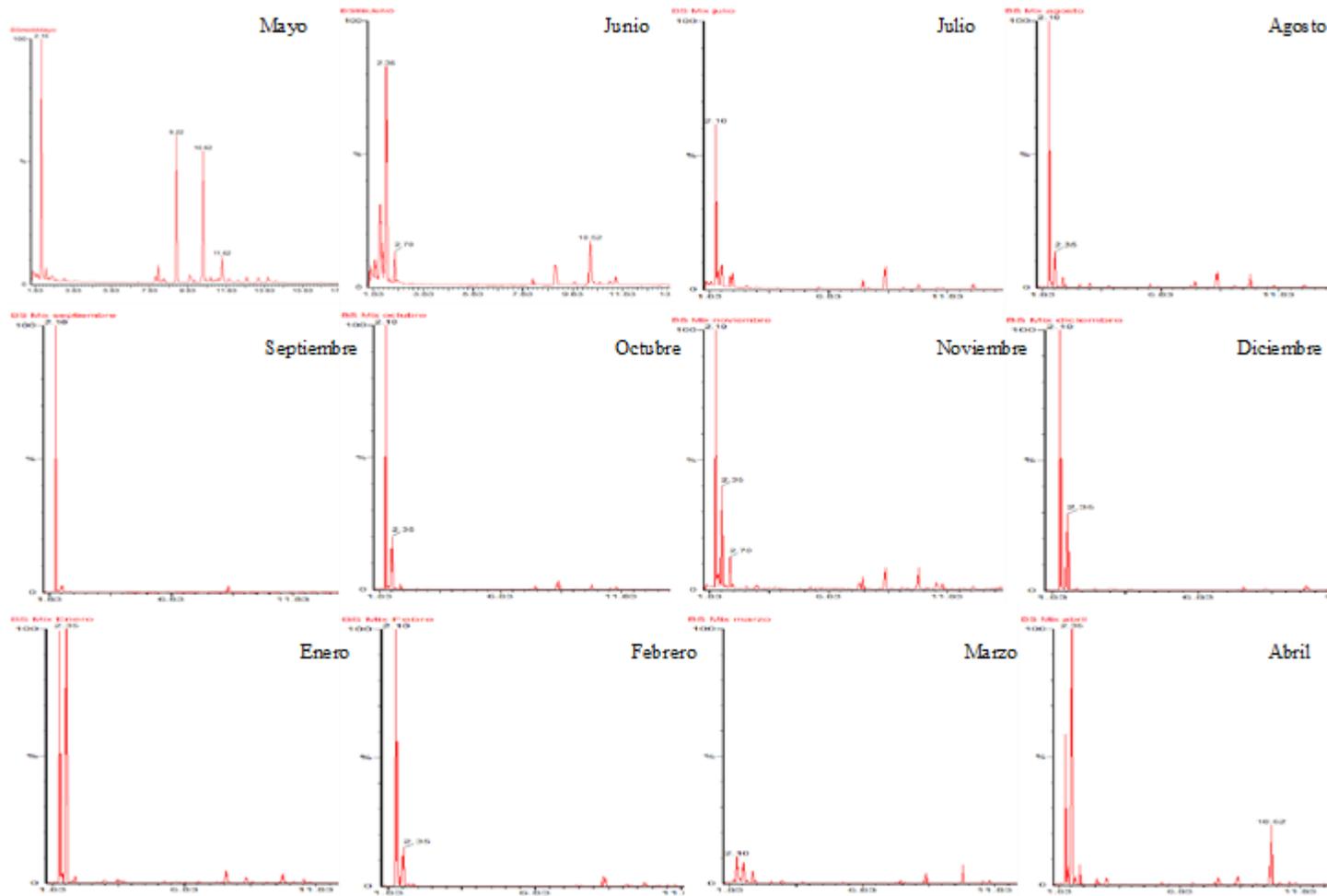


Figura 30. Cromatografía de gases masas de la resina de *Bursera simaruba*.

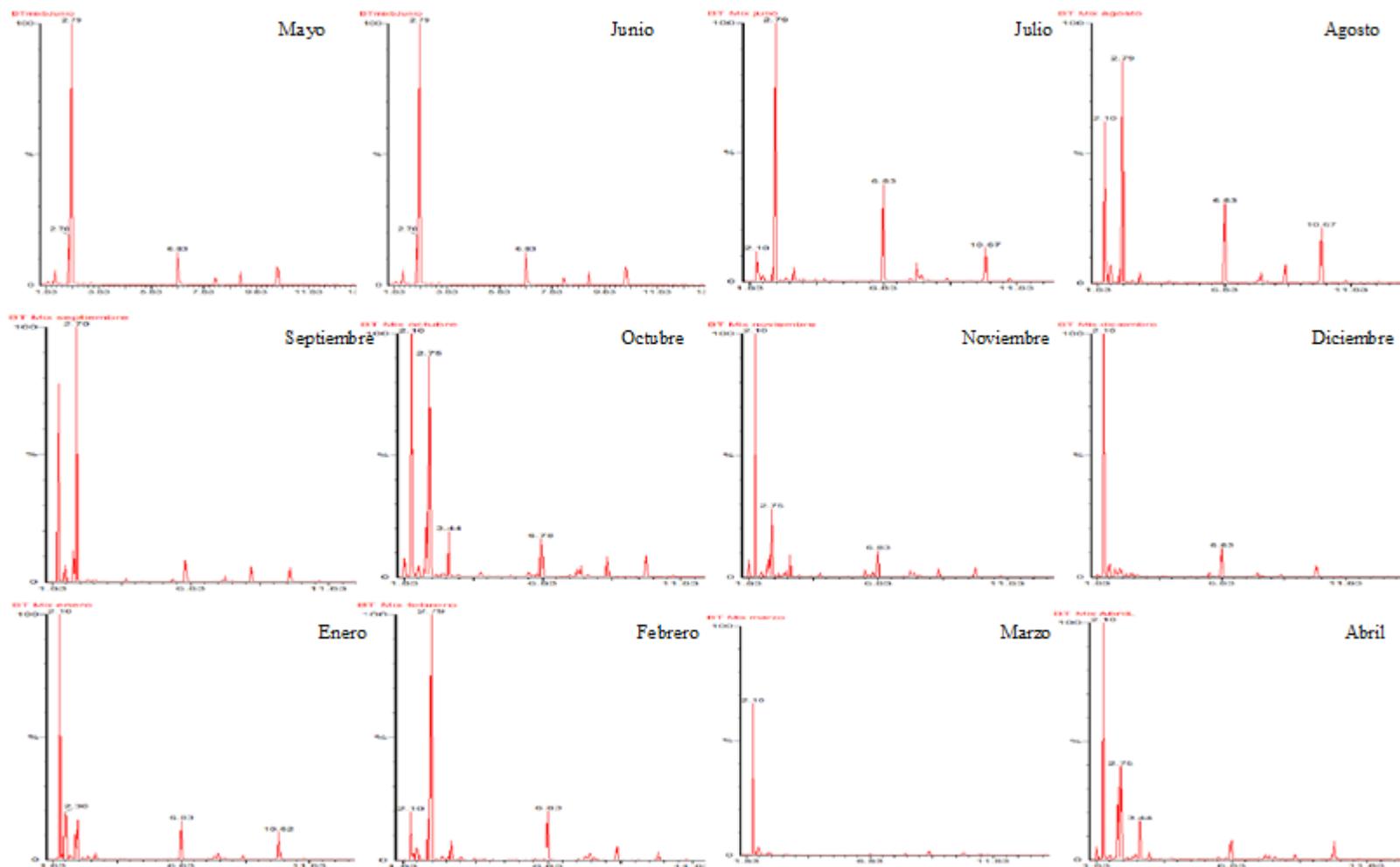


Figura 31. Cromatografía de gases masas de la resina de *Bursera tomentosa*