

ILL: 12722404

Call Lender's Holdings: v.25-
Number: 1976-
Location:
Maxcost: ~~\$25IFM~~ 0
Source: ILLiad
DueDate:

DateReq: 9/28/2005 Yes
Date Rec: 9/28/2005 No
Borrower: GDC Conditional
Affiliation: ACLCP, Oberlin Group, PALCI PHA#
LenderString: *PGM,SQP,PBU,LYU,QWC
Verified: <TN:70361> OCLC 0040-0262

Request Type:

OCLC Number: 1767185

Email:

Fax: 717-337-7001 ARIEL : ariel.cc.gettysburg.edu or 138.234.152.5

Billing Notes:

Title: Taxon.

Uniform

Title:

Author:

Edition:

Imprint: Utrecht, Netherlands, International Bureau for Plant Taxonomy and Nomenclat

Article: Rzedowski J and Kruse H: Algunas tendencias evolutivas en Bursera (Burseraceae)

Vol: 28

No.:

Pages: 103-116

Date: 1979

Dissertation:

Borrowing ariel.cc.gettysburg.edu or 138.234.152.5
Notes:



ShipTo: 300 N. Washington St./Interlibrary Loan/Gettysburg College Library/Gettysburg, PA 17325-1493

Ship Via: IDS #132 or L/R

ShipVia: IDS #132 or L/

Return To:

Interlibrary Loan Dept./Murray Library (PGM)
Messiah College
One College Ave.
Grantham PA 17027

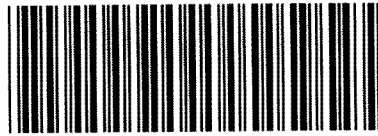
Ship To:

300 N. Washington St.

Interlibrary Loan

Gettysburg College Library

Gettysburg, PA 17325-1493



NeedBy: 10/28/2005

Borrower: GDC

ILL: 12722404

Lender: PGM

Req Date: 9/28/2005

OCLC #: 1767185

Patron: :dept: :type: Amith, Jonathan

Author:

Title: Taxon.

Article: Rzedowski J and Kruse H: Algunas tendencias evolutivas en Bursera (Burseraceae)

Vol.: 28

No.:

Date: 1979

Pages: 103-116

Verified: <TN:70361> OCLC 0040-0262

Maxcost: ~~\$25IFM~~ 0 Due Date:

Lending Notes:

Bor Notes: ariel.cc.gettysburg.edu or 138.234.152.5

ALGUNAS TENDENCIAS EVOLUTIVAS EN *BURSERA* (BURSERACEAE)¹

J. Rzedowski² y H. Kruse³

Resumen

Se ensaya una síntesis de los conocimientos actuales acerca de las plantas pertenecientes al género *Bursera*, que agrupa alrededor de un centenar de especies de árboles (o a veces arbustos) caducifolios, distribuidos mayormente en la región intertropical americana, concentrándose sobre todo en la vertiente pacífica de México.

Se pasa revista a sus rasgos morfológicos más sobresalientes así como a sus afinidades ecológicas. En esta discusión se destacan: a) el carácter exfoliante de la corteza de numerosas especies de *Bursera*, con miras a la interpretación del significado adaptativo de tal propiedad; b) los diferentes tipos de mesocarpio ariliforme que se presentan en el género y la probable función de este órgano en la dispersión de las especies; c) dos tipos de hojas cotiledonares que se encontraron al revisar 29 especies de *Bursera* del Estado de Guerrero con respecto a este carácter.

Sobre la base de lo anterior, se trata de interpretar las tendencias evolutivas en el género en cuanto a: 1.—hábito de la planta, 2.—características de la corteza, 3.—tipo de hoja, 4.—características del mesocarpio, 5.—afinidades ambientales.

Se toca asimismo el aspecto taxonómico y el problema de las relaciones de *Bursera* con *Boswellia* y *Commiphora*, géneros, al parecer, estrechamente emparentados. Se propone un esquema hipotético del curso de la filogenia, en el cual se contempla la posibilidad de considerar a *Bursera* como un conjunto difilético.

Summary

This contribution attempts a synthesis of the present knowledge of the plants belonging to the genus *Bursera*, a group of ca. 100 species of deciduous trees (or sometimes shrubs), mainly distributed in American tropics and largely concentrated in the Pacific slopes of Mexico.

The most outstanding morphological features of these plants are examined as well as their ecological affinities. In this discussion special emphasis is given to: a) the exfoliating bark of many species of *Bursera*, with the aim of interpreting its adaptive significance; b) different types of aril-like mesocarp occurring in the genus and its probable role in the dispersal of the plants; c) two different types of cotyledonary leaves found as the result of an examination for this purpose of 29 species of *Bursera* in the Mexican state of Guerrero.

On the basis of this discussion an interpretation of the evolutionary trends in the genus is essayed, with reference to: 1.—habit of the plant, 2.—bark characters, 3.—leaf-type, 4.—mesocarp characters, 5.—ecological affinities.

The taxonomic aspect is also approached as well as the relationships of *Bursera* with allied genera: *Boswellia* and *Commiphora*. A hypothetical scheme of the possible course of phylogeny is proposed, in which *Bursera* as a diphyletic assemblage is conjectured.

El género *Bursera* agrupa cerca de un centenar de especies de plantas leñosas, distribuidas desde el extremo sur de los Estados Unidos de América hasta Perú y el

¹ Trabajo subvencionado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México, D.F.

² Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México 17, D.F.

³ Sociedad Botánica de México.



Fig. 1. Mapa de distribución geográfica conocida del género *Bursera*. Nótese el área aparentemente discontinua en el este del Brasil.

sur del Brasil, incluyendo también áreas insulares de las Antillas, de las Galápagos y de las Revillagigedo (Fig. 1).

Su diversidad se concentra en México (Fig. 2), de donde se conocen unas 80 especies, con registros en todos los estados de la República, excepto Tlaxcala. Tanto en número de especies, como de individuos, se destaca sobre todo en la vertiente pacífica, en cambio parece faltar por completo en amplias extensiones de la Altiplanicie y del NE del país. La máxima concentración de las formas y de las po-



Fig. 3. Bosque tropical caducifolio, cerca de Cuernavaca, Morelos (México), con participación de *Bursera grandifolia*, *B. copallifera* y *B. fagaroides*; fotografía tomada en la época seca del año.

Fig. 4. Individuo adulto de *Bursera fagaroides* de pequeña talla, en la Sierra de Guadalupe, al N de la ciudad de México.

Fig. 5. Individuo de *Bursera cuneata*.

Fig. 6. Individuo de *Bursera glabrifolia*.

tura mediana (5 - 15 m de altura). La corteza de sus troncos varía de gris a amarillo y rojo, es delgada y con frecuencia exfoliante. Son notables por su contenido de resina y la mayoría de las especies se destaca por sus sustancias aromáticas volátiles del grupo de los terpenoides, de olores más o menos agradables. Domínguez *et al.* (1973) informan, además, sobre la presencia de esteroides en los extractos obtenidos de las partes aéreas de varios representantes del género.

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

Un somero análisis de las variaciones morfológicas más sobresalientes de este grupo de plantas revela lo siguiente:

1. *Tallos*.—Con respecto al tamaño y al porte de la planta, la variación abarca desde arbustos de unos 30 cm de alto (Fig. 4) hasta árboles de 40 m de estatura. Aunque algunas especies (*B. glauca*, *B. schlechtendalii*) parecen comportarse siempre como frútices, en la mayor parte de los casos las formas arbustivas parecen

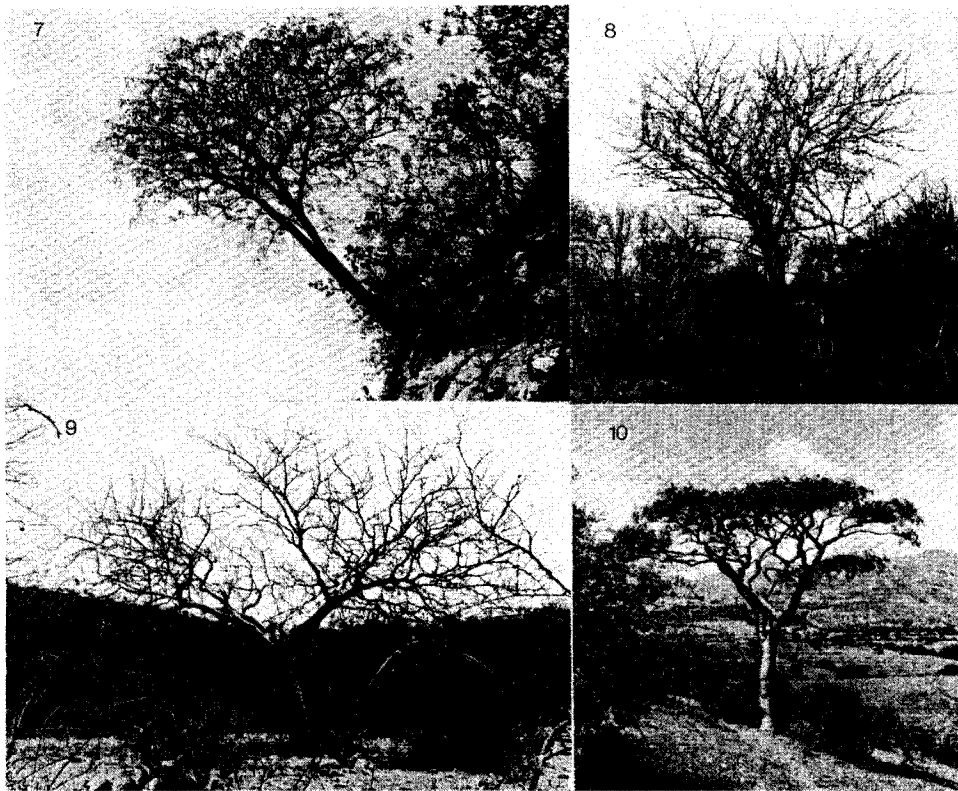


Fig. 7. Individuo de *Bursera longipes*, en el borde de un talud.

Fig. 8. Individuo de *Bursera bipinnata*.

Fig. 9. Individuo de *Bursera copallifera*.

Fig. 10. Individuo de *Bursera morelensis*.

pertenecer a taxa que, en condiciones favorables, son capaces de desarrollarse como árboles. Este hecho es particularmente notable en las especies propias de las zonas áridas del norte de México, como *B. fagaroides*, *B. hindsiana*, *B. microphylla* y algunas más. Por otra parte, aparentemente la única representante del género que llega a ser árbol alto es *B. simaruba*; sin embargo, esta especie, tanto en condiciones naturales como de cultivo, frecuentemente no pasa de 10 m de altura.

Sobre la base de lo anterior cabe pensar que, al parecer, de su condición primitiva de árbol bajo, *Busera* ha estado explorando las posibilidades de arbusto y de árbol de talla elevada.

La forma más característica de las plantas maduras está dada por una ramificación profusa del tronco a poca distancia (0.5–3 m) del suelo, de tal manera que el tallo principal pierde pronto su identidad y la copa tiende a ser ancha y redondeada (Fig. 5). Existen numerosas variantes del sistema de ramificación (Figs. 6, 7, 8, 9), algunas de las cuales no resultan fáciles de describir, pero quizás entre las divergencias más notables cabe apuntar la que se presenta en algunas poblaciones de *B. morelensis*, con las copas planas o casi planas en su extremo superior (Fig. 10).

Uno de los rasgos que sin duda es el más espectacular en un gran conjunto de especies de este género es la corteza brillante de colores vivos, cuyo peridermo está sujeto a una renovación acelerada, pues su capa externa se desgarrá constantemente en tiras de material papiráceo (Lám. I, a, b). Este carácter es el responsable del calificativo mexicano de "cuajote" (de cuahuil—árbol, y xiott—lepra), que se ap-

liza en muchas partes a estas plantas, pero que no es exclusivo de *Bursera*. La incidencia de este tipo de corteza se concentra en los componentes del bosque tropical caducifolio, como por ejemplo algunas especies de *Acacia*, *Euphorbia*, *Jatropha*, *Pseudosmodium*, además de las de *Bursera*, y cabría pensar que su valor adaptativo es el de llamar la atención de los animales a distancia, lo que resulta particularmente eficaz en la época seca del año.

Por otra parte, es importante señalar que la delgada corteza externa de los troncos de estos árboles consta de varias láminas concéntricas, cuya transparencia aumenta hacia el interior. Inmediatamente debajo de esta peridermis se halla una delgada capa de clorénquima de color verde intenso que, al parecer, realiza funciones fotosintéticas durante todo el año (Lám. I, b). A la luz de este hecho sería factible suponer que la corteza de colores vivos actúa como filtro de la radiación solar y su constante "muda" tal vez tiene por objeto eliminar las partes que se vuelven demasiado opacas. Es posible asimismo que este comportamiento ayude a librarse al árbol de epifitas, sobre todo de líquenes crustáceos. Aunque la condición exfoliante de la corteza se restringe en general a las ramas gruesas, en *B. discolor* se manifiesta también en las ramillas (Fig. 15).

Es interesante observar que en las especies de *Bursera* que no presentan el fenómeno de la exfoliación, la corteza externa del tronco también es delgada y no falta de capa verde subyacente (Lám. I, c). Es más, el examen de muchos otros árboles del bosque tropical caducifolio del centro de México (de los géneros *Acacia*, *Amphipterygium*, *Bombax*, *Ceiba*, *Cyrtocarpa*, *Ipomoea*, *Pistacia*, *Pseudosmodium* y otros) reveló características similares en el tronco y en las ramas.

Aunque sería lógico considerar a la corteza exfoliante como un carácter derivado, no es imposible que éste ya se había originado en algunos antecesores de *Bursera* (véase p. 115).

A pesar de que, al parecer, ninguna de las especies actuales de *Bursera* desarrolla espinas o aguijones, es interesante notar en algunas (*B. bipinnata*, *B. copallifera*, *B. cuneata*, *B. diversifolia*, *B. excelsa*, *B. palmeri*, *B. trifoliolata*) la existencia de protuberancias sin punta filosa, pero algo semejantes a espinas en proceso de formación (Fig. 11). Desde luego, en la generalidad de las especies es frecuente la aglomeración de las hojas en las ramificaciones cortas de los tallos (Fig. 12).

2. Hojas.—Las hojas de *Bursera* son típicamente pinnadas y están constituidas por un número impar de folíolos, que en general suelen ser de consistencia membranacea y color verde claro. Sin embargo, existen notables excepciones. Así, en *B. bipinnata* las hojas son más o menos perfectamente bipinnadas y aunque en la mayoría de las especies hay 5 o más hojuelas, existen varias trifolioladas y unifolioladas en que este carácter se mantiene constante, así como otras en que el número de tales órganos puede variar entre 1 y 3, 3 y 5 y aún entre límites más amplios.

Dadas las características de las hojas de otros miembros de la familia Burseraceae, cabe postular sin mucha duda que la condición de hoja pinnada es la primitiva en el género y que las formas bipinnada, trifoliolada y unifoliolada señalan líneas evolutivas derivadas. Es interesante notar a este respecto que la tendencia hacia la reducción del número de folíolos se manifiesta independientemente en varios grupos distintos de especies de *Bursera* (Fig. 13).

El tamaño y la forma de los folíolos ofrecen una amplia gama de variaciones, sobre la cual descansa en buena parte la taxonomía del conjunto. Aunque hay excepciones al respecto, se puede encontrar en *Bursera* cierta correlación entre la disminución de la superficie foliar y las condiciones de mayor aridez y viceversa. Se carece, sin embargo, de bases para interpretar el posible significado adaptativo de las diferentes variantes de forma general, de márgenes, ápices, bases, venación, así como de algunos otros caracteres de los folíolos y se está igualmente a oscuras en cuanto a las ventajas que puede representar la hoja compuesta con respecto a la simple o unifoliolada.

Un carácter interesante que se observa en una parte de las especies de *Bursera* es

la presencia de rosetas de catáfilos que aparecen junto con las hojas tiernas y son más o menos precozmente caedizos (Fig. 14). Su tamaño y forma varían también notablemente de una especie a otra.

3. Flores.—Las flores de *Bursera* son más bien pequeñas (2 a 8 mm de diámetro) y se agrupan en inflorescencias de tipo cimoso, que generalmente también son pequeñas (Fig. 15), no rara vez reducidas a una sola flor, pero a veces paniculadas o bien fasciculadas (Lám. I, d). Los pétalos por lo común no son de colores llamativos, pero las flores a menudo secretan néctar y aroma, se ven visitadas por insectos y deben ser principalmente de polinización entomófila, como lo atestiguan también las características de sus granos de polen.

Aunque no se han hecho observaciones sistemáticas al respecto, algunas especies, o al menos una parte de sus poblaciones, parecen ser perfectamente dioicas. En otras, individuos "masculinos" llevan una pequeña proporción de flores femeninas, y en otras especies más, además de las flores unisexuales, parecen existir también con mayor o menor frecuencia las funcionalmente hermafroditas. Se requiere, sin embargo, de estudios más extensos y profundos para conocer mejor la distribución de los sexos así como la biología floral de *Bursera* y aventurar alguna hipótesis acerca de las tendencias evolutivas correspondientes.

En lo que toca a la cantidad de piezas por verticilo, las flores suelen ser trímeras, tetrámeras o pentámeras en cuanto al cáliz y a la corola se refiere, mientras que los estambres doblan estos números. El ovario es de dos o tres carpelos y lóculos y hay invariablemente dos óvulos por cada lóculo. Más adelante se volverá sobre el posible significado de algunos de estos guarismos.

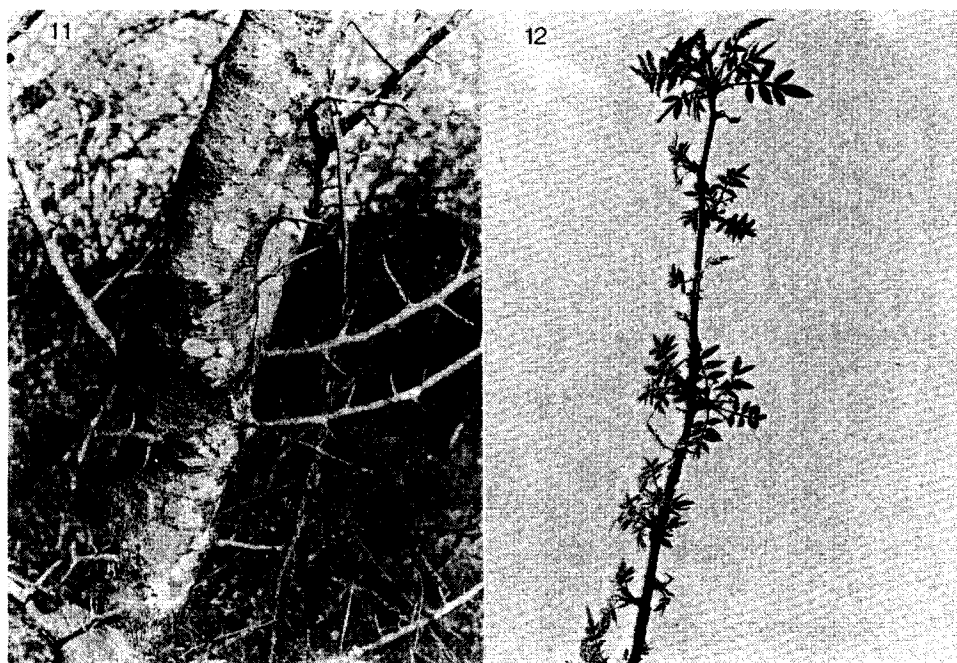


Fig. 11. Rama de *Bursera diversifolia*, en la época de carencia de hojas, mostrando estructuras similares a espinas.

Fig. 12. Rama de *Bursera cuneata*, mostrando la aglomeración de la hojas sobre ramificaciones cortas.

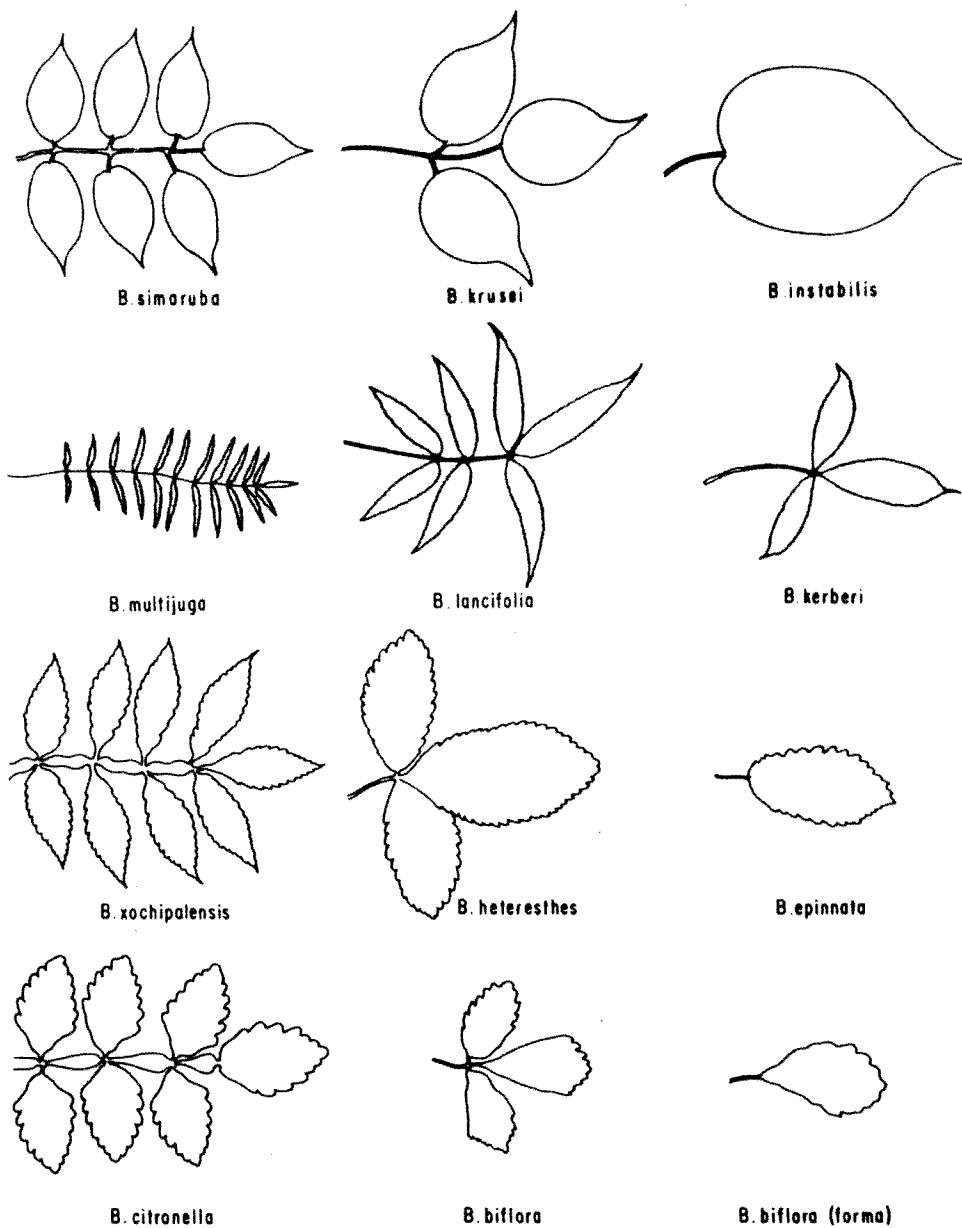


Fig. 13. Tendencia hacia la reducción del número de folíolos en 4 diferentes grupos del género *Bursera*.

4. *Frutos*.—En *Bursera* sólo uno de los óvulos de cada ovario se convierte normalmente en semilla y el fruto es una drupa, en la cual puede distinguirse un exocarpio carnoso, un endocarpio óseo y un mesocarpio que asume un papel análogo al de un arilo, pues es de sabor agradable y color llamativo que comúnmente es una variante de amarillo, anaranjado o rojo. El análisis de 29 especies del Estado de Guerrero reveló la existencia de 4 tipos de este mesocarpio ariliforme:



Fig. 14. Rama de *Bursera bonetii*, con hojas tiernas, inflorescencias y conjuntos de catáfilos.



Fig. 15. Rama de *Bursera discolor*, mostrando la corteza exfoliante, hojas tiernas e inflorescencia femenina.

- a) el mesocarpio cubre totalmente el endocarpio (Lám. I, e), condición encontrada en todas las especies con ovario trilocular, como *Terebinthus acuminata*, *Bursera aptera*, *B. arborea*, *B. ariensis*, *B. bolivarii*, *B. discolor*, *B. fagaroides*, *B. krusei*, *B. lancifolia*, *B. longipes*, *B. morelensis*, *B. aff. multifolia* y *B. schlechtendalii*;
- b) el mesocarpio cubre el endocarpio por todas partes salvo un punto o una pequeña área en la parte superior que es negra (Lám. I, f), condición encontrada en *B. bicolor*, *B. bipinnata*, *B. copallifera*, *B. cuneata*, *B. diversifolia*, *B. excelsa*, *B. heteresthes* y *B. submoniliformis*;
- c) el mesocarpio cubre la parte inferior del endocarpio y a menudo los cantos, mientras que el resto aparece negro (Lám. I, g), condición encontrada en *B. aloexylon*, *B. bonetii*, *B. citronella*, *B. glabrifolia*, *B. aff. laxiflora*, *B. tecomaca* y *B. xochipalensis*;
- d) el mesocarpio cubre la base y los cantos del endocarpio (Lám. I, h), condición encontrada sólo en *B. sarcopoda*.

Es factible especular que el tipo a) represente la condición primitiva, en cambio el d) parece ser el más evolucionado.

Como puede observarse en la lámina I,i, al llegar a su madurez el fruto, el exocarpio se desprende (¡por consiguiente la drupa es dehiscente!) y deja al descubierto el succulento, aromático y a menudo brillantemente coloreado mesocarpio. Tales características parecen constituir una adaptación a la dispersión a través de aves frugívoras y a este respecto Sousa (1969: 99-101) informa haber observado pájaros de diversas especies que se alimentaban de frutos de *B. simaruba* en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, y en el tracto digestivo de varios individuos se recuperaron tales frutos. Sin embargo, uno de nosotros (Kruse) en sus prolongadas exploraciones realizadas con el fin de reunir material para el mejor conocimiento de *Bursera* en Guerrero, no ha logrado ver pájaros en árboles con frutos maduros, en cambio encontró endocarpios de plantas de este género en nidos de roedores. Evidentemente se necesitan más investigaciones para esclarecer los mecanismos de la dispersión en estas plantas.

Observaciones preliminares indican, a su vez, que mientras en algunas especies (por ejemplo *B. bipinnata*, *B. copallifera*) la maduración de los frutos es más o menos



Lámina I:

- a. Individuo de *Bursera longipes* en la época de carencia de hojas.
- b. Porción del tronco de *B. lancifolia* con la corteza externa desgarrada, mostrando la capa de clorénquima.
- c. Porción del tronco de *B. copallifera* con la corteza externa raspada, mostrando la capa de clorénquima.
- d. Flores masculinas de *B. ariensis*.
- e. Infrutescencia de *B. bolivarii*; uno de los frutos acaba de desprenderse del exocarpio y muestra el mesocarpio ariliforme.
- f. Mesocarpios ariliformes de varias especies de *Bursera*; en la fotografía superior de izquierda a derecha: *B. bolivarii*, *B. aptera*, *B. aptera*; en la hilera inferior de izquierda a derecha: *B. aff. palmeri*, *B. copallifera*, *B. bipinnata*, *B. tecomaca*, *B. aff. laxiflora*, *B. sarcopoda*.

rápida y simultánea, en varias otras (por ejemplo *B. fagaroides*, *B. longipes*, *B. morelensis*) las plantas permanecen cubiertas de frutos durante muchos meses consecutivos y en un día determinado sólo se observan unos pocos en condiciones de madurez.

5. *Plántulas*.—El estudio de las mismas 29 especies de *Bursera* en cuanto a la morfología de las hojas cotiledonares reveló que estos órganos suelen ser de dos tipos:

- a) trilobados (Fig. 16): en la mayor parte de los taxa examinados;
- b) multilobados (Fig. 17): en *B. aptera*, *B. ariensis*, *B. bolivarii*, *B. discolor*, *B. fagaroides* var. *elongata*, *B. lancifolia*, *B. morelensis*, *B. aff. multifolia* y *B. schlechtendalii*.

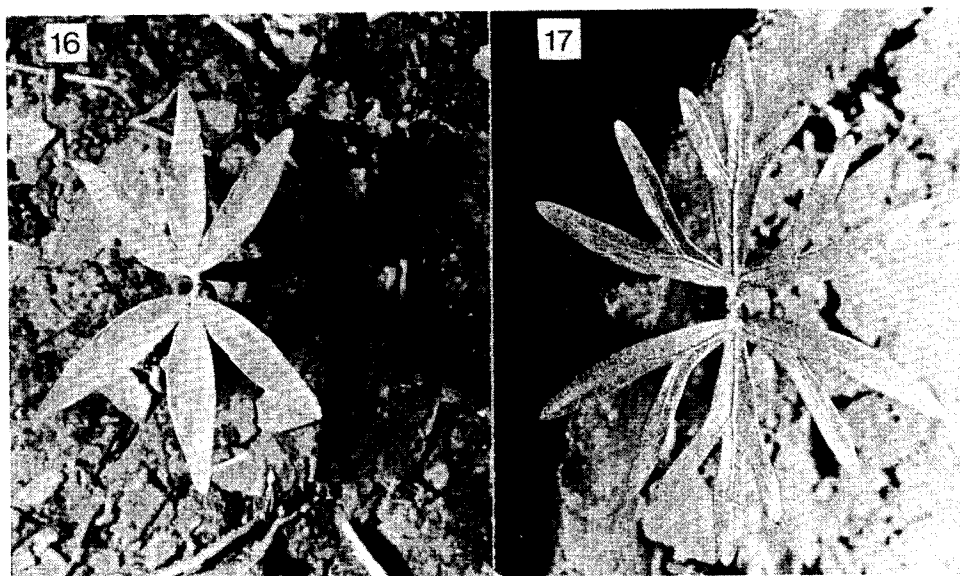


Fig. 16. Plántula de *Bursera longipes* con hojas cotiledonares trilobadas.

Fig. 17. Plántula de *Bursera* aff. *schlechtendalii* con hojas cotiledonares multilobadas.

Por el momento, a falta de conocimientos más amplios y profundos sobre el particular, es difícil juzgar cuál de los dos tipos de cotiledones es el más primitivo.

Otra faceta interesante constituye la amplitud ecológica del género *Bursera* y de sus diferentes representantes. A este respecto no hay duda de que se trata de un grupo termófilo, pues el grueso de sus especies aparentemente no prospera en áreas en que las temperaturas mínimas son inferiores de 0°C y no se les encuentra en altitudes superiores a 1700 m. Algunas, como *B. cuneata*, *B. fagaroides*, *B. microphylla*, *B. palmeri*, trascienden un poco de estos límites, pero tampoco parecen estar adaptadas a inviernos moderadamente rigurosos, pues en el centro y sur de México ninguna se ha encontrado a más de 2500 m s.n.m. y latitudinalmente no se les conoce más allá de 34°N y 24°S (Fig. 1).

En lo que concierne a la humedad, cabe establecer que la gran mayoría de las especies de este género vive en áreas en que prevalece una larga temporada de sequía. Mientras que varias penetran en regiones de clima francamente árido, puede decirse que hay muy pocas que "se sienten en su casa" en condiciones de humedad elevada.

Se sabe poco todavía acerca de los suelos en que vive la mayor parte de los representantes de *Bursera* y sólo en términos muy gruesos puede decirse que se les encuentra de preferencia en suelos someros de laderas de cerros, aun cuando en numerosos casos se ha visto que prosperan muy bien en cultivo en tierras aluviales profundas. Algunas especies llegan a formar parte de la vegetación natural de terrenos con drenaje moderadamente deficiente. No parecen discriminar, al menos en su conjunto, ningún tipo de roca madre, de las principales que existen en el oeste, centro y sur de México.

Es pertinente señalar asimismo la existencia de una especie, *B. standleyana*, que vive como epífita en bosques tropicales perennifolios de Costa Rica.

Como ya se dijo con anterioridad, *Bursera* juega un papel de primera importancia en los bosques tropicales caducifolios de México, donde se concentra también la mayoría de sus especies. Algunas participan en la composición de los bosques espinosos y de los matorrales xerófilos. Otras penetran al bosque tropical subcaducifolio y aun al perennifolio. No se ha visto, sin embargo, que llegaran, más que de una manera marginal, a formar parte de los bosques de coníferas, ni de los encinares, ni del bosque mesófilo de montaña.

Aunque algunas especies, como *B. simaruba* y *B. bipinnata*, prosperan bien en lugares perturbados y en la vegetación secundaria, el grueso del género parece incluir plantas que sólo se desarrollan en comunidades climax y desaparecen rápidamente en cuanto las condiciones se alteran.

Sobre la base de esta información se puede postular que probablemente el hogar primitivo de este género ha sido la zona climática cálida con una larga temporada seca, donde debe haber resultado particularmente propicio el hábito caducifolio. A partir de ahí *Bursera*, al parecer, buscó la colonización de otros medios, en lo cual tuvo cierto éxito dentro de las regiones calientes y secas, pero sin que lograra franquear de manera decisiva la barrera de los climas templados y fríos. Esta última circunstancia no es sino una de tantas manifestaciones del fenómeno general, ya señalado por Engler (1882: 228-230), consistente en la escasa participación de elementos originados a partir de floras termófilas locales dentro de la vegetación de las zonas templadas y frías de México, pues en ella prevalecen linajes generados en regiones de clima fresco de Norte y Sudamérica.

A pesar de que la taxonomía de *Bursera* haya sido abordada desde hace tiempo por varios autores (Engler, 1883, 1931; Rose, 1911; Standley, 1923; Bullock, 1936; etc.), la clasificación de estas plantas es todavía muy imperfecta y no se sabe gran cosa acerca de sus relaciones filogenéticas. Basándose en hallazgos fundamentales de Bullock (op. cit.), McVaugh y Rzedowski (1965) dividieron el género en dos secciones que se diferencian entre sí de la siguiente manera:

	sección <i>Bursera</i>	sección <i>Bullockia</i>
corteza	exfoliante	no exfoliante
catáfilos	ausentes	presentes
flores	3,4,5-meras	4(5)-meras
ovario	3-locular	2-locular
fruto	3-valvado	2-valvado

y que parecen corresponder a dos grandes grupos naturales, a pesar de que en algunos casos la separación no es muy neta.

Además, los mencionados autores esbozaron la existencia de 11 grupos de menor categoría (6 en la sección *Bullockia* y 5 en la sección *Bursera*), sobre la base de sus estudios de las plantas del occidente de México. La mayoría de las especies de Guerrero examinadas en el presente trabajo están incluidas en el esquema de McVaugh y Rzedowski y por consiguiente los datos relativos a la morfología del mesocarpio y de las hojas cotiledonares pueden emplearse para formular algunas sugerencias tendientes a mejorar el arreglo de los citados autores.

Así, por ejemplo, en la sección *Bullockia*, se confirma la sospechada afinidad entre

el grupo 1 (*B. bipinnata* y *B. diversifolia*) con el grupo 4 (*B. coyucensis*, *B. copallifera*, *B. excelsa* y *B. palmeri*). También el grupo 2 (*B. bicolor*) parece estar ligado al 4 y tal vez los tres podrían reunirse en uno solo. En cambio, el grupo 6 (*B. tecomaca*) resulta ser más próximo al grupo 3 (*B. penicillata*, *B. citronella*, *B. laxiflora* y *B. glabrifolia*).

En la sección *Bursera* la naturalidad del grupo 7, que incluye *B. attenuata*, *Terebinthus acuminata*, *B. aff. simaruba*, *B. arborea*, *B. grandifolia* y *B. instabilis*, queda reforzada por el carácter de sus hojas cotiledonares y este bien definido conjunto parece estar un tanto alejado de los demás miembros de la sección.

Por otra parte, de acuerdo con los esquemas de Engler (1931) y de Lam (1932), *Bursera*, junto con los géneros paleotropicales *Aucoumea*, *Boswellia*, *Commiphora* y *Triomma*, forma parte de la tribu Bursereae o Boswellieae, que se considera como grupo avanzado dentro de la familia Burseraceae.

A este respecto merecen un comentario especial las posibles relaciones de *Bursera* con *Boswellia* y con *Commiphora*.

Boswellia agrupa un conjunto de veintitantas especies de plantas que habitan mayormente Africa continental, con extensión hacia Arabia y el occidente de la India. Son árboles de corteza por lo general exfoliante, flores 5-meras y ovario primordialmente trilobular, y a juzgar por las ilustraciones y descripciones de Engler (1931: 419-423), la diferencia fundamental con relación a *Bursera* consiste en el hecho de que todos los lóculos del ovario son fértiles y el hueso, carente de mesocarpio ariliforme, encierra más de una semilla.

Commiphora incluye unas 140 especies de distribución similar a *Boswellia*, que son árboles o arbustos sin corteza exfoliante, flores 4-meras, ovario generalmente bilobular y mesocarpio análogo al que se observa en muchas especies de *Bursera* sect. *Bullockia*. En las descripciones que proporciona Engler (1931: 429-431) no se dice nada acerca de catáfilos, pero la ilustración de *C. stolzii* (op. cit.: 433) muestra que al menos esta especie los tiene bien desarrollados. La diferencia entre *Commiphora* y *Bursera* consiste en que en el primero de los géneros las flores poseen un receptáculo cóncavo a campanulado, que falta en el segundo.

Con tales antecedentes podría proponerse un esquema hipotético del posible curso de la filogenia, que se ilustra en la Fig. 18, en el cual se contempla la posibilidad de considerar a *Bursera* como un conjunto difilético. Además, la mayor parte de estos procesos evolutivos tiene que haberse realizado en épocas en que existía una conexión continental entre Africa y América tropical.

Tal conexión parece haberse interrumpido a partir del Cretácico Superior (Raven y Axelrod, 1974: 545, 603), de lo cual cabe deducir que los árboles caducifolios y probablemente también los bosques caducifolios ya existían en esa época.

Por último, deseamos apuntar los principales lineamientos que, a nuestro juicio, deben proseguirse en las futuras investigaciones sobre *Bursera*:

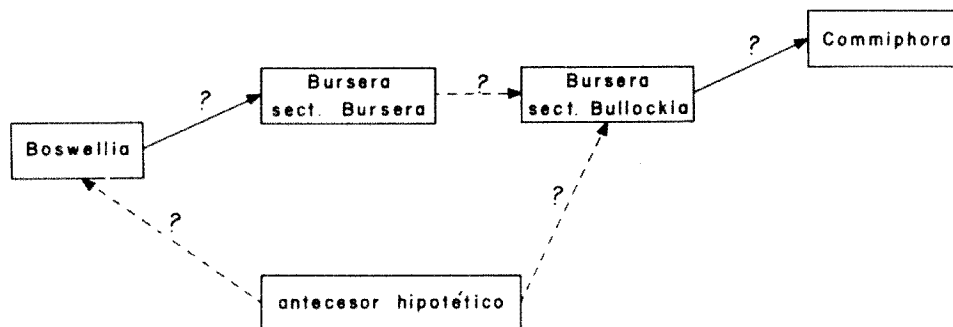


Fig. 18. Esquema hipotético de relaciones filogenéticas entre los géneros *Boswellia*, *Bursera* y *Commiphora*.

1. Estudios químicos, farmacológicos e industriales, con el objeto de determinar la estructura, las propiedades y los posibles usos de las sustancias que elaboran estos vegetales;
2. Estudios profundos de sistemática, auxiliados de morfología, anatomía, extenso trabajo de campo, recuentos cromosómicos y técnicas quimiotaxonómicas;
3. Estudios ecológicos, incluyendo pesquisas sobre la biología floral, diseminación, germinación, etc.

Referencias

- Bullock, A.A. 1936. Notes on the Mexican species of the genus *Bursera*. *Bull. Misc. Inf. Kew* 1936: 346-387.
- Chandler, M.E.J. 1964. The lower Tertiary floras of southern England. IV. A summary and survey of findings in the light of recent botanical observations. *Bull. British Museum (Nat. Hist.), Geol.* 12: 1-151.
- Domínguez, X.A., J. Rzedowski, M. Gutiérrez & M.E. Gómez 1973. A phytochemical survey of 21 species of the genus *Bursera* (Burseraceae) natives of Mexico. *Rev. Latinoamer. Quím.* 4: 108-111.
- Engler, A. 1882. *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, Insbesondere der Florengebiete seit der Tertiaerperiode. Parte II. Die Extratropischen Florengebiete und die Tropischen Gebiete*. Leipzig, W. Engelmann. 386 pp.
- Engler, A. 1883. *Bursera*. In A. & C. de Candolle, *Monogr. Phaner.* 4: 36-60.
- Engler, A. 1931. *Bursera*. In A. Engler & H. Harms, *Nat. Pflanzenfam*, ed. 2. 19a: 423-429.
- Lam, H.J. 1932. The Burseraceae of the Malay Archipelago and Peninsula, with annotations concerning extra-Malayan species, especially of *Dacryodes*, *Santiria* and *Canarium*. *Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, sér 3.* 12: 281-561.
- MacGinitie, H.D. 1953. Fossil plants of the Florissant beds, Colorado. *Carn. Inst. Wash. Publ.* 599: 1-188.
- MacGinitie, H.D. 1969. The Eocene Green River flora of northwestern Colorado and northeastern Utah. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* 83: 1-140.
- Mc Vaugh, R. & J. Rzedowski 1965. Synopsis of the genus *Bursera* L. in western Mexico, with notes on the material of *Bursera* collected by Sesse & Mociño. *Kew Bull.* 18: 317-382.
- Miranda, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México—V. Rasgos de la vegetación en la Cuenca del Río de las Balsas. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 8: 95-114.
- Raven, P.H. & D.I. Axelrod 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 61: 539-673.
- Rose, J.N. 1911. *Elaphrium*. In *North Amer. Fl.* 25: 241-257.
- Sousa S., M. 1969. Influencia de las aves en la vegetación de la Laguna del Majahual en Los Tuxtlas. *Ver. Bol. Soc. Bot. Méx.* 30: 97-112.
- Standley, P.C. 1923. *Elaphrium*. In *Trees and shrubs of Mexico. Contr. U.S. Nat. Herb.* 23: 543-552.

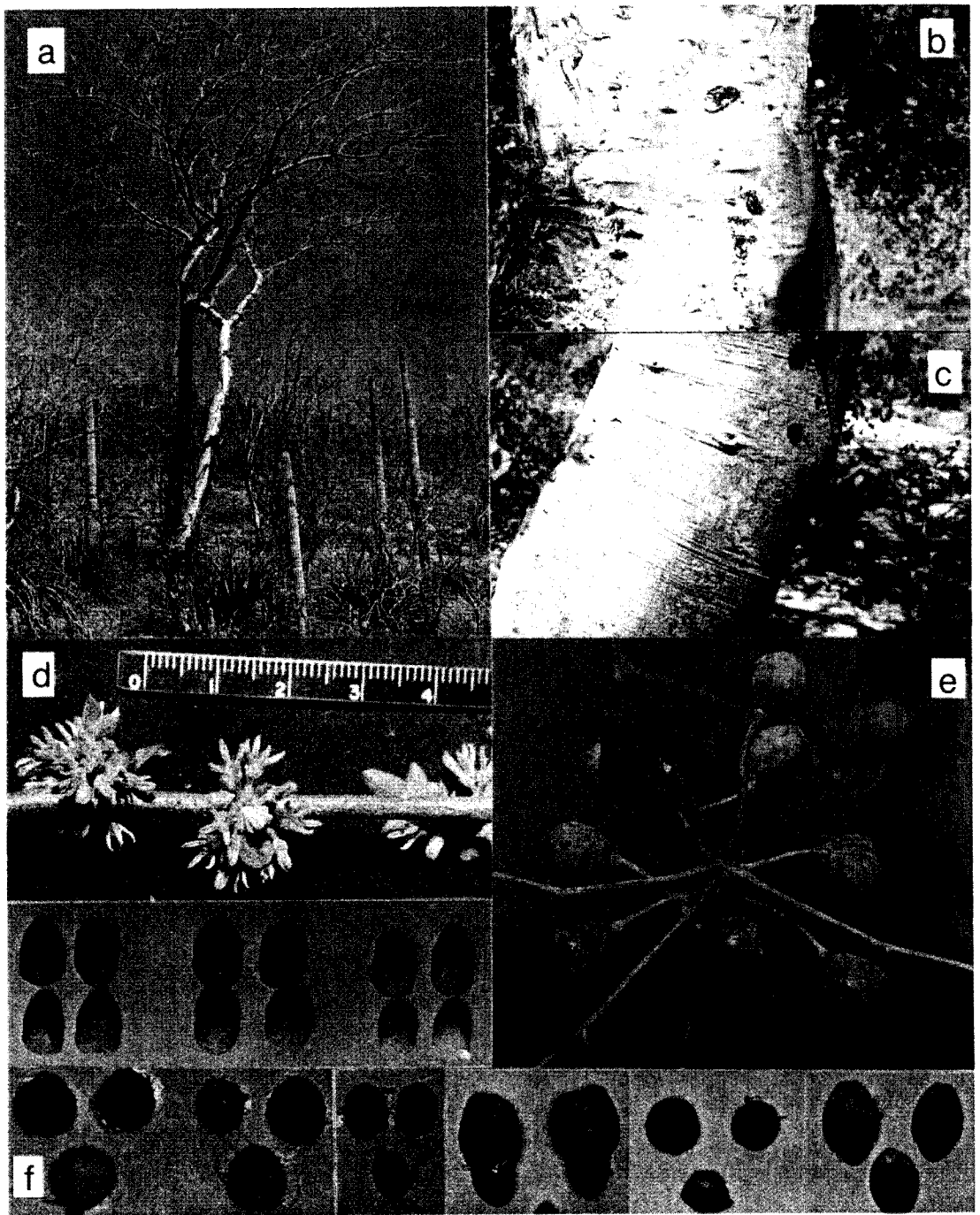


Lámina I:

- a. Individuo de *Bursera longipes* en la época de carencia de hojas.
- b. Porción del tronco de *B. lancifolia* con la corteza externa desgarrada, mostrando la capa de clorénquima.
- c. Porción del tronco de *B. copallifera* con la corteza externa raspada, mostrando la capa de clorénquima.
- d. Flores masculinas de *B. ariensis*.
- e. Infrutescencia de *B. bolivarii*; uno de los frutos acaba de desprenderse del exocarpio y muestra el mesocarpio ariliforme.
- f. Mesocarpios ariliformes de varias especies de *Bursera*; en la fotografía superior de izquierda a derecha: *B. bolivarii*, *B. aptera*, *B. aptera*; en la hilera inferior de izquierda a derecha: *B. aff. palmeri*, *B. copallifera*, *B. bipinnata*, *B. tecomaca*, *B. aff. laxiflora*, *B. sarcopoda*.

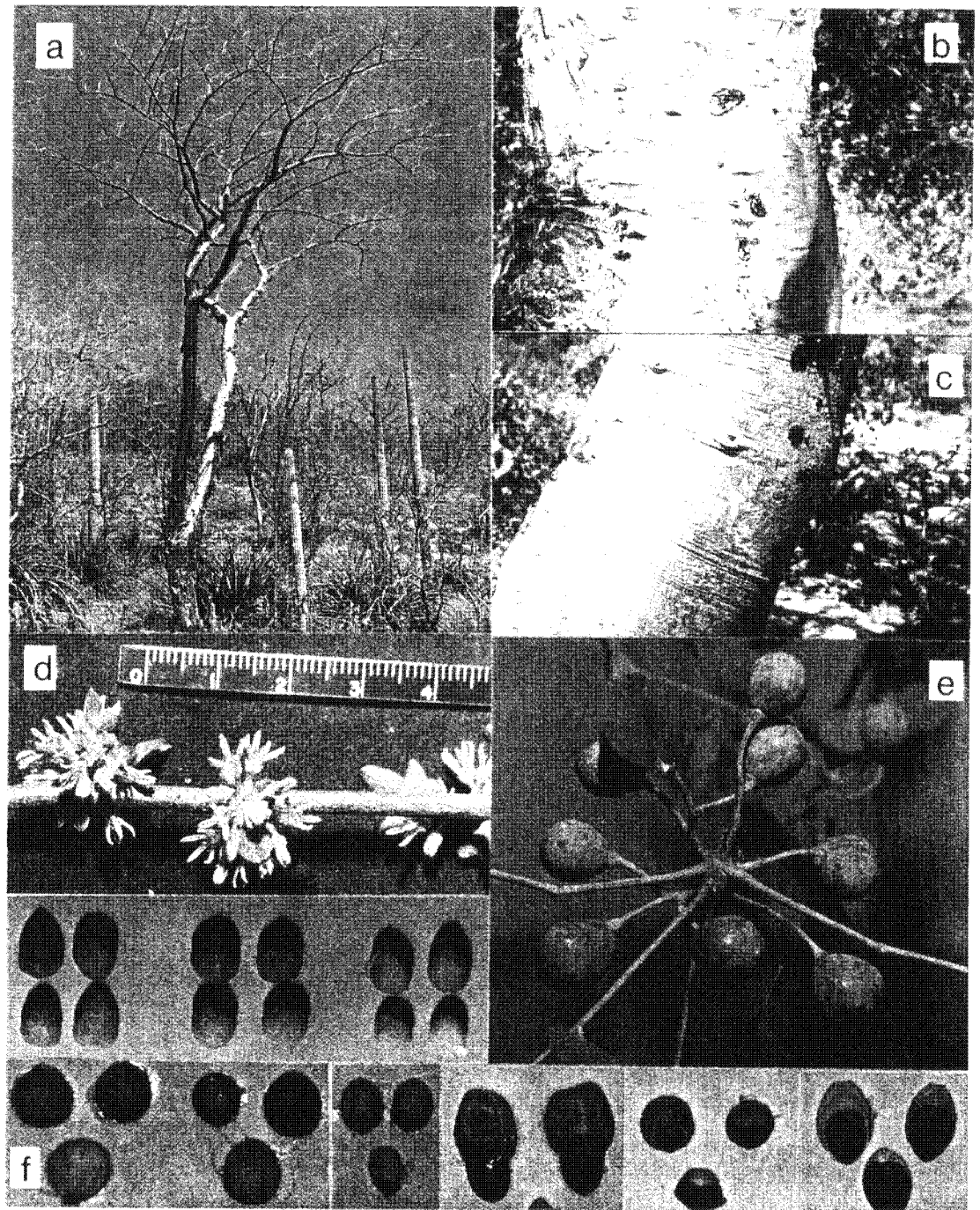


Lámina I:

- a. Individuo de *Bursera longipes* en la época de carencia de hojas.
- b. Porción del tronco de *B. lancifolia* con la corteza externa desgarrada, mostrando la capa de clorénquima.
- c. Porción del tronco de *B. copullifera* con la corteza externa raspada, mostrando la capa de clorénquima.
- d. Flores masculinas de *B. ariensis*.
- e. Infrutescencia de *B. bolivarii*; uno de los frutos acaba de desprenderse del exocarpio y muestra el mesocarpio ariliforme.
- f. Mesocarpios ariliformes de varias especies de *Bursera*; en la fotografía superior de izquierda a derecha: *B. bolivarii*, *B. aptera*, *B. aptera*; en la hilera inferior de izquierda a derecha: *B. aff. palmeri*, *B. copullifera*, *B. bipinnata*, *B. tecomaca*, *B. aff. luxiflora*, *B. sarcopoda*.