



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

Diferenciación de los sistemas vascular y de
defensa en plántulas del género *Bursera*
(Burseraceae).

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGO

PRESENTA

IVAN SERRANO-ROSAS

DIRECTORA DE TESIS: DRA. MARÍA FELIX RAMOS

ORDOÑEZ

LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MÉXICO 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Para el desarrollo de este trabajo se contó con el apoyo del proyecto PAPIIT

IA206616 DGAPA-UNAM

Agradecimientos

A la Dra. María Felix Ramos Ordoñez, por la oportunidad de trabajo, la confianza y el apoyo a lo largo de todo este proyecto, por sus enseñanzas y conocimientos, por su paciencia, tolerancia y esfuerzo dedicado tanto al proyecto como a mi persona, por ser una extraordinaria profesionalista y persona, porque sin su apoyo hoy no tendría el placer de conocer a tantas personas y lugares, y por todo este tiempo trabajando juntos.

A mis revisores, la Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán, la Dra. Norma Isela Rodríguez Arévalo, el Biol. Francisco López Martínez y el Biol. Marcial García Pineda, por sus atenciones, consejos y revisiones para mejorar y aumentar la calidad del proyecto.

A los integrantes del Laboratorio de Desarrollo de plantas de la Facultad de Ciencias por las facilidades otorgadas para la realización de la parte anatómica de este trabajo.

A la M. en C. Argelia Díaz Rico del Laboratorio de Ambientes controlados de la Facultad de Ciencias por su apoyo en los experimentos de germinación y mantenimiento de plántulas.

A la M. en F.P. Ana Isabel Bieler Antolín del Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias por su apoyo en la toma del registro fotográfico.

A Martín López Carrera por su ayuda en las colectas de pirenos.

Al Biol. Osvaldo Cervantes Zamudio y a la M. en C. Guadalupe E. Daleth Guedea Fernández del Laboratorio de Microscopía de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala por las facilidades otorgadas en los conteos de características anatómicas.

A los integrantes del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala.

Al Banco de Semillas de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala.

Al Jardín Botánico de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala.

A mi mejor amigo Héctor Uriel Hernández, que ha sido mi compinche en un sinfín de aventuras, tonterías, risas y reflexiones de vida, por su apoyo en todo momento.

A mi mejor amiga Melisa Díaz, que ha sido mi confidente y cómplice de vida, compañera y consejera, por su apoyo y cariño.

A mis mejores amigos del Colegio de Ciencias y Humanidades Brenda Vega, Fabiola Baeza, Iram Martínez y Víctor Herrera, por los buenos momentos, las incontables risas, aventuras y por la amistad hasta el día de hoy.

A mis profesores y amigos Biol. Osvaldo Cervantes, Biol. Francisco J. Ochoa, Biol. María de los Ángeles García y Sandra Vivas, que son extraordinarias personas y profesionistas, por el apoyo brindado, los consejos y la compañía; por ser familia.

Dedicatoria

*"A menudo damos por hecho
las mismas cosas que más
merecen nuestra gratitud"*

Cynthia Ozick

A mi abuelita "Mimi" que me cuidó, educó y amó como una madre incondicional y que hoy le debo gran parte de lo que soy; que me enseñó la humildad, el respeto y la generosidad; que me protegió y apoyó en toda aventura. Serás mi más hermoso recuerdo.

A mi madre, que siempre ha educado y enseñado el valor del trabajo duro, el compromiso, la responsabilidad, la dedicación, que me alentó en todo proyecto, me aconsejó cuando lo necesite, que me conoces incluso mejor que yo y que me escuchaste siempre. Este logro también es tuyo, porque aunque no haya palabras o acciones que demuestren toda mi gratitud, me esforzaré toda una vida por hacerlo.

A mi hermana Sandra, que aunque muchas memorias son peleas, agradezco que hayan sido con ella; por ser mi ejemplo de superación, de esfuerzo, de constancia; por ser mi inspiración, por enseñarme a perseguir mis sueños y alentarme a cumplirlos, por ser mi apoyo y orientación, por las risas y los muchos buenos recuerdos que formamos.

Porque las mejores cosas vienen en pares, a mis tías Candelaria y Elvira, que fueron parte vital en mi crecimiento, por su apoyo incondicional, sus consejos, sus historias y el consuelo que siempre han dado a mi vida.

A mi prima Diana, que más que prima es como mi segunda hermana, por ser mi cómplice, mi apoyo, mi ejemplo, mi compañía, por los consejos y las risas de tantas aventuras y por enseñarme a no rendirme.

A mi primo Diego, que fue la única figura masculina con la que compartí infancia, por las tonterías, chistes, risas, por ser ejemplo de humildad.

A mi sobrino Mateo, que a su corta vida me ha llenado de tanta felicidad, que me ha mostrado la ternura y el amor; que me ha mostrado que el estrés, el enojo, la tristeza y todo sentimiento negativo son efímeros si él me sonríe.

Por último y no menos importante; a mi compadre Jonnatan que ha sido un sabio consejero y amigo, que me ha enseñado la nobleza y el compañerismo.

Al resto de mi familia que de alguna manera han influenciado en mi vida.

Contenido

Resumen.....	1
Introducción	3
Objetivos	9
Objetivo General.....	9
Objetivos Particulares.....	9
Materiales y Método.....	10
<i>Bursera</i> como objeto de estudio	10
Colecta de pirenos.....	11
Germinación	12
Análisis fenológico y anatómico.....	14
Índices de Vulnerabilidad y Conductividad hidráulica relativa.....	17
Resultados	20
Germinación	20
Fenología foliar	23
Análisis anatómico.....	28
Características del xilema.....	39
Discusión.....	45
Conclusiones	52
Literatura citada.....	54
Anexos	65

Índice de figuras

	Pág.
Figura 1. A) Pirenos separados por lote de 30 y por especie; B) Choque térmico a 60°C y prueba de viabilidad, pirenos precipitados viables y pirenos vanos los que flotaron.	12
Figura 2. Caja Petri con 3 lotes de pirenos de <i>Bursera morelensis</i> sobre papel filtro.	13
Figura 3. Emergencia de la radícula de <i>Bursera morelensis</i> (izquierda) y semillero con domo para el mantenimiento de las plántulas (derecha).	14
Figura 4. Precipitación promedio mensual e histórica en el municipio de Coxcatlán, Puebla. Calculado con datos de los años 1960 a 2008 (CICESE 2017).	15
Figura 5. Cuadrantes para estimación del número de vasos en <i>Bursera schlechtendalii</i> .	17
Figura 6. Promedio del número de pirenos germinados por especie de <i>Bursera</i> en condiciones de temperatura fluctuante de 25-35 °C, fotoperiodo de 12x12 h y luz blanca.	20
Figura 7. Curva de germinación acumulada de las siete especies de <i>Bursera</i> bajo condiciones de temperatura fluctuante de 25-35 °C, fotoperiodo de 12x12 h y luz blanca.	21
Figura 8. Porcentaje promedio de germinación \pm error estándar de cada especie de <i>Bursera</i> en condiciones controladas. Letras diferentes representan diferencias significativas.	22
Figura 9. Crecimiento de la plántula de <i>Bursera schlechtendalii</i> en condiciones controladas. A) etapa 1 con cotiledones presentes; B) etapa 2 con la primera hoja verdadera; C) etapa 3 con hojas verdaderas y cotiledones; y D) etapa 4 sin cotiledones (juvenil).	23
Figura 10. Crecimiento de la plántula de <i>Bursera morelensis</i> en condiciones controladas. A) etapa 1 con cotiledones; B) y C) etapa 3 con hojas verdaderas y cotiledones; y D) etapa 4 sin cotiledones (juvenil).	24
Figura 11. Crecimiento de la plántula de <i>Bursera biflora</i> en condiciones	25

controladas. A) etapa 1 con cotiledones presentes; B) etapa 2 con la primera hoja verdadera; C) etapa 3 con hojas verdaderas y cotiledones; y D) etapa 4 sin cotiledones (juvenil).

Figura 12. Crecimiento de la plántula de *Bursera cuneata* en condiciones controladas. A) etapa 1 con cotiledones presentes; B) etapa 2 con el primer par de hojas verdaderas; C) etapa 3 con hojas verdaderas y cotiledones; y D) etapa 4 sin cotiledones (juvenil). 26

Figura 13. Juvenil de *Bursera submoniliformis* a los 4 meses de emergencia de la radícula en temperatura constante (25°C), fotoperiodo de 12x12 h, luz blanca y riego semanal a capacidad de campo 27

Figura 14. A) Corte transversal de hipocótilo de *Bursera schlechtendalii* a los 15 días de emergencia de la radícula; B) detalle de los tejidos; C) Corte transversal a los 30 días; D) aumento en el que se observa la formación de la peridermis y el anillo continuo de tejido vascular secundario; E) detalle de la médula en campo claro; F) Detalle de la médula en luz polarizada. 29

Figura 15. A) Corte transversal de hipocótilo de *Bursera schlechtendalii* a los 2 meses de emergencia de la radícula; B) lenticela en la peridermis, presencia de taninos; C) distribución de almidón en el corte; D) Corte transversal a los 4 meses de emergencia; E) y F) lignificación de peridermis; G) Cristales de oxalato de calcio en peridermis. 30

Figura 16. A) Corte transversal de hipocótilo de *Bursera morelensis* a los 2 meses de emergencia de la radícula; B) detalle de los tejidos; C) Corte transversal a los 4 meses de emergencia; D) detalle de los tejidos. 31

Figura 17. A) Corte transversal de hipocótilo de *Bursera biflora* a los 15 días de emergencia de la radícula; B) detalle de los tejidos; C) Corte transversal a los 30 días de emergencia; D) detalle de los tejidos; E) y F) vista polarizada del hipocótilo. 33

Figura 18. A) Corte transversal de hipocótilo de *Bursera biflora* a los 2 meses de emergencia de la radícula; B) detalle de los tejidos; C) y D) vista polarizada del hipocótilo; E) vista de contraste interdiferencial del hipocótilo; F) Corte transversal a los 4 meses de emergencia; G) detalle de los tejidos; H) vista polarizada del hipocótilo. 34

Figura 19. A) Corte transversal de hipocótilo de *Bursera cuneata* a los 15 días de emergencia de la radícula; B) detalle de los tejidos; C) Corte transversal a los 30 días de emergencia; D) detalle de los tejidos; E) Corte transversal a los 2 meses de emergencia; F) detalle de los tejidos; G) Corte transversal a los 4 meses de emergencia; H) detalle de los tejidos. 36

Figura 20. A) Corte transversal de hipocótilo de *Bursera submoniliformis* a los 4 meses de emergencia de la radícula; B) detalle de los tejidos; C) y D) vista polarizada del hipocótilo. 37

Figura 21. Diámetro total del vaso \pm error estándar de *B. schlechtendalii* (A), *B. cuneata* (B), *B. biflora* (C) y; *B. morelensis* (D). Letras distintas en las barras significan diferencias significativas. 39

Figura 22. Grosor de la pared del vaso \pm error estándar de *B. cuneata* (A), *B. biflora* (B), *B. schlechtendalii* (C) y, *B. morelensis* (D). Letras distintas en las barras significan diferencias significativas. 40

Figura 23. Correlación entre la densidad de vasos y el diámetro del lumen del vaso de todas las etapas y todas las especies de *Bursera*. Color negro etapa 1, color verde etapa 2, color azul etapa 3 y color rojo etapa 4. 44

Figura 24. Correlación entre la densidad de vasos y el diámetro del lumen del vaso en la etapa 2 (a) y la etapa 4 (b). 44

Índice de tablas

	Pág.
Tabla 1. Clasificación de las etapas de crecimiento de las plántulas de <i>Bursera</i> .	15
Tabla 2. Prueba de comparación múltiple de Tukey, especies comparadas, diferencia media, valor de la prueba (q), significancia con $p < 0.05$.	22
Tabla 3. Resumen de características anatómicas observadas en los sistemas vascular y de defensa de las cinco especies de <i>Bursera</i> en las cuatro etapas de crecimiento.	38
Tabla 4. Valores promedio \pm error estándar del diámetro total del vaso y el grosor de la pared de <i>B. submoniliformis</i> .	41
Tabla 5. Índice de vulnerabilidad \pm desviación estándar de las cuatro etapas de crecimiento de las cinco especies del género <i>Bursera</i> . Etapa 1 con quince días de emerger de la radícula; etapa 2 con un mes; etapa 3 con dos meses; y etapa 4 con cuatro meses.	42
Tabla 6. Conductividad hidráulica relativa \pm desviación estándar de las cuatro etapas de crecimiento de las cinco especies del género <i>Bursera</i> . Etapa 1 con quince días de emerger de la radícula; etapa 2 con un mes; etapa 3 con dos meses; y etapa 4 con cuatro meses.	43

Anexos

	Pág.
Anexo 1. Estudios de germinación de <i>Bursera</i> en los últimos 15 años organizados por especie de estudio y sus respectivos porcentajes de germinación, los métodos empleados y los autores de la investigación	65
Anexo 2. Descripción, usos, partes empleadas, distribución y hábitat de las especies utilizadas en este trabajo	67

Resumen

Para las plantas de ambientes estacionales, la temporada de lluvias es crucial ya que las semillas disponibles necesitan germinar y establecerse en un periodo de tiempo reducido. Bajo este escenario, la plántula, que comprende desde la emergencia de la radícula hasta la abscisión de los cotiledones, requiere una pronta diferenciación del sistema vascular que le dará una alta eficiencia hidráulica y seguridad contra la cavitación, además, también requiere de un desarrollo adecuado del sistema de defensa que le permita sobrevivir. El género *Bursera* es un candidato al que urge estudiar debido a la grave escasez de individuos juveniles en campo. El objetivo principal del proyecto fue analizar la diferenciación de los sistemas vascular y de defensa de plántulas del género *Bursera*, durante la fase de plántula en condiciones controladas, y determinar si presentan estrategias para resistir a la época de secas, por lo que el desarrollo del proyecto incluyó la germinación de los pirenos, descripción de las plántulas a lo largo de cuatro meses, así como la caracterización y análisis de la morfo-anatomía.

Se germinaron 30 pirenos de *Bursera aptera*, *B. arida*, *B. biflora*, *B. cuneata*, *B. morelensis*, *B. schlechtendalii* y *B. submoniliformis* en cada caso con tres repeticiones por especie, y se calculó el porcentaje de germinación. Las plántulas obtenidas se clasificaron en cuatro etapas de crecimiento, se realizó la descripción fenológica de las estructuras aéreas de la plántula y el análisis anatómico del hipocótilo. Se midió la densidad de vasos, diámetro del vaso, diámetro del lumen y grosor de la pared. Se calculó la conductividad hidráulica relativa y el índice de vulnerabilidad a la cavitación.

La germinación ocurrió entre 3 y 46 días, los porcentajes para *B. schlechtendalii*, *B. cuneata*, *B. arida*, *B. biflora* y *B. morelensis* fue de 47.7-60% y para *B. aptera* y *B. submoniliformis* fue de 3.3-8.8%. No se obtuvieron plántulas de *B. arida* y *B. aptera*. Las hojas verdaderas surgieron desde la tercera semana; en *B. cuneata* y *B. submoniliformis* fueron hojas trilobadas; en *B. biflora* fueron hojas en forma de roseta, para *B. morelensis* fueron hojas compuestas con múltiples folíolos y en *B. schlechtendalii* fueron hojas simples. El periodo de plántula es menor a cuatro meses, cuando caen los cotiledones. *Bursera schlechtendalii* y *B. morelensis*

presentaron un sistema vascular secundario en forma de anillo continuo desde el primer mes de crecimiento mientras que el resto de las especies permanecieron con eustele y con un desarrollo secundario después del primer mes. Las plántulas se clasifican como especies no acumuladoras de xilema. El diámetro total de los vasos de *B. schlechtendalii*, *B. cuneata* y *B. morelensis* aumentó en todas las etapas de crecimiento. En el grosor de la pared del vaso aumentó solo en *B. cuneata* en todas las etapas de crecimiento. En la última etapa de desarrollo de la plántula la densidad de vasos aumenta a medida que el diámetro del lumen disminuye, aunque esta relación no es significativa, el sistema vascular mejora su conducción. *B. schlechtendalii* y *B. biflora* fueron las especies con mayor desarrollo del sistema de defensa; *B. schlechtendalii* presentó la más alta conductividad y menor vulnerabilidad junto a *B. morelensis*. Con base en lo obtenido se concluye que la supervivencia, aún bajo condiciones controladas, es muy baja. A partir del desarrollo de características defensivas y de un sistema vascular diferenciado con alta eficiencia hidráulica y seguridad ante la cavitación, las especies con una mayor posibilidad de supervivencia son *B. schlechtendalii* y *B. morelensis*.

Introducción

Las plantas vasculares originadas a partir del proceso de germinación de la semilla cuentan con un embrión que, a su vez consta de un eje embrionario con meristemos primarios, apical y subapical y uno o dos cotiledones. Como resultado del crecimiento y diferenciación de los meristemos, las células diferenciadas se agrupan formando tejidos, y éstos a su vez órganos. Del meristemo apical se origina el brote y del meristemo subapical, la raíz (Taiz y Zeiger, 2006; Zlotnik y Ponce, 2013).

El desarrollo del tallo inicia con una yema embrionaria, el epicótilo, formado por el meristemo apical rodeado de varios primordios de hojas. El desarrollo del tallo tiene geotropismo negativo; las células formadas por división del meristemo apical ocupan una posición progresivamente más basal. A medida que las células de la parte alta se dividen y añaden más células nuevas al meristemo del tallo. En el tallo en desarrollo hay tres tejidos fundamentales: la protodermis, que forma la epidermis, el meristema fundamental, que forma la médula y el córtex, y el procámbium, que se diferencia en xilema y floema (Viljee, 2001; Esau, 2008). Estos últimos dos tejidos constituyen al sistema vascular de la planta, por una parte, el xilema tiene la función principal del transporte de agua y solutos desde las raíces a otras partes del cuerpo de la planta; y el floema, que transporta hormonas, metabolitos y sobre todo, los productos de la fotosíntesis (principalmente en forma de sacarosa), desde las hojas hasta las células no fotosintetizadoras de la planta (Curtis, 1990; Zlotnik y Ponce, 2013).

El desarrollo del sistema vascular involucra tanto una rápida conducción de agua, como el transporte de sustancias elaboradas. En consecuencia, la adaptación de una planta al medio depende de un eficiente sistema de conducción (Tejero et al., 2014), así como de la disponibilidad de recursos que afectará a nivel de órgano o de toda la planta, lo que determinará su habilidad para sobrevivir y crecer (Cisneros, 2012). Tales variaciones se manifiestan desde las primeras etapas de desarrollo del individuo. La fase de plántula, que abarca desde la protrusión de la radícula hasta la liberación de las estructuras protectoras y la abscisión de los

cotiledones (Flores-Vindas, 1999; Loza-Cornejo y Terrazas, 2011), es el periodo más sensible del ciclo de vida de una planta (Gliessman, 2002), en este periodo, se presenta la mayor velocidad de crecimiento, pero también es más vulnerable al estrés biótico y abiótico, ya que los recursos indispensables para su establecimiento y desarrollo posterior se están destinando al crecimiento y, en menor medida, a los mecanismos de defensa que componen un complejo sistema en contra de patógenos y herbívoros (García y Collazo, 2013; Lundstedt y Valdés, 2013). Este sistema de defensa engloba estrategias físicas, como desarrollo de tricomas, cutícula y corteza endurecidas y gruesas y, paredes celulares lignificadas; estrategias fenológicas como desfaseamiento en los ciclos de vida respecto a los de herbívoros o patógenos; estrategias de asociación mutualista; y mecanismos químicos con producción de metabolitos secundarios diversos (Granados-Sánchez et al., 2008; Anaya, 2013).

Estudios en plántulas revelan que un factor significativo para un establecimiento exitoso en ambientes áridos está relacionado con la interacción entre la tasa de crecimiento relativo y las características del tejido vascular, así como la fenología foliar que interviene directamente en la división de los tejidos vasculares (Cisneros, 2012). Para especies que habitan en ambientes estacionales (donde el agua disponible en el suelo y la atmósfera es baja), la eficiencia del sistema hidráulico durante la época seca requiere de un equilibrio entre la demanda y aporte de agua hacia las partes aéreas de la planta (Azcon-Bieto y Talón, 2008; Ortega y Collazo, 2013). La densidad y área de los vasos del sistema vascular tienen un papel relevante en la conductividad de agua dentro del tallo, esto es, los vasos de mayor diámetro tienen mayor cantidad de espacio disponible para el transporte de agua, a este flujo se le conoce como conductividad hidráulica. Sin embargo, ante una mayor eficiencia hidráulica hay una mayor vulnerabilidad a la cavitación, es decir, la formación y colapso repentino de pequeñas burbujas, que producen cavidades de vacío parcial durante el ascenso de agua, cuando esto sucede, los elementos xilemáticos se saturan y se embolizan, rompiendo la continuidad de la columna de agua (Ortega y Collazo, 2013; Cabral et al., 2016). Para el caso particular de *Bursera tomentosa* del género *Bursera*, Castillo et al. (2005) reportaron en individuos adultos elementos de vaso pequeños pero con alta

densidad, lo que significa una alta conductividad hidráulica y una reducida vulnerabilidad a la cavitación.

En un reciente estudio sobre anatomía de maderas se registró variación estructural en el xilema secundario de individuos de una misma especie que crecen en diferentes condiciones ecológicas así como de convergencias estructurales entre especies que no se relacionan taxonómicamente, pero que cohabitan en una misma comunidad vegetal (Ramírez-Martínez et al., 2017). Para México son escasos los trabajos sobre las posibles adaptaciones anatómicas de plántulas provenientes de zonas secas (Cisneros, 2012; Vázquez, 2016; Loza-Cornejo y Terrazas, 2011; Loza-Cornejo et al. 2003)

Con la expansión del bosque tropical caducifolio en el norte y el centro de México durante el Mioceno, las especies de *Bursera* se convirtieron en elementos dominantes de este tipo de vegetación (Vázquez, 2016; Rzedowski, 2006; Becerra, 2005 y De-Nova et al., 2012). En términos generales, el género *Bursera* incluye 107 especies de las cuales 106 se encuentran entre el norte de México y norte de Sudamérica, excepto *B. tonkinensis* que se encuentra al norte de Vietnam (De-Nova et al., 2012). La distribución del género es principalmente tropical, pues se extiende desde los extremos suroeste y sureste de los Estados Unidos hasta el norte de Perú y de Brasil, incluyendo las Antillas y las Galápagos; su centro de diversidad se localiza en México (Rzedowski et al., 2004) donde existen 80 especies endémicas (Ramos-Ordoñez et al., 2012). El grueso de las especies se encuentra por debajo de los 1700 m de altitud, aunque algunas especies prosperan en matorrales xerófilos y llegan a ascender a elevaciones de 2400 m, penetrando en ocasiones en áreas transicionales con bosques de encino y coníferas. Dadas estas afinidades ecológicas, la mayor diversidad de las especies se establece en la vertiente del Pacífico mexicano (Rzedowski y Kruse, 1979; Rzedowski et al., 2004).

Por su distribución, los individuos del género *Bursera* representan gran valor tanto natural como social, cultural, económico y tradicional. Se consideran como nodrizas ya que aumentan la abundancia de las plantas que allí habitan (incluidos sus conespecíficos), al contrarrestar la pérdida de recursos debido a la sombra,

humedad y otras condiciones favorables que proporciona durante la germinación y crecimiento de otros individuos (Purata, 2008); también, se consideran como indicadores de clima (Gutiérrez, 2007); en otros casos los individuos son empleados para construir cercas vivas (Gutiérrez, 2007; Reséndiz, 2009) y la mayoría de las especies son consideradas forestales dentro del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS) 2004-2009 (Garduño, 2015)

Con la creciente demanda de recursos vegetales (Linares y Bye, 2008), no sólo enfocada a éste género, la cubierta vegetal del bosque tropical caducifolio se ha reducido drásticamente, ocasionando profundas alteraciones como la presencia de islas de vegetación primaria y secundaria rodeadas de terrenos degradados (Orantes-García et al., 2013). Alrededor de 70% del área de bosque tropical caducifolio se ha perdido en las últimas décadas, y 50% del área cubierta por este tipo de vegetación está formada por bosques perturbados (Bonfil-Sanders et al., 2008). La pérdida de la superficie del bosque tropical caducifolio conlleva no sólo la eliminación de la cobertura vegetal, sino también alteraciones en el reciclaje de nutrientes del suelo o en el ciclo del agua (Hernández, 2015). Además, la diversidad biológica del bosque depende de la existencia misma del bosque original ya que sus especies están ausentes en los estadios sucesionales tempranos (Meave et al., 2012); sin embargo, la capacidad del bosque tropical caducifolio para mantener la biodiversidad va más allá de su propio límite, por su importante influencia sobre otros ecosistemas, por ejemplo, la conservación de numerosas especies de animales, particularmente aves y murciélagos que suelen migrar entre pisos altitudinales (Sánchez-Cordero, 2001). Esta migración podría verse afectada con la pérdida o modificación del bosque y así afectar negativamente no sólo la fauna, sino también a la flora de ecosistemas adyacentes, ya que muchas especies migratorias son importantes polinizadores y dispersores de semillas (Meave et al., 2012). Por lo anterior, la implementación efectiva de diversas acciones e instrumentos de conservación en los bosques, pueden contribuir significativamente a disminuir la pérdida de las especies más vulnerables, así como de ecosistemas con una distribución restringida (Koleff et al., 2012).

Por su dominancia y cantidad de endemismos en el bosque tropical caducifolio, el género *Bursera* (Ramos-Ordoñez et al., 2016) es un candidato urgente por conservar, sobre todo por la decadencia en las poblaciones en algunas localidades del país (Segundo-Hernández y Ramos-Ordoñez, 2016; Hernández-Gómez, 2018). Los estudios sobre la propagación de estas especies son pocos (Castellanos, 2008; Barrales, 2009; Castellanos-Castro y Bonfil, 2010); en ellos, la reproducción vegetativa resulta una alternativa frente a la alta proporción de frutos sin semilla, un fenómeno común y natural en el género (Ramos-Ordoñez et al., 2012), así como por la falta de conocimiento de la diáspora y de la biología reproductiva de las especies (Ramos-Ordoñez et al., 2016). Los reportes sobre germinación de pirenos de *Bursera* son variables, ya que utilizan diferentes especies que provienen de diferentes localidades y, sobre todo, varían en los tratamientos a los que someten los pirenos (Anexo I), bajo esta situación sólo unas cuantas especies se propagan por estacas (Bonfil-Sanders et al., 2008; Díaz et al., 2013). Sin embargo, las desventajas de este método de propagación vegetativa están principalmente relacionadas con la homogeneidad genética de las plantaciones, que puede aumentar el riesgo de plagas y enfermedades (Mesén, 1998), aun cuando la supervivencia de estacas en algunas especies sea mayor que en plántulas (Bonfil et al., 2016).

En el bosque tropical caducifolio de Coxcatlán, en el Valle de Tehuacán, los pirenos de *Bursera* son dispersados en la época seca (Ramos-Ordoñez et al., 2012) y permanecen en el banco de semillas hasta la época de lluvias, que ocurre entre junio y septiembre (Ramos-Ordoñez et al., 2008), en este periodo, la germinación y el establecimiento de plántulas depende del recurso hídrico; posteriormente sobrevienen ocho meses de sequía, por lo que se requieren estrategias de supervivencia que implican adaptaciones morfológicas y anatómicas directamente relacionadas con la obtención o retención de agua para evitar la desecación (McLaren y McDonald, 2003). Por ello, conocer cuáles son las estrategias anatómicas que desarrollan las especies de *Bursera* al terminar el primer periodo de lluvias, puede ayudar a comprender porque las poblaciones se

encuentran en decadencia, es decir, son poblaciones con abundancia de individuos adultos, pero con una grave escasez de individuos juveniles.

Objetivos

Objetivo General

Analizar el desarrollo y la diferenciación del sistema de defensa y el sistema vascular de plántulas del género *Bursera*, durante los primeros cuatro meses de desarrollo en condiciones controladas.

Objetivos Particulares

Determinar los porcentajes de germinación y obtener plántulas de siete especies del género *Bursera* en condiciones controladas.

Describir la fenología foliar de plántulas de *Bursera* durante los primeros cuatro meses de crecimiento en condiciones controladas.

Analizar la anatomía de los sistemas vascular y de defensa en el hipocótilo de diferentes especies de *Bursera* en diferentes etapas de desarrollo para determinar que especies tienen mayor posibilidad de supervivencia.

Analizar la conductividad hidráulica relativa y el índice de vulnerabilidad a la cavitación en diferentes etapas de desarrollo de plántulas del género *Bursera*.

Materiales y Método

***Bursera* como objeto de estudio**

En el género *Bursera* encontramos árboles o arbustos pertenecientes a la familia Burseraceae, descrita en 1824 por Carl Sigismund Kunth (Daly et al., 2011) cuya distribución es principalmente en América, África y Asia tropicales (Arreguín, 2001); son organismos caducifolios, dioicos o polígamo-dioicos, rara vez hermafroditas, por lo general fuertemente resinosos y aromáticos (Rzedowski y Guevara-Féfer. 1992); los frutos son drupas dehiscentes y están conformados por tres tejidos; el exocarpo, mesocarpo y el endocarpo. El exocarpo y el mesocarpo son carnosos; el endocarpo es duro, y cuando madura (el fruto) está frecuentemente cubierto por un tejido de color amarillo o rojo-anaranjado, que se diferencia del mesocarpo, llamado pseudoarilo (Ramos-Ordoñez et al., 2012; Ramos-Ordoñez et al., 2013).

El género *Bursera* se divide en dos secciones: *Bullockia*, que comprende a las plantas de flores con ovario bicarpelar, con la corteza de los tallos por lo general gris y lisa, que comúnmente se conocen con el nombre de "copal"; y *Bursera*, plantas de flores con ovario tricarpelar, con la corteza de los tallos casi siempre vistosa y exfoliante, conocidas muchas de ellas como "cuajote", "jiote", "papelillo" o "xixote" (Medina-Lemos, 2008; Yáñez, 2004).

En las culturas mesoamericanas, el uso e intercambio de copal se encontraban asociados a la religión y magia. Asimismo, en la elaboración de artículos tales como vestimenta, calzado y ornamentaciones, o para el teñido de la piel o el pelo y pegamentos (García, 2012). Con la llegada de los españoles a México, se relata el uso del copal como ofrenda a los dioses en ceremonias; para la elaboración de tintas para la escritura, jícaras y vasos; usos medicinales para curar las diarreas, como antiinflamatorio y antibiótico, contra la sarna, para curar las asperezas de la piel, para aclarar la vista; como pegamento para incrustaciones en máscaras o para transformarlos en diferentes objetos como barras, esferas, conglomerados,

bases de cuchillos de sacrificio, figurillas antropomorfas y fragmentos diversos amorfos (Garduño, 2015). En la actualidad, la iglesia católica y ortodoxa continúan utilizando los inciensos, al igual que algunas comunidades indígenas y grupos diversos en general. Algunos otros usos del género son: la extracción de resinas para fabricar incienso, barnices, tintas, plásticos, adhesivos, fuegos artificiales; se utiliza como veneno, principalmente para perros; como planta ornamental; en fabricación de utensilios como palitos para cerillos o en la elaboración de artesanías talladas; para el forraje de ganado (Reyes et al., 2004); se utiliza para la fabricación de perfumes, jabones y pinturas; la madera se usa para construcción y carpintería en general (Yáñez, 2004); en la farmacología con fabricación de aceites, gomas y sustancias pécticas (Tejero et al., 2014); en la medicina como analgésico, para combatir enfermedades respiratorias, gástricas, renales y enfermedades de la piel (García, 2012; Garduño, 2015).

Colecta de pirenos

Se colectaron pirenos maduros de *Bursera aptera*, *B. arida*, *B. biflora*, *B. morelensis*, *B. schlechtendalii* y *B. submoniliformis* en el municipio de Coxcatlán (18°16' N, 97°08' O), Puebla, entre enero y agosto de 2016. Para la colecta primero se embolsaron las ramas de tres individuos de cada especie con malla de tul para que los pirenos quedaran atrapados en la bolsa al caer por sí mismos. Las bolsas se revisaron cada tres días y se retiraron hasta obtener 120 pirenos, esta colecta fue reducida ya que la cosecha de frutos de este año fue baja en comparación con otros años (López-Carrera M. comunicación personal). Por otro lado, se colectaron pirenos maduros de *Bursera cuneata* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (19°18'21" - 19°20'17" N, 99°10'15" - 99°12'4" O), al sur de la Ciudad de México, en noviembre de 2016. La colecta fue manual, seleccionando los frutos con las valvas abiertas o frutos con el pseudoarilo naranja o rojizo expuesto. Los pirenos fueron llevados al laboratorio de Ecología de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala y se almacenaron en bolsas de papel a temperatura ambiente y libres de humedad.

En el Anexo II se muestra una compilación de la descripción, usos, partes empleadas, distribución y hábitat de las especies utilizadas en este trabajo: la información fue complementada con los trabajos de Medina-Lemos (2008), Rzedowski y Guevara-Féfer (1992), Rzedowski et al. (2004), Yáñez (2004), De la Cerda-Lemus (2011) y García (2015).

Germinación

Limpieza y pretratamiento de pirenos

A cada uno de los pirenos se le removió el pseudoarilo manualmente o con ayuda de lima para uñas, posteriormente se sometieron a una prueba de viabilidad por flotación y choque térmico simultáneamente (modificado de Martínez, 2016). Los pirenos se colocaron en agua a 60°C, durante 20 minutos, solo aquellos pirenos que precipitaron al fondo del recipiente se consideraron viables, todos estos pirenos se dejaron en imbibición por 24 horas a temperatura ambiente. Durante este periodo, los pirenos se trasladaron al Laboratorio de Desarrollo en Plantas de la Facultad de Ciencias, UNAM. Posteriormente, de los 90 pirenos viables (pirenos que precipitaron) por especie de *Bursera*, se repartieron en tres lotes de 30 pirenos cada uno (Fig. 1).

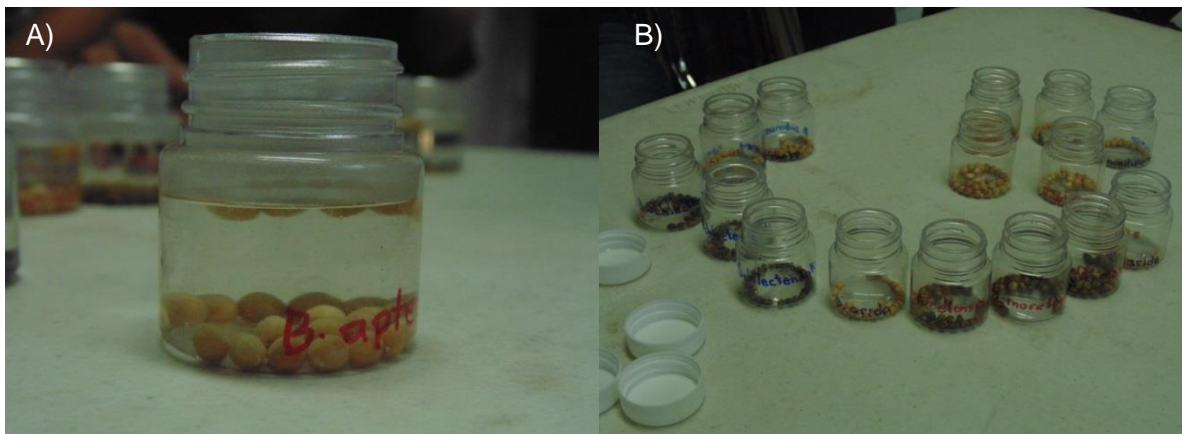


Figura 1. A) Pirenos separados por lote de 30 y por especie; B) Choque térmico a 60°C y prueba de viabilidad, pirenos precipitados viables y pirenos vanos los que flotaron.

Siembra

Los pirenos se sembraron en cajas Petri de plástico y sobre papel filtro (Fig. 2). Las cajas con pirenos se colocaron en una cámara de germinación con temperatura fluctuante (25-35 °C), fotoperiodo de 12x12 h, luz blanca y riego continuo, en el Laboratorio de Ambientes Controlados de la Facultad de Ciencias, UNAM. En el caso *Bursera cuneata*, las cajas Petri permanecieron en cámara de germinación con temperatura fluctuante tres semanas y posteriormente se colocaron en condiciones de temperatura fluctuante (8.5-16.7°C), fotoperiodo de 12x12 h, luz blanca y riego continuo.



Figura 2. Caja Petri con 3 lotes de pirenos de *Bursera morelensis* sobre papel filtro.

Revisión de germinación

La revisión de las cajas Petri se realizó cada tercer día durante 60 días. En cada revisión se realizó un registro del número de pirenos germinados (la germinación se consideró como exitosa una vez que emergió la radícula); además, se procuró regar cada caja Petri a capacidad de campo.

Con el registro del número de pirenos germinados se realizó una curva de germinación acumulada para corroborar la conclusión del proceso germinativo; además, se calculó el porcentaje de germinación por lote y con ello se obtuvo el porcentaje promedio de cada especie.

Además, los datos obtenidos como porcentaje de germinación se transformaron mediante la función raíz cuadrada del arcoseno para cumplir los supuestos de normalidad (Gómez, 2016), posteriormente con el programa GraphPad Prism 5 se realizó un análisis de varianza (ANOVA) y una prueba posterior de comparaciones múltiples de medias (prueba de Tukey) para determinar diferencias entre especies.

Análisis fenológico y anatómico

Cuidado de la plántula

A medida que ocurrió la emergencia de la radícula (Fig. 3), los pirenos se trasladaron a la cámara de temperatura constante, y se colocaron en semilleros con domo utilizando sustrato compuesto de tierra negra y arena de río (en proporción 1:1), y se mantuvieron con temperatura constante de 25°C, fotoperiodo de 12x12 h, luz blanca y riego semanal a capacidad de campo (Modificado de Cajero, 2009). Para el caso de *Bursera cuneata* los pirenos germinados se sembraron en tierra negra y arena de río (proporción 1:1) y se mantuvieron bajo las mismas condiciones de germinación.



Figura 3. Emergencia de la radícula de *Bursera morelensis* (izquierda) y semillero con domo para el mantenimiento de las plántulas (derecha).

Para determinar la fenología foliar y realizar el análisis anatómico, a partir de la emergencia de la radícula se establecieron cuatro etapas de desarrollo, dentro de un periodo máximo de cuatro meses (Tabla 1), asumiendo que históricamente, este es el tiempo que dura la época lluviosa en el bosque tropical caducifolio de

donde provienen la mayoría de las especies utilizadas en este estudio (Fig. 4; CICESE 2017).

Tabla 1. Clasificación de las etapas de crecimiento de las plántulas de *Bursera* utilizadas en este trabajo.

Etapa	Descripción
1	Cuando los cotiledones se expanden
2	Cuando aparecen las primeras hojas definitivas
3	Dos meses después de la emergencia de la radícula
4	Cuatro meses después de la emergencia de la radícula

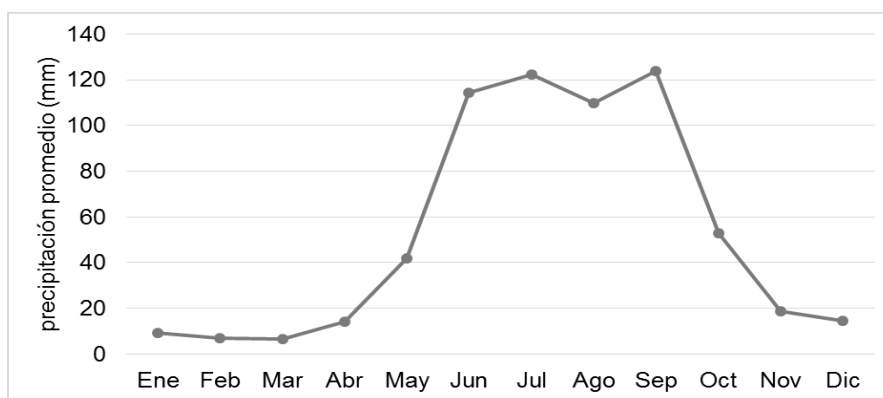


Figura 4. Precipitación promedio mensual e histórica en el municipio de Coxcatlán, Puebla. Calculado con datos de los años 1960 a 2008 (CICESE 2017).

Descripción de la fenología foliar

Se realizó un registro fotográfico de las estructuras aéreas de la plántula (hipocótilo, cotiledones, hojas verdaderas) en cinco especies (*B. morelensis*, *B. schlechtendalii*, *B. biflora*, *B. cuneata* y *B. submoniliformis*), desde la emergencia de la radícula hasta los cuatro meses de desarrollo, según las etapas obtenidas de cada especie. El registro fotográfico se realizó con cámara digital marca SONY® modelo No. DSC-H200; además, se anexó la descripción de cada etapa.

Obtención de muestras histológicas del hipocótilo

El análisis anatómico se realizó utilizando el hipocótilo de las plántulas obtenidas, las muestras fueron procesadas histológicamente en el laboratorio de Desarrollo

en Plantas, Facultad de Ciencias, UNAM, todas las técnicas se realizaron de acuerdo con el manual de López et al. (2005).

Fijación y deshidratación. Las plántulas fueron fijadas en FAA (formol, ácido acético, etanol 96% y agua 1:0.5:5:3.5) por un tiempo mínimo de 48 h.

Inclusión en parafina y cortes. Posterior a la fijación, con ayuda de un estereomicroscopio (Zeiss, Oberkochen, Alemania) se disectó el hipocótilo de cada uno de los 3 individuos por especie y por etapa obteniendo segmentos de 1 cm aproximadamente, se colocaron en frascos viales y se deshidrataron en una serie de etanoles graduales (30%, 50%, 70%, 85%, 96% y 100%), 1 h para cada alcohol; posteriormente se pasaron por una mezcla de alcohol 100%-xilol 1:1 durante 1 h, xilol puro durante 30 minutos, xilol-parafina 1:1 a 60°C por 12 h y finalmente parafina pura por 12 h más. Posteriormente las muestras se colocaron en cubos de parafina y se cortaron transversalmente en micrótopo de rotación a 7 µm en las primeras dos etapas de desarrollo y a 10 µm para las últimas etapas; los cortes se extendieron en baño de flotación (agua a 45°C más grenetina) y se montaron en portaobjetos.

Tinción de contraste. Se seleccionaron 2 laminillas de cada individuo para cada etapa de desarrollo y cada especie de planta, los cortes se desparafinaron a 60°C durante 1 h, posteriormente, se realizaron cambios de 3 min de xilol (2 cambios), xilol-alcohol puro 1:1, alcohol puro y alcohol 96%, finalmente se colocaron en safranina durante 24 h. Al término de este tiempo se realizaron 2 lavados con agua para retirar el exceso de safranina y se contrastó con verde rápido en metilcelosolve por último las laminillas se montaron con Entellan® y se dejaron secar por un mínimo de 24 h, finalmente se limpiaron para ser observadas al microscopio óptico.

Se realizó un registro fotográfico de los cortes de tres especies con las cuatro etapas de crecimiento (*B. schlechtendalii*, *B. biflora*, *B. cuneata*) y dos especies incompletas (*B. morelensis*; y *B. submoniliformis*) en el Laboratorio de Microcine, Facultad de Ciencias, UNAM, usando un microscopio óptico (Olympus Provis AX70, Tokio, Japón) con programa Q-capture Pro 7 e iluminaciones de campo claro, luz polarizada y óptica de contraste interdifereencial (Nomarski). Con el registro fotográfico de los cortes se realizaron las descripciones del sistema

dérmico, que incluye los tejidos asociados a protección, como la epidermis y la peridermis; y el tejido vascular que incluye al xilema y floema; además, se incluyeron algunas características de tejidos en la médula y en el córtex.

Índices de Vulnerabilidad y Conductividad hidráulica relativa

Para el cálculo de los índices de vulnerabilidad y conductividad hidráulica relativa, fue necesaria la obtención de las siguientes medidas:

Área del corte (mm²): Se midió previamente el diámetro del corte (mm²) para obtener el radio, y con la fórmula del círculo se calculó el área ($A = \pi r^2$).

Densidad de vasos por área de corte (mm²): Se obtuvo el número de vasos por corte mediante dos métodos: por conteo total para las especies que formaron haces vasculares como la sección *Bullockia* y la etapa 1 de *Bursera schlechtendalii*; y conteo por estimación para la sección *Bursera*, este método consistió en la división del corte en 12 cuadrantes para posteriormente seleccionar 6, alternados entre ellos (Fig. 5). Con el número de vasos obtenido por cuadrante se realizó un promedio y se multiplicó por el número de haces vasculares o, en su caso, por los doce cuadrantes. La densidad de vasos se calculó por área de corte ya que algunas de las muestras eran más pequeñas que un mm², usualmente la densidad se calcula por unidad de área, sin embargo en este caso, para las plántulas más delgadas se tendría una gran probabilidad de sobreestimar la densidad de vasos al asumir un tamaño mayor en la muestra. La densidad de vasos (DV) se calculó con la siguiente fórmula: $DV = \text{No. Vasos por corte} / \text{área del corte (mm}^2\text{)}$

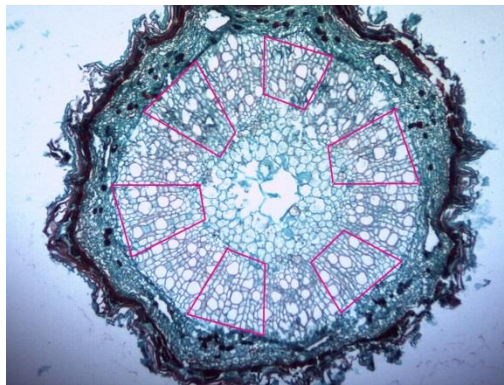


Figura 5. Cuadrantes para estimación del número de vasos en *Bursera schlechtendalii*.

Diámetro total (DT) del vaso del xilema (mm). Se midió el diámetro total de los vasos de mayor tamaño de cada etapa; se utilizaron los mismos métodos de conteo empleados y descritos en la densidad de vasos.

Diámetro del lumen (DL) del vaso del xilema (mm). Con los mismos métodos de conteo se midió el diámetro del lumen, es decir de extremo a extremo de la parte interna del vaso de los vasos de mayor tamaño de cada etapa.

El grosor de la pared (GP) del vaso del xilema (mm). Se obtuvo de la siguiente relación $GP = DT - DL/2$

La susceptibilidad a daños durante la conducción de agua fue evaluada a través del Índice de Vulnerabilidad a la Cavitación (IV) propuesto por Reyes Santamaría et al. (2002). Este es $IV = DL/DV$ Donde “DL” es el diámetro del lumen del vaso y “DV” es la densidad de vasos (Sperry y Saliendra, 1994). La conductividad hidráulica relativa (CHR) de los vasos se evaluó a partir de la ecuación modificada de Hagen-Poiseuille (Núñez-Colín et al., 2006):

$$CHR = r^4 DV$$

Donde “r” es el radio del vaso obtenido mediante la fórmula propuesta por Cabral et al. (2016); el radio se obtiene de la raíz cuadrada del área del lumen de los vasos dividida por π y el área del lumen del vaso, se calculó mediante la fórmula de área a partir de diámetro ($A = (\text{diam.}^2 / 4) \pi$); “DV” es la densidad de los vasos.

Las mediciones anatómicas del xilema se realizaron en el Laboratorio de Microscopía de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. Con apoyo de microscopio óptico (Motic Serie 2), cámara (Moticam 2) y con el programa Motic 2.0. Con los valores obtenidos de las diferentes mediciones se generó una matriz en Microsoft Excel 2010; dicha matriz contenía el número de vasos, el DT, DL, GP, el radio del lumen del vaso y del corte, área del lumen y del corte, densidad de vasos por área de corte, número de cuadrantes o haces vasculares, especie,

etapa e individuo. A partir de la matriz, se buscó determinar si había diferencias significativas en el DT y el GP entre etapas de desarrollo, para *B. biflora*, *B. cuneata* y *B. schlechtendalii* se realizó una prueba de Kruskal-Wallis y prueba de Dunn; para *B. morelensis* se realizó una prueba Mann Whitney, y para *B. submoniliformis* se generó una tabla con promedio \pm error estándar.

Para conocer la posible existencia de asociación entre el diámetro del lumen (DL) y la densidad de vasos (DV) por especie y por etapas, se realizó una correlación de Spearman. Los análisis se realizaron con el programa GraphPad Prism 5.

El formato utilizado para la sección de Literatura citada fue el establecido por la revista Peer Journal.

Resultados

Germinación

El proceso de germinación de las siete especies de *Bursera* concluyó antes de 60 días. Cada especie presentó picos de germinación en diferentes tiempos (Figs. 6 y 7). *Bursera schlechtendalii* germinó entre los días 7 y 33, la mayor germinación se registró en el último día; *B. cuneata* inició el día 13 y terminó en el 46, con mayor germinación en el día 39; *B. morelensis* presentó un periodo de germinación más corto, del día 3 al día 14 con el mayor número de pirenos germinados en el primer día. Con menor actividad germinativa se encuentra *B. biflora*, del día 3 al día 21 pero con un pico de germinación en el día 14; *B. arida* que germinó en el día 5 y el día 14, tuvo germinación más alta en este último día; *B. submoniliformis* con germinación aún más corta del día 10 al 21 con mayor actividad en el día 14 y por último el caso de *B. aptera* con un solo registro en el día 36.

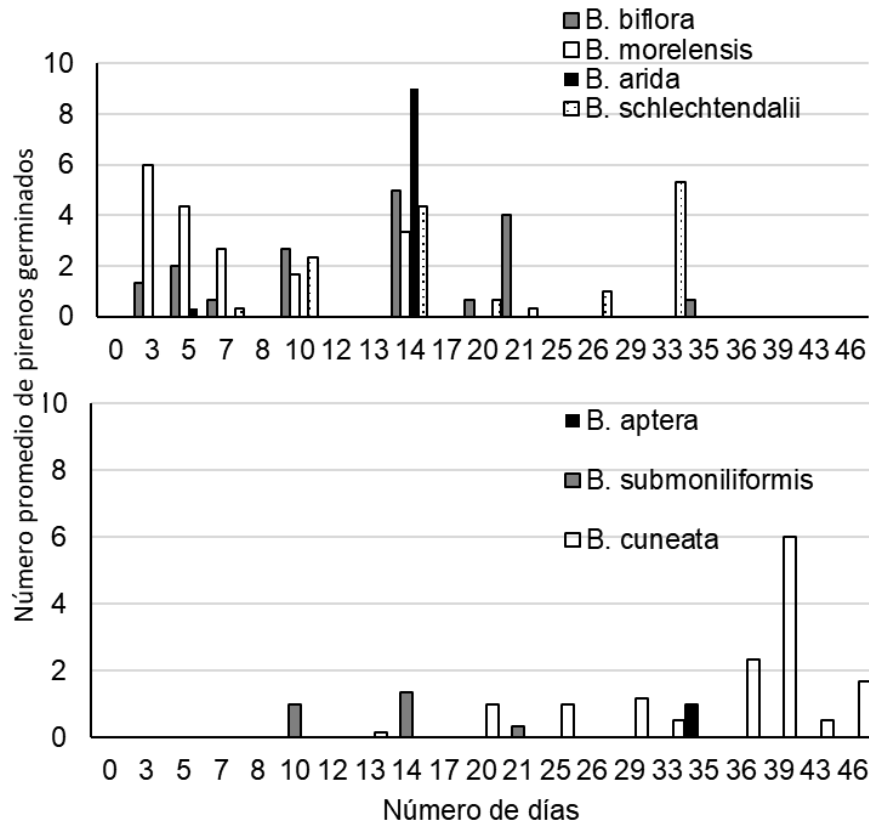


Figura 6. Promedio del número de pirenos germinados por especie de *Bursera* en condiciones de temperatura fluctuante de 25-35 °C, fotoperiodo de 12x12 h y luz blanca.

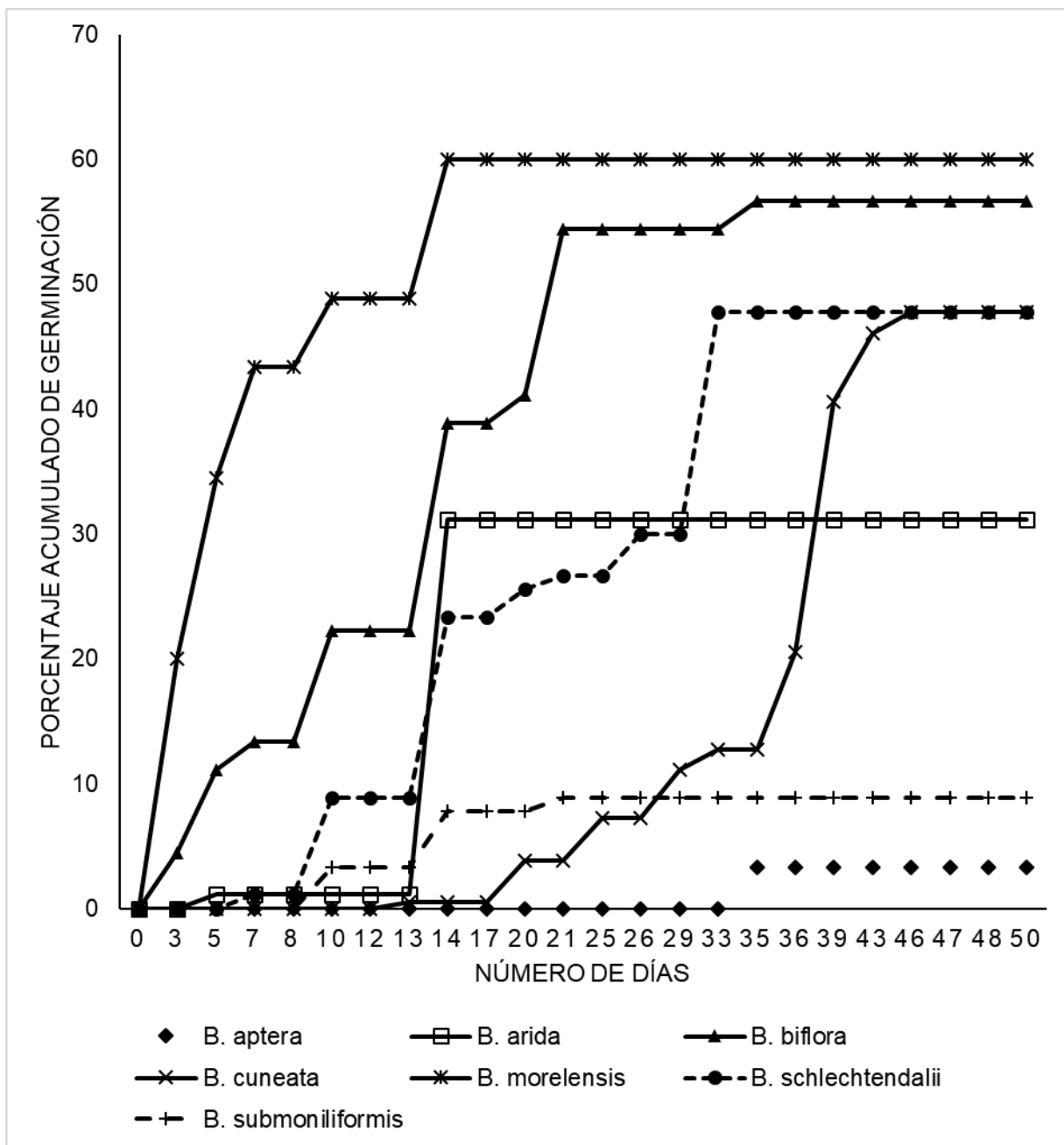


Figura 7. Curva de germinación acumulada de las siete especies de *Bursera* bajo condiciones de temperatura fluctuante de 25-35 °C, fotoperiodo de 12x12 h y luz blanca.

El porcentaje promedio de germinación mostró diferencias significativas ($F_{(6,17)} = 20.38$, $p < 0.0001$); fue mayor para *Bursera morelensis* ($60 \pm 13.3\%$), seguido de *B. biflora* ($56.6 \pm 20.2\%$); ligeramente menor para *B. schlechtendalii* ($47.7 \pm 5.09\%$), *B. cuneata* ($47.7 \pm 6.2\%$) y *B. arida* ($31.3 \pm 5.09\%$), pero fue notablemente menor para *B. submoniliformis* ($8.8 \pm 5.09\%$) y *B. aptera* ($3.3 \pm 3.3\%$) (Fig. 8; Tabla 2).

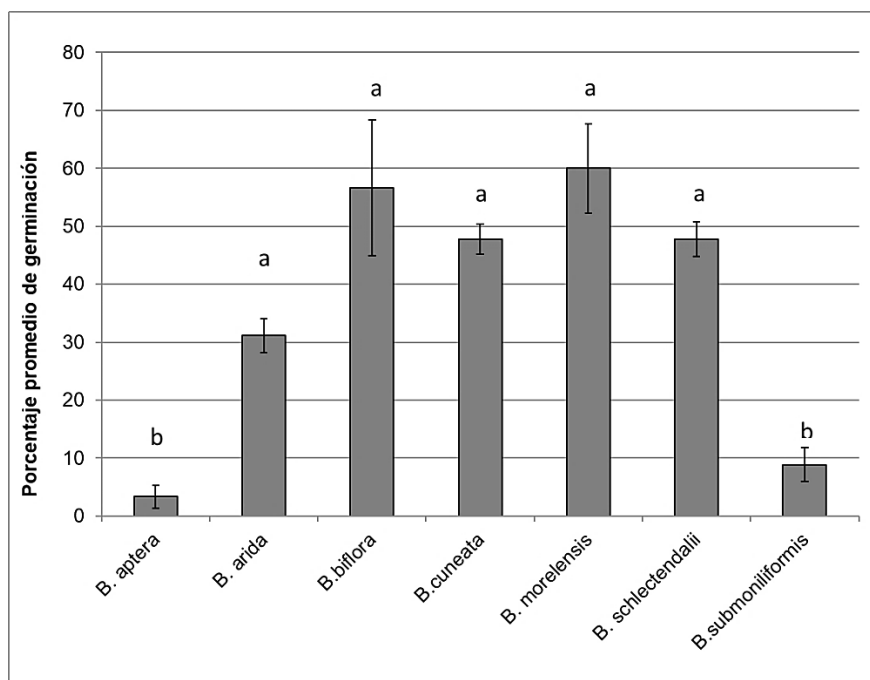


Figura 8. Porcentaje promedio de germinación \pm error estándar de cada especie de *Bursera* en condiciones controladas. Letras diferentes representan diferencias significativas.

Tabla 2. Prueba de comparación múltiple de Tukey, especies comparadas, diferencia media, valor de la prueba (q), significancia con $p < 0.05$.

Par comparado	Diferencia media	q	Es significativo con $p < 0.05$?
<i>B. aptera</i> vs <i>B. arida</i>	-0.2818	6.790	Si**
<i>B. aptera</i> vs <i>B. biflora</i>	-0.4527	10.91	Si***
<i>B. aptera</i> vs <i>B. cuneata</i>	-0.3914	10.89	Si***
<i>B. aptera</i> vs <i>B. morelensis</i>	-0.4714	11.36	Si***
<i>B. aptera</i> vs <i>B. schlechtendalii</i>	-0.3914	9.431	Si***
<i>B. biflora</i> vs <i>B. submoniliformis</i>	0.3605	8.684	Si***
<i>B. cuneata</i> vs <i>B. submoniliformis</i>	0.2992	8.324	Si***
<i>B. morelensis</i> vs <i>B. submoniliformis</i>	0.3792	9.137	Si***
<i>B. schlechtendalii</i> vs <i>B. submoniliformis</i>	0.2993	7.210	Si**

El porcentaje de supervivencia por especie fue de 0% para *B. aptera* y *B. arida*; para *B. morelensis* fue de 11.11%; para *B. cuneata* fue 22.09%; para *B. biflora* fue 27.45%; para *B. schlechtendalii* fue 30.23% y finalmente para *B. submoniliformis* fue de 37.5%.

Fenología foliar

Bursera schlechtendalii

A los quince días de haber germinado, la plántula exhibe los dos cotiledones totalmente desplegados, son subsésiles y multilobados, el hipocótilo es cilíndrico y delgado. En la etapa 2 se desarrolla la primera hoja verdadera, cuando la plántula tiene cuatro semanas de edad, es una hoja simple, aserrada, angosta e irregular; además ocurre una elongación del hipocótilo. Para la etapa 3, los cotiledones permanecen, aumenta el número de hojas verdaderas, así como el tamaño de las hojas formadas anteriormente; son hojas simples, aserradas o lobadas e irregulares. El tallo se ensancha y se observan lenticelas. En la etapa 4 los cotiledones cayeron y sólo permanecen las hojas verdaderas por lo que se ha concluido la etapa de plántula; aumentó el número y el tamaño de las hojas, el margen finamente aserrado y regular, el hipocótilo se ensanchó aún más (Fig. 9).



Figura 9. Crecimiento de la plántula de *Bursera schlechtendalii* en condiciones controladas. A) etapa 1 con cotiledones presentes; B) etapa 2 con la primera hoja verdadera; C) etapa 3 con hojas verdaderas y cotiledones; y D) etapa 4 sin cotiledones (juvenil).

Bursera morelensis

En la etapa 1 muestra cotiledones multilobados y subsésiles; un hipocótilo cilíndrico y delgado. Por falta de individuos no hay registro fotográfico de la etapa 2; sin embargo, a las tres semanas se desarrolló la primera hoja verdadera con 5 folíolos, imparipinada y pequeña. En la etapa 3 la plántula exhibe ya sus hojas verdaderas que, para éste caso son hojas compuestas e imparipinnadas, folíolos de 9 a 15; oblongo-elípticos, sésiles o subsésiles, aun permanecen los cotiledones. Para la última etapa ya no hay cotiledones, además, aumenta en número de folíolos, así como tamaño de los mismos; y el hipocótilo engrosó (Fig. 10).



Figura 10. Crecimiento de la plántula de *Bursera morelensis* en condiciones controladas. A) etapa 1 con cotiledones; B) y C) etapa 3 con hojas verdaderas y cotiledones; y D) etapa 4 sin cotiledones (juvenil).

Bursera biflora

La plántula desarrolló cotiledones trilobados y subsésiles. El hipocótilo es cilíndrico y delgado. A las tres semanas de que emergió la radícula surgieron las primeras hojas verdaderas, dos hojas al mismo tiempo, uno ligeramente más grande que el otro; son aserrados y regulares. Para los dos meses hubo aumento en hojas verdaderas, además, se observó un crecimiento vertical que, para la cuarta etapa cesó aparentemente; sin embargo, el hipocótilo ensanchó, los cotiledones cayeron, las hojas compuestas aparentemente fueron formadas por cinco hojas organizados en forma helicoidal (Fig. 11).

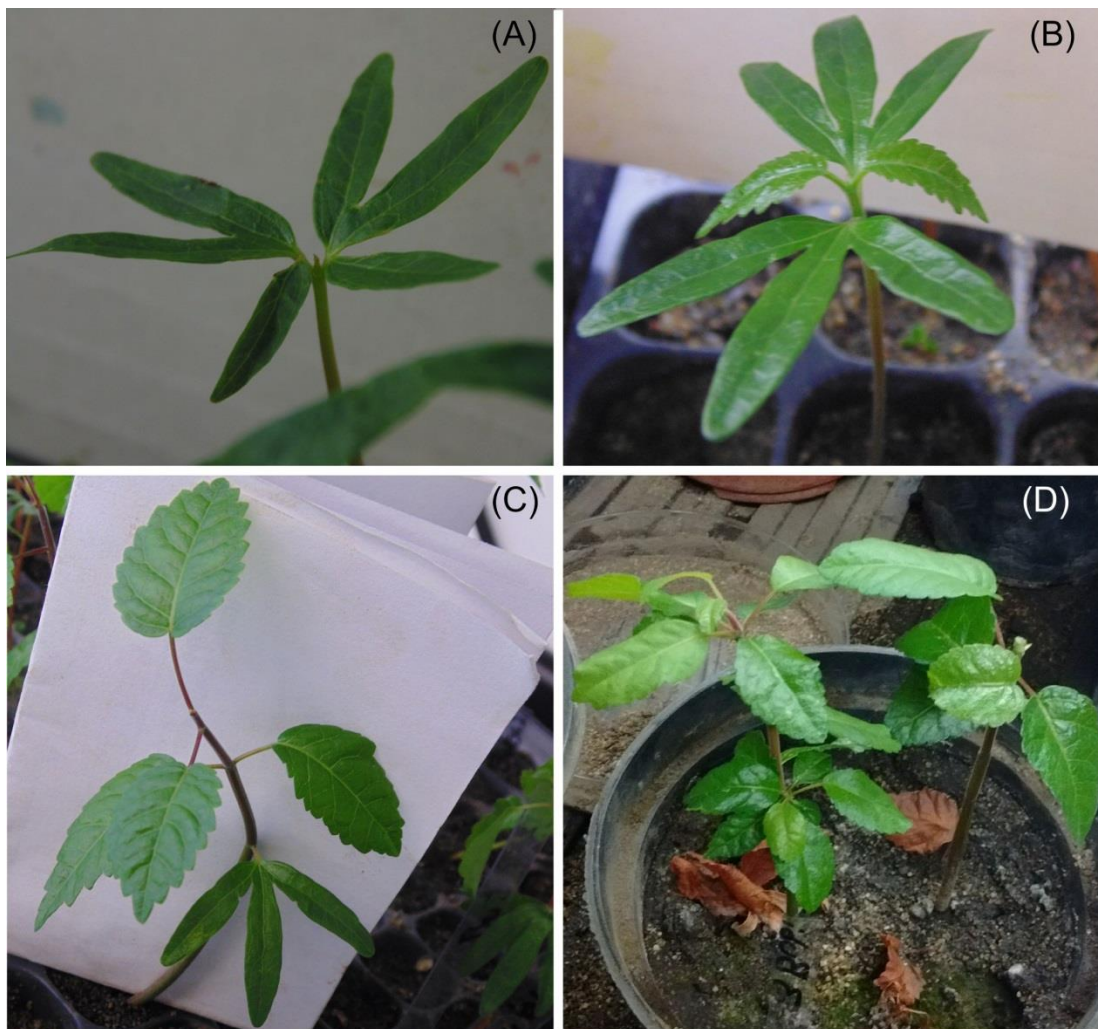


Figura 11. Crecimiento de la plántula de *Bursera biflora* en condiciones controladas. A) etapa 1 con cotiledones presentes; B) etapa 2 con la primera hoja verdadera; C) etapa 3 con hojas verdaderas y cotiledones; y D) etapa 4 sin cotiledones (juvenil).

Bursera cuneata

En la etapa 1 los cotiledones se han abierto y son trilobados; un hipocótilo cilíndrico y delgado. Con un mes de crecimiento se desarrollaron las primeras hojas verdaderas, dos hojas trifoliadas que no tardaron en aumentar de tamaño; para la etapa 3 ya se habían desarrollado más hojas verdaderas, trifoliadas. Se logró observar tricomas en los peciolo y en las hojas. Para la etapa 4 continuó el aumento en número de hojas, el hipocótilo se ensanchó y se perdieron los cotiledones (Fig. 12).



Figura 12. Crecimiento de la plántula de *Bursera cuneata* en condiciones controladas. A) etapa 1 con cotiledones presentes; B) etapa 2 con el primer par de hojas verdaderas; C) etapa 3 con hojas verdaderas y cotiledones; y D) etapa 4 sin cotiledones (juvenil).

Bursera submoniliformis

Por falta de individuos no hay registro fotográfico de las etapas 1-3, pero se observó que los cotiledones eran trifoliados y para antes de las tres semanas se desarrollaron las hojas verdaderas, dos hojas compuestas, angostas de la base a la mitad de la hoja; anchas y crenadas hasta la punta. Para los cuatro meses los individuos habían perdido los cotiledones, además, aumentó de hojas verdaderas; trifoliadas, crenadas, regulares y oblongas, con la hoja central de mayor tamaño (Fig. 13).



Figura 13. Juvenil de *Bursera submoniliformis* a los 4 meses de emergencia de la radícula en temperatura constante (25°C), fotoperiodo de 12x12 h, luz blanca y riego semanal a capacidad de campo.

Análisis anatómico

Bursera schlechtendalii

Para la primera etapa de crecimiento, el hipocótilo presenta xilema y floema primarios agrupados en haces vasculares (eustele), cada haz vascular se encuentra asociado a un canal resinífero; la epidermis es uniestratificada; el córtex presenta parénquima clorofiliano y colénquima lagunar, la médula está formada por parénquima fundamental (Fig. 14A y 14B). Para la segunda etapa la plántula desarrolló tejidos secundarios; el haz vascular se diferenció en un anillo continuo de xilema y floema secundarios (Fig. 14C); se observó un reemplazo de la epidermis por peridermis, formada por felodermis, felógeno y súber (Fig. 14D); además, se observó almidón y cristales de oxalato de calcio (drusas) principalmente en la médula (Fig. 14E y 14 F). En la etapa 3 (Fig. 15A), hubo presencia de taninos, aumento de estratos en el sistema vascular y la peridermis, además, se formaron lenticelas (Fig. 15B); hubo presencia de almidón en la médula, el córtex y los radios parenquimáticos del sistema vascular (Fig. 15C). Para la última etapa (Fig. 15D) se observó la lignificación de la peridermis (Fig. 15E y 15F), además, se presentaron cristales de oxalato de calcio en toda la periferia, sin embargo, ya no se observó almidón (Fig. 15G).

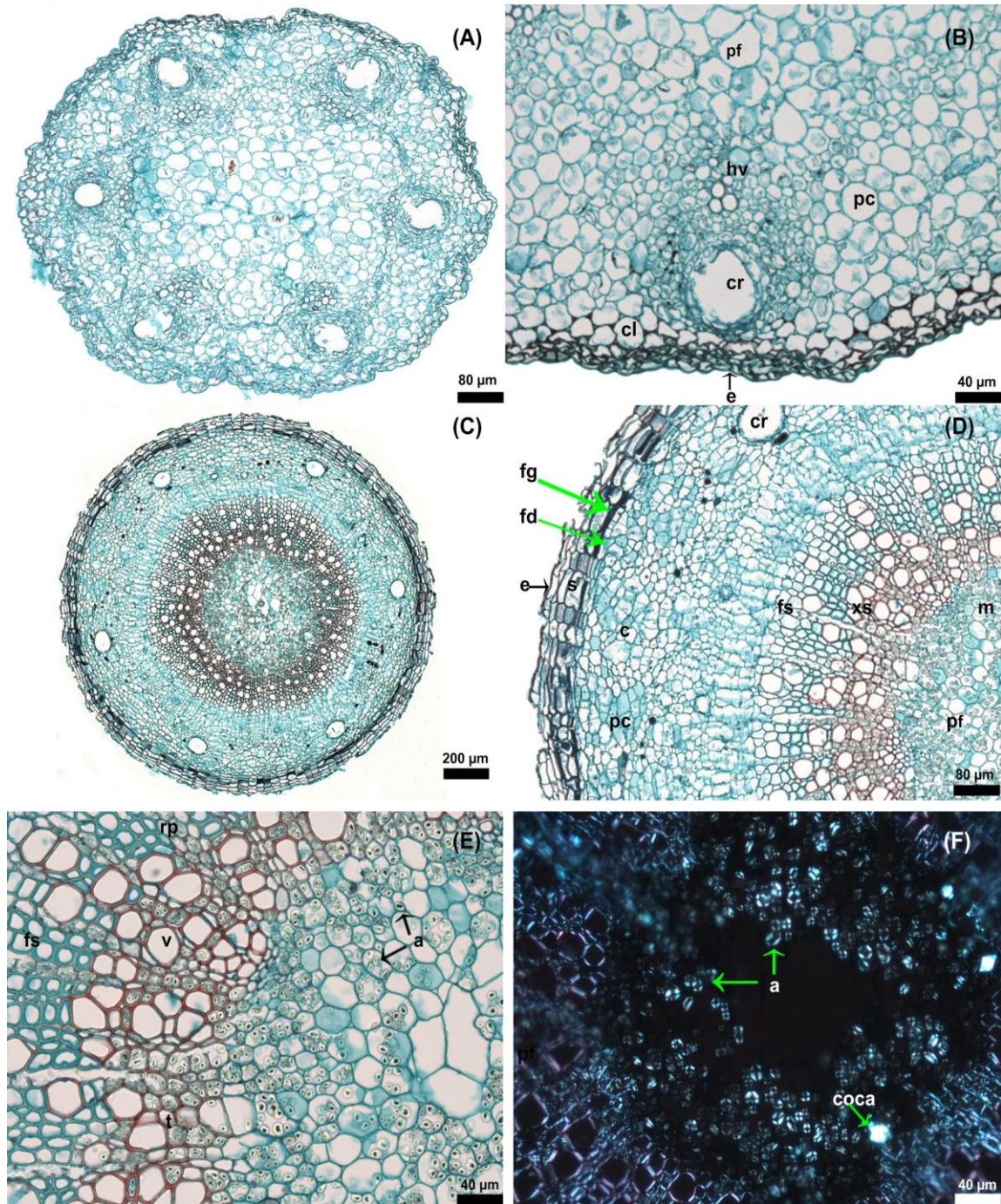


Figura 14. A) Corte transversal de hipocótilo de *Bursera schlechtendalii* a los 15 días de emergencia de la radícula; B) detalle de los tejidos; C) Corte transversal a los 30 días; D) aumento en el que se observa la formación de la peridermis y el anillo continuo de tejido vascular secundario; E) detalle de la médula en campo claro; F) Detalle de la médula en luz polarizada. Abreviaciones: pf= parénquima fundamental, hv= haz vascular, pc= parénquima clorofiliano, cr= canal resinífero, cl= colénquima lagunar, e= epidermis, m= médula, xs= xilema secundario, fs= floema secundario, c= corteo, v= vaso del xilema, t= traqueida, s= súdeo, fg= felógeno, fd= felodermis, a= almidón, rp= radio parenquimático, coca= cristal de oxalato de calcio. Fotomicrografías en campo claro y luz polarizada. Tinción con safranina-verde rápido en metilcelosolve.

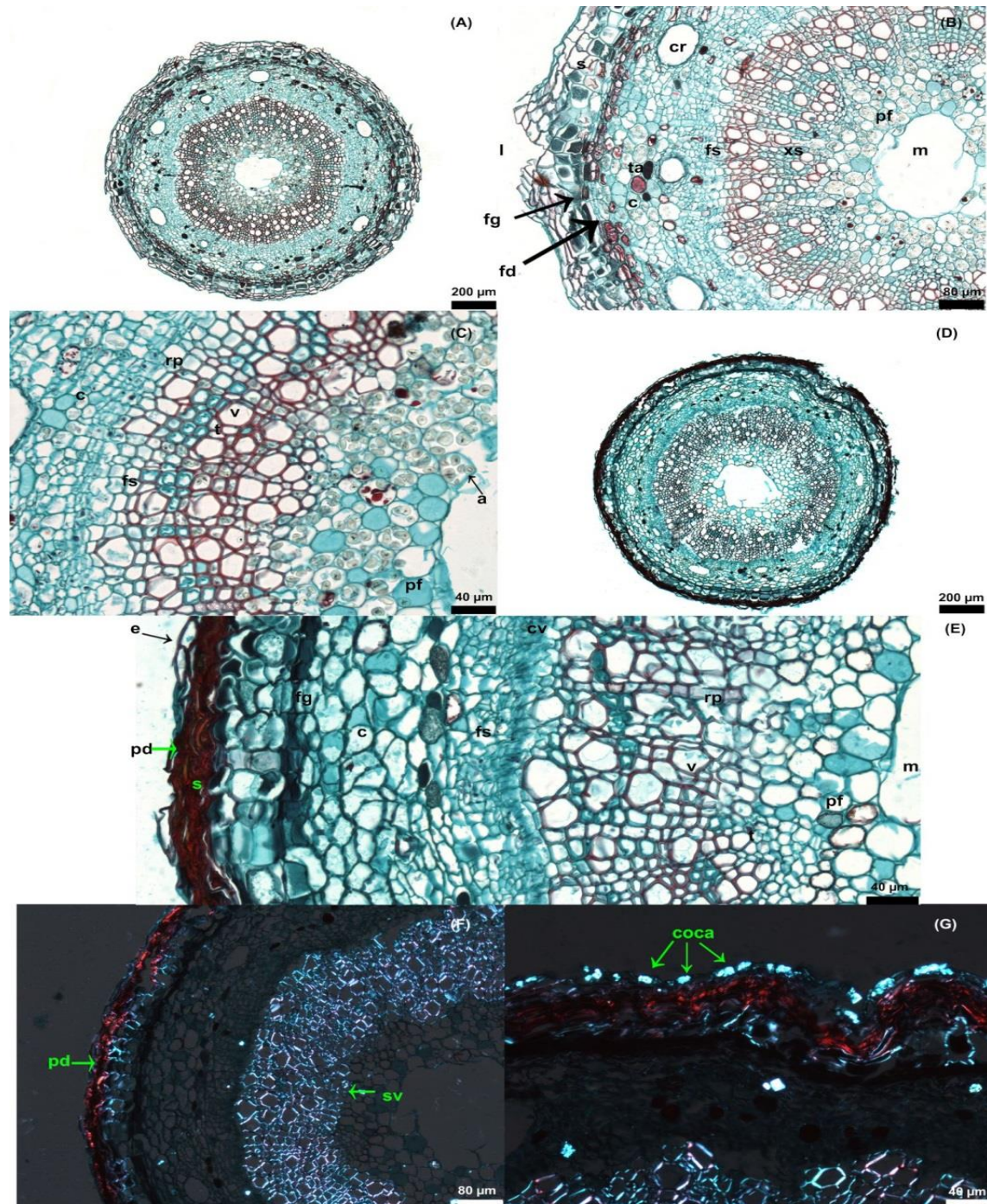


Figura 15. A) Corte transversal de hypocótilo de *Bursera schlechtendalii* a los 2 meses de emergencia de la radícula; B) lenticela en la peridermis, presencia de taninos; C) distribución de almidón en el corte; D) Corte transversal a los 4 meses de emergencia; E) y F) lignificación de peridermis; G) Cristales de oxalato de calcio en peridermis. Abreviaciones: pf= parénquima fundamental, cr= canal resinífero, e= epidermis, m= médula, xs= xilema secundario, fs= floema secundario, v= vaso del xilema, t= traqueida, c= córtex, s= súber, fg= felógeno, fd= felodermis, pd= peridermis, sv= sistema vascular, a= almidón, rp= radio parenquimático, ta= tanino, coca= cristal de oxalato de calcio. Fotomicrografías en campo claro y luz polarizada. Tinción con safranina-verde rápido en metilcelosolve.

Bursera morelensis

La anatomía a los 2 meses de emerger de la radícula (etapa 3), se compone de médula con parénquima fundamental, córtex, el anillo continuo del sistema vascular con canales resiníferos asociados (Fig. 16 A); se encuentra la peridermis formada por felodermis, felógeno y súber; además, aún existen remanencias de la epidermis y hay presencia de tricomas glandulares con ornamentaciones (Fig.16B). En la última etapa de crecimiento la peridermis engrosó por la adición de lignina (Fig. 16C), el sistema vascular también aumento por adición de estratos celulares (Fig. 16D).

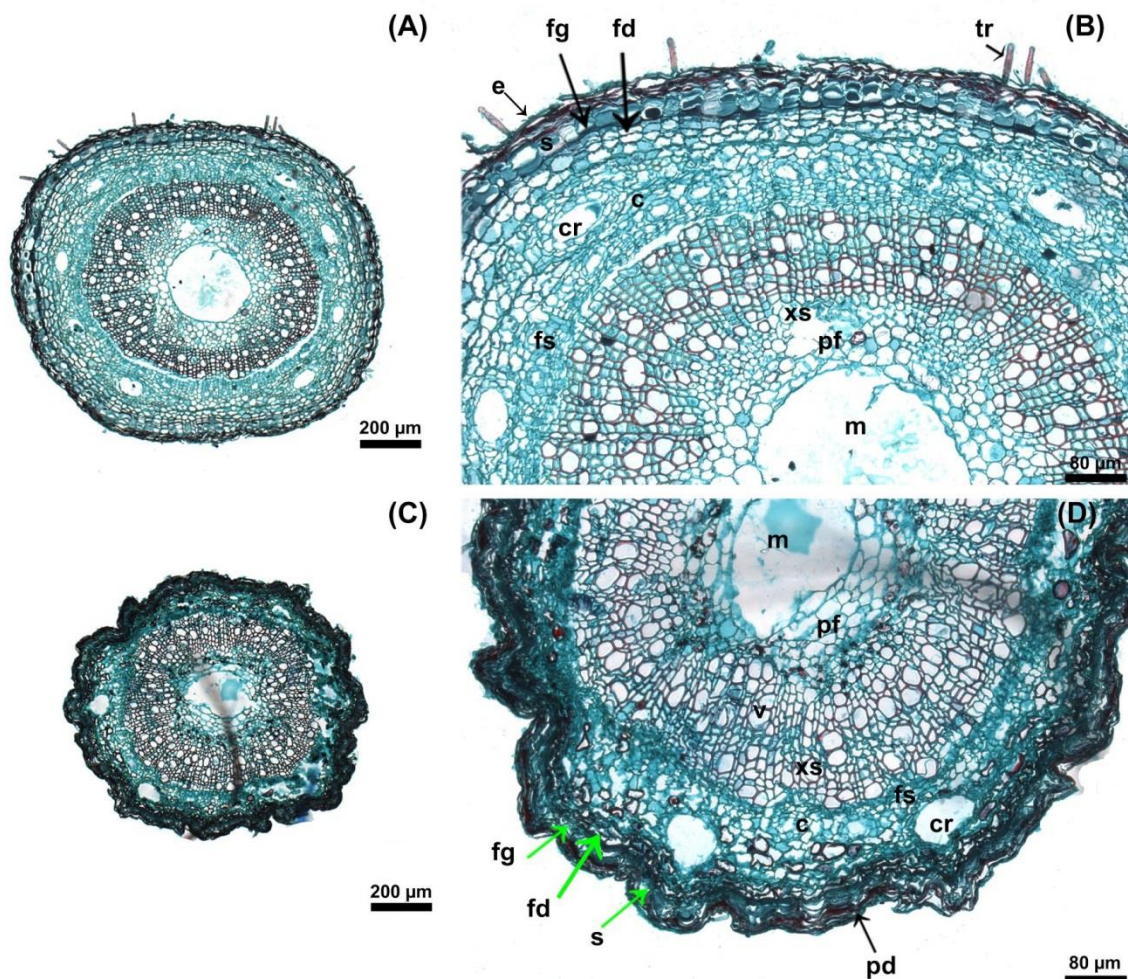


Figura 16. A) Corte transversal de hipocótilo de *Bursera morelensis* a los 2 meses de emergencia de la radícula; B) detalle de los tejidos; C) Corte transversal a los 4 meses de emergencia; D) detalle de los tejidos. Abreviaciones: pf= parénquima fundamental, cr= canal resinífero, e= epidermis, m= médula, xs= xilema secundario, fs= floema secundario, v= vaso del xilema, c= córtex, s= súber, fg= felógeno, fd= felodermis, tr= tricoma. Fotomicrografías en campo claro. Tinción con safranina-verde rápido en metilcelosolve.

Bursera biflora

En la primera etapa el hipocótilo presenta una médula compuesta por parénquima fundamental, cuatro haces vasculares, cada uno con un canal resinífero asociado (Fig. 17A); la epidermis es uniestratificada, además, hay colénquima lagunar por debajo de la epidermis (Fig.17B). Para la segunda etapa los haces vasculares continúan formando paquetes (Fig. 17C); hay tricomas pluricelulares con ornamentaciones y tejidos de sostén en la periferia (colénquima) (Fig. 17D); además, hay cristales de oxalato de calcio en la peridermis y almidón en la médula (Fig. 17E y 17F). En la tercera etapa hay actividad de los meristemos secundarios (Fig. 18A), hubo sustitución de la epidermis por la peridermis; sin embargo, en el sistema vascular los paquetes vasculares continúan (Fig. 18B); se registró la presencia de almidón en médula y córtex y de cristales de oxalato de calcio en la periferia (Fig. 18C, 18D y 18E). Para la última etapa de crecimiento el almidón se redujo (Fig. 18F y 18G); sin embargo, los cristales de oxalato de calcio aumentaron (Fig. 18H).

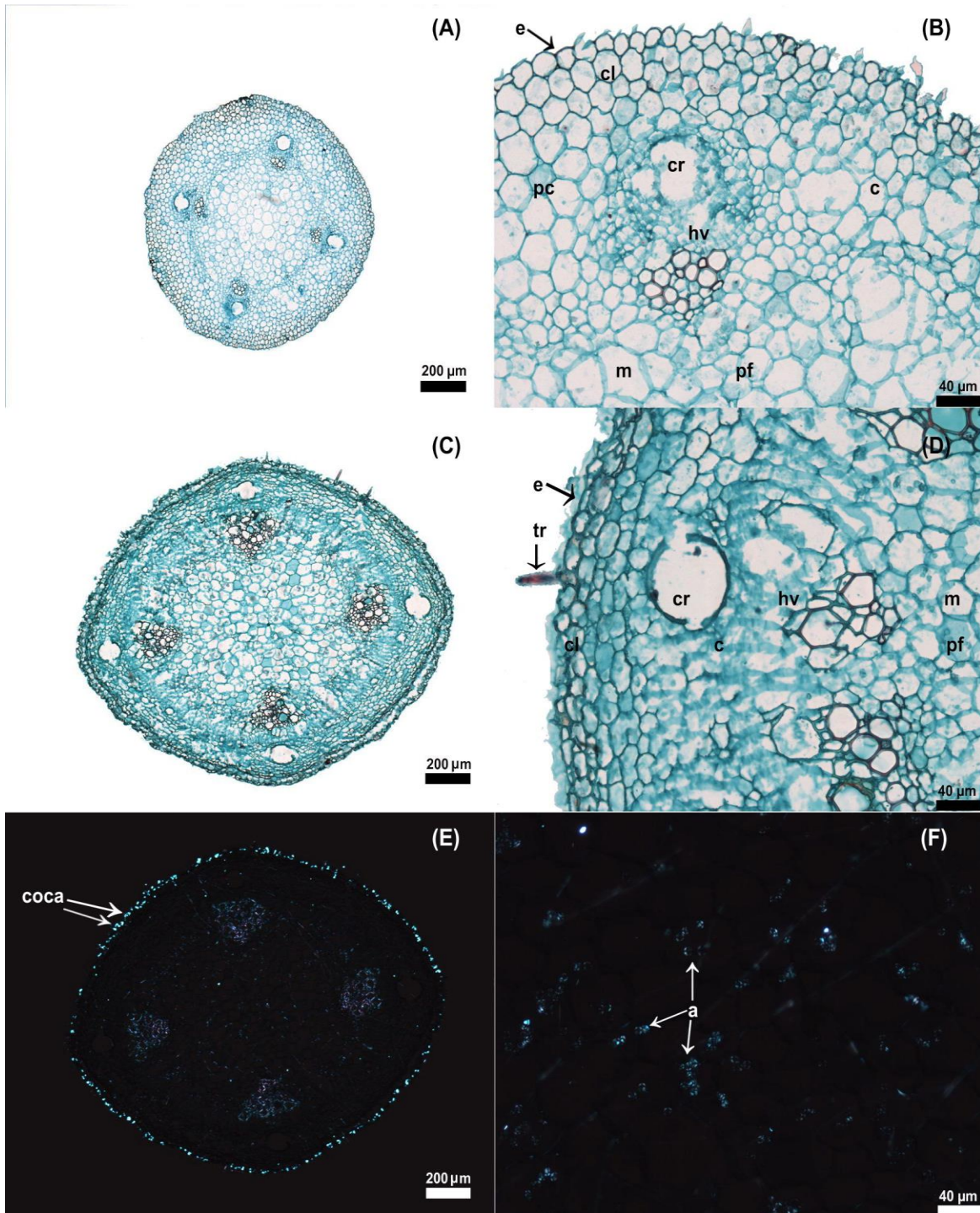


Figura 17. A) Corte transversal de hipocótilo de *Bursera biflora* a los 15 días de emergencia de la radícula; B) detalle de los tejidos; C) Corte transversal a los 30 días de emergencia; D) detalle de los tejidos; E) y F) vista en luz polarizada del hipocótilo. Abreviaciones: pf= parénquima fundamental, hv= haz vascular, pc= parénquima clorofiliano, cr= canal resinífero, cl= colénquima lagunar, e= epidermis, tr= tricoma, m= médula, c= córtex, a= almidón, coca= cristal de oxalato de calcio. Fotomicrografías en campo claro y luz polarizada. Tinción con safranina-verde rápido en metilcelosolve.

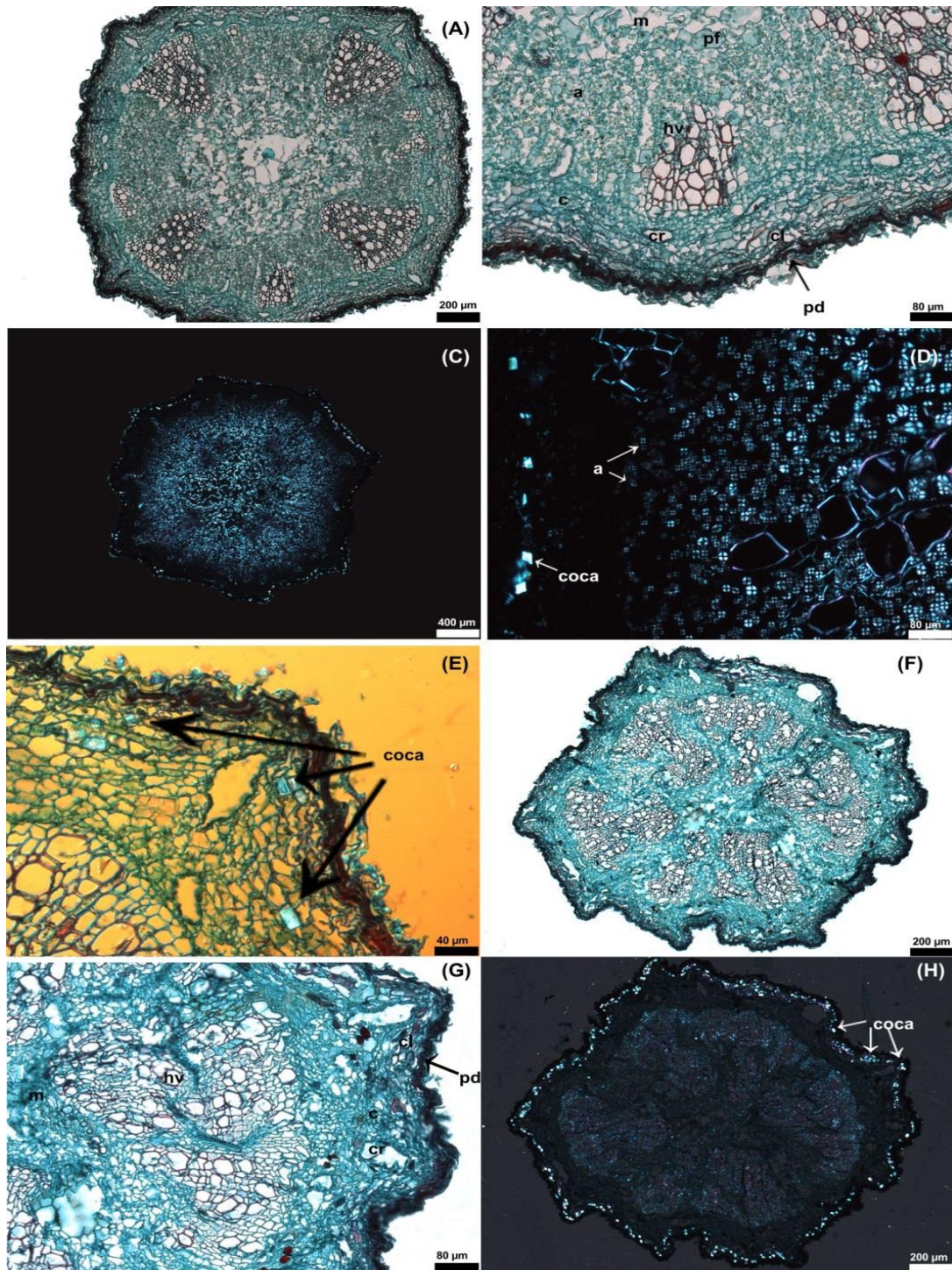


Figura 18. A) Corte transversal de hipocótilo de *Bursera biflora* a los 2 meses de emergencia de la radícula; B) detalle de los tejidos; C) y D) vista en luz polarizada del hipocótilo; E) vista del hipocótilo en luz de contraste interdifereencial; F) Corte transversal a los 4 meses de emergencia; G) detalle de los tejidos; H) vista polarizada del hipocótilo. Abreviaciones: pf= parénquima fundamental, hv= haz vascular, cr= canal resinífero, cl= colénquima lagunar, m= médula, c= córtex, a= almidón, coca= cristal de oxalato de calcio. Fotomicrografías en campo claro, luz polarizada y de contraste interdifereencial. Tinción con safranina-verde rápido en metilcelosolve.

Bursera cuneata

El hipocótilo contiene una médula con parénquima fundamental; un córtex reducido con parénquima clorofiliano, estele de tipo eustele con canal resinífero asociado (Fig. 19A); colénquima lagunar debajo de una epidermis uniestratificada (Fig.19B). Para la segunda etapa no ocurren cambios aparentes (Fig. 19C y 19D); sin embargo, para la etapa 3 hubo actividad en la periferia (Fig. 19E), se formó la peridermis a pesar de que aún existían remanencias de la epidermis; prevaleció el estele original (eustele) a pesar de su multiplicación celular (Fig.19F). Para la última etapa se percibe engrose por adición de lignina (Fig. 19G); el resto de los tejidos aparentemente no presentaron cambios (Fig. 19H). Además, durante toda la fase de plántula presentó tricomas unicelulares filiformes, con ápices agudos y redondeados dando apariencia de cabezuela.

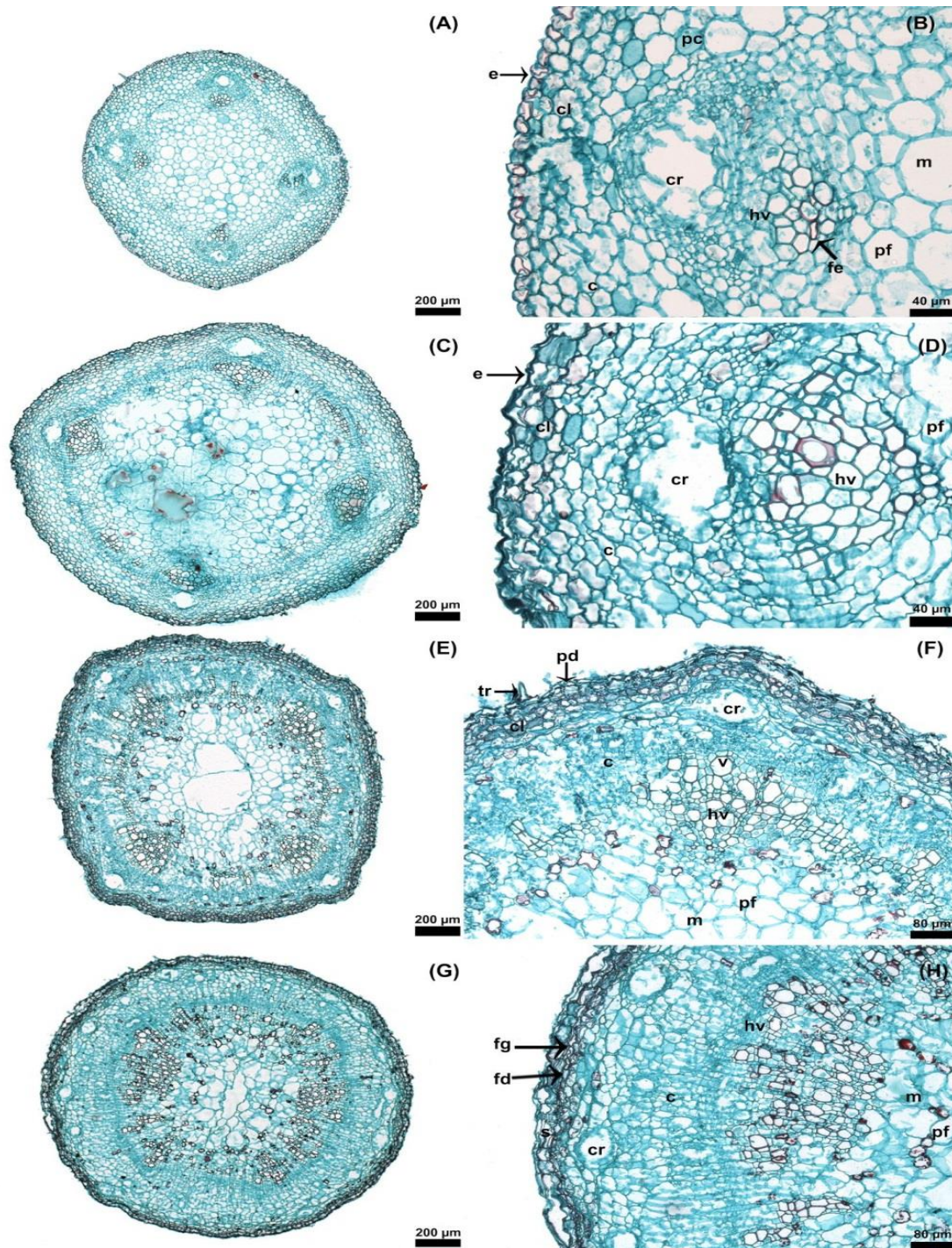


Figura 19. A) Corte transversal de hipocótilo de *Bursera cuneata* a los 15 días de emergencia de la radícula; B) detalle de los tejidos; C) Corte transversal a los 30 días de emergencia; D) detalle de los tejidos; E) Corte transversal a los 2 meses de emergencia; F) detalle de los tejidos; G) Corte transversal a los 4 meses de emergencia; H) detalle de los tejidos. Abreviaciones: pf= parénquima fundamental, pc= parénquima clorofiliano, hv= haz vascular, cr= canal resinífero, cl= colénquima lagunar, m= médula, c= córtex, pd= peridermis, fg= felógeno, fd= felodermis, s= súber, fe= fibra de esclerénquima, tr= tricoma, coca= cristal de oxalato de calcio. Fotomicrografías en campo claro. Tinción con safranina-verde rápido en metilcelosolve.

Bursera submoniliformis

A los 4 meses el hipocótilo presenta una médula reducida con almidón; córtex limitado y compactado por actividad del sistema vascular que ha ocupado la mayor parte del tallo (Fig. 20A), además, presenta un estele de tipo eusteles y un canal resinífero asociado (Fig. 20B); presenta almidón en médula y en el sistema vascular y cristales de oxalato de calcio en la peridermis (Fig. 20C y 20D).

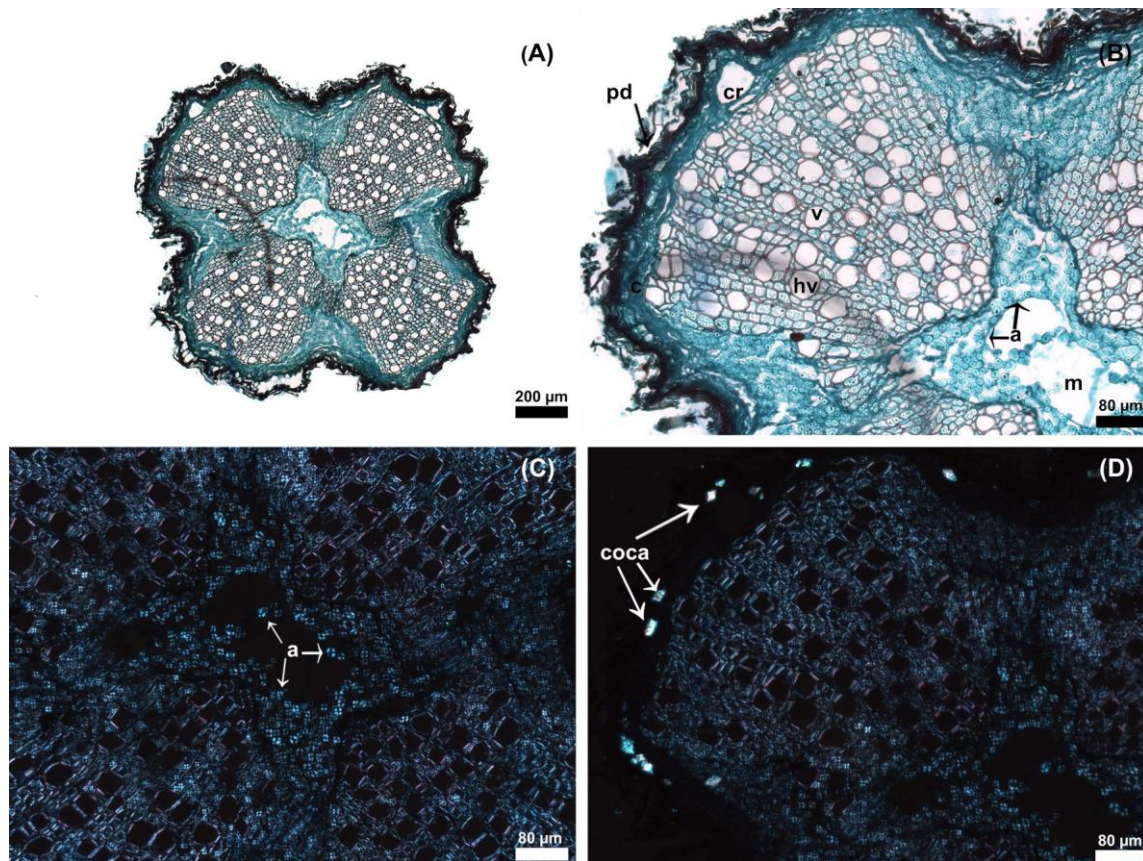


Figura 20. A) Corte transversal de hipocótilo de *Bursera submoniliformis* a los 4 meses de emergencia de la radícula; B) detalle de los tejidos; C) y D) vista del hipocótilo en luz polarizada. Abreviaciones: hv= haz vascular, v= vaso del xilema, cr= canal resinífero m= médula, c= córtex, pd= peridermis, a= almidón, coca= cristal de oxalato de calcio. Fotomicrografías en campo claro y luz polarizada. Tinción con safranina-verde rápido en metilcelosolve.

De manera puntual, los componentes desarrollados durante los cuatro meses de crecimiento en los sistemas vascular y de defensa se encuentran a continuación (Tabla 3).

Tabla 3. Resumen de características anatómicas observadas en los sistemas vascular y de defensa de cinco especies de *Bursera* en cuatro etapas de crecimiento durante la fase de plántula. Característica presente (✓), característica ausente (✗), etapa no observada (?), número de canales de resina (mínimo ~ máximo).

Especie	Etapa 1					Etapa 2					Etapa 3					Etapa 4				
	<i>B. biflora</i>	<i>B. cuneata</i>	<i>B. morelensis</i>	<i>B. schlechtendalii</i>	<i>B. submoniliformis</i>	<i>B. biflora</i>	<i>B. cuneata</i>	<i>B. morelensis</i>	<i>B. schlechtendalii</i>	<i>B. submoniliformis</i>	<i>B. biflora</i>	<i>B. cuneata</i>	<i>B. morelensis</i>	<i>B. schlechtendalii</i>	<i>B. submoniliformis</i>	<i>B. biflora</i>	<i>B. cuneata</i>	<i>B. morelensis</i>	<i>B. schlechtendalii</i>	<i>B. submoniliformis</i>
Paquete vascular	✓	✓	?	✓	?	✓	✓	?	✗	?	✗	✗	✗	✗	?	✗	✗	✗	✗	✗
Anillo vascular	✗	✗	?	✗	?	✗	✗	?	✓	?	✓	✓	✓	✓	?	✓	✓	✓	✓	✓
Cutícula gruesa	✗	✗	?	✗	?	✗	✗	?	✗	?	✗	✗	✓	✓	?	✓	✓	✓	✓	✓
Tricomas	✗	✓	?	✗	?	✓	✓	?	✗	?	✗	✓	✓	✗	?	✗	✓	✓	✗	✗
Cristales	✗	✗	?	✗	?	✗	✗	?	✓	?	✓	✗	✗	✓	?	✓	✗	✗	✓	✓
Taninos	✗	✗	?	✗	?	✗	✗	?	✓	?	✗	✗	✓	✓	?	✗	✗	✓	✓	✗
Peridermis lignificada	✗	✗	?	✗	?	✗	✗	?	✓	?	✓	✗	✓	✓	?	✓	✓	✓	✓	✓
Canales de resina	4	4~14	?	5~6	?	4~16	4~14	?	6~10	?	16~21	4~16	4~14	8~10	?	14	14~20	12~14	6~10	12~18

Características del xilema

Diámetro total del vaso

En *Bursera schlechtendalii* y *B. cuneata* el diámetro total del vaso aumenta a través de las etapas (KW=343.7, $p<0.0001$, gl=3 y KW=638.4, $p<0.0001$, gl=3, respectivamente). En *B. biflora* la etapa 4 no presentó diferencia significativa respecto a las etapa 3, pero si entre las etapas 1 a 3 (KW= 819.5, $p<0.0001$, gl=3). Para el caso de *B. morelensis* la diferencia entre etapa 3 y 4 fue significativa, los vasos en etapa 3 son más grandes en promedio pero con una variación muy fuerte (U= 28280, $p<0.0001$, gl=1) (Fig. 21).

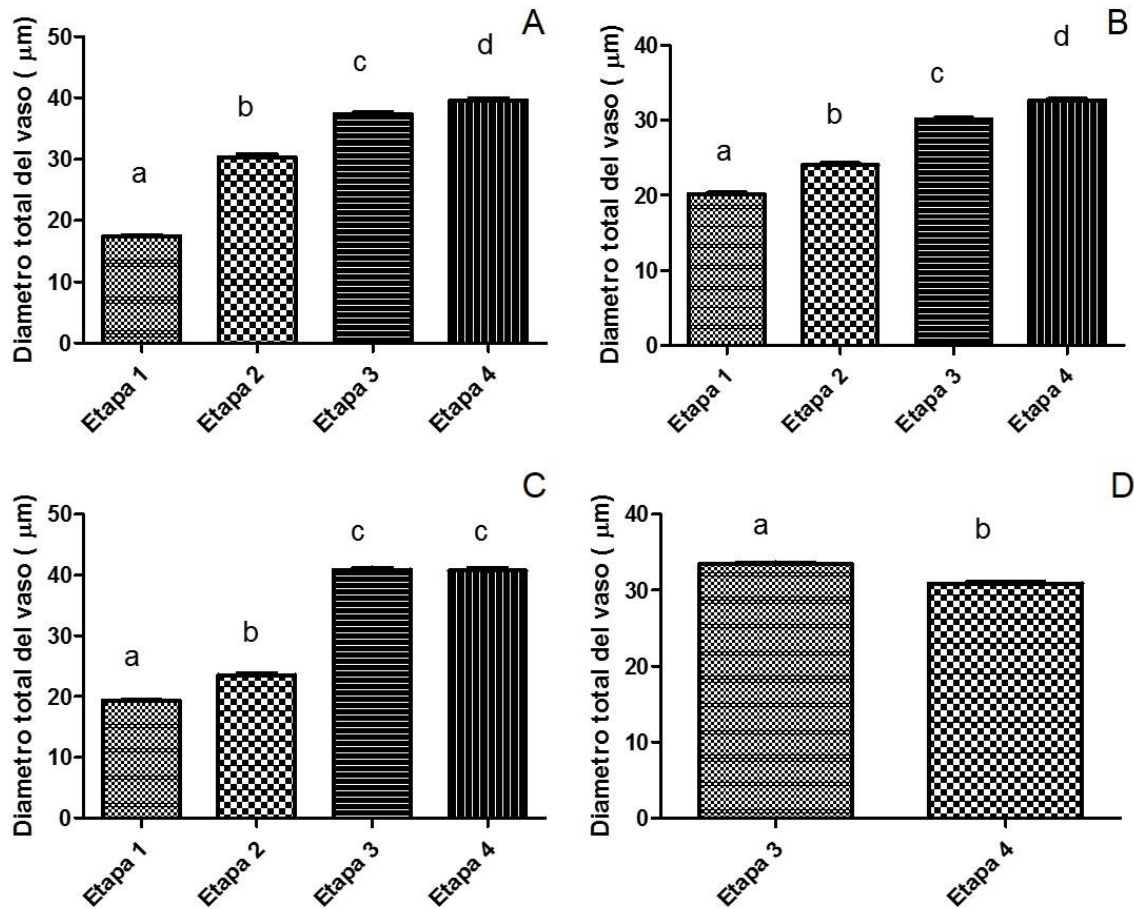


Figura 21. Diámetro total del vaso \pm error estándar de *B. schlechtendalii* (A), *B. cuneata* (B), *B. biflora* (C) y *B. morelensis* (D). Letras distintas en las barras significan diferencias significativas.

Grosor de la pared del vaso

En *B. cuneata* el grosor de la pared aumentó a medida que la plántula se desarrolló (KW= 512.4, $p < 0.0001$, $gl=4$); en *B. biflora* el grosor de la pared es igual en las primeras dos etapas, posteriormente hay un aumento significativo en la etapa 3, y finalmente no hay diferencias con la etapa 4 (KW= 607.7, $p < 0.0001$, $gl= 4$); en *B. schlechtendalii* el grosor solo aumenta significativamente hasta la etapa 2, entre las etapas 3 y 4 no se observaron diferencias, sin embargo la etapa 3 mostró fuertes variaciones (KW= 190.6, $p < 0.0001$, $gl= 4$); para *B. morelensis* las diferencias entre etapas 3 y 4 no fueron significativas (U= 39540, $p= 0.1933$, $gl= 1$) (Fig. 22).

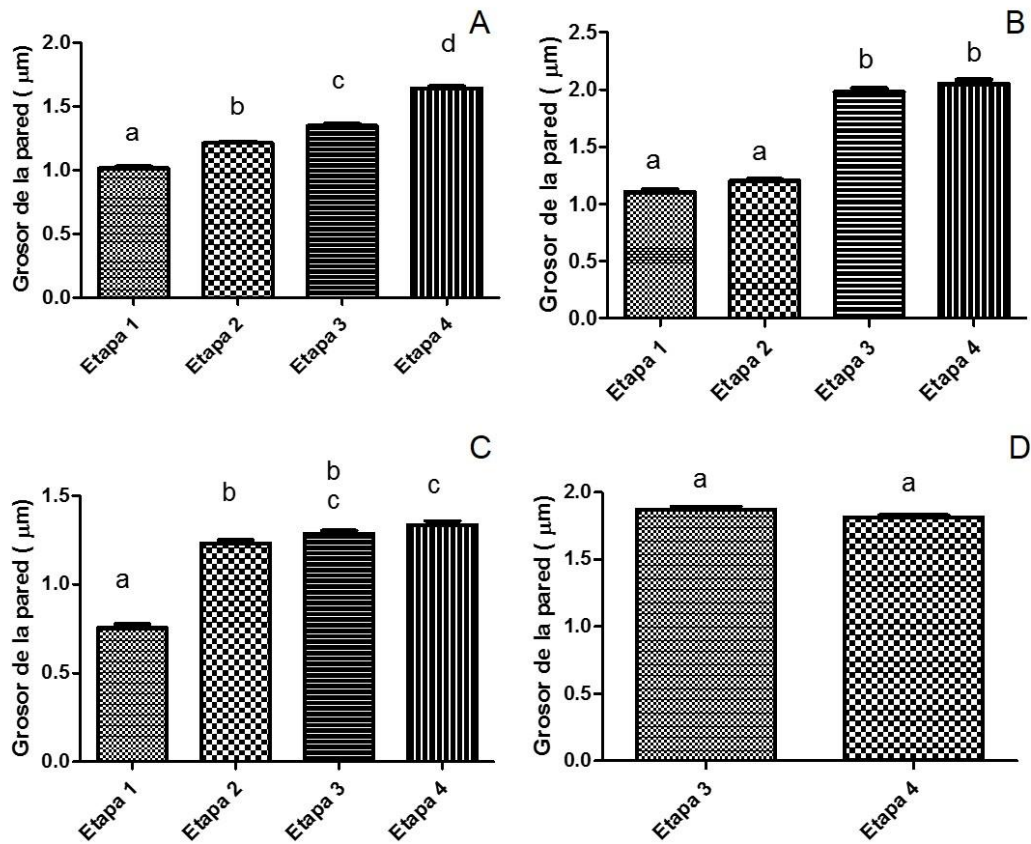


Figura 22. Grosor de la pared del vaso \pm error estándar de *B. cuneata* (A), *B. biflora* (B), *B. schlechtendalii* (C) y, *B. morelensis* (D). Letras distintas en las barras significan diferencias significativas.

En el caso de la etapa 4 de *B. submoniliformis* se presentan los valores promedio del diámetro total del vaso y el grosor de la pared (Tabla 4).

Tabla 4. Valores promedio \pm error estándar del diámetro total del vaso y el grosor de la pared de *B. submoniliformis*.

Diámetro Total (μm)		Grosor Pared (μm)	
Promedio	ES	Promedio	ES
39.6426205	0.19593284	1.97635542	0.0247997

Índice de vulnerabilidad

El mayor índice vulnerabilidad se presentó en la primera etapa de *Bursera biflora*, *B. cuneata* y *B. schlechtendalii* (valores de 0.164, 0.098 y 0.157 respectivamente), posteriormente, en la etapa 2 el índice disminuyó (0.041, 0.082 y 0.032 respectivamente); sin embargo, para la tercera etapa en *B. biflora* el índice aumento (0.152) mientras que en *B. cuneata* y *B. schlechtendalii* bajó (0.040 y 0.031 respectivamente), además, para ésta etapa se incluyó el valor de *B. morelensis*, la cual, presentó un índice por debajo de las otras especies (0.0105). Para la cuarta etapa, *B. biflora* presentó una disminución en el índice (0.058), sin embargo, continúa siendo tan vulnerable como en la etapa 2; en el caso de *B. cuneata*, *B. schlechtendalii* y *B. morelensis* la vulnerabilidad disminuye con respecto a la etapa 3 (0.026, 0.022 y 0.0100 respectivamente); *B. submoniliformis* presentó una vulnerabilidad (0.032) más baja que *B. biflora* pero superior a *B. cuneata*, *B. schlechtendalii* y *B. morelensis* (Tabla 5). Por lo tanto, la especie más vulnerable a la cavitación al concluir el estadio de plántula es *B. biflora* y las menos susceptibles son *B. morelensis* y *B. schlechtendalii*.

Tabla 5. Índice de vulnerabilidad promedio \pm desviación estándar de cinco especies del género *Bursera* en las cuatro etapas de crecimiento. Etapa 1 con quince días de emerger de la radícula; etapa 2 con un mes; etapa 3 con dos meses; y etapa 4 con cuatro meses.

Especie	Etapa 1	Etapa 2	Etapa 3	Etapa 4
<i>B. biflora</i>	0.165 \pm 0.02	0.042 \pm 0.01	0.15 \pm 0.08	0.059 \pm 0.009
<i>B. cuneata</i>	0.098 \pm 0.02	0.082 \pm 0.008	0.04 \pm 0.004	0.026 \pm 0.009
<i>B. morelensis</i>			0.011 \pm 0.001	0.01 \pm 0.001
<i>B. schlechtendalii</i>	0.157 \pm 0.07	0.033 \pm 0.03	0.032 \pm 0.002	0.02 \pm 0.004
<i>B. submoniliformis</i>				0.033 \pm 0.011

Conductividad hidráulica relativa

Los valores más bajos se presentaron en la etapa 1 de *Bursera biflora*, *B. cuneata* y *B. schlechtendalii* (valores de 0.05, 0.13 y 0.04 respectivamente); para la etapa 2 la conductividad relativa aumentó (0.72, 0.38 y 4.68 respectivamente). Posteriormente, aunque las tres especies aumentaron, *B. schlechtendalii* presentó un valor (10.56) más alto que *B. biflora* (3.28) y *B. cuneata* (2.37), pero inferior al valor de *B. morelensis* (13.45). Para la última etapa *B. morelensis* disminuyó su conductividad (11.43) mientras que *B. biflora*, *B. cuneata* y *B. schlechtendalii* aumentaron (7.81, 5.69 y 20.01 respectivamente). Para el caso de *B. submoniliformis* el valor (12.28) fue superior a todas las especies, excepto *B. schlechtendalii* (Tabla 6). Por lo tanto, al concluir el estadio de plántula las especies con menor capacidad de conducción fueron *B. cuneata* y *B. biflora*, mientras que *B. schlechtendalii* presentó una mayor capacidad.

Tabla 6. Conductividad hidráulica relativa promedio \pm desviación estándar de cinco especies del género *Bursera* en cuatro etapas de crecimiento. Etapa 1 con quince días de emerger de la radícula; etapa 2 con un mes; etapa 3 con dos meses; y etapa 4 con cuatro meses.

Especie	Etapa 1	Etapa 2	Etapa 3	Etapa 4
<i>B. biflora</i>	0.05 \pm 0.005	0.72 \pm 0.52	3.28 \pm 1.45	7.81 \pm 5.02
<i>B. cuneata</i>	0.13 \pm 0.04	0.38 \pm 0.17	2.37 \pm 0.55	5.69 \pm 1.79
<i>B. morelensis</i>			13.45 \pm 8.73	11.43 \pm 0.96
<i>B. schlechtendalii</i>	0.04 \pm 0.01	4.68 \pm 1.18	10.56 \pm 2.97	20.01 \pm 2.39
<i>B. submoniliformis</i>				12.28 \pm 3.38

Densidad de vasos versus diámetro del lumen

Para todas las especies de *Bursera*, se encontró que a medida que el diámetro del lumen del vaso aumentaba también lo hacía la densidad de vasos, sin embargo, se observan comportamientos diferentes a nivel de especie (Fig. 23; $r_s = 0.5159$, $p = 0.003$, $gl = 43$). A medida que las plantas crecen presentan una mayor densidad de vasos, pero no necesariamente desarrollan vasos más grandes, esta premisa se observa en *B. schlechtendalii* y *B. biflora* en las cuales la correlación no fue significativa ($r_s = 0.4685$, $p = 0.1275$, $gl = 11$; $r_s = 0.4727$, $p = 0.1457$, $gl = 10$, respectivamente), en contraste con *Bursera cuneata* que si desarrolló vasos más grandes ($r_s = 0.9580$, $p = 0.0001$, $gl = 11$).

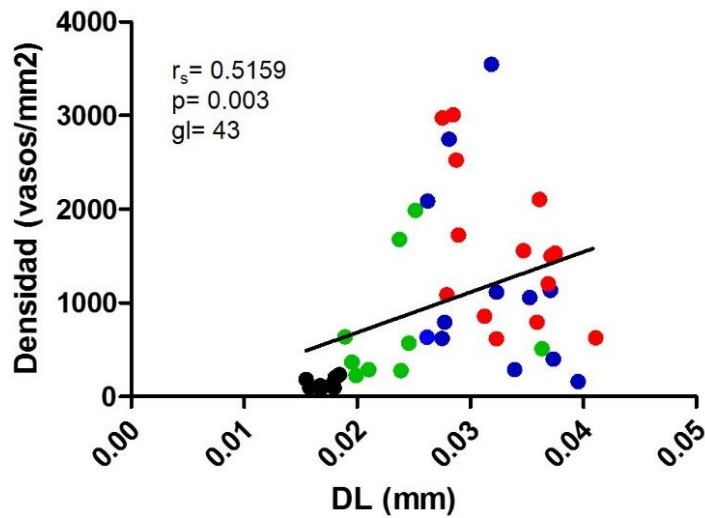


Figura 23. Correlación entre la densidad de vasos y el diámetro del lumen del vaso de todas las etapas y todas las especies de *Bursera*. Color negro etapa 1, color verde etapa 2, color azul etapa 3 y color rojo etapa 4.

La teoría dice que la capacidad de conducción del sistema vascular mejora cuando la densidad de vasos es alta y el diámetro del lumen del vaso disminuye. En las Etapas 1 y 2 de las especies analizadas no se encontró esta relación ($r_s=0.4017$, $p=0.2912$, $gl= 8$; $r_s=0.2667$, $p=0.4933$, $gl= 8$, respectivamente). Sin embargo, en etapas 3 y 4 la relación se cumplió, aunque no fue significativa ($r_s= -0.3427$, $p= 0.2762$, $gl= 11$; $r_s= -0.4505$, $p= 0.1059$, $gl= 13$, respectivamente), es decir, para estas etapas la conducción mejora (Fig. 24).

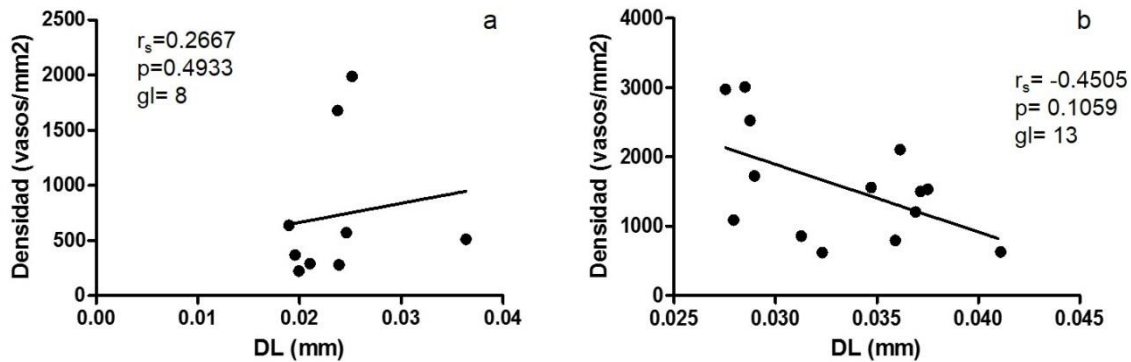


Figura 24. Correlación entre la densidad de vasos y el diámetro del lumen del vaso en la etapa 2 (a) y la etapa 4 (b).

Discusión

Germinación

En el presente trabajo los porcentajes de germinación obtenidos superan en general los valores reportados por Bonfil et al. (2013), Andrés-Hernández y Espinosa-Organista (2002) y Hernández (2015). Para *Bursera morelensis* reportaron 17.9%, <5% y 27.3% respectivamente, el porcentaje aquí obtenido fue de 60%. Para *B. arida*, el presente trabajo reportó 31.3%, mismo resultado que obtuvo Hernández (31.4%), ambos trabajos superan el porcentaje de Bonfil et al. (2013) que reportó 0%. Para *B. schlechtendalii*, Andrés-Hernández y Espinosa-Organista reportan <5% y Bonfil et al. (2013) reportan 0%, ambos valores ampliamente superados por el 47.7% aquí obtenido. En el caso de *B. biflora* el presente trabajo obtiene 56.6% y supera los trabajos de Hernández y el de Bonfil et al. quienes reportan 8.3% y 12.1% respectivamente. Para *B. submoniliformis* el porcentaje de germinación aquí obtenido fue de 8.8% que, fue sólo superado por Andrés-Hernández y Espinosa-Organista con un 28%, sin embargo, ambos trabajos superan los porcentajes de Bonfil et al. con un 6.1% y el porcentaje de Hernández con 0%.

Uno de los pretratamientos más usados es la escarificación mecánica (Varela y Arana, 2011). Sin embargo, una escarificación excesiva con superficies abrasivas puede afectar negativamente la regulación de la imbibición o causar daño al embrión (Charuc, 2016; Smith et al., 2012) y, por ende, originar bajos porcentajes de germinación. Este puede ser el caso de Andrés-Hernández y Espinosa-Organista y Hernández (citados en el párrafo anterior), el de Cajero (2009) en seis especies de *Bursera* ya que ninguna especie superó el 20% de germinación, o los porcentajes que obtienen Bonfil-Sanders et al., (2008) de 0% a 17.9%.

En el presente estudio y el de Hernández (2015), destaca que no solo se trabajó con especies en común (*Bursera aptera*, *B. arida*, *B. biflora*, *B. morelensis* y *B. submoniliformis*), sino también que los pirenos fueron colectados en los mismos sitios, sin embargo Hernández utilizó pirenos almacenados por varios años en el banco de semillas de la UBIPRO FES Iztacala (*B. submoniliformis* en 2008; *B. morelensis* en 2009; *B. arida* y *B. biflora* en 2010), además, no reportan las

características morfológicas de los pirenos ni la manera como estos fueron colectados. De acuerdo con Ramos-Ordoñez et al., (2013), los pirenos presentan un embrión desarrollado cuando el pireno queda expuesto de forma natural y el pseudoarilo es de colores brillantes con tonos de anaranjado a rojo, un factor que si se tomó en cuenta en el presente trabajo y que podría significar la diferencia observada.

La adición de hormonas como el ácido giberélico es otra alternativa de pretratamiento. Orantes-García et al., (2013) lo utilizan en *Bursera bipinnata* para aumentar la expresión de algunos genes, por ejemplo, los responsables de la síntesis de α -amilasa, necesaria para la degradación de almidón que es una reserva necesaria para el crecimiento del embrión (Osuna et al., 2013); por ello la obtención de porcentajes altos de germinación (63-93%). Sin embargo, en este trabajo se omitieron estos tratamientos en un intento por mantener las condiciones naturales de germinación.

En este trabajo el pretratamiento incluyó la remoción del pseudoarilo que actúa como barrera impermeable impidiendo la germinación (Ramos-Ordoñez, 2009; Hernández-Gómez, 2018); el choque térmico, que funcionó para Morgan y Shibú (2013) en *Bursera graveolens* y que obtuvo porcentajes de germinación de 53% y 36.67%, y para Martínez (2016) que utilizó a *Beiselia mexicana* (taxón basal de la familia Burseraceae) y obtuvo hasta un 72% de germinación; otro pretratamiento empleado fue la variación de temperatura en la germinación, misma que Martínez (2016) también empleó para *Beiselia mexicana*. Sumado a los pretratamientos se utilizó un método de colecta que redujo al mínimo la presencia de semillas vanas (Johnson, 1992; Ramos-Ordoñez et al. 2012). Sin embargo, para *B. aptera*, ninguno de los diferentes tratamientos resultó promotor de la germinación; Bonfil et al. (2013), Andrés-Hernández y Espinosa-Organista (2002) y Hernández (2015), reportaron 0%, <5% y 0% respectivamente, sin diferencia notable con el 3.3% obtenido en este trabajo, por lo que la baja respuesta no parece estar relacionada con la metodología, sino con la fisiología de la semilla, lo que deja a la especie como sujeto de otro tipo de experimentos.

En el caso de *Bursera cuneata*, Gutiérrez (2007) empleó variaciones en la temperatura del choque térmico, además de inmersión en ácido sulfúrico,

escarificación mecánica y discriminación por color del pseudoarilo, al final, reportó un rango de germinación de 0-88%, el valor más alto lo obtuvo en las semillas con coloración roja y que supera el 47.7% del presente trabajo; sin embargo, los métodos empleados no dan respuesta a las diferencias de los porcentajes.

En general, las plántulas estudiadas en este trabajo mostraron una supervivencia baja, a pesar de estar en condiciones controladas, sin competencia, depredación o algún otro factor biótico o abiótico que pudiera afectar. Las plántulas de *Bursera* son altamente vulnerables a la desecación por lo que las tasas de mortalidad serán altas aún bajo condiciones de invernadero (Hernández, 2007). La baja supervivencia puede conducir al desplazamiento espacial de poblaciones, y otras especies más adaptadas ocupan el sistema permitiendo un cambio en la composición del ecosistema (García, 2012; Morales, 2017). Pueden modificarse los ciclos de nutrientes, la disponibilidad de agua, e incluso alterarse los regímenes de perturbación, además, puede causar la disminución de la biodiversidad y el desplazamiento o pérdida de interacciones ecológicas (Vilá et al., 2006); incluso puede causar la extinción de especies vegetales que dependen de otras plantas o de sus dispersores de semillas (Traveset y Santamaría, 2004).

Análisis fenológico y anatómico

De acuerdo con la abscisión de los cotiledones, las especies estudiadas, tienen un periodo de plántula menor a cuatro meses, contrario a lo que reportan Andrés-Hernández y Espinosa-Organista (2002) al decir que la fase de plántula puede llegar a durar varios años, no obstante, estos autores no definen el concepto de plántula. En general, la primera hoja aparece al cumplir el primer mes de vida y coincide con la definición de protófilo manejada por Andrés-Hernández y Espinosa-Organista (2002), no obstante, esta hoja no cae, sino que continua su desarrollo, crece y se ensancha, inclusive puede presentar cambios en el margen y la venación dando paso al nomófilo u hoja verdadera. Para la temporada de invierno los individuos perdieron las hojas o en algunos casos las hojas prevalecientes eran de reducido tamaño; sin embargo, no se tuvo un seguimiento

estricto a estos eventos, debido a que no formaban parte de los objetivos. En las hojas verdaderas, los caracteres descritos son similares a lo que reportan Medina-Lemos (2008), Rzedowski y Guevara-Féfer (1992), Rzedowski et al. (2004) y Garduño (2015). Los cotiledones observados son los mismos que han descrito otros autores (Andrés-Hernández y Espinosa-Organista, 2002); la forma trilobada la presentaron las especies de la sección *Bullockia*, es decir, *B. biflora*, *B. cuneata*, *B. submoniliformis*; la forma multilobada se presentó en las especies de “cuajotes” amarillos y rojos de la sección *Bursera*, que incluye a *B. morelensis* y *B. schlechtendalii*; (Rzedowski y Kruse, 1979).

La anatomía del género *Bursera* es poco conocida, y no hay trabajos en etapas tan tempranas de desarrollo por lo que los resultados obtenidos en el presente trabajo resultan novedosos. Sin embargo, hay características comparables con otros trabajos realizados en plantas adultas, por ejemplo, en *B. linanoe* (sección *Bullockia*) Fuentes et al. (2014) reportan que la anatomía del sistema vascular del tallo está organizada en un anillo continuo como se observó en las plántulas de *B. morelensis* y *B. schlechtendalii*; el anillo de *B. linanoe* estaba formado por pocos y grandes vasos como sucedió en *B. biflora*. Otro ejemplo es *Bursera tomentosa* (Castillo et al., 2005), en muestras de tallo de 15 a 20 cm de diámetro mostraron una epidermis uniestratificada como se observó en todas las especies estudiadas en el actual proyecto, presencia de tricomas simples como los observados en *B. biflora*, *B. cuneata* y *B. morelensis*, además, reportan la presencia de cristales de oxalato de calcio en forma de drusas en el córtex, como sucedió en *B. schlechtendalii* y *B. biflora*. Por otro lado, en xilema secundario de adultos de *B. tormentosa* se reportan vasos con diámetros de $22 \pm 4.09 \mu\text{m}$ y densidades de 227 vasos/ mm^2 , estos valores son menores a los obtenidos en el presente trabajo, diámetros superiores a $30 \mu\text{m}$ y densidades superiores a 600 vasos/ mm^2 (Castillo et al. 2005).

En el presente trabajo el xilema secundario de *B. morelensis* y *B. schlechtendalii* está conformado principalmente por vasos que forman un anillo continuo. En otras

especies como *B. lancifolia* y *B. simaruba* (que pertenecen también a la misma sección Bursera) el patrón es distinto, ya que tiene presencia difusa de los vasos del xilema y alta cantidad de fibras (León, 2012; Durán et al. 2014). Estos autores sugieren que las condiciones de sequía han conducido a estas especies a aumentar la cantidad de fibras y reducir la cantidad de vasos, así como el diámetro de estos: sin embargo, el que una plántula supere la densidad de vasos de un individuo adulto no es raro, se debe a la relación inversa entre el almacenamiento de agua y la alta densidad (Van den Bilcke et al., 2013), es decir, vasos de gran tamaño pueden almacenar mayor cantidad de agua, pero a costa de una baja densidad. Un ejemplo de lo anterior es el trabajo de Ramírez-Martínez (2017), quién caracterizó la anatomía de la madera de 21 especies de bosque tropical caducifolio y reportó que al menos la mitad de ellas presentaron anillo de crecimiento con presencia difusa de vasos, con una densidad de vasos inclusive menor a la reportada en el presente trabajo.

Con base en la estructura anatómica, principalmente del sistema vascular, se pueden caracterizar estrategias de supervivencia (De Micco y Aronne, 2012); por ejemplo, vasos grandes en bajas densidades dará como resultado una baja conducción de agua como sucedió en *B. cuneata* y *B. biflora*, ya que mayor volumen no es igual a eficiencia (Sperry y Sullivan, 1992). Sin embargo, este tipo de arreglo anatómico presenta mayor vulnerabilidad a la cavitación (Núñez-Colín et al., 2006), como ocurrió con *B. biflora*. Por lo tanto, vasos pequeños en altas densidades tendrán menor vulnerabilidad como *B. morelensis* y una mejor conducción como en *B. schlechtendalii*. Por tanto, la supervivencia de la plántula implica un balance entre eficiencia hidráulica y seguridad ante la cavitación (De Micco y Aronne, 2012).

Definir que especie tiene mayor probabilidad de establecerse no sólo involucra el arreglo del sistema vascular, la eficiencia hidráulica o la resistencia a la cavitación; existen otros factores ambientales como la temperatura, la radiación, patógenos o herbivoría y la competencia (De Micco y Aronne, 2012), se deben considerar por lo menos, las defensas desarrolladas por los individuos como son los taninos, capas

de lignina, cristales oxalato de calcio y otros metabolitos secundarios. En este trabajo las plántulas con más elementos de defensa fueron de *B. schlechtendalii*, el sistema forma principalmente taninos y en menor cantidad cristales de oxalato de calcio, sustancias que reducen la palatabilidad de los tejidos y la velocidad de desarrollo de muchos insectos (Franceschi y Horner, 1980; Ramos-Ordoñez et al., 2012), además, después de cuatro meses engrosa considerablemente la peridermis, dificultando aún más la depredación. Otra especie con un marcado sistema de defensa es *B. biflora* que posee gran cantidad de cristales de oxalato de calcio, aunque nula presencia de taninos y una protección dérmica marcada como sucede en *B. schlechtendalii*, además de la protección que le pueden brindar los tricomas pluricelulares ornamentados. En *B. submoniliformis* el sistema de defensa se limita a una reducida cantidad de cristales de oxalato de calcio y a un marcado engrose de peridermis, lo que reduce la probabilidad de depredación. En *B. morelensis* el sistema de defensa está limitado al engrosamiento de la peridermis y la acción de los tricomas ya que no hubo registro de cristales de oxalato de calcio o alguna otra sustancia lo que la hace susceptible a depredación, a pesar de su eficiente sistema vascular. Finalmente, en *B. cuneata* el sistema de defensa es aún más limitado que en *B. morelensis* ya que el engrosamiento de la peridermis no es tan marcado, aunque se compensa por el colénquima que le brinda dureza a los tejidos; sin embargo, no disminuye su vulnerabilidad a depredación, a pesar de la presencia de tricomas filiformes (Granados-Sánchez et al., 2008; Tian et al., 2012)

De acuerdo con Cisneros (2012) existen tres estrategias que desarrollan las plántulas y juveniles de bosque tropical caducifolio. Las especies “acumuladoras”, con una proporción de xilema mayor al 75% con o sin presencia de fibras gelatinosas y parénquimas lignificados; 2) especies “no acumuladoras”, con xilemas secundarios que se desarrollan durante el primer mes de crecimiento y en los periodos siguientes con desarrollo del floema y cortex; y 3) especies de “crecimiento anómalo” en donde se observan varios cambium sucesivos y alrededor del 50% de acumulación de xilema con abundante parénquima. Las observaciones de este trabajo indican que las plántulas de *Bursera* son especies

no acumuladoras, con un desarrollo de xilema secundario en los primeros dos meses de crecimiento lo que dará como resultado un aporte de agua limitado pero un sistema vascular lo suficientemente diferenciado para resistir la llegada de la sequía. Todas las variaciones estructurales del sistema vascular conducen a la formación de estrategias ante las adversidades del ambiente, particularmente ante el déficit hídrico prolongado, característico de un bosque tropical seco y que resulta determinante en el establecimiento exitoso. Las plántulas de la sección *Bullockia* almacenan agua en el tallo, mientras que las de la sección *Bursera* la almacenan en la raíz (Vázquez, 2016). Sin embargo, estos mecanismos de almacenamiento no funcionarán sin un sistema vascular resistente que permita una buena conducción.

Para el caso de *Bursera* el cambio y disminución en la precipitación pluvial pone en riesgo la riqueza y abundancia del género. En este trabajo se observó que bajo condiciones controladas algunas especies requieren hasta un mes para germinar (*Bursera aptera*, *B. cuneata* y *B. schlechtendalii*) y un periodo mínimo de 4 meses de agua constante y abundante para la diferenciación de un sistema vascular capaz de resistir la sequía próxima. El problema que enfrenta *Bursera* y en general, muchas especies de bosque tropical caducifolio consiste en un desabasto hídrico. Diversos autores han reportado una disminución importante en la precipitación media mensual para la zona centro del país, en el periodo 1920-2004 (Méndez et al. 2008), el periodo 1950-1980 (Magaña et al. 2014), y el periodo 1981-2010 (CONAGUA 2016), y según Hernández (1999), la severidad de las sequías aumentará.

Conclusiones

En esta investigación la germinación de las especies estudiadas responde a diferentes tiempos en condiciones controladas, por una parte, están las especies de respuesta temprana (1ra semana después de la imbibición), como *Bursera biflora* y *B. morelensis*, y las especies de respuesta tardía (2 o más semanas después de la imbibición) como *Bursera áptera*, *B. arida*, *B. schlechtendalii*, *B. submoniliformis* y *B. cuneata*. Los altos porcentajes de germinación dependen del método de colecta que aseguró la madurez de los pirenos, de la remoción del pseudoarilo que impide la germinación, el choque térmico, la imbibición y la temperatura alternante.

A pesar de que se obtienen resultados favorables en la germinación de los pirenos de *Bursera* el seguimiento que se le da al ciclo de vida es poco, la mayoría de los proyectos se limitan a la germinación sin dar seguimiento a las plántulas como es el caso del presente trabajo. La supervivencia de las plántulas aún bajo condiciones controladas fue muy baja por lo que se recomienda que los estudios realizados posteriormente se vinculen con la biología del desarrollo de manera que se pueda conseguir una mayor comprensión del ciclo de vida.

Las plántulas se clasifican como especies no acumuladoras de xilema. Durante esta etapa del desarrollo, los individuos son altamente vulnerables tanto al déficit hídrico como a los factores bióticos como la herbivoría, ya que el sistema vascular no se encuentra totalmente diferenciado y no han desarrollado defensas químicas y/o físicas.

En condiciones controladas el estadio de juvenil inicia a los cuatro meses de edad, una vez que se pierden los cotiledones, los individuos presentan hojas verdaderas y ensanchamiento del hipocótilo; desarrollo de características defensivas como taninos, paredes celulares lignificadas y cristales de oxalato de calcio; además de un sistema vascular diferenciado con una baja vulnerabilidad a la cavitación y mayor conductividad hidráulica relativa.

Las especies con una mayor posibilidad de supervivencia basado en el desarrollo y equilibrio de los sistemas vascular y de defensa son *B. schlechtendalii* y *B. morelensis*.

Frente a los cambios en el régimen de lluvias de las últimas décadas, es necesario realizar una mayor investigación sobre el desarrollo de semillas y plántulas, ya que estas son las etapas más vulnerables al cambio en temperatura y suministro de agua. Con la información generada es necesario planificar a la brevedad estrategias de conservación que permitan el establecimiento exitoso de los individuos.

Literatura citada

- Anaya LAL. 2013. Variabilidad química y morfológica de las plantas frente a factores abióticos y bióticos. In: Márquez GJ, Collazo OM, Martínez GM, Orozco SA, Vázquez SS. *Biología de Angiospermas*. México: Coordinación de la Investigación Científica. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Andrés-Hernández AR, Espinosa-Organista D. 2002. Morfología de plántulas de *Bursera* Jacq. Ex L. (*Burseraceae*) y sus implicaciones filogenéticas. *Sociedad Botánica de México* 70: 5-12
- Arreguín SML. 2001. Burseraceae. In: Rzedowski J, GC (eds.), 2ª ed. *Flora fanerogámica del Valle de México*. México: Instituto de Ecología A.C. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 334-337.
- Azcón-Bieto J, Talón M. 2008. *Fundamentos de fisiología vegetal*. 2da edición. España: McGraw-Hill Interamericana de España, S.L.
- Baños-VanDyck, L, Ramos-Ordoñez MF, Arizmendi MC. 2008. Densidad de plántulas, establecimiento y sobrevivencia de tres especies de *Bursera* en una zona semiárida del Valle de Tehuacán. *Memorias del 1er Congreso Diversidad biológica y cultural en la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán*. Tehuacán, Puebla.
- Barrales ABA. 2009. Establecimiento inicial de *Bursera copallifera* en tres sitios con diferente grado de perturbación. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. p. 47
- Becerra J. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102(31):10919-10923.
- Bold HC, Alexopoulos CJ, Delevoryas T. 1989. *Morfología de las plantas y los hongos*. Barcelona: Ediciones Omega S.A.
- Bonfil C, Barrales-Alcalá B, Mendoza-Hernández E, Alavez M, García-Barrios R. 2016. Los límites sociales en el manejo y la restauración de

ecosistemas: una historia en Morelos. In: Ceccon E, Martínez-Garza C, 1ra edición. *Experiencias mexicanas en la restauración de los ecosistemas*. Cuernavaca, Morelos: Universidad Nacional Autónoma de México, Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias; Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Ciudad de México: Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 323-408.

- Bonfil C, Hernández-Téllez I, Vázquez-Medrano M, Martínez-Villegas J, Barrales B, Mendoza-Hernández P. 2013. Viabilidad y germinación de semillas de doce especies del género *Bursera*. *Congreso Mexicano de Botánica*. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
- Bonfil-Sanders C, Cajero-Lázaro I, Evans RY. 2008. Germinación de semillas de seis especies de *Bursera* del Centro de México. *Agrociencia* 42: 827-834.
- Cabral T, Quezada IM, Saldaña A. 2016. Variación en atributos asociados a la conducción y almacenamiento de agua en tres poblaciones de *Maihuenia poeppigii* (Otto ex Pfeiff.) K. Schum. (Cactaceae) en un gradiente altitudinal. *Gayana Botánica* 73 (1): 9-18.
- Cajero LMI. 2009. Germinación de seis especies del género *Bursera* de la selva Baja Caducifolia del noroeste de Morelos, México. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. p. 67.
- Castellanos CC. 2008. Propagación vegetativa, establecimiento y crecimiento inicial de cuatro especies del género *Bursera*. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. p. 90.
- Castellanos-Castro C, Bonfil SC. 2010. Establecimiento y crecimiento inicial de estacas de tres especies de *Bursera* Jacq. ex L. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 1: 93-108.
- Castillo M, Sanabria ME, Hidalgo C, Perozo Y. 2005. Características anatómicas del tallo de bálsamo de incienso (*Bursera tomentosa* (Jacq.) Tr. & Planch.). *Bioagro* 17(1): 17-23.

- Castro M, Granada W. 2010. Anatomía foliar de especies de *Bursera* Jacq. (Burseraceae) presentes en Venezuela, sus implicaciones taxonómicas y ecológicas. *Ernstia* 20(2): 89-106.
- Charuc CJF. 2016. Evaluación de métodos de escarificación en semillas de *pacaína* (*Chamaedorea* sp); Chimaltenango. Tesis de licenciatura en Ciencias Agrícolas con énfasis en gerencia agrícola. Facultad de Ciencias Ambientales y Agrícolas. Universidad Rafael Landívar. Guatemala. P.76.
- Cisneros CDJ. 2012. Acumulación y estructura anatómica del xilema en plántulas de especies leñosas de un bosque tropical caducifolio: un enfoque adaptativo. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. México. p.75.
- CONAGUA. 2016. *Estadísticas del agua en México*. México: Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Comisión Nacional del Agua.
- Curtis H. 1990. *Biología*. México: Editorial Medica Panamericana, S.A de C.V.
- Daly DC, Harley MM, Martínez-Habibe MC, Weeks A. 2010. Burseraceae In: Kubitzki K. (eds) *Flowering Plants. Eudicots. The Families and genera of vascular plants*. Berlín, Heidelberg: Springer, 10: 79-107.
- Datos climáticos diarios del CLICOM del SMN a través de su plataforma web del CICESE (<http://clicom-mex.cicese.mx>) datos de los años 1960-2008
- De la Cerda-Lemus ME. 2011. La familia *Burseraceae* en el estado de Aguascalientes, México. *Acta Botánica Mexicana* 94:1-25
- De Micco V, Aronne G. 2012. Morpho-anatomical traits for plant adaptation to drought In: Aroca R. *Plant responses to drought stress*. Granada, España: Springer Verlag Berlin Heidelberg, 37-62.
- De-Nova JA, Medina R, Montero JC, Weeks A, Rosell JA, Olson ME, Eguiarte LE, Magallón S. 2012. Insights into the historical construction of species-rich Mesoamerican seasonally dry tropical forests: the

diversification of *Bursera* (Burseraceae, Sapindales). *New Phytologist* 193: 276–287.

- Díaz LE, Loeza CJM, Brena HI, Sánchez HC, Campos PJM, Bravo DCH, Orlando GIJ. 2013. *Manual técnico para propagación de Burseraceae en la cañada Oaxaqueña*. Teotitlán de Flores Magón, Oaxaca: Universidad De la Cañada.
- Durán GO, Quintanar IA, Villanueva DJ, Jaramillo-Pérez AT, Cerano PJ. 2014. Características anatómicas de la madera de *Bursera lancifolia* (Schltdl.) Engl. Con potencial dendroconológico. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 5(26): 76-89.
- Esau K. 2008. *Anatomía vegetal, meristemas, células y tejidos de las plantas; su estructura, función y desarrollo*. Barcelona: Ediciones Omega, S.A.
- Fahn A. 1974. *Anatomía Vegetal*. España: H. Blume ediciones.
- Flores-Vindas EM. 1999. *La planta: estructura y función*. Cartago, Costa Rica: Libro Universitario Regional.
- Franceschi VR, Horner HT. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. *Botanical Review* 46: 361–427.
- Fuentes LME, Horonato SJA, Flores VR, Tamarit UJC. 2014. *Características anatómicas de la madera de linaloe (Bursera linanoe)*. Tlahuapan, Puebla: Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias Núm. 78.
- García CF, Collazo OM. 2013. Crecimiento, desarrollo y morfogénesis. In: Márquez GJ, Collazo OM, Martínez GM, Orozco SA, Vázquez SS. *Biología de Angiospermas*. México: Coordinación de la Investigación Científica. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 181-184.
- García MLE. 2012. Aspectos socio-ecológicos para el manejo sustentable del copal en el ejido de Acateyahualco, Gro. Tesis de licenciatura en Ciencias Ambientales. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, Michoacán. p.110.

- Garduño GE. 2015. *El género Bursera como recurso biológico en México*. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. p. 125
- Gliessman SR. 2002. *Agroecología: procesos ecológicos en agricultura sostenible*. Costa Rica: LITOCAT, Turrialba.
- Gómez VG. 2016. Efecto de dos tratamientos pregerminativos y dos tipos de siembra: invernadero e in vitro sobre la germinación de cuatro especies de Opuntia (Cactaceae). Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. p. 89.
- Granados-Sánchez D, Ruíz-Puga P, Barrera-Escorcía H. 2008. Ecología de la herbivoría. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del ambiente* 14(1): 51-63.
- Gutiérrez GJC. 2007. Propagación y desarrollo en vivero de *Bursera cuneata* (Schlecht.) Engl. (Burseraceae). Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. p.81.
- Hernández AM. 2007. Dinámica poblacional de *Bursera glabrifolia* bajo condiciones de extracción selectiva en Jayacatlán, Oaxaca. Tesis de doctorado en Ciencias. Posgrado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. p. 136.
- Hernández CME, Torres TLA, Valdez MG. 1999. Sequía meteorológica In: *México: una visión hacia el siglo XXI. El cambio climático en México*. México: Centro de Ciencias de la Atmósfera, UNAM, 25-40.
- Hernández-Gómez A. 2018. Destino de las semillas de *Bursera cuneata* en la REPSA, Ciudad de México. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. p 65.
- Hernández TIJ. 2015. Viabilidad y germinación de semillas de diez especies del género Bursera. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. p.79

- Johnson MB. 1992. The genus *Bursera* (Burseraceae) in Sonora, México and Arizona, U.S.A. *Desert plants* 10: 126-144.
- Koleff P, Urquiza-Hass T, Contreras B. 2012. Prioridades de conservación de los bosques tropicales en México: reflexiones sobre su estado de conservación y manejo. *Ecosistemas* 21(1-2): 6-20.
- León HWJ. 2012. Anatomía de la madera de once especies de la familia Burseraceae en Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 56(1): 9-20.
- Linares E, Bye R. 2008. El copal en México. *Biodiversitas* 78: 8-11.
- López, CML, Márquez J, Munguía G. 2005. *Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas*. México: Universidad Nacional Autónoma de México. D.F.
- Loza-Cornejo S, Terrazas T. 2011. Morfo-anatomía de plántulas en especies de *Pachycereae*: hasta cuando son plántulas?. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 88: 1-13.
- Loza-Cornejo S, Terrazas T, López-Mata L, Trejo C. 2003. Características morfo-anatómicas y metabolismo fotosintético en plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae): su significado adaptativo. *Interciencia* 28: 83-89.
- Lundstedt J, Valdés R. 2013. Mecanismos de defensa de las plantas e inducción de resistencia. Boletín técnico N°11. Departamento Técnico ASP Chile S.A.
- Magaña V, Conde C, Sánchez O, Gay C. 2014. Escenarios físicos regionales In: *México: una visión hacia el siglo XXI. El cambio climático en México*. México: Centro de Ciencias de la Atmósfera, UNAM, 1-24.
- Martínez MPB. 2016. Respuesta germinativa ex situ de *Beiselia mexicana* (Copal de piedra). Tesis de licenciatura en Biología. . Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. México. p. 59.
- McLaren KP, McDonald MA. 2003. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest ecology and Management* 183: 61-75.

- Meave JA, Romero-Romero MA, Salas-Morales SH, Pérez-García EA, Gallardo-Cruz JA. 2012. Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca, México. *Ecosistemas* 21(1-2): 85-100.
- Medina-Lemos R. 2008. *Flora del Valle Tehuacán-Cuicatlán*. México: Departamento de Botánica Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, 66: 1-76.
- Méndez GJ, Návar CJJ, González OV. 2008. *Análisis de tendencias de precipitación (1920-2004) en México*. México: Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM, 65:38-55
- Mesén F. 1998. *Enraizamiento de estacas juveniles de especies forestales: uso de propagadores de sub-irrigación*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza: Proyecto de Semillas Forestales.
- Morales AA. 2017. Remoción de frutos por aves y sus implicaciones en la dinámica poblacional de *Bursera*, en una selva baja de Morelos, México. Tesis de licenciatura en Biología. . Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. México. p. 69.
- Morgan M, Shibú J. 2013. Increasing Seed Germination of *Bursera graveolens*, a Promising Tree for the Restoration of Tropical Dry Forests. *Tree Planters' Notes* 56 (1): 74-83.
- Núñez-Colín CA, Barrientos-Priego AF, Rodríguez-Pérez J, Nieto-Ángel R. 2006. Variabilidad anatómica de los sistemas de conducción y estomático de genotipos de *Prunus spp.* de diferentes orígenes. *Pesq. agropec. bras., Brasília*. 41(2): 233-241.
- Orantes-García C, Pérez-Farrera MA, Rioja-Paradela TM, Garrido-Ramírez ER. 2013. Viabilidad y germinación de semillas de tres especies arbóreas nativas de la selva tropical, Chiapas, México. *Polibotánica* 36: 117-127.
- Ortega DE, Collazo OM. 2013. Absorción y ascenso del agua. In: Márquez GJ, Collazo OM, Martínez GM, Orozco SA, Vázquez SS. *Biología de Angiospermas*. México: Coordinación de la Investigación Científica. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 254-259.

- Osuna FR, Brechu FA, Collazo OM, García CF. 2013. Controles del desarrollo y morfogénesis. In: Márquez GJ, Collazo OM, Martínez GM, Orozco SA, Vázquez SS. *Biología de Angiospermas*. México: Coordinación de la Investigación Científica. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 185-202.
- Purata VSE. 2008. *Uso y manejo de los copales aromáticos: resinas y aceites*. México: CONABIO/RAISES.
- Ramírez M, Suárez H, Regino M, Caraballo B, García DE. 2012. Respuesta a tratamientos pregerminativos y caracterización morfológica de plántulas de *Leucaena leucocephala*, *Pithecellobium dulce* y *Ziziphus mauritiana*. *Pastos y Forrajes* 35(1): 29-42.
- Ramírez-Martínez M, Terrazas T, Aguilar-Rodríguez S, Martínez-Ávalos JG. 2017. Anatomía de la madera de especies de la selva baja caducifolia de Tamaulipas, México. *Madera y Bosques* 23(2): 21-41.
- Ramos OMF. 2009. *Dispersión biótica de semillas y caracterización de frutos de Bursera morelensis en el Valle de Tehuacán, Puebla*. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. 103 p.
- Ramos-Ordoñez MF, Arizmendi MdelC, Flores-Enriquez V, Márquez-Guzmán J. 2016. Extracción y morfología del embrión de *Bursera bipinnata* (Burseraceae). *Acta Botanica Mexicana* 117:27-35.
- Ramos-Ordoñez MF, Arizmendi MdelC, Márquez-Guzmán J. 2012. The fruit of *Bursera*: structure, maturation and parthenocarpy. *AoB PLANTS* 2012: pls027 DOI:10.1093/aobpla/pls027
- Ramos-Ordoñez MF, Arizmendi MdelC, Márquez-Guzmán J. 2013. The pseudoaril of *Bursera* and *Commiphora*, a foretold homology?. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84:509-520.
- Reséndiz LMA. 2009. *Análisis de la distribución ecológica de Bursera Jacq. ex. L. (Burseraceae), sección Bullockia en México*. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. p.78.

- Reyes SJ, Brachet IC, Pérez CJ, Gutiérrez RA. 2004. Burseraceae. In: Cactáceas y otras plantas nativas de la cañada Cuicatlán, Oaxaca. 2da Ed. México: Sociedad Mexicana de Cactología, 60-68.
- Rzedowski J, Guevara-Féfer F. 1992. Burseraceae. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes* 3: 1-46.
- Rzedowski J, Kruse H. 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxón* 28:103-116.
- Rzedowski J, 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Rzedowski J, Medina LR, Calderón RG. 2004. Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la Cuenca Superior del Río Papaloapan (México). *Acta Botánica Mexicana* 66:23-151.
- Sánchez-Cordero V. 2001. Elevational gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, México. *Global Ecology and Biogeography* 10:63-76.
- Segundo-Hernández J, Ramos-Ordoñez MF. 2016. Dinámica poblacional de *Bursera* en un bosque tropical seco de Morelos. Congreso Mexicano de Botánica. Ciudad de México, México.
- Smith MT, Wang BSP, Msanga HP. 2012. Dormancia y germinación. In: Manual de semillas de árboles tropicales. ED. RNGR.
- Sperry JS, Sullivan JEM. 1992. Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifer species. *Plant Physiology* 100:605-613
- Sperry J.S. y Saliendra N.Z. 1994. Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and environment*. 17:1233-1241.
- Taiz L, Zeiger E. 2006. *Fisiología vegetal*. 3ra edición. Castelló de la Plana, España: Universitat Jaume.
- Tejero DJD, Aguilar RS, Granillo VMP, Pozos BGN, Rico MR, Abundiz BLAM. 2014. *Plantae, Introducción al estudio de las plantas con embrión*. 2da Ed. México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Tian D, Tooker J, Peiffer M, Chung SH, Felton GW. 2012. Role of trichomes in defense against herbivores: comparison of herbivore response to woolly

and hairless trichome mutants in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Planta* 236(4): 1053-1066.

- Traveset A, Santamaría L. 2004. Alteración de mutualismos planta-animal debido a la introducción de especies exóticas en ecosistemas insulares. In: *Ecología Insular/ Island Ecology*. Cabildo insular de la Palma: Asociación española de ecología terrestre (AEET), 251-276.
- Van den Bilcke N, Simbo DJ, Samson R. 2013. Water relations and drought tolerance of young African tamarind (*Tamarindus indica* L.) trees. *South African journal of Botany* 88: 352-360.
- Varela SA, Arana V. 2011. Latencia y germinación de semillas. Tratamientos pregerminativos. Bariloche: Unidad de Genética Ecológica y Mejoramiento Forestal, INTA EEA.
- Vázquez MMM. 2016. Características funcionales y respuesta al estrés hídrico en plántulas de once especies del género *Bursera*. Tesis de maestría en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. p.96
- Vilá M, Bacher S, Hulme P, Kenis M, Kobelt M, Nentwing W, Sol D, Solarz W. 2006. Impactos ecológicos de las invasiones de plantas y vertebrados terrestres en Europa. *Ecosistemas* 15(2): 13-23.
- Villee CA. 2001. *Biología*. 8va edición. México: McGraw-Hill Interamericana editores S.A de C.V.
- Walck JL, Hidayati SN, Dixon KW, Thompson K, Poschlod P. 2011. Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology* 17: 2145–2161.
- Weisz PB, Keogh RN. 1981. *Elementos de biología*. 4ta edición. Barcelona: Ediciones omega S.A.
- Yañez EL. 2004. Las principales familias de árboles en México. México: División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma de Chapingo.
- Zlotnik EA, Ponce SM. 2013. Tallo. In: Márquez GJ, Collazo OM, Martínez GM, Orozco SA, Vázquez SS. *Biología de Angiospermas*. México: Coordinación de la Investigación Científica. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 30-31.

- Zlotnik EA, Ponce SM. 2013. Tejidos Vegetales. In: Márquez GJ, Collazo OM, Martínez GM, Orozco SA, Vázquez SS. Biología de Angiospermas. México: Coordinación de la Investigación Científica. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Anexos

Anexo 1. Estudios de germinación de *Bursera* en los últimos 15 años organizados por especie de estudio y sus respectivos porcentajes de germinación, los métodos empleados y los autores de la investigación.

Especie	Porcentaje de Germinación	Método	Referencia
<i>B. aptera</i> <i>B. bicolor</i> <i>B. copallifera</i> <i>B. glabrifolia</i> <i>B. grandifolia</i> <i>B. lancifolia</i> <i>B. longipes</i> <i>B. morelensis</i> <i>B. schlechtendalii</i> <i>B. submoniliformis</i>	<5 % 38% <5 % <5 % <5 % <5 % <5 % <5 % <5 % 28%	escarificación mecánica T° ambiente	Andrés-Hernández y Espinosa-Organista (2002)
<i>Bursera cuneata</i>	8% 4% 13.33% 20-88% 0%	Choque térmico 30-80°C y tiempo de 5-15 min. inmersión en ácido sulfúrico y escarificación mecánica	Gutiérrez (2007)
<i>B. bicolor</i> <i>B. bipinnata</i> <i>B. copallifera</i> <i>B. fagaroides</i> <i>B. glabrifolia</i> <i>B. grandifolia</i>	5.2%/17.9% 0.9%/11.6% 0.1%/6.7% 3.9%/13.38% 0% 0%	inmersión en ácido clorhídrico y escarificación mecánica T° constante (25°C) y fluctuante (18-32°C)	Bonfil-Sanders et al. (2008)
<i>B. bicolor</i> <i>B. bipinnata</i> <i>B. copallifera</i> <i>B. fagaroides</i> <i>B. glabrifolia</i> <i>B. grandifolia</i>	<20%	escarificación con ácido clorhídrico escarificación mecánica T° constante (25°C) y fluctuante (18-32°C)	Cajero (2009)
<i>Bursera graveolens</i>	53%	escarificación, choque con agua caliente y remojo en ácido sulfúrico T° constante (25°C) y fluctuante (18-32°C)	Morgan y Shibú (2013)
<i>B. aptera</i> <i>B. arida</i> <i>B. ariensis</i> <i>B. bicolor</i>	0% 0% 36% 42%	T° constante (25°C) y fluctuante (18-32°C)	Bonfil et al. (2013)

<i>B. biflora</i>	12.1%		
<i>B. copallifera</i>	27.4%		
<i>B. fagaroides</i>	0%		
<i>B. glabrifolia</i>	54.9%		
<i>B. grandifolia</i>	0%		
<i>B. linanoe</i>	0%		
<i>B. lancifolia</i>	41%		
<i>B. morelensis</i>	17.9%		
<i>B. schlechtendalii</i>	0%		
<i>B. submoniliformis</i>	6.1%		
<i>Bursera bipinnata</i>	93%/63%	ácido giberélico y escarificación mecánica	Orantes-García et al. (2013)
<i>B. aptera</i>	0%/0%	escarificación mecánica T° constante (25°C) y fluctuante (18-32°C)	Hernández (2015)
<i>B. arida</i>	0%/31.4%		
<i>B. ariensis</i>	28.3%/28.3%		
<i>B. bicolor</i>	48.7%/35%		
<i>B. biflora</i>	8%/8.3%		
<i>B. copallifera</i>	22.5%/21.2%		
<i>B. glabrifolia</i>	50%/71.7%		
<i>B. grandifolia</i>	0%/0%		
<i>B. morelensis</i>	13.6%/27.3%		
<i>B. submoniliformis</i>	0%/0%		
<i>Beiselia mexicana</i>	38.75% 47.12% 72%	choque térmico (40°C) T° constante (25°C) y fluctuante (18-32°C)	Martínez (2016)

Anexo 2. Descripción, usos, partes empleadas, distribución y hábitat de las especies utilizadas en este trabajo.

Bursera aptera Ramírez, 1894 (sección: *Bursera*)



Tronco de *Bursera aptera*.

Descripción: Árboles, 2.5-4.0 m alto, dioicos. Tronco 15.0-20.0 cm diámetro, corteza externa exfoliante amarilla, descarpela en láminas papiráceas, la interna verde opaco o lustroso, con resina aromática abundante, ramas jóvenes glabras; catafilos inconspicuos, pronto deciduos. Hojas imparipinnadas, pecíolos ca. 5.0 mm largo, glabros; láminas 1.0-7.0(-8.5) cm largo, 0.6-3.0 cm ancho, ovada en contorno general, raquis sin alas, peciólulos ausentes; folíolos 7-19, 0.4-1.5 cm largo, 2.0-6.0 mm ancho, elípticos a ovados u obovados, el terminal ligeramente mayor, base cuneada a redondeada, ápice agudo a redondeado, margen generalmente entero, membranáceos a cartáceos, glabros, haz con nervadura principal oscura y poco evidente, envés con nervadura principal amarillenta y prominente, las nervaduras secundarias

inconspicuas en ambas superficies. Inflorescencias reducidas a flores solitarias o en grupos de 2-3, glabras; bractéolas 1.0-1.2 mm largo, triangular-acuminadas, base ensanchada; pedicelos 1.0-1.2 mm largo.



Hojas de *Bursera aptera*.

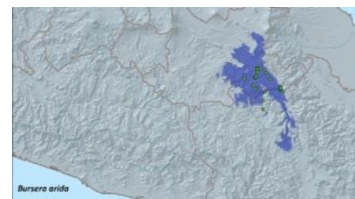
Flores amarillas, rojizas o blanquecinas, las masculinas 3-4-meras, hasta 8.0 mm largo (incluyendo el pedicelo), cáliz con lóbulos 1.5- 3.0 mm largo, triangulares, desiguales, glabros, borde al secar con escasos tricomas cortos, corola con pétalos ca. 5.0 mm largo, 1.0-1.5 mm ancho, elíptico-oblongos, ápice recurvado, cuculados, coriáceos, glabros, estambres 6, filamentos ca. 1.5 mm largo, anteras ca. 2.0 mm largo, oblongas, gineceo vestigial; las femeninas 3-meras, hasta 6.0 mm largo (incluyendo el pedicelo), cáliz con lóbulos 1.2-1.6 mm largo, iguales, cuculado-deltoides, reflexos en la madurez, corola con pétalos 4.0-5.0 mm largo, cuculado-aquillados, estaminodios con anteras ca. 1.0 mm largo, ovario 3-locular, glabro, estilo menor 1.0 mm largo, estigmas 3. Frutos 1-varios, agrupados en el ápice de los braquiblastos, con pedúnculos ca. 2.0 mm largo, 3-valvados, 6.0-7.0 mm largo, 5.0-6.0 mm ancho, globosos a ovoidales, ápice apiculado, ligeramente trígono, rojizos a pardos en la madurez, glabros; huesos 5.0-6.0 mm diámetro, anchamente obovados, totalmente cubiertos por el pseudoarilo, amarillo o blanquecino.

Usos: Forestal, maderable, combustible, ecología, látex, cerca viva, ceremonial, medicinal y como veneno.

Parte(s) usada(s): Resina

Distribución: Guerrero, Puebla, Morelos y Oaxaca.

Hábitat: Bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo, en suelos de origen calizo. En elevaciones de 550-1950 m.



Mapa de distribución de *Bursera aptera*.
Obtenido de Garduño (2015).

Bursera arida (Rose) Standl., 1929 (sección: *Bursera*)

Árboles (1.0-) 2.0-3.0(-4.0) m alto, dioicos. Tronco hasta 20.0 cm diámetro, corteza externa exfoliante rojizo-anaranjada o pardo-amarillenta, descarapela en tiras grandes, la interna verdosa, con resina aromática, ramas jóvenes rojizas, densamente hirsútulas, ramas maduras gris oscuro, glabras; catafilos inconspicuos, pronto deciduos. Hojas imparipinnadas, pecíolos 3.0-5.0 (-6.0) mm largo, densa a escasamente hirsútulos, ligeramente alados; láminas (0.8-)1.3-2.5 cm largo, ca. 1.0 cm ancho, ovadas en contorno general, raquis estrechamente alado, margen hirsútulo, peciólulos laterales ca. 1.0 mm largo, generalmente presentes en los folíolos proximales, el terminal hasta 3.0 mm largo; folíolos (3-)5 9(-11), 4.0-6.0(-9.0) mm largo, 1.3-2.0 mm ancho, oblongos a obovados, base cuneada, ápice agudo a obtuso, margen entero, cartáceos, haz y envés glabros, sólo la nervadura central evidente. Inflorescencias reducidas a flores solitarias, subsésiles. Flores rojizas, las masculinas 3(-4)-meras, 2.0-2.5 mm largo, cáliz con lóbulos ca. 1.5 mm largo, triangulares, pilósulos por fuera, corola con pétalos ca. 2.0 mm largo, ca. 0.5 mm ancho, cuculados, pilósulos por fuera, estambres 6(-8), filamentos ca. 0.4 mm largo, anteras 0.7- 0.8 mm largo, oblongas, gineceo vestigial; las femeninas 3-meras, semejantes a las masculinas, pero cáliz con lóbulos 1.5-2.0 mm largo, sobre pedicelos 0.5-1.0 mm largo, pilosos, estaminodios con anteras ca. 0.3 mm largo, ovario 3-locular, glabro, estilo menor 1.0 mm largo, estigmas 3. Frutos 1-2, con pedúnculos 1.0-2.0 mm largo, engrosados y pilosos, 3-valvados, 4.0-5.0 mm de largo, hasta 3.0 mm ancho, trígono u ovoidales, apiculados, en la madurez oscuros, pilósulos o glabros; huesos 3.0-5.0 mm largo, 2.5-3.0 mm diámetro ovoidales o trígono, totalmente cubiertos por un pseudoarilo amarillo pálido.



Tronco de *Bursera arida*.

Usos: Ecología, látex, cerca viva y medicinal.

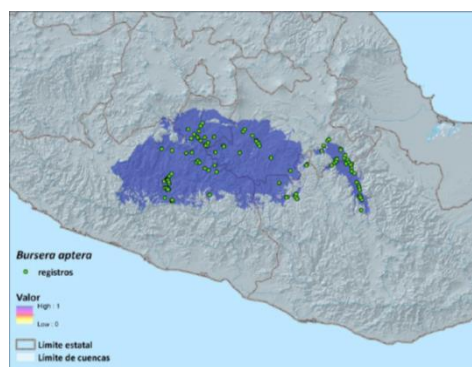
Parte(s) usada(s): Resina y ramas.

Distribución: Sólo conocida en los estados de Puebla y Oaxaca.

Hábitat: Matorral xerófilo y bosque tropical caducifolio. En elevaciones de 950-1750 m.



Hojas y pireno de *Bursera arida*.



Mapa de distribución de *Bursera arida*.
Obtenido de Garduño (2015)

Bursera biflora (Rose) Standl., 1929 (sección: *Bullockia*)



Tronco de *Bursera biflora*

Árboles hasta 8.0 m alto, dioicos. Tronco hasta 40.0 cm diámetro, corteza externa no exfoliante lisa y gris, (ocasionalmente presenta corteza exfoliante pardo-amarillenta en la base del tronco), con resina aromática, ramas juveniles rojizas a negruzcas, pubérulas, luego glabrescentes; catafilos 3.0-5.0 mm largo, lineares a angostamente triangulares, densamente pubérulos por fuera, glabros por dentro. Hojas en rosetas sobre los ápices de los braquiblastos o alternas en las ramas juveniles, 1.0-7.0 cm largo, 0.8-6.0 cm ancho; pecíolos 0.3-2.0 cm largo, vilosos o pubérulos, peciólulo del folíolo terminal hasta 3.0 mm largo, en los laterales hasta 1.5 mm largo; folíolos 1-3(-5), cuando 5 el raquis lleva alas angostas y enteras, hasta 0.5 mm ancho, 0.9-3.0(-5.0) cm largo, 0.7-1.5(-2.0) cm ancho, ovados a elípticos (el terminal obovadosubtrómbico y mayor que los laterales), base cuneada a truncada, ápice agudo a obtuso, margen marcadamente serrado, cartáceos a coriáceos en la

madurez, envés con venación prominente, haz pubérula con frecuencia glabrescente, envés densamente viloso, pero no pocas veces con la pubescencia restringida a las nervaduras o casi ausente en la madurez. Inflorescencias reducidas a una cima 3-flora, hasta 3.0 cm largo, ocasionalmente individuos masculinos presentan una panícula de hasta 15 flores, bractéolas linear-subuladas, hasta 1.5 mm largo o más pequeñas,



Hojas y pirones de *Bursera biflora*

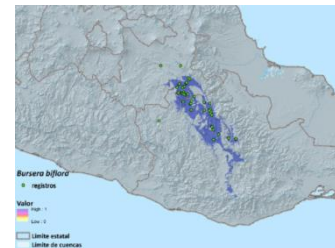
pedicelos filiformes, 0.1-1.0 cm largo. Flores blanquecinas, las masculinas 4-meras, cáliz con lóbulos 0.5-0.8 mm largo, triangulares, pubérulos o vilosos por fuera, corola con pétalos ca. 2 mm largo, elípticos u oblongos, pubérulos o vilosos por fuera, estambres 8, filamentos 0.6-1.3 mm largo, anteras oblongas, 0.6-0.9 mm largo, gineceo vestigial; femeninas similares a las masculinas, estaminodios con anteras 0.4 mm largo, ovario 2-locular, glabro estigmas 2. Frutos 1-2(-3) con pedúnculos hasta 4.0 (-5.0) cm largo, filiformes, 2-valvados, 7.0-9.0 mm largo, 5.0-6.0 mm ancho, elipsoides, ovoides u obovoides, rojizos en la madurez, glabros; huesos 6.0-7.0 mm largo, orbiculares a obovoides, cubiertos por un pseudoarilo anaranjado, 2/3 inferiores o 1/3 de su longitud, la porción expuesta negra.

Usos: Forestal, ecología. Es comercializada en mercados locales como "copal" en día de muertos.

Parte(s) usada(s): Resina

Distribución: Endémica de México, se encuentra en los estados de Puebla y Oaxaca, aunque se conocen colectas de las cuencas superiores de los ríos Balsas y Tehuantepec.

Hábitat: Bosque tropical caducifolio y transición del mismo con el bosque de *Quercus*, matorral xerófilo. En elevaciones de 550-2200 m.



Mapa de distribución de *Bursera biflora*. Obtenido de Garduño (2015)

Bursera cuneata (Schltdl) Engl., 1883 (sección: *Bullockia*)

Árbol (o a veces arbusto) dioico, hasta de 10 m de alto, resinoso y con aroma agradable al estrujarse, tomentoso en sus partes verdes; tronco hasta de 40 cm de diámetro, con corteza gris o gris-rojiza, no exfoliante, las ramillas lignificadas francamente rojizas, glabras; hojas con (3) 5 a 9 (13) foliolos, peciolo de 1 a



Tronco de *Bursera cuneata*

3 cm de largo, tomentoso-pubérulo, el raquis angosta a anchamente alado, foliolos sésiles o con peciólulos hasta de 3 mm de largo, oblongos a lanceolados, elípticos u ovados, el terminal a veces oblanceolado, de (1) 2 a 6.5 cm de largo y (0.5) 0.7 a 2.3 cm de ancho, los del par inferior a menudo mucho más pequeños que los demás, por lo general agudos en el ápice, obtusos a cuneados en la base, margen toscamente aserrado, los dientes (6) 10 a 30 de cada lado, desiguales, algunos escotados en el ápice, con (6) 10 a 18 pares de nervaduras laterales distalmente bifurcadas o a veces más profusamente ramificadas, impresas en el haz, prominentes en el envés, de textura coriácea, conspicuamente reticulado-venosos, sobre todo en el haz que tiene aspecto manifiestamente rugoso, el haz verde, cortamente hirto, los pelos originándose de una base

ampuliforme, el envés densamente blanquecino-grisáceo-tomentoso; inflorescencias en forma de panículas abiertas, originándose en los ápices de ramas cortas o



Hojas de *Bursera cuneata*.

lateralmente en ramas largas, catafilos oblongos a angostamente triangulares, de 3 a 15 mm de largo, tomentosos en ambas caras, deciduos; las flores masculinas numerosas en panículas hasta de 8 cm de largo y 4 cm de ancho, hirsuto-tomentosas, pedicelos hasta de 4 mm de largo, bracteolas subuladas, de ± 2 mm de largo; flores tetrámeras, lóbulos del cáliz linear-triangules, de 2 a 4 mm de largo, hirsuto-pubérulos, pétalos blanquecinos, oblongos, de 2.5 a 4 mm de largo, hirsuto-pubérulos por fuera, más o menos cuculados; estambres todos aproximadamente al mismo nivel o bien 4 más largos alternando con 4 más cortos, filamentos de 1.2 a 1.8 mm de largo, anteras ovado-oblongas, de 0.6 a 0.8 mm de largo; las inflorescencias femeninas similares a las masculinas, pero sólo de 1 a 2 cm de largo, sus flores también similares, anteras de los estaminodios de ± 0.5 mm de largo, ovario bilocular, glabro; infrutescencias sobre pedúnculos hasta de 7 cm de largo, "drupa" bivalvada, verde o rojiza, ovoide, algo comprimida, de 7 a 12 mm de largo, a menudo puntiaguda en el ápice, glabra, rodeada en la base por el cáliz persistente, el hueso recubierto casi totalmente por un pseudoarilo anaranjado o amarillento (de un lado más grande que del otro), la parte descubierta negra.

Usos: Forestal, resinas, aromatizante, ceremonial, artesanías y medicinal.

Usos medicinales: Analgésico y enfermedades respiratorias.

Parte(s) usada(s): Tronco y resina.

Distribución: Endémica de la parte centro-sur de México; Guanajuato, Hidalgo, Michoacán, Estado de México, Ciudad de México, Morelos, Puebla y Guerrero.

Hábitat: bosque tropical caducifolio y de la vegetación secundaria derivada del mismo, a veces penetrando en encinares contiguos; es frecuente en "malpaíses" o corrientes de lava basáltica en el norte de Michoacán, donde a menudo es de porte arbustivo. Alt. 1850-2300 (2500) m.



Mapa de distribución de *Bursera cuneata*. Obtenido de Garduño (2015)

Bursera morelensis Ramírez 1896 (sección: *Bursera*)

Árboles, 3.0-10.0 (-13.0) m alto, dioicos. Troncos hasta 40.0 cm diámetro, corteza externa exfoliante, rojiza descarpada en láminas delgadas, ramas jóvenes y maduras glabras, con resina aromática aceitosa, abundante; catafilos inconspicuos, pronto deciduos. Hojas imparipinnadas, 5.0-11.0 cm largo, 1.5-4.5 cm



Tronco de *Bursera morelensis*

ancho, oblongo-elípticas em contorno general; pecíolos acanalados, 1.0-2.0 cm largo; folíolos 15-45(-51), raquis inconspicuamente alado, folíolos sésiles o subsésiles, 0.7-2.2 cm largo, 1.4-2.5 mm ancho, linear-oblongos a linear-lanceolados, base aguda a cuneada, ápice agudo, margen entero, nervadura central conspicua, las secundarias inconspicuas. Inflorescencias racimosas o paniculadas, hasta 5.0 cm largo, bractéolas filiformes a subuladas, pronto deciduas. Flores amarillentas, verdosas o blanquecinas; las masculinas 5-meras o 3-4-meras, cáliz con lóbulos 0.7-2.3 mm largo, angostamente triangulares, ápice agudo, glabros; corola con pétalos 3.0-6.0 mm largo, oblongos a lanceolados, cuculados; estambres (6-)10, filamentos ca. 1.0 mm largo, anteras oblongas, 1.5-2.0 mm largo; las femeninas 3-meras, menos frecuentemente 4-5-meras, usualmente solitarias, rara vez pares o panículas cortas, semejantes en forma y tamaño a las masculinas, estaminodios con anteras 1.0-1.5 mm largo, ovario 3-locular, glabro, estigmas 3. Frutos 8-más

con pedúnculos 1.3-2.2 cm largo, fuertemente engrosados, recurvados, glabros, 3-valvados, 5.0-8.0(-10.0) mm largo, 4.0-6.0 mm ancho, oblicuamente ovoides, ligeramente apiculados, glabros; huesos recubiertos totalmente por un pseudoarilo amarillo pálido.

Usos: Forestal, maderable, combustible, ecología, resinas, ceremonial, cerca viva y medicinal.

Uso medicinal: Traumatismos, enfermedades gástricas y desinflamatorio.

Parte(s) usada(s): Tallo, ramas y resina.

Distribución: Guerrero, Guanajuato, Hidalgo, Michoacán, Morelos, Puebla, Oaxaca y San Luis Potosí.

Hábitat: Bosque tropical caducifolio, en diferentes tipos de sustrato. En elevaciones de 500-1500 m.



Hoja compuesta de *Bursera morelensis*



**Mapa de distribución de *Bursera morelensis*.
Obtenido de Garduño (2015)**

Bursera schlechtendalii Engl., 1883 (sección: *Bursera*)

Arbustos o árboles (0.5-) 1.0-3.0 (-10.0) m alto, dioicos. Tronco hasta 20.0 (-30.0) cm de diámetro, corteza externa exfoliante roja, en láminas grandes y delgadas, la interna verde, ramas maduras glabras, en las



Tronco de *Bursera schlechtendalii*

jóvenes papilas blanquecinas diminutas, con resina aceitosa abundante de aroma fuerte. Hojas simples (unifolioladas), pecíolos 0.3-1.0(-1.4) cm largo; láminas 1.0-6.0(-15.0) cm largo, 0.5-2.5(-5.0) cm ancho, elípticas a oblanceolada u obovadas, base cuneada a obtusa, ápice redondeado u obtuso, pero a veces mucronado o apiculado, margen entero, cartáceas, envés con nervaduras prominentes, las secundarias (2-)3-9(-11) pares, por lo general distalmente bifurcadas.

Inflorescencias reducidas a flores solitarias o en racimos cortos, sobre pedúnculos hasta 5.0 mm largo. Flores amarillentas o rojizas, las masculinas (3-) 5-meras, cáliz con lóbulos 0.4-0.7(1.0) mm largo, triangulares o triangularoblongos, corola con pétalos (2.0-) 2.5-3.0(-3.5) mm largo, triangular-lanceolados, cuculados, ápice encorvado, estambres (8-)10, filamentos menores 1.0 mm largo, anteras 1.2 -1.5 mm largo, oblongas; las femeninas 3-meras, similares a las masculinas, estaminodios ca. 1.0 mm largo, ovario 3-locular, glabro, estilo corto, estigmas 3. Frutos sobre pedúnculos hasta 5.0 mm largo, notablemente engrosados, 3-valvados, 4.0-8.0 mm largo, oblicuamente ovoidales, frecuentemente apiculados, glabros; huesos cubiertos totalmente por un pseudoarilo amarillo o rojo.



Hojas de *Bursera schlechtendalii*

Frutos sobre pedúnculos hasta 5.0 mm largo, notablemente engrosados, 3-valvados, 4.0-8.0 mm largo, oblicuamente ovoidales, frecuentemente apiculados, glabros; huesos cubiertos totalmente por un pseudoarilo amarillo o rojo.

Usos: Forestal, maderable, combustible, melífera, resinas, látex, cerca viva, ornamental y medicinal.

Uso medicinal: Cicatrizante y descongestivo.

Parte(s) usada(s): Resina

Distribución: Desde Tamaulipas, San Luis Potosí y Jalisco hasta Centroamérica incluyendo la península de Yucatán, alcanzando su mayor desarrollo en Oaxaca.

Hábitat: Matorral xerófilo y bosque tropical caducifolio. En elevaciones de 600-1600 m.



Mapa de distribución de *Bursera schlechtendalii*. Obtenido de Garduño (2015)

Bursera submoniliformis Engl., 1883 (sección: *Bullockia*)



Tronco de *Bursera submoniliformis*

Árboles (2.5) 4.0-9.0 (12.0) m alto, dioicos. Troncos hasta 40 cm diámetro, corteza no exfoliante lisa y gris a gris-rojiza, con resina aromática, pero de olor desagradable, ramas rojizas, las maduras glabras, las jóvenes densamente vilosas y con abundantes glándulas sésiles o casi sésiles; catafilos en rosetas 0.2-0.8(-1.3) cm largo, triangulares, pubérulos en ambas superficies, precozmente caducos. Hojas imparipinnadas, en rosetas sobre los braquiblastos o esparcidas sobre ramas de nuevo crecimiento, pecíolos hasta 4.0(-5.0) cm largo; láminas hasta 15.0(-20.0) cm largo, 6.0(-7.0) cm ancho, oblongas a elípticas en contorno general, raquis por lo general angostamente alado, alas 0.5-2.0(-3.5) mm ancho, margen entero, peciólulos hasta 1.0 mm largo; folíolos 9-13(-17), (1.3-)2.0-3.5(-5.0) cm largo, (0.5-)0.6-1.4(-2.0) cm ancho, oblongos, a elípticos o lanceolados, el terminal subróbico, base truncada a cuneada, ápice generalmente agudo u obtuso, a redondeado o acuminado, margen serrado a crenado o subentero, membranácea a cartácea, verde olivo, haz densamente velutina, envés densamente tomentoso, muchos más claro o grisáceo. Inflorescencias en panículas laxas, tirsiformes, hasta 10.0 (-12.0)

cm largo, las femeninas más cortas y menos ramificadas, densamente vilosas; brácteas lineares a filiformes, hasta 5.0 mm largo; pedicelos 1.0-3.0 mm largo. Flores amarillentas con el centro oscuro; las masculinas 4-meras, cáliz con lóbulos 2.0-4.0 mm largo, casi libres desde la base, lineares a angostamente lanceolados, pilosos en ambas superficies, corola con pétalos 3.0-4.0 mm largo, oblanceolados o elípticos, pilosos por fuera, glabros por dentro, estambres 8, filamentos 1.0-1.5 mm largo, anteras, ca. 1.0 mm largo, oblongas, gineceo vestigial; las femeninas similares a las masculinas, pero los pétalos angostamente oblongos, más cortos que los segmentos del cáliz, anteras de los estaminodios de ca. 0.5 mm de largo, ovario 2-locular, rojizo, densamente velutino, estigmas 2. Frutos 2- valvados, 0.7-1.2 cm largo, 0.6-7.0 mm ancho, ovoidales a obovoidales, generalmente apiculados, densamente velutinos; huesos 6.0-9.0 mm largo, 4.0-6.0 mm diámetro, elipsoidales, total o casi totalmente cubierto por el pseudoarilo amarillo o anaranjado.

Usos: Forestal, maderable, combustible, resinas, ceremonial, consumo animal, forraje y cerca viva.

Parte(s) usada(s): Hoja y resina.

Distribución: Guerrero, Morelos, Estado de México, Puebla y Oaxaca.

Hábitat: Bosque tropical caducifolio. En elevaciones de 500-1400(-1600) m.



Hojas de *Bursera submoniliformis*



Mapa de distribución de *Bursera submoniliformis*. Obtenido de Garduño (2015)