

PROPUESTA DE UN NUEVO SUBGÉNERO PARA EL GÉNERO *Bursera* JACQ. EX L. (BURSERACEAE), CON COMENTARIOS SOBRE *Bursera inversa* DALY

Mercedes Castro-Laportte

Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Edo. Aragua. laportte@hotmail.com

COMPENDIO

Se propone un nuevo subgénero dentro del género *Bursera* basado en caracteres morfológicos distintivos. El subgénero *Buntingia* Castro está conformado por la especie *B. inversa* y se caracteriza por presentar resina blancuzca, flores femeninas con 15 estaminodios arreglados en un anillo nectarífero, estigma capitado, pireno con los tres carpelos desarrollados, pero solo uno fértil y hojas cotiledonares simples con el margen eroso, lo cual lo distingue claramente de los dos subgéneros descritos hasta ahora en *Bursera*. La propuesta es apoyada por reconstrucciones filogenéticas del género. Se presenta la descripción de caracteres reproductivos inéditos de *B. inversa*.

PALABRAS CLAVE

Buntingia, *Bursera*, taxonomía, Burseraceae.

A NEW SUBGENUS FOR THE GENUS *Bursera* JACQ. EX L. (BURSERACEAE), WITH COMMENTS ABOUT *Bursera inversa* DALY

ABSTRACT

A new subgenus (*Buntingia* Castro) is proposed for the genus *Bursera* with basis in some distinctive morphological features. *Buntingia* is conformed of *B. inversa*, and is characterized by white resin, triplostemonous pistillate flowers, with fifteen staminodes arranged in a nectariferous ring, and a capitate

stigma. The pyrene with three developing carpels, but only one fertile, and the simple cotyledons leaf with erose margin. This proposal is supported by phylogenetic reconstructions of the genus. Reproductive characters of *B. inversa* are described.

KEY WORDS

Buntingia, *Bursera*, taxonomy, Burseraceae.

INTRODUCCIÓN

El género *Bursera* Jacq. ex L. está constituido por más de 100 especies, de las cuales más de 80 son endémicas de México (Rzedowski *et al.* 2004). El grupo es predominantemente americano, distribuyéndose desde el suroeste de Estados Unidos, pasando por Centroamérica, las Antillas hasta el norte de Suramérica (incluyendo Colombia, Venezuela, noroeste de Ecuador, noroeste de Perú y centro y norte de Brasil), con la excepción de *B. tonkinensis* que es endémica de Vietnam (Martínez-Habibe 2012). Las especies de *Bursera* tienden a ser árboles o arbustos caducifolios que constituye un elemento importante del bosque tropical caducifolio del matorral xerófilo en sus áreas de distribución, presentándose pocas especies en el bosque tropical perennifolio (Espinosa *et al.* 2006).

Bursera está conformado por especies dioicas, polígamo-dioicas o rara vez, hermafroditas. La producción de flores tiende a coincidir con la época de defoliación o inicio de formación de nuevas hojas, lo que ha llevado a que los especímenes depositados en los herbarios no muestren todas las características reproductivas, por lo que mucho de la taxonomía del grupo se ha apoyado en caracteres foliares, trayendo como consecuencia problemas taxonómicos y nomenclaturales que han determinado una compleja sinonimia

En su estudio del género, Engler (1883) indica que se presentan especies con frutos trivalvos y otras con frutos bivalvos y, con base en este carácter, Bullock (1936) reconoce la existencia de dos grupos en *Bursera*, pero no les asigna identidad taxonómica. Posteriormente, McVaugh y Rzedowski (1965) proponen dividir el género en dos secciones: *Bullockia* (plantas con corteza grisácea no exfoliante, flores tetrámeras, raro pentámeras, ovario bilocular y fruto bivalvado) y *Bursera* (plantas con corteza exfoliante, flores trímeras, tetrámeras o pentámeras, ovario trilocular y fruto trivalvado). Rzedowski (1968) resalta que otra diferencia entre las secciones es la presencia de catáfilos que protegen

los nuevos brotes en la secc. *Bullockia*, mientras que en la secc. *Bursera* son inconspicuos y caedizos. En un estudio sobre las tendencias evolutivas de *Bursera*, Rzedowski y Kruse (1979) señalan que el pseudoarilo puede cubrir al pireno completa o parcialmente siguiendo distintos patrones. Además, al observar las hojas cotiledonares en 29 especies, encuentran que la mayoría de los taxones tienen cotiledones trilobados y solo un pequeño grupo de especies de la sección *Bursera* muestra cotiledones multilobados.

Por su parte, Gillet (1980) al hacer una revisión del género propone elevar las secciones a la categoría de subgéneros por las importantes diferencias entre ambas. El autor indica que, además de las características destacadas por McVaugh y Rzedowski (1965), el subgénero *Bursera* presenta raquis generalmente no alado, flores masculinas usualmente pentámeras, las hermafroditas principalmente trímeras, el pseudoarilo cubre completamente el pireno y los carpelos estériles están muy reducidos y unidos a la porción apical del carpelo fértil; mientras que el grupo denominado por los autores anteriores como secc. *Bullockia* lo denomina subgénero *Elaphrium*, basado en *Elaphrium tomentosum* Jacq., el cual se caracteriza por tener el raquis generalmente alado, flores masculinas y hermafroditas principalmente tetrámeras, pseudoarilo cubriendo parcialmente al pireno y el carpelo estéril casi tan largo como el fértil.

Otras características que se han señalado para las especies del género *Bursera* son la presencia de flores diplostémonas y los estigmas bi o trilobulados asociados al número de carpelos presentes, así como un disco intraestaminal (Daly 1997, Rzedowski *et al.* 2004).

Toledo-Manzur (1982) hace una revisión del género *Bursera* en el estado de Guerrero (México) y propone varios grupos dentro de las dos secciones. En la sección *Bullockia* reconoce dos grupos: copallifera (especies con sépalos libres y pireno casi completamente cubierto por el pseudoarilo) y glabrifolia (sépalos unidos y pireno parcialmente cubierto por el pseudoarilo); mientras que en la sección *Bursera* distingue tres grupos: “mulatos” (cotiledones trilobados y corteza exfoliante roja); “cuajotes” (cotiledones multilobados y corteza exfoliante roja) y “cuajotes amarillos” (cotiledones multilobados y corteza exfoliante amarilla).

La filogenia del género *Bursera* ha sido estudiada por diversos autores (Becerra y Venable 1999, Becerra 2003, Weeks *et al.* 2005, Rosell *et al.* 2010, Becerra *et al.* 2012, De Nova *et al.* 2012, Martínez- Habibe 2012). Con respecto a la monofilia del género, Weeks *et al.* (2005) plantean que *Bursera* es parafilético,

ya que el subgénero *Bursera* es grupo hermano del género *Commiphora*, separado del subgénero *Elaphrium*. No obstante, los trabajos de Becerra y Venable (1999) y Becerra (2003) indican que el género es claramente monofilético, lo cual queda reafirmado por Becerra *et al.* (2012). La propuesta de dos grupos monofiléticos dentro del género *Bursera* es apoyada por todas las reconstrucciones filogenéticas realizadas hasta ahora.

La formación de grupos o complejos dentro de los dos subgéneros de *Bursera*, tal como es propuesto en el tratamiento taxonómico de Toledo-Manzur (1982) es apoyada parcialmente por estudios filogenéticos basados en caracteres moleculares. Así, dentro del subgénero *Bursera* queda claramente establecida la separación en dos grandes grupos (Becerra 2003, Weeks *et al.* 2005, Rossell *et al.* 2010) y con base en esto, Espinosa *et al.* (2006) proponen la creación de la sección *Quaxiotea*, donde estarían incluidas las especies que presentan cotiledones multilobados y protófilos siempre dentados con venación cladódroma. Sin embargo, estos autores no hacen la descripción formal de esta sección, por lo que no es taxonómicamente válida.

Es interesante señalar que los investigadores mexicanos en el género *Bursera* prefieren utilizar la separación del grupo en secciones; sin embargo, la propuesta de Gillet (1980) de elevar las mismas a la categoría de subgéneros parece ser de mayor utilidad en el manejo taxonómico de este taxón, ya que particularmente dentro del subgénero *Bursera* se forman dos grupos claramente monofiléticos que podrían ser tratados como secciones dentro del mismo. La separación de las especies del subgénero *Elaphrium* en dos grandes grupos o complejos no tiene un soporte filogenético muy sólido. Al respecto, Becerra y Venable (1999) y Becerra (2003) reconocen los dos grupos, pero encuentran que su basamento es débil y varias especies del subgénero quedan fuera de los mismos. Resultados similares fueron obtenidos por Rosell *et al.* (2010), lo cual parece indicar que se debe continuar en la búsqueda de fuentes de información dentro del subgénero que permitan dilucidar las relaciones filogenéticas entre las especies que lo conforman.

Dentro del subgénero *Bursera* algunos autores han señalado la ocurrencia de varios complejos de especies (Daly 1993, Becerra y Venable 1999, Becerra 2003). Uno de estos es el denominado por Daly (1993) complejo *Bursera simaruba*, que comprende 15 especies distribuidas desde México hasta el norte de Suramérica y las Antillas. Se caracteriza por presentar la corteza rojiza exfoliante, el raquis no alado, los folíolos enteros, de ovados a ampliamente

elípticos, con ápices generalmente acuminados y venación broquidódroma, frutos trivalvos con pseudoarilo rojizo que cubre completamente al pireno (Rosell *et al.* 2010). Por su parte, Andrés-Hernández y Espinosa-Organista (2002), en un estudio de las plántulas del género *Bursera* en México, indican que las especies del complejo *B. simaruba* presentan cotiledones trilobados y protófilos simples de margen entero.

En su revisión del complejo *B. simaruba*, Daly (1993) describe una nueva especie (*B. inversa*) que crece como elemento del dosel de selvas húmedas bajas en la esquina noroccidental de Suramérica, incluyendo la Península de Darién en Panamá. La descripción de la especie se realizó a partir de material en fruto y fue ubicada dentro del subgénero *Bursera* y del complejo *Bursera simaruba* por presentar la corteza rojiza exfoliante, folíolos ovados con el ápice acuminado, frutos trivalvados y la presencia de un pseudoarilo rojo cubriendo completamente al pireno. No obstante, Martínez-Habibe (2012) en su reconstrucción filogenética del grupo ubica a esta especie como taxón hermano de los subgéneros *Bursera* y *Elaphrium*, por lo que se plantea definir la ubicación taxonómica de *B. inversa* dentro del género *Bursera*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizaron revisiones del material de *B. inversa* depositado en los herbarios venezolanos MY y VEN así como en el herbario COL. Se colectaron plántulas y material con flores y frutos en poblaciones naturales del sur del Lago de Maracaibo (estado Zulia). Flores en distintos estados de desarrollo fueron preservadas en etanol al 70% para su posterior estudio.

La caracterización morfológica de flores y frutos se realizó utilizando un microscopio esteroscópico marca Optika con una cámara acoplada para la obtención de fotografías digitales.

Para el estudio de la anatomía de la flor, se hicieron cortes a mano alzada de botones florales y flores abiertas, los cuales fueron teñidos con azul de toluidina en solución acuosa al 1%, se prepararon láminas semipermanentes, usando como medio de montaje agua:glicerina (1:1) y se sellaron con esmalte transparente para uñas. Se tomaron fotomicrografías digitales del material utilizando una cámara acoplada a un microscopio óptico marca Nikon.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En las expediciones de campo, se colectó un individuo de *B. inversa* con flores femeninas y frutos y se estudiaron plántulas presentes en el campo, encontrándose características particulares en esta especie que la distinguen de los componentes de los dos subgéneros de *Bursera* hasta ahora descritos. Asimismo, se revisó un material depositado en COL (Romero-Castañeda 5041) con flores femeninas.

B. inversa, tal como se aprecia en las figuras 1 y 2, presenta flores femeninas triplostémonas, con 15 estaminodios en un anillo nectarífero (Fig. 3). En la figura 4A, se observa que en el botón floral el tejido receptacular y el filamento estaminal están diferenciados, pero a medida que la flor madura estos tejidos parecieran fusionarse formando un anillo, de tejido aparentemente secretor, sobre el que se presentan los estaminodios (Figs. 3B, 4C). El estigma es capitado (Figs. 4A, 4D) y los frutos son trivalvados, con las paredes de los tres carpelos desarrollándose en el pireno, siendo solo uno de estos fértil (Fig. 2I); el pireno se desprende desde la base, dejando una columela (Fig. 2H). Las hojas cotiledonares son simples, anguloso-ovadas, con el ápice acuminado y el margen eroso (Fig. 2J), mientras que los protófilos son trifoliolados con el margen serrado.

Las flores femeninas y masculinas observadas en los subgéneros descritos de *Bursera* tienen flores diplostémonas, con disco intraestaminal y estigmas con tantos lóbulos como carpelos presentes. Asimismo, según lo planteado por Gillet (1980) los carpelos que abortan quedan adheridos al carpelo fértil y están mucho menos desarrollados, siendo esto particularmente evidente en el subgénero *Bursera*, mientras que en *B. inversa* las paredes de todos los carpelos crecen aún cuando solo uno de ellos es fértil (Fig. 2I). Al examinar especímenes de *B. simaruba*, se observó que muy ocasionalmente los tres carpelos crecen en el fruto de manera similar a lo que ocurre *B. inversa*. La presencia de una columela se ha observado en algunas especies, como es el caso de *B. hollickii*, pero en este caso se aprecia que solo uno de los carpelos del fruto se desarrolla (Daly, comunicación personal).

Hasta ahora no se había señalado la presencia de hojas cotiledonares no lobuladas en las especies de *Bursera* conocidas, mientras que protófilos trifoliolados son comunes en el grupo de los denominados “cuajjotes” mexicanos del subgénero *Bursera* y en las especies del subgénero *Elaphrium*.

Los resultados obtenidos en ese estudio son reforzados por la ubicación de *B. inversa* como grupo hermano de los subgéneros *Bursera* y *Elaphrium*

(Martínez-Habibe 2012). En el análisis se incluye a la especie aún no publicada *B. pereirae* que crece en selvas secas en el centro de Brasil y la cual forma un clado junto a *B. inversa*. Para esta especie se conoce material con flores masculinas y frutos, indicándose la presencia de un vestigio de gineceo con tres estigmas y muestra una resina lechosa, similar a la presentada por *B. inversa* (Daly, comunicación personal). No obstante, con la información morfológica disponible no es posible determinar si *B. pereirae* estaría dentro del mismo grupo que *B. inversa*.

Con base en la evidencia presentada se propone un nuevo subgénero para el género *Bursera*, el cual estaría conformado por *B. inversa*.

Bursera Jacq. ex L. subg. *Buntingia* Castro subgen. nov.

Arbores magnae, cortice exfoliante, resina lactea, floribus femininis pentameris triplostemonibus, tribus carpellis, stigmatibus capitatis, pyreno carpellorum parietibus evolutis, uno tantum fertili. Cotyledones integerrimi. Typus: *B. inversa* Daly, propositum hic.

ETIMOLOGÍA: el nombre de este subgénero se dedica a George Bunting, botánico estadounidense radicado largo tiempo en Venezuela y quien fue el primer colector de la especie *B. inversa* en Venezuela.

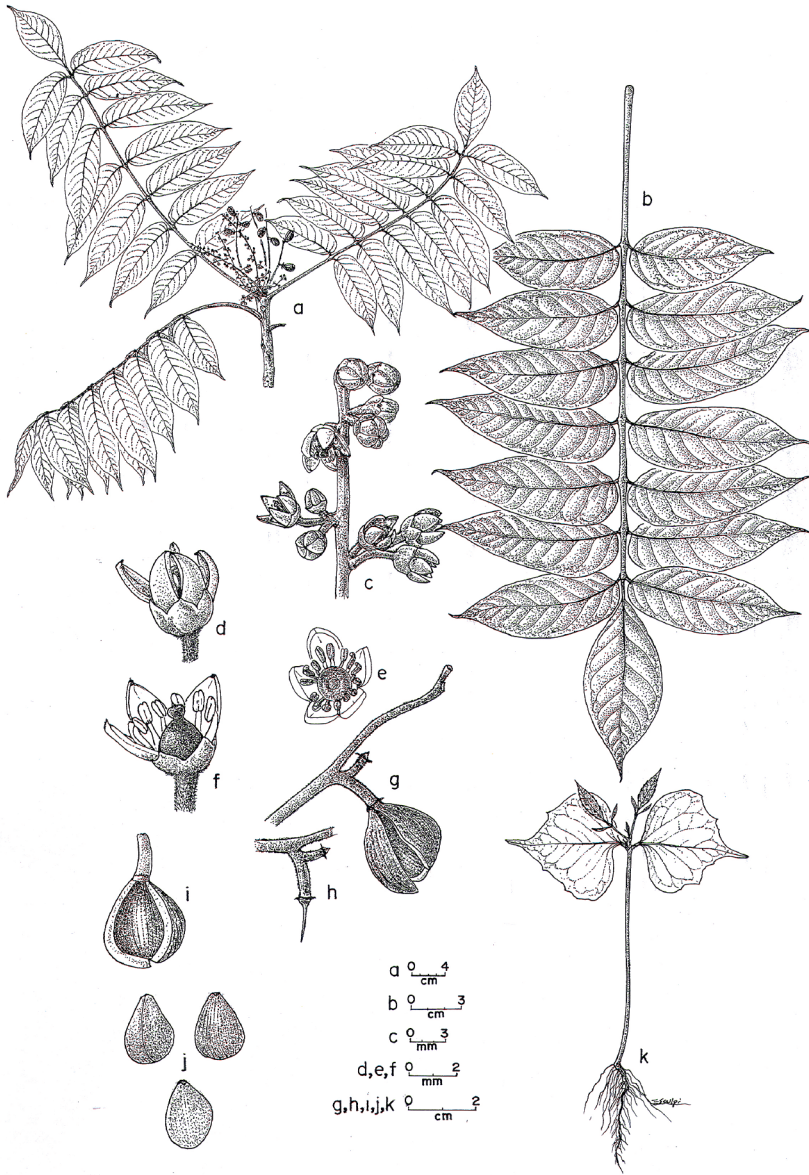


Fig.1. Ilustración de *Bursera inversa* Daly. a. Rama con hojas, flores y frutos. b. Hoja. c. Inflorescencia. d. Flor. e. Vista frontal de la flor, mostrando androceo y gineceo. f. Vista lateral de la flor, mostrando androceo y gineceo. g. Fruto. h. Detalle de la columela. i. Detalle del fruto. j. Pireno. k. Plántula.

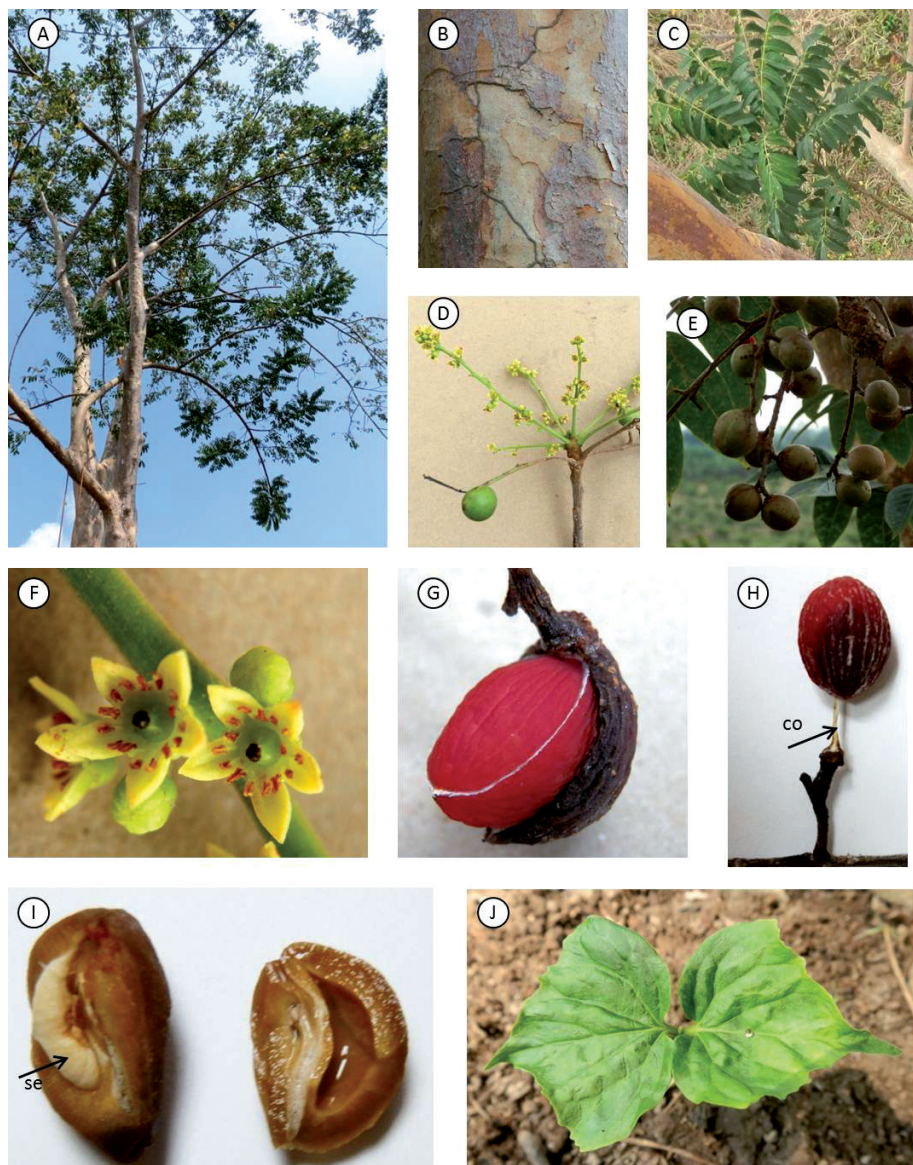


Fig. 2. Características vegetativas y reproductivas de *Bursera inversa* Daly. A. Biotipo. B. Detalle de la corteza. C. Rama con hojas. D. Inflorescencia. E. Infrutescencia. F. Detalle de las flores femeninas. G. Fruto. H. Detalle del fruto con la columela. I. Pireno con semilla. J. Cotiledones. co: columela. se: semilla.

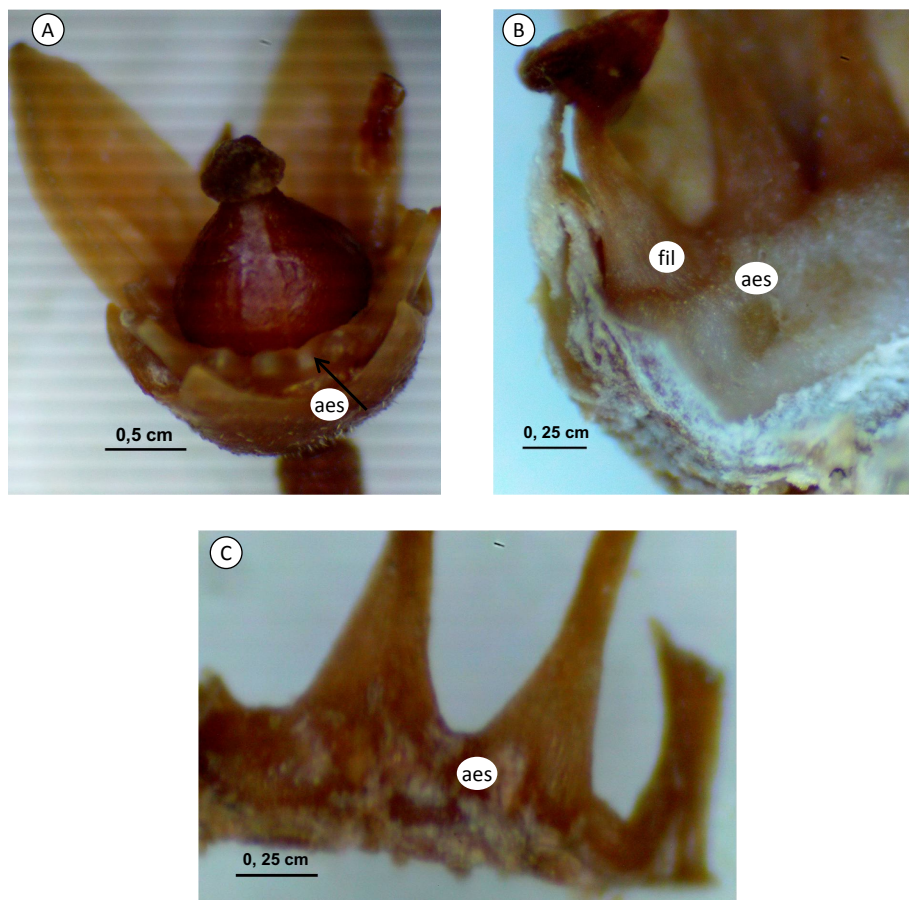


Fig. 3. Flor de *Bursera inversa* Daly. A. Flor mostrando anillo de estaminodios. B. Vista anterior de anillo de estaminodios. C. Vista posterior de anillo de estaminodios. aes: anillo estaminal. fil: filamento estaminal.

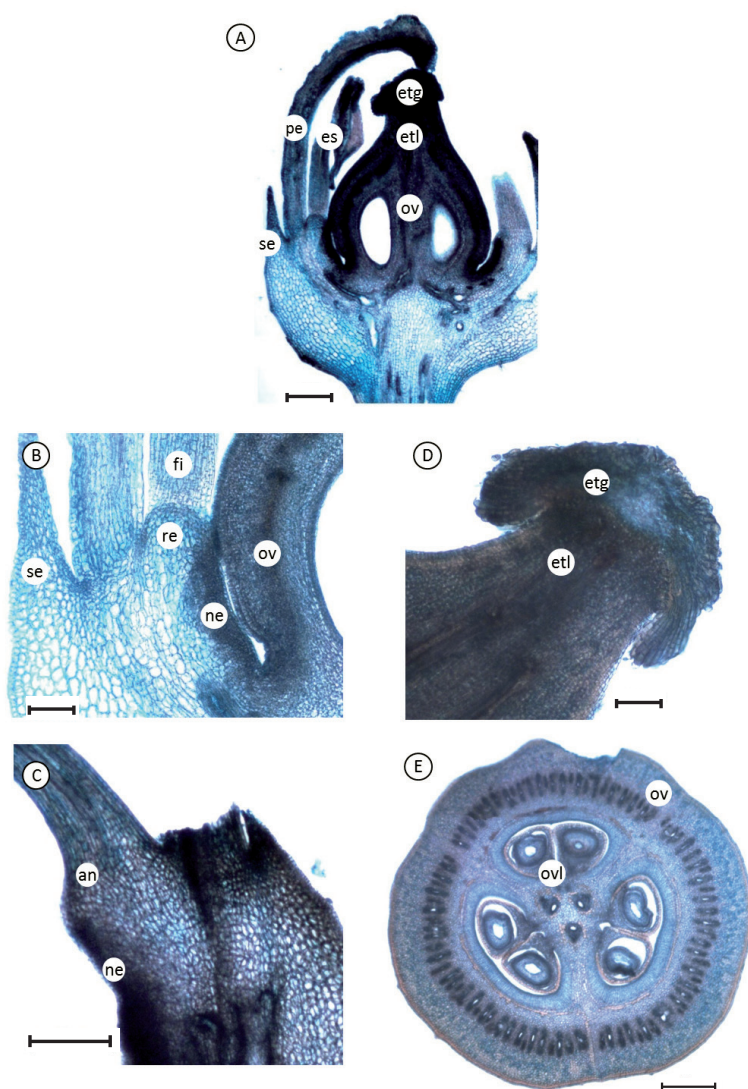


Fig. 4. Anatomía de la flor de *Bursera inversa* Daly. A. corte longitudinal del botón floral. B. Detalle de la zona de conexión de los verticilos florales al receptáculo. C. Detalle de filamento estaminal en flor madura. an: anillo estaminal. es: estaminodio. D. Corte longitudinal del estigma. E. Corte transversal del ovario mostrando número de óvulos y placentación. esl: estilo. est: estigma. fi: filamento estaminal. ne: tejido secretor. pe: pétalo. pi: pistilo. ov: ovario. ovl: óvulo re: receptáculo. se: sépalo. Barras A, C y E = 300 μ m, B y D = 100 μ m.

CLAVE PARA SEPARAR LOS TRES SUBGÉNEROS DE *Bursera*

1. Plantas con corteza no exfoliante, raquis alado, margen de los folíolos serrados o crenados, flores tetrámeras, frutos bivalvados, pseudoarilo cubriendo parcialmente el pireno subgénero *Elaphrium*
 Plantas con corteza exfoliante, raquis generalmente no alado, margen de los folíolos enteros, flores pentámeras (algunas veces trímeras o tetrámeras), frutos trivalvados, pseudoarilo cubriendo totalmente el pireno 2
2. Plantas con resina hialina, estigma trilobado, pireno con carpelos estériles reducidos y unidos a la porción apical del mismo. Cotiledones trilobados o multilobados, con el margen entero subgénero *Bursera*
 Plantas con resina blancuzca, estigma capitado, pireno con carpelos estériles desarrollados junto al carpelo fértil. Cotiledones no lobados, con el margen eroso subgénero *Buntingia*

Bursera inversa Daly

Tipo: Colombia: Antioquia, Mun. Carepa, 45 km S of Turbo on Turbo-Mutató road, Reserva Forestal Tulenapa (ICA) 7°50'N, 77°40'W, 31 Jul 1987 (fr), Daly, R. Callejas P., W. Thomas, J. Betancur & O. Marulandia 5414 (NY).

Árbol de 18-25 metros de altura, resinoso, con abundante resina lechosa en tronco y frutos. Corteza rojiza que se exfolia en láminas delgadas. Hojas 9-15 folioladas; pecíolo de terete a levemente canaliculado en la base, pubescente en toda su superficie, con base levemente ensanchada, 8-5,5 cm de largo; lámina de 25-20 cm de largo x 24-16 cm de ancho, raquis no alado, pubescente, interjuga 2-3,5 cm de largo; peciolulos pubescentes, teretes, 0,3-0,5 cm de largo; folíolos desde oblongos hasta lanceolados, 2,5-12 cm de largo x 2,5-5 cm de ancho, pubescentes en la cara adaxial solo en la nervadura media y en la abaxial tanto en la nervadura media como en las secundarias, margen liso, ápice acuminado, a rara vez agudo, base desigual. Inflorescencia en el ápice de las ramas, en tirso de 5-11,5 cm largo, laxas, con eje cubierto por pubescencia ferrugínea densa, las inflorescencias simples con 1-4 flores, más comúnmente 3. Flores masculinas no vistas. Flores femeninas pentámeras con pedicelo de 1-3 mm largo, densamente pubescente, con tricomas uniseriados de aproximadamente 10 mm de largo; cáliz gamosépalo, con el tubo de 0,5-1 mm largo, lóbulos triangulares de 0,5-1 mm largo x 1 mm ancho, escasamente pubescentes; corola con pétalos carnosos, glabros, cuculados, mucronados, de 2-3 mm largo; estaminodios 15 formando un anillo junto con la base del receptáculo nectarífero, filamentos 0,75-1 mm largo,

con escasos tricomas simples y largos hacia la parte posterior, cerca del punto de inserción de la antera; anteras sagitadas, dorsifijas de color marrón de 0,5 mm largo x 0,3 mm ancho; ovario tricarpetal, trilocular, globoso, 1,5-1 mm largo x 1,5-1,6 mm ancho, con dos óvulos epítropos por lóculo de placentación axial (Fig. 4E); estilo de aproximadamente 0,5 mm largo; estigma capitado. Infrutescencia laxa, con 6-8 frutos, pedúnculo 2,5-3,6 cm de largo, pedicelos rectos, 5-7 mm de largo. Fruto obovoide, trivalvado, 2-4 cm de largo x 1,5-2,5 cm de ancho, rojizo en la madurez, ligeramente apiculado; pireno 1,5-3,5 cm de largo x 1,3-2,5 cm de ancho, biconvexo, formado por las paredes de los tres lóculos, pero solo uno de ellos fértil, estriado en su superficie y de consistencia ósea, cubierto totalmente por el pseudoarilo carnoso de color rojo con una línea blanca entre las dos caras de la superficie convexa. El fruto se separa del eje por un orificio en la base del pireno, dejando expuesta la columela. Semilla suborbicular con cubierta seminal papirácea. Cotiledones simples, angulo-ovados, con el margen eroso, 3,1-2,6 cm largo x 3,2-2,9 cm ancho. Protófilos trifoliolados, folíolos con la base desigual, ápice acuminado y margen serrado, el terminal 2,7-2,6 cm de largo x 1,3-1 cm ancho y los laterales 2,3-2 cm largo x 0,7-0,6 cm ancho.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: endémica del noroeste de Suramérica (Panamá, Colombia y Venezuela), incluyendo la Península de Darién. En Venezuela creciendo en selvas húmedas bajas de los estados Mérida y Zulia.

MATERIAL EXAMINADO

COLOMBIA: departamento de Antioquia: municipio Carepa, 45 kms of Turbo on Turbo-Mutatá road. Reserva forestal; al Tuenapa (ICA), 7° 49' 60" N, 77° 40' 0" W, 20 msnm, 31/VII/1987, Daly, D. C.; Callejas P., R.; Thomas, W. W.; Betancur, J. 5314 (COL); departamento del Meta: Parque Nacional Natural Tinigua, serranía Chamusa, Centro de Investigaciones Primatológicas La Macarena, Trocha Sur, 350 msnm, VII/1993, Pablo Stevenson 487 (COL); departamento de Santander: 15 leguas al SE de Barranca Bermeja, a 3 km de la margen izquierda del río Opón, aproximadamente 200 msnm. 13/IX/1954. R. Romero Castañeda 5041 (COL).

VENEZUELA: estado Zulia: hacienda Bella Vista, carretera Abanico-La Bancada, municipio Colón 1,6 km después de Abanico, 08°48'55" N, 71°43'20" O, 140 msnm, 22/II/2001, Mercedes Castro, José Guevara, Omar Carerro y Esteban Guevara 155 (MY); hacienda Bella Vista, La Bancada, municipio Colón 08° 49' 00,7" N 71° 43' 22,5" O, 121 msnm, 08/XII/2012, Mercedes Castro José Guevara, Dorian Muñoz, Mayra Rengifo y Susana Rodríguez 478 (MY); hacienda Raizudo, aprox. 1 km S of La Concha, 14/XII/1967, George Bunting 2785 (MY).

CONCLUSIONES

- El material estudiado de *B. inversa* presenta flores femeninas triplostémonas, quince estaminodios, un anillo nectarífero formado por tejidos del receptáculo y el androceo, estigma capitado, pireno formado por tres carpelos y cotiledones no lobados con el margen eroso, combinación de caracteres no descrita previamente para el género *Bursera*.
- Se propone la creación de un nuevo subgénero (*Buntingia* Castro) para el género *Bursera*, conformado por la especie *B. inversa*, basado en los caracteres antes mencionados.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico (CDCH) de la Universidad Central de Venezuela por el financiamiento de este trabajo. Al profesor José Guevara y al técnico Dorian Muñoz por su colaboración en el trabajo de campo, a la técnico Norbelis Garcés por la realización de los cortes anatómicos, al profesor Bruno Manara por la realización de la diagnosis en latín, a la profesora Damelis Jáuregui por su apoyo en las interpretaciones anatómicas y a los profesores Thirza Ruiz y Pedro Torrecilla por las sugerencias realizadas al texto.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrés-Hernández, R. y D. Espinosa-Organista. 2002. Morfología de plántulas de *Bursera* Jacq. ex L. y sus implicaciones filogenéticas. Bol. Soc. Bot. Méx. 70: 5-12.
- Becerra, J. and L. Venable. 1999. Nuclear ribosomal DNA phylogeny and its implications for evolutionary trends in Mexican *Bursera* (Burseraceae). Amer. J. Bot. 86: 1047-1057.
- Becerra, J. 2003. Evolution of mexican *Bursera* (Burseraceae) inferred from ITS, ETS and 5S ribosomal DNA sequences. Mol. Phyl. Evol. 26: 300-309.
- Becerra, J., K. Noge, S. Olivier and L. Venables. 2012. The monophyly of *Bursera* and its impacts for divergence times of Burseraceae. Taxon 61: 333-343.
- Bullock, A. 1936. Notes on the Mexican species of the genus *Bursera*. Bull. Misc. Inf. Kew 1936: 346-387.

- Daly, D. 1993. Notes on *Bursera* in South America, including a new species. *Studies in Neotropical Burseraceae VII*. *Brittonia* 45: 240-246.
- Daly, D. 1997. Burseraceae. *In*: Berry, P., B. Holst y K. Yatskievych (Eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 3. 688-728. Timber Press. Portland, Oregon. United State. 774 p.
- De-Nova, A., R. Medina, J. Montero, A. Weeks, J. Rosell, M., Olso, L, Eguiarte and S. Marañón. 2012. Insights into the historical construction of species-rich Mesoamerican seasonally dry tropical forests: the diversification of *Bursera* (Burseraceae, Sapindales). *New Phytol.* 193: 276-287.
- Engler, A. 1883. Burseraceae. DC. *Monogr. Phaner.* 4: 1-169.
- Espinosa, D., J. Llorente and J. Morrone. 2006. Historical biogeographical patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomic implications. *J. Biogeogr.* 33: 1945-1958.
- Gillet, J. 1980. *Commiphora* (Burseraceae) in South America and its relationship to *Bursera*. *Kew Bull.* 34: 569-587.
- Martínez-Habibe, C. 2012. Systematics, biogeography and leaf and architecture of *Bursera* subgen. *Bursera* (Burseraceae) in the Greater Antilles and Bahamas. Dissertation, PhD Degree in Botany. Claremont Graduate University. 114 p.
- McVaugh, R. and J. Rzedowski. 1965. Synopsis of the genus *Bursera* L. in western Mexico, with notes on the material of *Bursera* collected by Sessé & Mocino. *Kew Bull.* 18: 317-382.
- Rosell, J., M., Olson, A. Weeks, A. De-Nova, R. Medina, J. Pérez, T. Fera, R. Gómez-Bermejo, J. Montero and L. Eguiarte. 2010. Diversification in species complexes: test of species origin and delimitation in the *Bursera simaruba* clade of tropical trees (Burseraceae). *Mol. Phyl. Evol.* 57: 798-811.
- Rzedowski, J. 1968. Notas sobre el género *Bursera* (Burseraceae) en el estado de Guerrero (México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 17: 17-36.
- Rzedowski, J., R. Medina y G. Calderón de Rzedowski. 2004. Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (México) *Acta Bot. Mex.* 66: 23-151.

- Rzedowski, J. y H. Kruse. 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon* 28: 103-116.
- Toledo-Manzur, C. 1982. El género *Bursera* (Burseraceae) en Guerrero (México). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF. 182 p.
- Weeks, A., D. Daly and B. Simpson. 2005. The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Mol. Phyl. Evol.* 35: 85-101.