

***Bursera* vs *Commiphora* (Burseraceae), un análisis de los táxones cubanos basado en caracteres morfológicos y moleculares***Bursera* vs *Commiphora* (Burseraceae), an analysis of Cuban taxa based on morphological and molecular characters¹Jacqueline de los A. Pérez Camacho^{1*}, Julieta A. Rosell García², ³María Cristina Martínez-Habibe³, María Tomasa González Echevarría¹

RESUMEN

¹ Instituto de Ecología y Sistemática (IES), Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente (CITMA), La Habana, Cuba.² Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), DF, México.³ Universidad del Norte, Barranquilla, Colombia.*Correspondencia: jacqueline@ecologia.cu

Recibido: 06 de mayo de 2022

Aceptado: 10 de noviembre de 2022

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES: JAPC, JARG y MCMH: conceptualización, validación, análisis formal, investigación, recursos y redacción del borrador original. MTGE: validación y recursos. JAPC, JARG y MCMH: participaron en la revisión y edición final del documento. **Conflicto de intereses:** Los autores declaran que no existen conflictos de intereses.

Este es un artículo publicado en acceso abierto bajo una licencia Creative Commons

<https://cu-id.com/2402/v221e10>

INTRODUCCIÓN

La familia Burseraceae Kunth cuenta con 18 géneros y cerca de 600 especies en el mundo, y nueve géneros y 240 especies en América (Medina-Lemos, 2008). *Commiphora* Jacq. es el género más grande de la familia con casi 200 especies (Gillett, 1979). Burseraceae originalmente se dispersó a través de América Central hacia la Amazonía. Durante los eventos de enfriamiento y sequía en el Oligoceno, donde probable-

Las filogenias moleculares son invaluable para probar la delimitación de especies basado en la morfología de complejos de especies, así como para examinar hipótesis sobre el origen de las especies en estos grupos. Se estudian rasgos morfológicos y moleculares de las especies cubanas de *Bursera* y *Commiphora*. Los resultados obtenidos confirmaron la inclusión de todas las especies al género *Bursera*. Se corroboró la monofilia del género y la diversificación de las especies antillanas hace 12.9 millones de años, en el Mioceno temprano, y un tiempo estimado de divergencia de 5.3 millones de años para las especies presentes en Cuba.

Palabras clave: *Bullockia*, *Bursera simaruba*, *B. shaferi*, *B. gibarensis*, *B. graveolens*, Flora de Cuba, filogenia, taxonomía, *Terebinthus*

ABSTRACT

Molecular phylogenies are invaluable for testing species delimitation based on the morphology of species complexes, as well as for examining hypotheses about the origin of species in these groups. Morphological and molecular traits of the Cuban species of *Bursera* and *Commiphora* are studied. The results obtained confirm the inclusion of all species in the genus *Bursera*. The monophyly of the genus and the diversification of the Antillean species are corroborated 12.9 million years ago, in the early Miocene, and an estimated divergence time of 5.3 million years for the species present in Cuba.

Keywords: *Bullockia*, *Bursera simaruba*, *B. shaferi*, *B. gibarensis*, *B. graveolens*, Flora of Cuba, phylogeny, taxonomy, *Terebinthus*

mente los progenitores de América del Norte se extinguieron; posteriormente, la familia experimentó varios eventos vicariantes y más tarde varias dispersiones de larga distancia a través del hemisferio sur. Desde la Amazonía, la familia recolonizó Centroamérica y el Caribe. Las diversificaciones más rápidas en las Américas para las Burseraceae ocurrieron durante el Mioceno en *Protium* y *Bursera*, en su mayoría a través de eventos geológicos, dispersión y especialización del hábitat (Daly et al., 2022).

En la obra Flora de Cuba (León y Alain, 1951), se reportan para la familia tres géneros (*Bursera* L., *Protium* Burmann y *Tetragastris* Gaertnert) y 10 especies, de ellas seis para el género *Bursera* (*Bursera simaruba* (L.) Sargent, *B. shaferi* (Britton & P. Wilson) Urb., *B. graveolens* (Kunth) Triana & Planch., *B. angustata* C. Wright ex Griseb., *B. glauca* Griseb. y *B. inaguensis* Britton. Moncada (1989) propuso transferir estas tres últimas especies, al género *Commiphora*, a partir de un estudio palinológico y morfológico de la familia en Cuba. Para este estudio, analizamos los criterios de Moncada, que se basaron fundamentalmente, en la forma del grano de polen y en algunos caracteres morfológicos, entre ellos, hábito de la planta, características del foliolo, tipo de cáliz y los estambres, separando a las especies cubanas de *Bursera* en dos grupos. En el primero se incluyeron a las especies *B. simaruba*, *B. shaferi* y *B. graveolens* y en el segundo a las especies *B. angustata*, *B. glauca* y *B. inaguensis*. Estas últimas según Moncada (1989) deben ser combinaciones nuevas incluidas en el género *Commiphora*, por presentar características morfológicas afines con este género. Greuter y Rankin (2022), consideraron a estas combinaciones en su revisión de las Plantas Vasculares de Cuba como sinónimos homotípicos de *Bursera*.

Reconstrucciones filogenéticas basadas en datos moleculares, han sugerido que el género *Bursera* es monofilético y hermano del género *Commiphora* (Becerra y Venable, 1999; Becerra, 2003; Martínez-Habibe, 2012; De Nova *et al.*, 2012). A su vez, apoyan la inclusión de todas las especies cubanas, con excepción de *B. graveolens* que pertenece a la sección *Bullockia*, dentro del género *Bursera* (Clarkson *et al.*, 2002; Rosell *et al.*, 2010; De Nova *et al.*, 2012). En contraste, otras reconstrucciones sugieren que *Bursera* es un taxon parafilético que engloba a *Commiphora* (Weeks *et al.*, 2005). De acuerdo con este resultado, el subgénero *Bursera*, que agrupa a las especies con corteza exfoliante, es el grupo hermano de *Commiphora*, género casi restringido al Viejo Mundo, mientras que el subgénero *Bullockia* es el grupo hermano del clado anterior. Aunque se había sugerido que las especies cubanas previamente transferidas a *Commiphora* eran en realidad especies de *Bursera*, partiendo de la posición de algunas especies antillanas (incluyendo *B. inaguensis*) en una filogenia con datos moleculares (Weeks y Simpson, 2004), es hasta la inclusión de *C. glauca* y *C. angustata* en las filogenias moleculares (Rosell *et al.*, 2010) que se tiene la certeza de la pertenencia de estas especies al género *Bursera*. De acuerdo a lo anteriormente expuesto, el objetivo del presente trabajo fue realizar la correcta ubicación taxonómica de

especies cubanas de los géneros *Bursera* y *Commiphora* a partir del estudio de caracteres morfológicos y moleculares.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó la recolecta de especies entre los años 2008 - 2015 en diferentes regiones del país (Cuba occidental, central y oriental). Las flores y frutos se conservaron en una solución de formol. Todos los especímenes recolectados se encuentran depositados en el Herbario Nacional de Cuba "Onaney Muñiz" (HAC). Para el estudio de los caracteres morfológicos foliares, florales y del fruto, se tomaron cinco muestras visiblemente sanas como media por ejemplares, tanto de los colectados en campo, como del material de herbario. Para los ejemplares herborizados, se hirvieron las partes florales y/o vegetativas en agua glicerizada 1:1 para su hidratación. La observación se realizó en un microscopio estereoscópico Zeiss KL 1500 LCD.

Se revisó la literatura disponible sobre la familia, además se consultaron los tipos y los Protólogos de todos los nombres cubanos (De Candolle, 1825; Hooker, 1862; Urban, 1920; Engler, 1931; León y Alain, 1951; Daly *et al.*, 2011). La presente revisión se basó en el estudio de tipos nomenclaturales y otros especímenes. Se revisaron 163 especímenes de la herbarios: B, HAC, HAJB, ACAM, VCLV, HPR, HLT, HISPJMC, NY, RSA (Anexo 1). Se citaron las siglas del herbario según Thiers (2022), mientras que las series de especímenes se citaron de acuerdo con las recomendaciones de Regalado *et al.* (2008).

Se realizó un estudio comparativo entre los caracteres morfológicos analizados en este estudio y los analizados por Moncada (1989) para las especies *B. glauca*, *B. inaguensis* y *B. angustata*: hábito, presencia de espinas, tipo de nerviación de los foliolos, número de pétalos en flores masculinas, forma de la corola, presencia de indumento en el cáliz, disposición de los estambres, tipo de polen y ornamentación del polen. La información de los caracteres analizados de los granos de polen para este estudio se tomó de Rzedowski y Palacios (1985) y Aguilar-Sierra y Santanna (1998).

En el análisis molecular, se incluyeron las especies del género *Bursera* de las secciones de *Bursera* (todo el complejo Simaruba, excepto dos especies endémicas de Jamaica (*B. bollickii* y *B. aromatica*) y *B. inversa*, endémica de los bosques lluviosos del Choco-Darién) y la sección *Bullockia*. Como grupo externo se utilizaron las secuen-

cias del banco internacional de genes (GenBank), de tres especies de *Commiphora* no presentes en Cuba. El ADN fue extraído de material fresco y seco en sílica-gel colectado en el campo, y unos pocos fueron extraídos de especímenes de herbario o colecciones vivas. Para la extracción del ADN, se realizó la amplificación y obtención de secuencias a partir de cinco regiones del ADN: ETS, ITS, NIA-i3 y pepC del ADN nuclear y el espaciador intergénico trnH-psbA del cloroplasto. Se utilizaron táxones adicionales de las especies mexicanas de acuerdo a los protocolos que se describen en las siguientes publicaciones referenciadas (Weeks *et al.*, 2005; Weeks y Simpson, 2004; Weeks y Simpson, 2007; Rosell, 2010). En el análisis de las secuencias se utilizó el programa Sequencher (versión 4.6) (Gene Codes Corporation, 2006) y para la alineación de la matriz, el programa Se-Al v.2.0a11 Carbón (Rambaut, 2002). Las secuencias de los táxones mexicanos se eligieron en base a Rosell *et al.* (2010) y los táxones externos de *Commiphora* a Weeks y Simpson (2007).

El estudio de los datos se realizó mediante el Análisis de Máxima Parsimonia: Programa WinClada v.1.00.08 usando Ratchet Parsimonia (Nixon, 2002). Se realizaron 1 000 réplicas por análisis. La congruencia entre cada matriz y entre los marcadores del núcleo y del cloroplasto fue determinada por la prueba de diferencia de incongruencia. Para el Análisis Bayesiano (MrBayes v. 3.2), se utilizó el modelo de substitución de nucleótidos (Akaike Information Criterion), en Model-Test v.3.7 (Posada and Crandall, 1998) para determinar el modelo de evolución que mejor se ajuste a cada uno de los marcadores, combinando los mismos y por marcadores individuales (Huelsenbeck y Ronquist, 2001). La filogenia se construyó a nivel de especie, incluyendo las secciones *Bursera* y *Bullockia*, a partir de marcadores del genoma nuclear y plastificar. Se realizó un árbol de consenso estricto y se determinaron los tiempos de origen y de divergencia, usando el método de verosimilitud penalizada (Programa r8s) (Sanderson, 2003; Magallón y Sanderson, 2001).

RESULTADOS

Al comparar los caracteres morfológicos analizados en este estudio y los analizados por Moncada (1989) se observó que solo el tipo de polen ubica a las especies *B. angustata*, *B. glauca* y *B. inaguensis* en el género *Commiphora*, mientras que la no presencia de espinas, la cantidad de pétalos en las flores masculinas, la corola valvar y la disposición de los estambres las ubican en

el género *Bursera*. La presencia de indumento en el cáliz apareció en todas las especies estudiadas excepto en *B. gibarensis* y *B. angustata*. Por otra parte, se observó la disposición de los estambres en dos verticilos a la misma altura, excepto en *B. graveolens* que los presenta a diferentes alturas (Tabla 1).

A partir de las secuencias combinadas de un plastidio y cuatro marcadores nucleares, los resultados de la filogenia mostraron los principales linajes dentro del género *Bursera* (Fig. 1). Se reafirmó la monofilia del género. *Bursera* muestra dos clados bien sustentados, el primero correspondiente a *Bursera* subg. *Elaphrium*, y el segundo con dos grupos pertenecientes a *Bursera* subg. *Bursera* y a las especies incluidas en el complejo Simaruba. Las especies cubanas se ubicaron dentro del clado antillano, incluido en el complejo Simaruba, con muy buen soporte estadístico (probabilidad posterior de inferencia bayesiana encima de ramas y valores de bootstrap por debajo). El clado antillano parece estar cercanamente relacionado con *B. simaruba* y *B. ovalifolia*, una especie muy similar a *B. simaruba*, dentro del llamado complejo Simaruba.

La especie *B. shaferi* se separó del resto de las especies cubanas en un clado terminal no resuelto. Es una de las especies más fáciles de distinguir en Cuba por la combinación de hojas simples, redondeadas-triangu-lares, con ápice en la punta no mucronado y base redondeada a cordada. El resto de las especies cubanas se agruparon en un clado monofilético con un fuerte soporte. *B. inaguensis* apareció polifilética con muestras cubanas, la colección cubana es cercana con *B. nashii* de República Dominicana, mientras que *B. inaguensis* de las Bahamas es hermana de *B. frenningae*, especie muy similar morfológicamente a *B. simaruba* dentro del llamado complejo simaruba. Las colecciones cubanas difieren notablemente del material de las Bahamas en cuanto a características de hojas e inflorescencias, lo que lo hace probable que *B. inaguensis* represente una especie distinta (Fig. 1).

El Árbol de máxima probabilidad del género *Bursera*, mostró que el género diversificó en el Eoceno (48.6 millones de años), mientras que las especies antillanas diversificaron hace 12.9 millones de años, en el Mioceno temprano, siendo las especies cubanas más jóvenes aún. Con un tiempo estimado de divergencia de 5.3 millones de años. La sección *Bullockia* diversificó después de la divergencia de *B. tecomaca*. A su vez, las secciones *Bursera* y *Bullockia* exhibieron tiempos de espera casi paralelos (Fig. 2).

Pérez et al.: *Bursera* vs *Commiphora* (Burseraceae) en Cuba

Tabla 1. Comparación entre los caracteres morfológicos utilizados por Moncada (1989) para la transferencia de las especies a *Commiphora* y los obtenidos en este estudio. Grupo 1 comprende a las especies: *Bursera simaruba*, *B. shaferi* y *B. graveolens* y el grupo 2: *B. angustata*, *B. glauca* y *B. inaguensis*. CM: Características según Moncada (1989), CE: Características observadas en este estudio.

Table 1. Comparison between the morphological characters used by Moncada (1989) for the transfer of the species to *Commiphora* and those obtained in this study. Group 1 includes the species: *Bursera simaruba*, *B. shaferi* and *B. graveolens* and group 2: *B. angustata*, *B. glauca* and *B. inaguensis*. CM: Characteristics according to Moncada (1989), CE: Characteristics observed in this study.

Carácter/Grupo	Grupo 1		Grupo 2	
	CM	CE	CM	CE
Hábito	Árboles	Árboles	Arbustos	Árboles y arbustos
Espinas (presencia)	No estudiado	Sin espinas	No estudiado	Sin espinas
Foliolos (tipo de nerviación)	Reticulada	Reticulada	Penninervia, tenuemente reticulada por el envés	Reticulada por el envés
Cáliz (indumento)	Glabro	Generalmente con indumento	Glabro	Generalmente con indumento
Flores ♂ (# pétalos)	Cinco	Cinco	Cuatro o cinco	Generalmente cinco
Corola (forma)	No estudiado	Valvar	No estudiado	Valvar
Estambres (disposición)	En un verticilo a la misma altura	Generalmente en dos verticilos a la misma altura	En dos verticilos a diferentes alturas	En dos verticilos a la misma altura
Polen (tipo)	Prolato esferoidal	Prolato esferoidal	Oblato esferoidal	Oblato esferoidal
Polen (ornamentación)	Estriada-reticular	No estudiado	Reticular	No estudiado

TRATAMIENTO TAXONÓMICO

Bursera angustata C. Wright ex Griseb., Cat. Pl. Cub. 65. 1866. Tipo *Wright* 2278

≡ *Terebinthus angustata* (Griseb.) Britton, *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 35: 342. 1908.

≡ *Elaphrium angustatum* (Griseb.) Rose, *North American Flora* 25(3): 245. 1911.

≡ *Commiphora angustata* (Griseb.) Moncada, *Revista del Jardín Botánico Nacional, Universidad de la Habana* 10 (1): 3-10. 1989.

Tipo. Cuba: (sin localidad) (¿sin fecha 1860-1864?), C. Wright 2278 [K!: lectotipo; isotipos: BM!, GOET!, HAC!, HAJB!, MO!, NY!, S!].

Árbol monopódico de hasta 4 a 5 metros de altura, dioico, aromático, corteza externa rojiza, exfoliante. Hojas de 7.1-14.5 cm de largo y 7.2-8.5 cm de ancho; folíolos de 5 a 11, de color verde claro por el envés; ápice agudo a veces obtuso y con un pequeño mucrón; base aguda; lámina de margen entero, de textura coriácea, glabra; pecíolo no ensanchado en la base, de 4.5-8 cm de largo; nervios de 5 a 14, nervadura principal no evidente. Inflorescencias axilares largas, flores femeninas 3-meras, pétalos de color rojo claro, ovario 1-2-locular; estambres (6). Fruto verde en la base y rojizo en el ápice, de 0.6 cm de diámetro, fruto maduro con exocarpo verde, arilo rojo y naranja, globoso (Fig. 3).

Distribución y hábitat: se presenta en Cuba occidental, central, y oriental, en los matorrales espinosos asociados con los suelos de serpentinas, diente de perro y en pendientes ultramáficas. Convive con: *Plumeria emarginata* Griseb., *Erythroxylum havanense* Jacq., *Gymnanthes lucida* Sw., *Phyllanthus epiphyllanthus* L. subsp. *epiphyllanthus* *Tabebuia myrtifolia* (Griseb.) Britton, *Cordia gerascanthus* L., *Tillandsia fasciculata* Sw., *Croton lucidus* L., puede convivir con *Bursera simaruba* (L.) Sargent.

Bursera glauca Griseb. Cat. Plant. Cub. 66. 1866.

≡ *Terebinthus glauca* Britt., *Bull. Torrey Bot. Club* 35: 342. 1908.

≡ *Elaphrium glaucum* Rose, *N. Amer. Fl.* 25: 245. 1911.

≡ *Commiphora glauca* (Griseb.) Moncada, *Rev. Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 10: 5. 1989. Type: Cuba: ¡Oriente, Wright 2277 [K!: Lectotipo; isotipos: ¡GOET!, ¡HAC!, MO!].

= *Bursera nashii* Urb. in *Symb. Antill.* 8(1): 329. 1920.

= *Terebinthus nashii* Britt., *Bull. Torrey Bot. Club* 35: 342. 1908.

Tipo. Haiti: Gonaïves to La Hotte Rochée on road to Terre Neuve, *Nash & Taylor* 1559. [NY! Lectotipo]

Arbusto de hasta 1.5 m de altura, dioico, aromático, corteza de color gris rojizo, exfoliante. Hojas con 1 -3 fo-

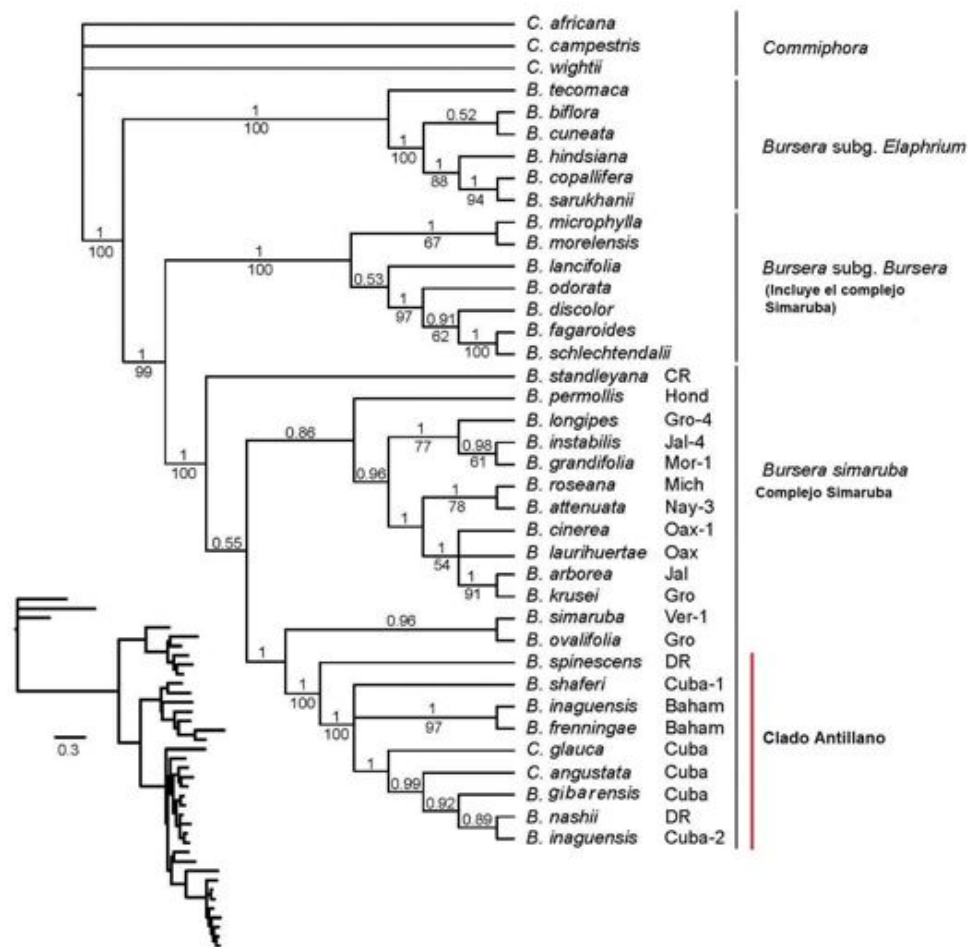


Figura 1. Cladograma Consenso de las especies del complejo Simaruba (probabilidad posterior de inferencia bayesiana en número encima de las ramas y valores de bootstrap por debajo). CR-Costa Rica, Hond-Hondura, Gro-Guerrero México, Jal-Chamela Jalisco México, Mor-Morelos México, Mich-Michoacán México, Nay-Nayarit México, Oax-Oaxaca México, Ver-Veracruz México, Baham-Bahamas, DR-República Dominicana.

Figure 1. Consensus cladogram of the Simaruba complex species (posterior probability of Bayesian inference in number above the branches and bootstrap values below). CR-Costa Rica, Hond-Hondura, Gro-Guerrero México, Jal-Chamela Jalisco México, Mor-Morelos México, Mich-Michoacán México, Nay-Nayarit México, Oax-Oaxaca México, Ver-Veracruz México, Baham-Bahamas, DR- Dominican Republic.

liolos, de textura muy coriácea, brillante por el haz; margen algo revuelto por el envés, verde claro cenizo; ápice y base obtusos a veces agudos, glabras, con un pequeñísimo mucrón; pecíolos no ensanchados en la base, de 0.4 a 1.8 cm de largo; nervios de 9 a 13, nervadura principal prominente por el envés de color amarillo. Inflorescencias axilares cortas, flores masculinas con 4 -5 meras, pétalos de color verde amarillento a veces tornasoladas en naranja. Fruto de 0.6 cm de ápice agudo (Fig. 4).

Distribución y hábitat: restringida a: Manigua costera de la región oriental del país, convive con: *Agave albescens* Trel., *Thouinia trifoliata* Poit., *Melocactus* sp., *Croton micradenus* Urb., *Pictetia* sp., *Stigmaphyllon sagraanum* A. Juss., *Jacquemontia* sp., *Coccolrinax* sp., *Calliandra* sp.

Bursera inaguensis Britt. in Bull. N.Y. Bot. Gard. 3(11): 1905.

≡ *Terebinthus inaguensis* Britt., Bull. Torrey Bot. Club 35: 342. 1908.

≡ *Elaphrium inaguense* (Britt.) Rose, N. Amer. Fl. 25: 245. 1911.

≡ *Commiphora inaguense* (Britt.) Moncada, Rev. Jard. Bot. Nac. Univ. Habana 10:5.1989.

Tipo. Bahamas: Little Inagua, Moujean Harbor, Oct 1904, *Nash & Taylor 1190* (NY!).

Árbol monopódico de 2 hasta 6 m de altura; corteza externa de color rojizo a café, aromáticas. Foliolos 3-7, de ápice y base agudos a veces obtusos, textura coriácea, opaca; pecíolo no ensanchado en la base de 3 a 5 mm,

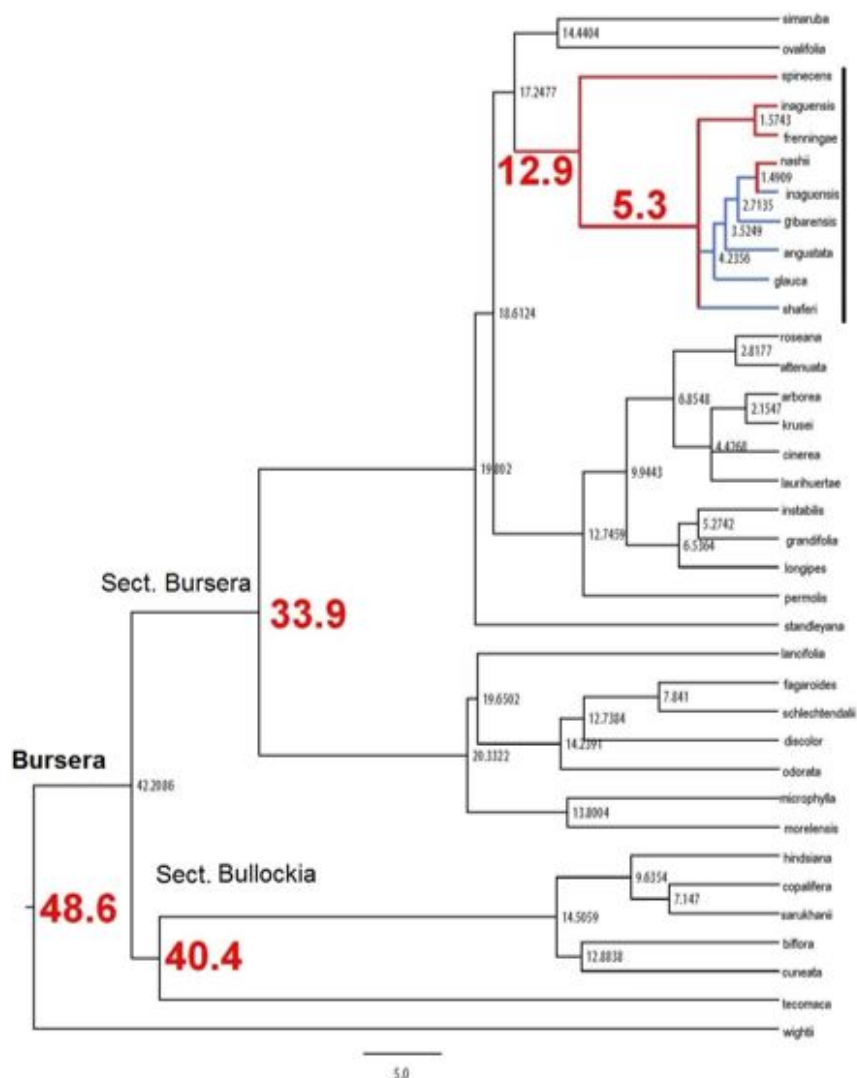


Figura 2. Árbol de máxima probabilidad del género *Bursera*. Los años en los nodos (en millones de años) fueron estimados por el Programa r8s. En rojo el clado antillano y en azul las especies cubanas.

Figure 2. Tree of maximum probability of the genus *Bursera*. Years at nodes (in millions of years) were estimated by the r8s Program. In red the Antillean clade and in blue the Cuban species.

de 0.4 a 3.1 cm de largo; nervios de 7-9-11, nervadura principal prominente en el envés y la secundaria traslúcidas. Inflorescencias cortas cáliz infundibuliforme, con indumento, cubriendo a la corola cuando joven, receptáculo cóncavo; flores femeninas 3-meras; ovario trígono con tres rudimentos seminales; flores masculinas 3-5 meras de pétalos verde claro a salmón, en una misma planta se pueden encontrar los tres tipos de flores; sépalos fusionados; estambres (10) en un mismo verticilo a un mismo nivel, tecas de abertura longitudinal. Fruto glabro de 0.7 cm, con ápice agudo (Fig. 5).

Distribución y hábitat: restringida a: Charrascales y cuabales de las provincias más orientales del país, convive con: *Pictetia* sp., *Guapira obtusata* (Jacq.) Little,

Guapira discolor (Spreng.) Little, *Buxus gonoclada* (Griseb.) Müll. Arg. subsp. *gonoclada* *Pseudocarpidium* sp., *Ateleia gummifera* (DC.) D. Dietr., *Furcraea hexapetala* (Jacq.) Urb., *Turnera diffusa* Willd. ex Schult., puede convivir con *Bursera simaruba* (L.) Sargent.

DISCUSIÓN

En este estudio, se pudo observar que algunos caracteres morfológicos pueden estar presentes en ambos géneros, lo que dificulta a veces la segregación de las especies. En 1989, Moncada transfirió tres especies cubanas de *Bursera* al género *Commiphora*, basado principalmente en algunas características del polen. Sin embargo, las características del polen no son diagnósticas a nivel de

género (Daly *et al.*, 2011). Moncada, menciona al tipo oblató esferoidal para las especies *B. angustata*, *B. glauca* y *B. inaguensis* y el tipo prolato esferoidal para las especies *B. simaruba*, *B. shaferi* y *B. graveolens*, si tenemos en cuenta lo planteado por Harley *et al.* (2005) las especies de *Commiphora* pueden presentar ambos tipos de polen. Por otra parte, basándose también en la morfología del polen (Palacios, 1984; Rzedowski y Palacios, 1985) sugieren que *B. tecomaca* (DC.) Standl. y *B. sarcopoda* Wilson P.G. especies de México, estaban más relacionadas con *Commiphora* que con *Bursera* y fueron también transferidas. Sin embargo, Rzedowski *et al.* (2005) reconocen que deben permanecer como componentes de *Bursera* basados en los estudios más recientes de secuencias de ADN. Adicionalmente, una reconstrucción filogenética que incluyó un muestreo más amplio resolvió que estas especies (*B. angustata*, *B. glauca* y *B. inaguensis*), realmente pertenecen a *Bursera* subgénero *Bursera*, siendo este un clado monofilético (Martínez-Habibe, 2012).

Respecto al hábito, en la Flora de Cuba (León y Alain, 1951) y (Moncada, 1989) se plantean que las especies cubanas del grupo *Commiphora* son arbustos y que las especies del grupo *Bursera* son árboles. En el trabajo de campo realizado, se constató que se pueden manifestar los dos tipos de hábitos en este grupo de especies, planteado así en las descripciones. Por otra parte, Gillett (1979) refirió la presencia del género *Commiphora* en América del Sur cuando transfirió a este género, la especie *Bursera leptophloeos* (Mart.), el autor muestra los caracteres morfológicos distintivos para ambos géneros y sugiere que pueden combinarse en uno solo. Una característica a la que da mucha importancia es la presencia de espinas en el género *Commiphora*, que según plantea son extremadamente raras en *Bursera* y sólo se observan en *B. spinescens* Urb. & Ekm. de Haití. La presencia de espinas es un carácter que se presenta en *C. leptophloeos* (Mart.) Gillett transferida por Gillett (1979), pero que en nuestro estudio no se observa en ninguna de las especies cubanas.

En el estudio de las flores, Moncada (1989) plantea que el cáliz es glabro en todas las especies de *Bursera*. Sin embargo, en nuestra revisión se observa que excepto en *B. gibarensis* y *B. angustata*, el resto de las especies presentan indumento, por tanto, este es un carácter que se puede presentar indistintamente en las especies. Otro aspecto que plantea Gillett (1979) como diferencial de estos géneros es el número de pétalos. Él plantea que en el género *Commiphora* las flores masculinas tienen cuatro pétalos y ocasionalmente cinco, mientras que en este estudio se observó que las especies cubanas gene-



Figura 3. *Bursera angustata* en la zona de Agabama, provincia de Sancti Spiritus. Foto: María C. Martínez-Habibe.

Figure 3. *Bursera angustata* in the Agabama area, Sancti Spiritus province. Photo: María C. Martínez-Habibe.



Figura 4. Arbusto de *Bursera glauca* en Rafael Freyre, provincia de Holguín. Foto: María C. Martínez-Habibe.

Figure 4. *Bursera glauca* shrub in Rafael Freyre, Holguín province. Photo: María C. Martínez-Habibe.

ralmente presentan cinco pétalos, carácter del género *Bursera*. Otro carácter a tener en cuenta es la corola, Hutchinson (1969), plantea que los dos géneros se pueden separar, pues la corola en *Bursera* es imbricada y en *Commiphora* es valvar, mientras que De Candolle (1825) describe la corola de *Bursera* de tipo valvar y Hooker (1862) la identifica como valvar no duplicada a rarísima imbricada. En el presente estudio la corola en las especies de *Bursera* coinciden con el criterio de Hooker y De Candolle.

A partir de los criterios de varios autores referentes a las características morfológicas de ambos géneros, se pudo observar que existen diferencias entre los mismos. Engler (1931) en su figura 201E muestra que en *Bursera graveolens* (H.B.K.) Triana & Planch los estambres se disponen en dos verticilos a diferentes alturas como en las flores masculinas de *Commiphora madagascariensis* Jacq., especie tipo del género. Esta característica es observada solo para *B. graveolens*, no siendo así en el resto de las especies, que presentan los estambres, dispuestos en dos verticilos, pero a la misma altura, disposición mencionada por Moncada (1989) para las especies *B. angustata*, *B. glauca* y *B. inaguensis*.

La filogenia mostrada en este estudio demostró que todas las especies cubanas se ubicaron dentro del clado de especies antillanas y dentro del complejo Simaruba, con muy buen soporte estadístico. Este resultado coincide con la sugerencia previa de que las especies cubanas transferidas a *Commiphora* (Moncada, 1989), son en realidad especies del género *Bursera* (Weeks y Simpson, 2004). Otros estudios moleculares (Weeks y Simpson, 2007), a través de un consenso estricto combinando los datos de las secuencias de *Commiphora*, han aclarado la posición de especies con afinidad intermedia entre los dos géneros, como es el caso de *B. leptophloeos*, que había sido ubicada en el género *Commiphora* (Weeks y Simpson, 2007). Una revisión de ejemplares de herbario de *B. inaguensis* de las Bahamas, confirma que las colecciones cubanas difieren en cuanto al largo del peciolo y de las inflorescencias, lo que hace probable que estemos ante la presencia de especies distintas, de ahí que se presente en diferentes posiciones dentro de la filogenia.

El tiempo estimado de diversificación de *Bursera*, sugiere que la riqueza de los bosques tropicales secos estacionales mesoamericanos, se deriva de una alta especiación desde el Mioceno en adelante (De Nova *et al.*, 2012), articulada a los cambios de hábitat, durante un período de aumento de la aridez resultante principalmente del enfriamiento global y las sombras de lluvia regionales. Mientras que el género *Bursera*, presenta cerca de 50 Ma de edad, la mayor parte de las especies son mucho más jóvenes. Las especies del clado antillano dentro de la sección *Bursera*, datan de 12.9 Ma atrás y la sección *Bullockia* después de la divergencia de *B. tecomaca*. Todos comenzaron a generar especies existentes entre 20 y 17.5 millones de años atrás, una época en la que la tendencia a la aridificación del Mioceno alcanzó su punto máximo (Graham, 2010). Las secciones *Bursera* y *Bullockia* exhiben tiempos de espera casi paralelos



Figura 5. *Bursera inaguensis* en San Marcos, provincia de Holguín. Foto: María C. Martínez-Habibe.

Figure 5. *Bursera inaguensis* in San Marcos, Holguín province. Photo: María C. Martínez-Habibe.

entre su diferenciación en el Eoceno más temprano y el inicio de su radiación en el Mioceno. Los resultados combinados de los análisis de datación y las pruebas de diversificación indican que varios linajes dentro de *Bursera*, comenzaron su diversificación consecutivamente y sin involucrar cambios de hábitat (De Nova *et al.*, 2012). Durante la primera mitad del Mioceno, se observa un proceso caracterizado por el aumento de la especiación.

CONCLUSIONES

Los análisis de los caracteres morfológicos y moleculares realizados en este estudio sumado a los realizados en estudios previos demostraron la estrecha relación que existe entre los géneros *Bursera* y *Commiphora*. Además, se demuestra que el carácter tipo de polen no es conclusivo para la delimitación de ambos géneros. Se reafirma la inclusión en el género *Bursera* de las especies propuestas anteriormente como *Commiphora glauca*, *C. inaguensis* y *C. angustata*. Se apoya la monofilia del género *Bursera*, donde todas las especies cubanas se ubican dentro del clado de especies antillanas y dentro del complejo Simaruba. La reconstrucción de la historia evolutiva de *Bursera*, proporciona conocimientos de los procesos que llevaron a una alta riqueza de especies en los bosques tropicales secos de Mesoamérica. *Bursera* es diferenciada en el Eoceno más temprano, y poco después se dividió en sus dos linajes principales (*Bursera* y *Bullockia*). En el Mioceno temprano, estos dos linajes se iniciaron casi en paralelo y dieron lugar a la mayoría de sus especies. El principal proceso que impulsó la

diversificación de *Bursera*, fue la alta especiación. La tasa de diversificación de las especies antillanas es de aproximadamente 12.9 Ma. Las especies cubanas incluidas en el clado antillano presenta un tiempo de divergencia de 5.3 Ma.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al proyecto número 46475 del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) titulado “Diversificación de angiospermas de México: relojes moleculares, tasas de especiación, biomecánica y espacios ecológicos”, la posibilidad de poder financiar esta investigación. Así como al Rancho Santa Ana Botanic Garden y al Servicio Científico Técnico Estatal de Herbario del Instituto de Ecología y Sistemática por financiar el trabajo de campo. También agradecen a los revisores anónimos por la revisión crítica del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Aguilar-Sierra CI, Santanna Melhem T. 1998. Morfología polínica da tribo *Bursereae* (Burseraceae) na América do Sul. *Revista Brasileira Botânica*. 21: 17-26.
- Becerra JX, Venable DL. 1999. Nuclear ribosomal DNA phylogeny and its implications for evolutionary trends in Mexican *Bursera* (Burseraceae). *American Journal of Botany*. 86: 1047-1057.
- Becerra JX. 2003. Evolution of Mexican *Bursera* (Burseraceae) inferred from ITS, ETS and SS nuclear ribosomal DNA sequences. *Molecular Phylogenetics Evolution*. 26: 300-309.
- Clarkson JJ, Chase MW, Harley MM. 2002. Phylogenetic relationships in Burseraceae based on plastid rps16 intron sequences. *Kew Bulletin*. 57: 183-193.
- Daly DC, Harley MM, Martínez Habibe MC, Weeks A. 2011. Burseraceae. En: Kubitzki (ed.), *Flowering plants. Eudicots. The families and genera of vascular plants*, vol 10, 76-104, Springer, Berlin.
- Daly DC, Perdiz R, Fine PV, Damasco G, Martínez-Habibe MC, Calvillo L. 2022. A review of Neotropical Burseraceae. *Brazilian Journal of Botany*. 45: 103-137.
- De Candolle AP. 1825. *Bursera*. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*. 2: 73.
- De Nova JA, Montero JC, Medina-Lemos R, Rosell J, Weeks A, Olson ME, *et al.* 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.
- Engler A. 1931. *Burseraceae*. Engler & Prantl, Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Band 19A: 410-443.
- Gene Codes Corporation, 2006. *Gene Codes launches Sequencher 4.6 for Windows and Mac platforms*.
- Gillett JB. 1979. *Commiphora* (Burseraceae) in South America and its relationship to *Bursera*. *Kew Bulletin*. 34: 569-587.
- Graham A. 2010. *Late Cretaceous and Cenozoic history of Latin American vegetation and terrestrial environments*. St Louis, MO, USA: Missouri Botanical Garden Press.
- Harley M, Song U, Banks H. 2005. Pollen morphology and systematics of Burseraceae. *Grana*. 44: 282-299.
- León H, Alain H. 1951. *Flora de Cuba II. Dicotiledóneas. Casuarináceas a Meliáceas*. Contribuciones Ocasionales del Museo de Historia Natural de La Salle No.10, La Habana.
- Hooker JD. 1862. Burseraceae in Betham & Hooker, *Genera Plantarum* 1: 321-327.
- Huelsenbeck JP, Ronquist F. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754-755.
- Hutchison J. 1969. *Evolution and Phylogeny of Flowering Plants*. Academic Press, Londres y Nueva York.
- Magallón S, Sanderson MJ. 2001. Absolute diversification rates in angiosperm clades. *Evolution*. 55: 1762-1780.
- Martínez-Habibe MC. 2012. Systematics, biogeography and leaf anatomy and architecture of *Bursera* subgen. *Bursera* (Burseraceae) in the Greater Antilles and the Bahamas. Tesis de Doctorado. Claremont Graduate University, Claremont.
- Moncada M. 1989. Reporte del género *Commiphora* Jacq. (Burseraceae) para Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional*. 10: 3-10.
- Nixon KC. 2002. *WinClada, version 1.00.08*. Published by the author, Ithaca, Nueva York.
- Posada D, Crandall KA. 1998. ModelTest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*. 14: 817-818.
- Palacios R. 1984. La morfología de los granos de polen de las especies mexicanas del género *Bursera*. *Biotica*. 9: 153-182.
- Rambaut A. 2002. SE-AL v2.0a11: Sequence alignment editor. Disponible en: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/seal> (consultado: 15 de junio de 2008).
- Regalado L, Ventosa I, Morejón R. 2008. Revisión histórica de los herbarios cubanos con énfasis en las series de especímenes. *Revista del Jardín Botánico Nacional*. 29: 101-138.

- Rosell J, Medina-Lemus R, Olson ME, Weeks A, De-Nova JA, Lemos RM, *et al.* 2010. Diversification in species complexes: Tests of species origin and delimitation in the *Bursera simaruba* clade of tropical trees (Burseraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 57: 798-811.
- Rzedowski J, Palacios-Chávez R. 1985. La presencia de *Commiphora* (Burseraceae) en México. *Taxon*. 34: 207-210.
- Rzedowski J, Medina R, Calderón G. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botánica Mexicana*. 70: 85-111.
- Sanderson MJ. 2003. r8s: inferring absolute rates of molecular evolution and divergence times in the absence of a molecular clock. *Bioinformatics*. 19: 301-302.
- Thiers B. 2022. Index herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's virtual herbarium. Disponible en: <http://sweet-gum.nybg.org/science/ih/> (consultado: 1 de enero de 2022).
- Urban I. 1920. Fundamenta Florae Indiae Occidentalis. *Symbolae Antillanae*. 8: 329.
- Weeks A, Daly DC, Simpson BB. 2005. The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 35: 85-101.
- Weeks A, Simpson B. 2004. Molecular genetic evidence for interspecific hybridization among endemic Hispaniolan *Bursera* (Burseraceae). *American Journal of Botany*. 91: 976-984.
- Weeks A, Simpson B. 2007. Molecular phylogenetic analysis of *Commiphora* (Burseraceae) yields insight on the evolution and historical biogeography of an "impossible" genus. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 42: 62-79.

ANEXOS

Anexo 1. Especímenes estudiados depositados en diferentes herbarios. Siglas del herbario según Index Herbariorum (1974).

Appendix 1. Studied specimens deposited in different herbaria. Acronyms of the Herbaria according to Index Herbariorum (1974).

Bursera simaruba

A. Areces *et al.* 34216 (B), M. A. Díaz *et al.* 36719 (B), M. Bässler *et al.* 47700 (B), A. Álvarez de Zayas *et al.* 40680 (HAJB, B), M. Bässler *et al.* 47905 (B), E. Genes *et al.* 59236 (B), A. Álvarez de Zayas *et al.* 65453 (HAJB, B), A. Álvarez de Zayas *et al.* 65552 (HAJB, B), A. Álvarez de Zayas *et al.* 65555 (HAJB, B), A. Álvarez de Zayas *et al.* 65260 (HAJB, B), J. Bisse *et al.* 54732 (HAJB, B), J. Bisse, F. Meyer 42161 (HAJB), J. Bisse *et al.* 52829 (HAJB), Ponce y Ramos 170 Roig (HAC), N. L. Britton, E. G. Britton, J. A. Shafer 418 LS (HAC), A. Urquiola y B. Beyra 5469 (ACAM), Roig y J. Acuña 3321 (14466 VCLV), J. Acuña 3331 (16437 VCLV), R. Martínez 50 (HPR), R. Verdecia y W. Bonet 7392 (HLT), G. Brull y R. Verdecia 2930 (HLT), Manuel Medina 810 EF (HAC).

Bursera glauca

Wr. 2277 (Isotipo) (HAC), A. Álvarez de Zayas *et al.* 33905 (B), A. Álvarez de Zayas *et al.* 38087 (B), A. Álvarez de Zayas *et al.* 43758 (HAJB, B), A. Álvarez de Zayas *et al.* 35879 (B), A. Álvarez de Zayas *et al.* 43696 (B), A. Areces *et al.* 31687 (HAJB, B), I. Arias *et al.* 50522 (B), I. Arias *et al.* 54147 (B), M. Bässler *et al.* 47501 (HAJB, B), M. Bässler *et al.* 47787 (B), A. Álvarez de Zayas *et al.* 65588 (B), I. Arias *et al.* 61721 (B), A. Areces *et al.* 31389 (B), M. Bässler *et al.* 60837 (B), A. Álvarez *et al.* 27761 (B), A. Álvarez de Zayas *et al.* 55747 (B), A. Areces *et al.* 31216 (B), A. Areces *et al.* 30806 (B), A. Álvarez de Zayas *et al.* 65578 (B), A. Álvarez de Zayas *et al.* 65584 (B), A. Areces *et al.* 31554 (HAC, B), Acuña & Rodríguez 16272 (HAC, HAJB), Moncada M. 36696 (HAC), Bisse & Rojas 2432 (HAJB), Britton 14971 (HAC), León LS11942 (HAC), León & Victorin 17131 (HAC), León & Victorin 17275 (HAC), Bisse & Rojas 3967 (HAJB), Bisse & Köhler 8347 (HAJB), Bisse & Köhler 8602 (HAJB), Bisse 15925 (HAJB), León & Dahlgren 22781 (HAC), León 15544 (HAC), León 16781 (HAC), Martínez-Habibe *et al.* 2224 (HAJB, NY, RSA), Martínez-Habibe *et al.* 2227 (HAJB, NY, RSA), Martínez-Habibe *et al.* 2229 (HAJB, NY, RSA), Martínez-Habibe *et al.* 2233 (HAJB, NY, RSA), Martínez-Habibe *et al.* 2225 (HAJB, NY, RSA), 2228 (HAJB, NY, RSA), Oviedo *et al.* 68732 (HAJB), Álvarez de Zayas *et al.* 65572 (HAJB), Álvarez de Zayas *et al.* 65578 (HAJB), Álvarez de Zayas *et al.* 65584 (HAJB), Álvarez de Zayas *et al.* 65588 (HAJB), Bisse & Köhler 19293 (HAJB), Clemente 5036 (HAC), Clemente 3290 (HAC), Clemente 4287 (HAC), León 16383 (HAC), López-Figueiras 1047 (HAC), López-Figueiras LF1189 (HAC), Webster 4060 (NY).

Pérez *et al.*: *Bursera* vs *Commiphora* (Burseraceae) en Cuba

Bursera angustata

Wr. 2278 (Isotipo) (HAC), J. Bisse *et al.* 40893 (B), J. Bisse *et al.* 40693 (B), A. Álvarez de Zayas *et al.* 45560 (B), J. Bisse *et al.* 41665 (B), R. Berazaín, C. Beurton, J. Bisse 43466 (B), A. Álvarez, R. Berazaín, E. Köhler 33376 (B), Bisse *et al.* 26560 (HAC, HAJB), Gruchz 32375 (HAC), León & Hioram 4740 (HAC, NY), León & Roca 14958 (HAC), Roig & Crematos 1795 (HAC), Köhler *et al.* 39579 (HAC), Alain 18576 (HAC), Alain & Acuña 2952 (HAC), Acuña *et al.* 19402, (HAC), Alain 4297 (HAC), Roig & Sánchez 26014 (HAC), Roig & Sánchez 3846 (HAC), Álvarez de Zayas *et al.* 56664 (HAJB), León 14951 (HAC), Arias *et al.* 59993 (HAJB), Bisse *et al.* 40893 (HAJB).

Bursera inaguensis

Martínez-Habibe *et al.* 2259 (NY, RSA), Martínez-Habibe *et al.* 2263 (NY, RSA), Berazaín & González 31968 (HAJB), Martínez-Habibe *et al.* 2222 (NY, RSA), R. Berazaín 68270 (HAJB), J. Bisse, M. Cueto 29439 (HAJB), J. Bisse *et al.* 53742 (HAJB), A. Areces 33643 (HAJB), A. Álvarez *et al.* 43811 (HAJB), J. T. Roig 10149 EEAB (HAC), M. Yero 920 CNIC (HAC), M. Moncada 36080 (HAC), Areces, Bisse, González, Gutiérrez y Manitz 30598 (HAJB) 30819 (HAC), Acuña y Correll 18633 EEAB (HAC), Hnos. León, M. Victorín y Clemente 20655 LS (HAC), M. Curbelo 5031 Roig (HAC), Hno. León 15717 LS 14961 (HAC), P. Herrera *et al.* 40677 (HAC), R. Verdecia 7296 (HLT), R. Verdecia, G. Brull *et al.* 5138 (HLT), R. Verdecia 7061 (HLT), R. Verdecia, G. Brull 4312 (HLT), R. Verdecia, G. Brull 3535 (HLT), Alfonso y Rodríguez 7911 (HJBUVC), E. del Risco y A. Barreto 535 (ACAM), J. Avila, E. P. Carreras 2792 (ACAM), E. Pérez 6378 (ACAM), A. Risco, R. Trujillo, E. Méndez 2037 (HISPJMC) 34636 (HAC).

Bursera gibarensis

Álvarez *et al.* 38472 (HAJB), González P. 42557(HAC), Oviedo *et al.* 68690 (HAJB), A. I. Castañeda, J. Sotomayor 3206 (HAJB), A. Álvarez, A. Areces 29520 (HAJB).