



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN

TESIS

**“Estructura ecológica, genética y reproducción
de dos especies de *Magnolia*, endémicas de la
Sierra Madre Oriental”**

**Para obtener el grado de
Doctora en Ciencias en Biodiversidad y Conservación**

PRESENTA

M. en C. Liliana López Ramírez

Director (a)

Dr. Arturo Sánchez González

Comité tutorial

Dr. Pablo Octavio Aguilar

Dra. Dulce María Galván Hernández

Dr. Numa P. Pavón Hernández

Mineral de la Reforma, Hgo; marzo de 2026.

AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN



Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería

School of Engineering and Basic Sciences

Área Académica de Biología

Mineral de la Reforma, Hgo., a 18 de marzo de 2026

Número de control: ICBI-AAB/241/2026

Asunto: Autorización de impresión.

MTRA.OJUKY DEL ROCIO ISLAS MALDONADO
DIRECTORA DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UAEH

El Comité Tutorial de la tesis del programa educativo de posgrado titulado **“ESTRUCTURA ECOLÓGICA, GENÉTICA Y REPRODUCCIÓN DE DOS ESPECIES DE *MAGNOLIA*, ENDÉMICAS DE LA SIERRA MADRE ORIENTAL”**, realizado por la sustentante **Liliana López Ramírez** con número de cuenta **140039** perteneciente al programa de **DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**, una vez que ha revisado, analizado y evaluado el documento recepcional de acuerdo a lo estipulado en el Artículo 110 del Reglamento de Estudios de Posgrado, tiene a bien extender la presente:

AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN

Por lo que el sustentante deberá cumplir los requisitos del Reglamento de Estudios de Posgrado y con lo establecido en el proceso de grado vigente.

Atentamente
“Amor, Orden y Progreso”

El Comité Tutorial

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO


Dr. Arturo Sánchez González
Vocal




Dr. Numa P. Pavón Hernández
Presidente


Dr. Pablo Octavio Aguilar
Secretario

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería
Área Académica de Biología


Dra. Dulce María Galván Hernández
Suplente

DG/JFO

“Amor, Orden y Progreso”



Ciudad del Conocimiento, Carretera Pachuca-Tulancingo
Km. 4.5 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo,
México. C.P 42184
Teléfono: 52 (771) 71 720 00 Ext. 40063, 40064 y 40065
aab_icbi@uaeh.edu.mx

uaeh.edu.mx

DEDICATORIA

“A mi mami y a mi hermana, por su amor incondicional, por ser mi hogar y por sostenerme en todo momento.”

AGRADECIMIENTOS

A mi mami, por ser mi base, mi impulso y mi ejemplo constante de fortaleza. Gracias por acompañarme en cada etapa, por sostenerme en cada momento y por enseñarme, con hechos, el valor del esfuerzo y la perseverancia. Gracias por tanto amor y paciencia.

A mi hermana Samy, por su cercanía, por cada consejo y por siempre estar presente, pero sobre todo por su amor. A mi cuñado Oscar, por su apoyo y compañía, y a mi sobrina Elizabeth, cuya alegría me ilumina siempre, además de recordarme lo importante.

A mi mejor amigo Gonzalo, por su amistad incondicional a lo largo de los años, por acompañarme en cada etapa de este camino. Gracias por estar y por compartir conmigo este proceso y muchos otros más.

A Fran, Adrys y Carlos, por su amistad, por escuchar, por sostener y por compartir este camino conmigo.

A mi familia, por su respaldo, confianza y cariño a lo largo de este proceso.

A mi director de tesis, por su guía, su tiempo y sus valiosas observaciones, fundamentales para la consolidación de este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, ahora SECIHTI, por el apoyo brindado durante mis estudios de posgrado.

Finalmente, a todas las personas y experiencias que, de una u otra forma, contribuyeron a que este trabajo fuera posible.

RESUMEN

Las especies del género *Magnolia* representan un grupo de gran relevancia evolutiva dentro de las angiospermas, caracterizado por su antigüedad, distribución restringida y alta vulnerabilidad ante los disturbios ambientales. En México, varias especies endémicas del complejo *Magnolia dealbata* enfrentan riesgos asociados a la fragmentación de su hábitat y a la pérdida de conectividad entre sus poblaciones, lo cual, en conjunto con su intrincada historia evolutiva, complican asegurar si son o no especies diferentes. En este contexto, la presente tesis tuvo como objetivo analizar la diversidad genética, la estructura ecológica, la distribución espacial y el estado taxonómico de *Magnolia rzedowskiana* y *Magnolia zoticlla*, dos especies endémicas del bosque mesófilo de montaña de la Sierra Madre Oriental. El estudio integró diferentes enfoques, incluyendo análisis genéticos mediante microsátélites y marcadores moleculares de cloroplasto; evaluación de la estructura poblacional y los patrones de distribución espacial; la fenología y variables ambientales que pudieran estar relacionadas con estos atributos. Para definir la estructura poblacional, se realizó un censo, clasificando a los individuos en distintos estadios de desarrollo, se estimó un índice de regeneración y se determinaron los patrones de distribución espacial, mediante funciones estadísticas. Los cambios en la fenología vegetativa y reproductiva de las poblaciones incluyó un periodo amplio de más de cuatro años de seguimiento.

Los resultados muestran que, en las poblaciones de ambas especies, predominan individuos adultos, y que la proporción de plántulas y juveniles es baja, lo que sugiere limitaciones en la regeneración natural (poblaciones en declive). Asimismo, el tipo de distribución espacial más común fue la “agregada”, en particular en etapas tempranas; asociada con la presencia de microhábitats específicos, cada vez más restringidos por la fragmentación.

A nivel genético, se estimaron valores de diferenciación altos entre poblaciones. La evidencia fenológica sugiere que las poblaciones de ambas especies se encuentran aisladas reproductivamente, dado que hay un desfase evidente en el periodo de floración y fructificación.

En conjunto, la integración de evidencias genéticas, ecológicas, variación morfológica, anatómica, fenología y distribución espacial, permitió proponer que ambas especies pueden ser consideradas como unidades evolutivas independientes. El criterio de delimitación taxonómica utilizado, considera que la especiación es un proceso continuo, lo cual resalta la necesidad de restaurar la conectividad del hábitat y promover acciones de manejo que aseguren la viabilidad a largo plazo de las poblaciones analizadas. El bosque mesófilo de montaña, es considerado un tipo de vegetación prioritario para la conservación en México, por lo que la existencia de las poblaciones de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla* depende de la continuidad de este ecosistema.

ABSTRACT

The species of the genus *Magnolia* represent a group of great evolutionary relevance within angiosperms, characterized by their antiquity, restricted distribution, and high vulnerability to environmental disturbances. In Mexico, several endemic species of the *Magnolia dealbata* complex face risks associated with the fragmentation of their habitat and the loss of connectivity among their populations, which, together with their intricate evolutionary history, make it difficult to ensure whether they are or are not different species. In this context, the present thesis had as its objective to analyze the genetic diversity, ecological structure, spatial distribution, and taxonomic status of *Magnolia rzedowskiana* and *Magnolia zotictla*, two endemic species of the cloud forest of the Sierra Madre Oriental. The study integrated different

approaches, including genetic analyses using microsatellites and chloroplast molecular markers; evaluation of population structure and spatial distribution patterns; phenology and environmental variables that could be related to these attributes. To define the population structure, a census was carried out, classifying individuals into different developmental stages; a regeneration index was estimated and spatial distribution patterns were determined through statistical functions. The changes in vegetative and reproductive phenology of the populations included a broad period of more than four years of monitoring.

The results show that, in the populations of both species, adult individuals predominate, and that the proportion of seedlings and juveniles is low, which suggests limitations in natural regeneration (declining populations). Likewise, the most common type of spatial distribution was “aggregated”, particularly in early stages; associated with the presence of specific microhabitats, increasingly restricted by fragmentation.

At the genetic level, high values of differentiation among populations were estimated. The phenological evidence suggests that the populations of both species are reproductively isolated, given that there is a clear mismatch in the flowering and fruiting period.

As a whole, the integration of genetic, ecological, morphological, anatomical variation, phenology and spatial distribution evidence allowed proposing that both species can be considered as independent evolutionary units. The taxonomic delimitation criterion used considers that speciation is a continuous process, which highlights the need to restore habitat connectivity and promote management actions that ensure the long-term viability of the analyzed populations. The cloud forest is considered a priority vegetation type for conservation in Mexico, therefore the existence of the populations of *Magnolia rzedowskiana* and *M. zoticla* depends on the continuity of this ecosystem.

Contenido

PORTADA	1
AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN	2
DEDICATORIA	3
AGRADECIMIENTOS	4
RESUMEN.....	5
ABSTRACT	6
ÍNDICE DE FIGURAS.....	11
ÍNDICE DE CUADROS	13
CAPÍTULO I.....	14
Estructura ecológica, genética y reproducción de dos especies de <i>Magnolia</i> , endémicas de la Sierra Madre Oriental	14
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	15
Bosque Mesófilo de Montaña	17
Variación genética y procesos de diferenciación en <i>Magnolia rzedowskiana</i> y <i>Magnolia zotictla</i>	23
Descripción y análisis poblacional, espacial y ambiental en <i>Magnolia rzedowskiana</i> y <i>Magnolia zotictla</i>	24
Delimitación taxonómica integral en <i>Magnolia rzedowskiana</i> y <i>Magnolia zotictla</i>	25
JUSTIFICACIÓN	25
OBJETIVOS.....	27
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	28
CAPÍTULO II.....	37
ARTÍCULO 1:.....	37
Estructura, diversidad y delimitación genética de dos especies de <i>Magnolia</i> endémicas del oriente de México	37
(Structure, diversity, and genetic delimitation of two <i>Magnolia</i> species endemic to Eastern Mexico).....	37
ARTÍCULO PUBLICADO	37
CAPÍTULO III.....	51
Estructura poblacional y distribución espacial de dos especies de <i>Magnolia</i> en riesgo de extinción, endémicas de la Sierra Madre Oriental, México	51
RESUMEN.....	52
INTRODUCCIÓN.....	53

MATERIALES Y MÉTODO	55
Área de estudio	55
Muestreo de las poblaciones de <i>Magnolia</i>	56
Clasificación estructural de los individuos.....	59
Índice de Regeneración (IR) e Índice de Declive (ID).....	61
Análisis de la distribución espacial de las poblaciones.....	61
RESULTADOS	63
Análisis de la estructura poblacional.....	63
Índice de regeneración (IR) e Índice de Declive (ID)	67
Distribución espacial de las poblaciones	67
DISCUSIÓN	75
Distribución espacial de las poblaciones	80
Relación entre las variables ambientales y los atributos de las poblaciones	83
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	85
CAPÍTULO IV	95
Taxonomía integrativa para definir el estado de conservación de <i>Magnolia rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i> (Magnoliaceae) en la Sierra Madre Oriental, México.	95
RESUMEN	96
INTRODUCCIÓN	97
MATERIALES Y MÉTODOS	100
Fenología de <i>M. rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i>	100
Evaluación del riesgo de extinción de <i>M. rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i>	100
Evaluación del riesgo con los criterios de la Lista Roja de la UICN	105
Anatomía y morfología de <i>M. rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i>	107
Diferenciación ecológica y distribución geográfica de <i>M. rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i>	107
Diferenciación genética entre las poblaciones de <i>M. rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i>	107
RESULTADOS	108
Fenología de <i>M. rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i>	108
Evaluación del riesgo de extinción de <i>M. rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i>	109
Evaluación mediante los criterios de la Lista Roja de la UICN (Red List).....	113
Taxonomía integrativa	117
Diferenciación genética entre las poblaciones de <i>M. rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i>	124
DISCUSIÓN	125

Anatomía y morfología comparada de <i>M. rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i>	130
Evidencia genética del estatus taxonómico de las poblaciones de <i>M. rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i>	132
Taxonomía integrativa	134
Conservación de <i>Magnolia rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i> en el BMM de México.....	135
AGRADECIMIENTOS	138
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	139
CAPÍTULO V	147
CONCLUSIONES GENERALES	147
CONCLUSIONES.....	148

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de la distribución geográfica de las poblaciones naturales de <i>M. rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i> en la Sierra Madre Oriental, México.	57
Figura 2. Relación entre el diámetro normal (DN) del tallo y la altura de los individuos en <i>M. rzedowskiana</i> ($r = 0.95$, $p < 0.001$) y <i>M. zotictla</i> ($r = 0.94$, $p < 0.001$).	64
Figura 3. Distribución de clases diamétricas en las poblaciones de <i>M. rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i> en el bosque mesófilo de montaña de la Sierra Madre Oriental, México.	66
Figura 4. Distribución de clases diamétricas en las especies <i>M. rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i> en el bosque mesófilo de montaña de la Sierra Madre Oriental, México.	66
Figura 5. Función K de Ripley (Kiso) para las poblaciones analizadas de <i>Magnolia rzedowskiana</i> (paneles 1–5) y <i>M. zotictla</i> (paneles 6–9). La línea negra muestra la función empírica Kiso(r) estimada para cada población, mientras que la línea roja punteada representa la expectativa bajo un patrón completamente aleatorio (CSR), Kpois(r). Las distancias se expresan en metros. Esta representación no incluye intervalos de confianza, por lo que las diferencias entre las curvas deben interpretarse como patrones descriptivos y no como evidencia estadística de significancia.	69
Figura 6. Rangos de distancias con proximidad espacial entre categorías estructurales de <i>Magnolia rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i> , estimados mediante la función K cruzada de Ripley (K12). Se muestran únicamente las combinaciones de categorías que presentaron separación positiva clara entre la curva observada y la expectativa bajo un patrón completamente aleatorio (CSR). Los rangos representan las distancias mínimas y máximas (r, en metros) en las que se detectó esta proximidad espacial. Estos valores deben interpretarse de forma descriptiva, ya que no se incluyen intervalos de confianza asociados.	72

Figura 7. Ejemplos representativos de la función K cruzada de Ripley (K12) para algunas combinaciones de categorías estructurales en poblaciones de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla*. La línea negra muestra los valores observados de K12(r) y la línea roja punteada representa la expectativa bajo un patrón completamente aleatorio (CSR). La banda gris ilustra la variabilidad generada a partir de simulaciones CSR. Los intervalos deben interpretarse de forma descriptiva, ya que la representación gráfica no delimita explícitamente los límites superior e inferior del envelope. Por ello, las diferencias entre la curva observada y la expectativa CSR señalan tendencias de proximidad espacial, y no constituyen evidencia estadística de significancia. Se muestran cuatro casos en los que se observaron rangos amplios de separación positiva entre categorías estructurales: (a) Ahila, (b) Santa Catarina, (c) Toxtla y (d) La Yesca.73

Figura 8. Mapas de densidad Kernel. Distribución espacial de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla* en cinco poblaciones naturales. 1. Coronel Castillo, 2. La Trinidad, 3. La Yesca, 4. Chilijapa, 5. Ahuacatlán, y *Magnolia zotictla* 6. Ahila, 7. Santa Catarina, 8. Toxtla y 9. Zotictla). La intensidad de Kernel indica la concentración de individuos, con tonos rojo y naranja para áreas de alta densidad y azul y verde para baja densidad.75

Figura 9. Fenología comparada de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla*, mostrando el desfase entre los eventos de floración y fructificación.109

Figura 10. Distribución geográfica de las poblaciones conocidas de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla* dentro del BMM de la Sierra Madre Oriental).121

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Características generales de las poblaciones naturales conocidas de <i>M. rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i> , en la Sierra Madre Oriental de México	57
Cuadro 2. Interpretación del patrón de distribución espacial de las poblaciones analizadas, basado en la Función K de Ripley.	69
Cuadro 3. Resultados del Método de Evaluación del Riesgo de Extinción (MER-Plantas) aplicado a <i>M. rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i>	111
Cuadro 4. Resultados de la evaluación del riesgo de extinción de <i>Magnolia rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i> conforme a los criterios de la Lista Roja de la UICN	114
Cuadro 5. Semejanzas y diferencias en algunas características anatómicas y morfológicas entre <i>Magnolia rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i> . Los datos provienen de varios estudios citados en el texto.	118
Cuadro 6. Parámetros poblacionales y ecológicos reportados para <i>M. rzedowskiana</i> y <i>M. zotictla</i>	121

CAPÍTULO I

**Estructura ecológica, genética y
reproducción de dos especies de**

***Magnolia*, endémicas de la Sierra Madre**

Oriental

INTRODUCCIÓN GENERAL

Actualmente se han descrito más de 270,000 especies de angiospermas, por lo que es el grupo de plantas más diverso y con más amplia distribución. Los registros fósiles señalan que aparecieron hace 130 millones de años, en el período Cretácico. Las flores de las angiospermas, son estructuras especializadas y adaptadas a la reproducción, que permiten caracterizar familias, géneros y especies, además de la reconstrucción filogenética. Las relaciones evolutivas entre las plantas con flor, se conocen cada vez con mayor certeza, gracias a la integración de diferentes fuentes de evidencia, como la anatomía, fisiología, fenología, genética clásica, bioinformática y genómica (Padial *et al.*, 2010; Claerhout *et al.*, 2023).

Dentro de las angiospermas, Magnoliaceae es considerada una de las familias más primitivas, lo cual se evidencia en varias de sus características morfológicas: pedicelos columnares con pistilos separados, estambres dispuestos en espiral, sépalos y pétalos poco diferenciados y flores numerosas e indefinidas. Estas características podrían estar relacionadas con la densidad poblacional y capacidad competitiva baja de las especies de *Magnolia*, lo que las coloca como un grupo taxonómico en riesgo de extinción (Lagomarsino y Frost, 2020).

En América se han descrito alrededor de 120 especies de magnolias y en México 42, aunque solo se reconocen nueve, de las cuales cinco se consideran en alguna categoría de riesgo (SEMARNAT, 2010). Sin embargo, por ahora, no hay consenso sobre el número real de especies de *Magnolia*, porque se han descrito solo con datos de su distribución geográfica, morfología y fenología (Aldaba-Núñez *et al.*, 2021). A la fecha, se han publicado 42 trabajos que describen diferentes especies de *Magnolia* en México, pero ninguno de ellos considera la integración de distintas fuentes de información para definir a las especies.

La especiación es, en general, un proceso gradual y continuo mediante el cual dos o más poblaciones se separan, por diferentes causas, y con el paso del tiempo evolucionan de manera independiente. Es decir, el flujo de genes cesa y las poblaciones divergen genéticamente a través del tiempo. En el caso particular de las unidades evolutivas o metapoblaciones de las especies del género *Magnolia*, se pueden reconocer grupos genéticos distintos, y determinar el nivel de flujo genético entre poblaciones, pero la información biológica no es suficiente para definir con exactitud en que etapa evolutiva se encuentran dentro del proceso de especiación (Rouhan, 2021).

La gran mayoría de las poblaciones de las diferentes especies de *Magnolia*, que se distribuyen en México, presentan tasas de endogamia altas, por lo que una de las acciones de conservación más urgentes a realizar, es restituir o mantener el flujo de genes entre las mismas, para incrementar su variabilidad genética (López-Ramírez *et al.*, 2024).

Familia Magnoliaceae

Magnoliaceae incluye alrededor de 330 especies de plantas de porte arbóreo y arbustivo, perennes o caducifolias, que se distribuyen en zonas templadas y tropicales; cerca de la mitad de las especies se distribuyen en América y la otra mitad en Asia (Wang *et al.*, 2020). Algunos de sus caracteres, se consideran basales, por lo que poseen gran importancia en la historia evolutiva de las angiospermas (García, 2007).

Según el registro fósil, la familia Magnoliaceae se dividió hace 120 millones de años en las subfamilias Liriodendroideae y Magnolioideae; el hallazgo fósil de hojas, semillas y polen indican que fue dominante en el hemisferio norte durante el Cenozoico (Azuma *et al.*, 2001) y,

con el cambio climático, las especies migraron a través del estrecho de Bering a zonas más cálidas. Los cambios bruscos de temperatura, especialmente los intervalos de frío severo al final del Eoceno tardío, provocaron que las especies tropicales migraran hacia el sur, permaneciendo prácticamente ausentes en latitudes elevadas (Wolfe, 1997; Graham, 1999). También se ha propuesto que las especies perennes de *Magnolia* migraron en el Eoceno temprano y las caducifolias en el Mioceno, hace alrededor de 23 millones de años (Tiffney, 1985) y prosperaron en zonas templadas a tropicales de Asia y América (Xiang *et al.*, 2000).

Se ha confirmado que la separación de los clados actuales es relativamente reciente (Azuma *et al.*, 2001). Sin embargo, comparando estructuras como hojas, corteza, flores, frutos y semillas del registro fósil, con las especies actuales, se han encontrado pocas diferencias, y la interacción con escarabajos como principales polinizadores, ha persistido (Wang *et al.*, 2014); estas evidencias han llevado a considerar a las magnolias como organismos pancrónicos o fósiles vivientes (Sánchez-Velázquez *et al.*, 2010).

Bosque Mesófilo de Montaña

El bosque mesófilo de montaña (BMM), es un ecosistema que abarca menos del 1% de la superficie de México, su distribución geográfica principal es en dos franjas angostas: la primera a lo largo de la Sierra Madre Oriental, que incluye a San Luis Potosí, centro de Veracruz y norte y noroeste de Oaxaca; y la segunda en el suroeste de Tamaulipas y este de Nuevo León. Existen, además, algunos manchones dispersos en el Istmo de Tehuantepec (Oaxaca) y Chiapas, y en la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur y en la Faja Volcánica Transmexicana. Una de las características más importantes del BMM es su composición de especies de plantas, que es la más alta registrada, por unidad de área, con respecto a otros ecosistemas. Se estima

que alrededor de 2,500 especies de plantas vasculares son nativas del BMM de México, lo que representa aproximadamente el 10% de la riqueza florística estimada para el país (Gual-Díaz, 2017).

Las tolerancias ambientales del BMM, varían ampliamente dentro de su área de distribución. En cuanto a la altitud, pueden desarrollarse desde 280 y hasta los 2,700 m. El clima predominante es templado húmedo con lluvias todo el año. La precipitación pluvial total anual oscila entre 1,000 y 3,000 mm, con humedad promedio de entre 43 y 73%. La temperatura media anual varía entre 12°C y 23 °C (Gual Díaz y Rendón Correa, 2014; Gual-Díaz, 2017).

De los ecosistemas que se desarrollan en México, el BMM es uno de los más vulnerables y amenazados por factores como el cambio climático, la deforestación para destinar el suelo a la agricultura o a cultivos extensivos de café (como en Chiapas, Oaxaca y Veracruz); y en las zonas adyacentes, la conversión de selvas húmedas a potreros, lo cual tiene alto impacto negativo en la formación de nubes. Todos estos factores afectan la estructura ecológica del bosque y ocasionan que su permanencia se encuentre en condición de riesgo. Aunque se realizan acciones para detener o minimizar el deterioro del bosque y lograr su conservación, están centradas únicamente en la reforestación, que favorece a ciertas especies, por lo que no se reestablece la dinámica de este ecosistema, afectando de manera irreversible su estructura ecológica (Rodríguez *et al.*, 2021). Varias especies del género *Magnolia* se distribuyen preferencialmente en el BMM. Las especies de la sección *Macrophylla*, en particular, se consideran como endémicas de este tipo de vegetación, por lo que los cambios que ocurran en el BMM afectaran directamente el desarrollo de sus poblaciones.

El complejo *Magnolia dealbata* Zucc.

La especiación es un proceso gradual y continuo, mediante el cual un linaje se separa reproductivamente de otro, diferenciándose genéticamente con el paso del tiempo, lo cual se ve reflejado a nivel morfológico, fisiológico, anatómico y fenológico. Sin embargo, los niveles de diferenciación entre especies dependen del tiempo de separación y del nivel de intercambio genético. En las especies de árboles, factores como el tiempo de generación, el tamaño efectivo de las poblaciones y la frecuencia de transferencia de material genético entre las mismas, aumenta la probabilidad de que compartan polimorfismos, lo que hace que la caracterización y definición de lo que es y no es una especie, sea compleja. El enfoque de la genética de poblaciones, se utiliza ampliamente para la delimitación y análisis de las especies de plantas, estrechamente relacionadas evolutivamente (Rico *et al.*, 2021; Aldaba Núñez *et al.*, 2025).

En la actualidad se reconocen dos géneros dentro de la familia Magnoliaceae: *Magnolia* y *Liriodendron*. El género *Magnolia*, se divide en varias secciones, una de ellas es la sección *Macrophylla* (Aldaba-Núñez *et al.*, 2021; Chávez-Cortázar *et al.*, 2021). *Magnolia dealbata*, fue considerada como la especie con más amplia distribución en Norteamérica, dentro de la sección *Macrophylla*; constituida por poblaciones geográficamente distantes, como resultado de los eventos de glaciación más recientes. Sin embargo, otros autores argumentaron que *M. dealbata* representa un caso de radiación adaptativa latitudinal posglacial a partir de una especie ancestral con amplia distribución en Estados Unidos de América y Estados Unidos Mexicanos (Parks y Wendel, 1990; Figar, 1993). Actualmente se han segregado siete especies del complejo *M. dealbata*, las cuales son *M. alejandrae*, *M. mixteca*, *M. nuevoleonensis*, *M. rzedowskiana*, *M. vovidesii* y *M. zotictla* (Vázquez-García *et al.*, 2015; Sánchez-González *et al.*, 2021; Vázquez-García *et al.*, 2021).

Sin embargo, la descripción de las especies mencionadas en el párrafo anterior, se realizó con base en características morfológicas, ecológicas y fenológicas, principalmente; y a partir de su distribución geográfica; por lo que existe controversia acerca de su delimitación taxonómica, con el argumento de que las diferencias entre las mismas, podrían ser solo el resultado de plasticidad fenotípica poblacional, como resultado de la variación en las condiciones ambientales en donde se desarrollan (Chávez-Cortázar *et al.*, 2021; Aldaba-Núñez *et al.*, 2025), sin considerar que parte de esta variación debe tener un componente genético (Dufresnes *et al.*, 2023). Por lo tanto, para aclarar esta controversia y obtener una delimitación de especies más confiable de las especies dentro del llamado complejo *Magnolia dealbata*, los límites deben validarse también con datos genéticos (Zhou *et al.*, 2021; Aldaba Núñez *et al.*, 2025).

La conservación de la diversidad genética es crítica para la supervivencia a largo plazo de las especies de plantas. La estructura genética representa los patrones de distribución de la variación genética dentro y entre las poblaciones, que se ve afectado por factores internos y externos. Los factores internos incluyen principalmente el flujo genético, la deriva genética, el efecto cuello de botella y las estrategias de reproducción (Muñiz-Castro *et al.*, 2020; Kikuchi y Osone, 2021), mientras que los factores externos incluyen principalmente cambios en la historia geológica, actividad humana y deforestación excesiva. En el caso de *M. rzedowskiana* y *M. zoticla* se han realizado algunos estudios de variación morfológica y anatómica de sus poblaciones (Gutiérrez-Lozano *et al.*, 2020, Cuapio-Hernández, 2022), que, si bien no son contundentes, señalan que estas especies podrían presentar aislamiento reproductivo temporal, a pesar de su proximidad geográfica (cerca de 80 km), por lo que es probable que su divergencia evolutiva sea reciente. Sin embargo, la información actual sobre la diversidad y estructura genética de las poblaciones de *M. rzedowskiana* y *M. zoticla* es escasa, por lo que es necesario

realizar estudios detallados para tener una visión más adecuada del estado actual de sus poblaciones.

Magnolia rzedowskiana

Magnolia rzedowskiana es una especie arbórea endémica con distribución restringida, los individuos adultos miden entre 20 y 25 m de altura, son caducifolios, con flores sin mancha púrpura en la base de los pétalos. Sus poblaciones se distribuyen en pequeños fragmentos de bosque mesófilo de montaña (BMM), en la convergencia de los estados de Hidalgo, Querétaro y San Luis Potosí, en altitudes de entre 800 y 1950 m. La floración es en abril y mayo, y sus frutos maduran entre agosto y septiembre. Se conoce localmente como “magnolia” y posee flores vistosas y aromáticas, que se recolectan sin ningún control, lo que afecta drásticamente la producción de frutos. Al no haber suficientes semillas que germinen, aunado al derribo de árboles para distintos fines, la densidad de sus poblaciones ha declinado de forma notable. La flor se prepara de diferentes formas, para tratar afecciones cardíacas, como calmante de los nervios o sustos, principalmente (Gutiérrez-Lozano *et al.*, 2020).

Si bien *Magnolia rzedowskiana* y *M. dealbata*, poseen algunas semejanzas (hojas grandes, glaucas en el envés y deciduas, así como en la talla de los árboles), se pueden diferenciar con claridad en: a) número de carpelos (50-65 vs 80-105); b) número de estambres (290-310 vs 420-430); c) gineceo esparcidamente cubierto por los estilos vs densamente cubierto por los estilos; d) estilos aplanados, de ápice agudo y color amarillo claro a marrón oscuro vs cilíndricos, de ápice truncado-redondeado y de color blanco crema; e) pétalos más angostos

hacia la mitad de su longitud, con espacios entre sí *versus* más amplios y ceñidos, y f) carpelos con ápice corto vs largo (Vázquez-García *et al.*, 2015).

Magnolia zotictla

El nombre científico de la especie se debe a que se recolectó por primera vez en la localidad Zotictla, en el sureste de Hidalgo, donde se encontró una población de cerca de 200 árboles. Los individuos de esta población se desarrollan en pequeños fragmentos de BMM perturbado. La distribución de las poblaciones naturales de esta especie, está restringida únicamente a las localidades de Santa Catarina, Toxtla y Zotictla (Acaxochitlán, Hidalgo), y Ahila (Pahuatlán, Puebla).

Es una especie caducifolia, que comienza a producir sus hojas en febrero y los botones florales a fines de febrero y principios de marzo. La maduración de los frutos es en abril y mayo y pierde sus hojas entre noviembre y enero. Carece de la mancha púrpura en la base de los pétalos que es normal en *M. dealbata* y se diferencia de *M. rzedowskiana* en el tamaño de los pétalos, número de estambres y carpelos y tamaño de los frutos. La característica diferencial más evidente, es el tiempo de floración de *M. zotictla*, que comienza casi dos meses antes que en la mayoría de las especies del complejo *M. dealbata* (Sánchez-González *et al.*, 2021).

M. zotictla es utilizada para el tratamiento de algunas patologías humanas como problemas nerviosos, dolencias del corazón y como cicatrizante (Vázquez-García *et al.*, 2015). Se le conoce localmente como eloxóchitl o yeloxóchitl (flor de maíz en náhuatl). Al tener flores vistosas y de olor agradable, generalmente se recolectan para la venta local como plantas ornamentales. La especie se encuentra en riesgo por distintas causas: su hábitat está fragmentado

y perturbado, las poblaciones son poco densas, con escasa regeneración (Sánchez-González *et al.*, 2021). Las flores se recolectan sin control y los árboles caen con facilidad, por sus raíces someras, durante la temporada de huracanes o cuando el viento y las lluvias son intensas (Gutiérrez-Lozano *et al.*, 2020). Las poblaciones de *M. zotictla* cumplen con al menos cuatro de los criterios de la UICN (List, I. R., 2011): A2ad, B1ab (III, v), B2ab (III), C2a (I), por lo que debería considerarse en la categoría de peligro crítico de extinción (Sánchez-González *et al.*, 2021).

Variación genética y procesos de diferenciación en *Magnolia rzedowskiana* y *Magnolia zotictla*

La variación genética constituye un componente fundamental para comprender los procesos que contribuyeron a la diferenciación de cada población y con ello las implicaciones de conservación en especies con poblaciones pequeñas y fragmentadas. En el género *Magnolia*, la fragmentación del hábitat y el aislamiento geográfico suelen traducirse en patrones complejos de diversidad genética, caracterizados por niveles variables de heterocigosidad y flujo génico limitado (Kikuchi & Osone, 2021).

En este contexto, el uso de marcadores moleculares codominantes y de secuencias de ADN de cloroplasto permite evaluar la conectividad histórica entre poblaciones, identificar unidades evolutivas independientes y estimar el potencial adaptativo de las especies frente a cambios ambientales. En la presente tesis, el enfoque genético aporta un marco objetivo para interpretar la diferenciación observada entre poblaciones de *Magnolia rzedowskiana* y *Magnolia zotictla*, así como para evaluar la congruencia entre los patrones genéticos, la

distribución geográfica y la estructura ecológica de las poblaciones estudiadas (Petit *et al.*, 2005; Padial *et al.*, 2010).

Descripción y análisis poblacional, espacial y ambiental en *Magnolia rzedowskiana* y *Magnolia zotictla*

La descripción y análisis de la estructura poblacional permite entender las diferencias entre las clases de tamaño o estados funcionales, proporcionando información clave sobre los procesos de regeneración, crecimiento y envejecimiento de las poblaciones. En especies leñosas de larga vida, como las magnolias, la edad cronológica es difícil de estimar; por ello, el uso de variables estructurales como el diámetro del tallo, la talla y la evidencia reproductiva constituyen una aproximación robusta para evaluar el estado funcional de los individuos de cada población (Poorter *et al.*, 2006).

De manera complementaria, el análisis de la distribución espacial aporta información sobre los procesos ecológicos que influyen en el establecimiento y supervivencia de los individuos, como la dispersión de semillas, la disponibilidad de microhábitats favorables, la competencia intraespecífica y los efectos del disturbio. En ecosistemas fragmentados como el BMM, estos patrones suelen ser heterogéneos y pone en evidencia las condiciones ambientales actuales con el nivel de disturbio de cada población (Wiegand & Moloney, 2013). La integración de variables ambientales, como altitud, cobertura del dosel, temperatura y características topográficas, permite identificar los factores que influyen en la variación del tamaño, la densidad y la regeneración de las poblaciones (Wiegand & Moloney, 2013).

Delimitación taxonómica integral en *Magnolia rzedowskiana* y *Magnolia zotictla*

La biología evolutiva, la sistemática y la conservación, dependen de la delimitación taxonómica de especies como elemento clave, particularmente en grupos con divergencia evolutiva reciente y alta plasticidad fenotípica. En *Magnolia*, y específicamente en la sección *Macrophylla*, la segregación de especies se ha basado históricamente en caracteres morfológicos y en su distribución geográfica; sin embargo, la variación ambiental característica del BMM, puede influir significativamente en la expresión fenotípica, generando patrones de diferenciación difíciles de interpretar de manera aislada (Dayrat, 2005; Dufresnes *et al.*, 2023).

En este sentido, la evidencia genética y los patrones poblacionales y ecológicos proporcionan un marco complementario para evaluar la identidad y los límites entre taxones, particularmente cuando existen procesos de divergencia en curso. Los enfoques taxonómicos contemporáneos reconocen la necesidad de integrar múltiples líneas de evidencia —genética, ecológica, morfológica y biogeográfica— para una delimitación más robusta y funcional (Dayrat, 2005; Padial *et al.*, 2010; Dufresnes *et al.*, 2023).

En el presente trabajo de tesis, la clasificación taxonómica de *Magnolia rzedowskiana* y *Magnolia zotictla* se aborda desde una perspectiva integrativa, en la que los resultados genéticos, poblacionales y espaciales constituyen insumos clave para interpretar los procesos de diferenciación y especiación, y así definir las implicaciones para su conservación.

JUSTIFICACIÓN

La conservación de especies arbóreas endémicas y amenazadas del bosque mesófilo de montaña representa un reto para la biodiversidad de México, particularmente en un contexto de fragmentación acelerada del hábitat y pérdida de la conectividad entre poblaciones. Dentro de

este ecosistema, las especies del género *Magnolia* de la sección *Macrophylla* se caracterizan por presentar rangos de distribución restringidos, poblaciones pequeñas y aisladas, y una alta sensibilidad a las perturbaciones ambientales, lo que incrementa su vulnerabilidad a procesos de extinción local.

En el caso de *Magnolia rzedowskiana* y *Magnolia zotictla*, si bien se han realizado avances importantes en su descripción morfológica y en el conocimiento de su distribución geográfica, existen vacíos de información como los procesos ecológicos, genéticos y evolutivos que explican su diferenciación y su estado actual de conservación. La controversia taxonómica sobre el complejo *Magnolia dealbata*, pone de manifiesto la necesidad de contar con evidencia adicional que permita evaluar de manera objetiva la identidad y límites taxonómicos, así como las implicaciones que tendrá el definir los taxones que deberán ser considerados como unidades de conservación.

La información genética constituye un dato fundamental para comprender la historia evolutiva, el grado de aislamiento y la conectividad entre poblaciones, mientras que el análisis de la estructura poblacional, la distribución espacial y las variables ambientales permiten evaluar la dinámica demográfica y los procesos de regeneración en condiciones naturales. La integración de estos enfoques resulta particularmente relevante en ecosistemas altamente heterogéneos y fragmentados como el bosque mesófilo de montaña, donde los procesos ecológicos y evolutivos operan de manera conjunta y a escalas espaciales finas.

Por ello, en el presente estudio se resalta la necesidad de generar un análisis integral que combine evidencia genética, ecológica, espacial y taxonómica para *Magnolia rzedowskiana* y *Magnolia zotictla*. La información generada permitirá no solo contribuir al entendimiento de los procesos de diferenciación y especiación en este grupo, sino también aportar bases científicas sólidas para el diseño de estrategias de manejo y conservación que consideren a las poblaciones

como unidades evolutivas y ecológicas funcionales, independientemente de los ajustes taxonómicos que puedan derivarse en el futuro.

OBJETIVOS

Objetivo general

Analizar la diversidad genética, la estructura ecológica, la distribución espacial y el estado taxonómico de *Magnolia rzedowskiana* y *Magnolia zotictla*, en relictos de bosque mesófilo de montaña de la Sierra Madre Oriental, con el fin de comprender los procesos ecológicos y evolutivos relacionados con la diferenciación y estado actual de sus poblaciones, y a partir de la información obtenida proponer estrategias de manejo y conservación fundamentadas en la taxonomía integral.

Objetivos específicos

- Evaluar la diversidad genética, la estructura genética y el flujo génico entre poblaciones de *Magnolia rzedowskiana* y *Magnolia zotictla* a lo largo de su área de distribución en la Sierra Madre Oriental, mediante el uso de marcadores moleculares nucleares y secuencias de ADN de cloroplasto.
- Caracterizar la estructura poblacional, los patrones de distribución espacial y la regeneración natural de las poblaciones de ambas especies, con base en atributos estructurales y variables ambientales del bosque mesófilo de montaña.
- Integrar la evidencia genética, ecológica (estructura y distribución espacial) y fenológica obtenida en el presente estudio, con información anatómica, morfológica y biogeográfica de

estudios previos, para evaluar la delimitación taxonómica de *M. rzedowskiana* y *M. zoticila*, desde la perspectiva de la taxonomía integral.

- Identificar qué implicaciones tiene, el considerar o no a las poblaciones de las dos especies analizadas, como unidades evolutivas independientes, en el contexto del manejo, la conservación y la vulnerabilidad de sus poblaciones, frente a la fragmentación del hábitat y el cambio climático.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aldaba-Núñez, F. A., Guzmán-Díaz, S., Park, S., Kim, S., Salas, E. M. M., and Samain, M.-S. (2025). Unravelling the Mexican *Magnolia dealbata* (Magnoliaceae) species complex. *Phytotaxa*, 684(1), 1–32. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.684.1.1>
- Aldaba-Núñez, F.A., Veltjen, E., Martínez-Salas, E.M., and Samain, M.S. (2021). Disentangling species delineation and guiding conservation of endangered magnolias in Veracruz, Mexico. *Plants*, 10(4), 673.
- Azuma, H., García-Franco, J.G., Rico-Gray, V., and Thien, L.B. (2001). Molecular phylogeny of the Magnoliaceae: the biogeography of tropical and temperate disjunctions. *American Journal of Botany* 18(12), 2275-2285. <https://doi.org/10.2307/3558389>.
- Blair, M. E., Galante, P. J., Tu Bao, N., Le, S. C., and Nguyen, Q. H. (2022). Climate change threatens the conservation of one of the world's most endangered transboundary tree species: *Magnolia grandis*. *Frontiers of Biogeography*, 14(1), e51059. <https://doi.org/10.21425/F5FBG51059>
- Chávez-Cortázar, A., Oyama, K., Ochoa-Zavala, M., Mata-Rosas, M., Veltjen, E., Samain, M. S., and Quesada, M. (2021). Conservation genetics of relict tropical species of *Magnolia*

- (section *Macrophylla*). *Conservation Genetics*, 22(2), 259-273.
<https://doi.org/10.1007/s10592-021-01334-5>
- Chen, C., Luo, G., Jin, Z., Yuan, M., Li, Y., and Shan, F. (2023). Effects of light intensities on leaf morphological structure, stoichiometry, and nonstructural carbohydrates of *Magnolia sinostellata* seedlings. *Chinese Journal of Ecology*, 42(6), 1307-1316.
<https://doi.org/10.13292/j.1000-4890.202306.012>
- Cicuzza, D., Newton, A., and Oldfield, S. A. (2007). The red list of Magnoliaceae. *Fauna and Flora International, Cambridge*. 52p.
- Claerhout, T., Strubbe, D., Castillo Torres, R., Samain, M. S., Chatrou, L. W., and Veltjen, E. (2023). An integrative study of species distribution modelling and conservation genetics: *Magnolia* in Hispaniola. *Biodiversity and Conservation*, 32(4), 1205-1231.
- Cuapio-Hernández L. (2022). Efecto de clima sobre la anatomía de la madera y el crecimiento radial en dos especies de árboles de la Sierra Madre Oriental, México. Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Dayrat, B. (2005). Towards integrative taxonomy. *Biological journal of the Linnean society*, 85(3), 407-417. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x>
- Dufresnes, C., Poyarkov, N., and Jablonski, D. (2023). Acknowledging more biodiversity without more species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(40), e2302424120. <https://doi.org/10.1073/pnas.230242412>
- Galván-Hernández, D.M., Octavio-Aguilar, P., Bartolo-Hernández, C.D. J., García-Montes, M.A., Sánchez-González, A., Ramírez-Bautista, A., and Vovides, A. (2020). Current Status of *Magnolia vovidesii* (Magnoliaceae, Magnoniales): New data on population

- trends, spatial structure, and disturbance threats. *Tropical Conservation Science*, 13, 1.
<https://doi.org/10.1177/1940082920923894>
- García, N. (ed.). 2007. Las Magnoliáceas, Las miristicáceas, y Las podocarpáceas. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia. Instituto Alexander von Humboldt. Corantioquia. Jardín Botánico Joaquín Antonio Uribe de Medellín, Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia. *Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial*. 236p.
- Graham, A. (1999). Late Cretaceous and Cenozoic History of North American Vegetation, North of Mexico. *Oxford University Press*, New York, USA. 350 pp.
- Gual Díaz, M., and Rendón Correa, A. (Eds.). (2014). Los bosques mesófilos de montaña de México: Diversidad, ecología y manejo. *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO)*. <https://doi.org/10.15468/rgv1jv>
- Gual-Díaz, M. (2017). Los bosques mesófilos de montaña en México. En M. Gual-Díaz (Comps.), *Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo*. México D.F.: *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*, 27-28.
- Guimaraes Jr, P.R. (2020). The structure of ecological networks across levels of organization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51, 433-460.
- Gutiérrez-Lozano M., Sánchez-González A., Vázquez-García J. A., López-Mata, L., and Octavio-Aguilar, P. (2020). Diferenciación morfológica poblacional de *Magnolia rzedowskiana* (Magnoliaceae): especie endémica en peligro de extinción de la sierra Madre Oriental, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91, e913101.
<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3101>
- Hebda, R. J., and Irving, E. (2004). Sobre el origen y distribución de magnolias: tectónica, ADN y cambio climático. En: Channell JET, Kent DV, Lowrie W, Meert JG (eds) *Escalas de*

- tiempo del campo paleomagnético. Serie de monografías geofísicas 145. *Unión Geofísica Estadounidense, Washington DC, págs. 43–57*. <https://doi.org/10.1029/145GM04>.
- Hernández, M., Palmarola, A., and Veltjen, E. (2020). Population structure and genetic diversity of *Magnolia cubensis* subsp. *acunae* (Magnoliaceae): effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *Oryx*, *54*(4), 451-459. <https://doi.org/10.1017/S003060531900053X>
- Hobohm, C., and Tucker, C. M. (2014). How to quantify endemism. In: C. Hobohm (Ed.). *Endemism in vascular plants*. Springer Dordrecht Heidelberg New York London. pp. 11–48.
- Iralu, V., and Upadhaya, K. (2016). Dormancy, storability, and germination of seeds in *Magnolia punduana* (Magnoliaceae). *Botany* *94*(10), 967-973. <https://doi.org/10.1139/cjb-2016-0089>
- Kikuchi, S., and Osone, Y. (2021). Subspecies divergence and pronounced phylogenetic incongruence in the East-Asia-endemic shrub *Magnolia sieboldii*. *Annals of Botany*, *127*(1), 75-90. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa174>
- Lagomarsino, L.P., and Frost, L.A. (2020). The central role of taxonomy in the study of neotropical biodiversity¹. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *105*(3), 405-421. <https://doi.org/10.3417/2020615>
- López-Ramírez, L., Hernández-Vera, G., Galván-Hernández, D. M., Aguilar, P. O., Carranza-Aranda, A. S., Vázquez-García, J. A., and Sánchez-González, A. (2024). Structure, diversity, and genetic delimitation of two *Magnolia* species endemic to eastern Mexico. *Silvae Genética*, *73*, 35-47. <https://doi.org/10.2478/sg-2024-0005>
- Ma, J., Deng, S., Jia, Z., Sang, Z., Zhu, Z., Zhou, C., and Chen, F. (2020). Conservation and divergence of ancestral AGAMOUS/SEEDSTICK subfamily genes from the basal

angiosperm *Magnolia wufengensis*. *Tree Physiology*, 40(1), 90-107.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpz118>

Merckx, V. S. F. T. Hendriks, K. P. Beentjes, K. K. Mennes, C. B. Becking, L. E. Peijnenburg, K. T. C. A. Afendy, A. Arumugam, N. de Boer, H. Biun, A. Buang, M. Chen, P-P. Chung, A. Y.C. Dow, R. Feijen, F. A. A. Feijen, H. Feijen-van Soest, C. Geml, J. Geurts, R. Gravendeel, B. Hovenkamp, P. Imbun, P. Ipor, I. Janssens, S. B. Jocqué, M. Kappes, H. Khoo, E. Koomen, P. Lens, F. Majapun, R. J. Morgado, L. N. Neupane, S. Nieser, N. Pereira, J. T. Rahman, H. Sabran, S. Sawang, A. Schwallier, R. M. Shim, P-S. Smit, H. Sol, N. Spait, M. Stech, M. Stokvis, F. Sugau, J. B. Suleiman, M. Sumail, S. Thomas, D.C. van Tol, J. Tuh, F. Y. Y. Yahya, B. E. Nais, J. Repin, R. Lakim M., and Schilthuizen, M. (2015). Evolution of endemism on a young tropical mountain. *Nature* 524(7565), 347-350. <https://doi.org/10.1038/nature14949>

Miguel-Peñaloza, A., Pérez-Alquicira, J., and Rico, Y. (2023). Fine-scale genetic structure of *Magnolia iltisiana* in forest regeneration sites with a history of selective logging. *Botanical Sciences*, 101(3), 821-836. <https://doi.org/10.17129/botsci.3190>

Muñiz-Castro, M.Á., Castro-Félix, P., Carranza-Aranda, A.S., Vázquez-García, J.A., and Santerre, A. (2020). Population genetics, species boundaries, and conservation in the *Magnolia pacifica* species complex along a continentality and moisture gradient in western Mexico. *Botanical Sciences*, 98(3), 500-516. <https://doi.org/10.17129/botsci.2613>

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). (2010). *Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental—Especies nativas de México de flora y fauna silvestres—Categorías de riesgo y especificaciones para su*

inclusión, exclusión o cambio—Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación.

Padial, J. M., Miralles, A., De la Riva, I., and Vences, M. (2010). The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7(1), 16. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>

Petit, R. J., Duminil, J., Fineschi, S., Hampe, A., Salvini, D., and Vendramin, G. G. (2005). Invited review: comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear diversity in plant populations. *Molecular ecology*, 14(3), 689-701. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02410>

Poorter, L., Bongers, L., and Bongers, F. (2006). Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology*, 87(5), 1289-1301. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>

Reed, D.H. and Frankham, R. 2003. Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* 17(3), 230-237. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01236.x>

Rico, Y., León-Tapia, M. Á., Zurita-Solís, M., Rodríguez-Gómez, F. and Vásquez-Morales, S. G. (2021). Influence of Pleistocene climatic oscillations on the phylogeography and demographic history of endemic vulnerable trees (section *Magnolia*) of the Tropical Montane Cloud Forest in Mexico. *PeerJ*, 9, e12181. <https://doi.org/10.7717/peerj.12181>

Rodríguez, M. H., Testé, E., Veltjen, E., Delgado, J. Q., Bejerano, A. P., de la Cruz, M. V., and González-Torres, L.R. (2021). Effect of the landscape on functional and spatial connectivity in *Magnolia cubensis* (Magnoliaceae) in two mountain massifs of Cuba. *Conservation Genetics*, 22(6), 1051-1068. <https://doi.org/10.1007/s10592-021-01395-6>

Rouhan, G., and Gaudeul, M. (2021). Plant taxonomy: A historical perspective, current challenges, and perspectives. En G. Rouhan & M. Gaudeul (Eds.), *Molecular plant*

taxonomy: Methods and protocols (pp. 1–38). Humana Press. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-0997-2_1

Sánchez-González, A., Gutiérrez-Lozano, M., Yescas, R. D., Hernández-Álvarez, A. G., Ortega-Pena, A. S., and Vázquez-García, J. A. (2021). *Magnolia zoticla* (*Magnolia* sect. *Macrophylla*, Magnoliaceae): a new species from the southern Sierra Madre Oriental, México. *Phytotaxa*, 513(4), 271-281. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.513.4.1>

Sánchez-Velásquez, L.R., and Pineda-López, M.R. (2010). Comparative demographic analysis in contrasting environments of *Magnolia dealbata*: an endangered species from Mexico. *Population Ecology* 52, 201-210. <https://doi.org/10.1007/s10144-009-0170-9>

SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales), 2010. NOM-059-SEMARNAT-2010 de protección ambiental – especies nativas de México de flora y fauna silvestres –categorías de riesgo, especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio– lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre del 2010. Segunda sección, México. Disponible en: <https://dof.gob.mx/>. Consulta 27 de septiembre de 2021.

Sharma, A., Sharma, R., Pandey, C., and Chopra, V. (2022). eFlora: Future of plant taxonomy and conservation. *Ecology Environment & Conservation*, 28, S147-S152. <http://doi.org/10.53550/EEC.2022.v28i04s.021>

Testé, E., Hernández-Rodríguez, M., Veltjen, E., Bécquer, E. R., Rodríguez-Meno, A., Palmarola, A., and Robert, T. (2022). Integrating morphological and genetic limits in the taxonomic delimitation of the Cuban taxa of *Magnolia* subsect. *Talauma* (Magnoliaceae). *PhytoKeys*, 213, 35. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.213.85746>

Tiffney, B.H. 1985. Perspectives on the origin of the floristic similarity between Eastern Asia and Eastern North America. *Journal of the Arnold Arboretum* 66(2), 73-94.

- Vázquez-García J.A., Domínguez-Yescas R., Pedraza-Ruiz R., Sánchez-González A., and Muñiz-Castro M. A. (2015). *Magnolia rzedowskiana* (Magnoliaceae), a new species of section *Macrophylla* from the central Sierra Madre Oriental, Mexico. *Acta botánica mexicana* 112: 19-36. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm112.2015.1086>
- Vázquez-García, J. A., Domínguez Yescas, R., Luna-Vega, I., Rodríguez-Ramírez, E. C., and Rodríguez-Pérez, C. (2021). Corncob flower, *Magnolia mixteca* (*M. sect. Macrophylla*, Magnoliaceae) a new species endemic to the Alto Balsas Basin (Baja Mixteca), in the Pacific slopes of Oaxaca, Mexico. *Phytotaxa* 522(3). <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.522.3.3>.
- Veltjen, E. (2020). The Caribbean *Magnolia* species (Magnoliaceae): Assessment of the genetic diversity and the underlying evolutionary history. *Ghent University*.
- Wang, R., Xu, S., Zhang, Y., Wang, J., and Zhang, Z. (2014). Thermogenesis, flowering and the association with variation in floral odour attractants in *Magnolia sprengeri* (Magnoliaceae). PLoS ONE, 9(6), e99326. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099326>
- Wiegand, T., and Moloney, K. A. (2013). Handbook of spatial point-pattern analysis in ecology. *CRC press*.
- Wolfe, J. A. (1997). Relations of environmental change to angiosperm evolution during the late cretaceous and tertiary. En K. Iwatsuki and P. H. Raven (eds.). Evolution and Diversification of Land Plants. *Springer Japan*. pp. 269-290.
- Xiang, Q.T. Soltis, D.E. Soltis, P.S. Manchester, S.R. and Crawford, D. J. (2000). Timing the Eastern Asian – eastern North American floristic disjunction: molecular clock corroborates paleontological estimates. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 15(2), 462-472. <https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0756>

- Xiong, C., Singh, B.K., He, J.Z., Han, Y.L., Li, P.P., Wan, L.H., and Zhang, L. M. (2021). Plant developmental stage drives the differentiation in ecological role of the maize microbiome. *Microbiome*, *9*, 171. <https://doi.org/10.1186/s40168-021-01118-6>
- Zhou, T., Huang, X., Zhang, S., Wang, Y., Wang, Y., Liu, W., and Li, Z. (2021). Population demographic history of a rare and endangered tree *Magnolia sprengeri* Pamp. in east Asia revealed by molecular data and ecological niche analysis. *Forests*, *12*(7), 931. <https://doi.org/10.3390/f12070931>

CAPÍTULO II

ARTÍCULO 1:

Estructura, diversidad y delimitación

genética de dos especies de *Magnolia*

endémicas del oriente de México

(Structure, diversity, and genetic

delimitation of two *Magnolia* species

endemic to Eastern Mexico)

ARTÍCULO PUBLICADO

Structure, diversity, and genetic delimitation of two *Magnolia* species endemic to eastern Mexico

Liliana López-Ramírez¹, Gerardo Hernández-Vera², Dulce María Galván-Hernández¹, Pablo Octavio Aguilar¹, Ahtziri Socorro Carranza-Aranda², José Antonio Vázquez-García², Arturo Sánchez-González^{1*}

¹ Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Ciudad del Conocimiento, C.P. 42184, Carretera Pachuca-Tulancingo Km. 4.5, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.

² Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Departamento de Botánica y Zoología, Herbario IBUG, Universidad de Guadalajara, Carretera Guadalajara-Nogales Km. 15.5. Camino Ramón Padilla Sánchez 2100, Nextipac, 45110 Zapopán, Jalisco, México.

*Corresponding author: Arturo Sánchez-González, E-mail: arturos@uaeh.edu.mx

Abstract

In Mexico, *Magnolia* species of the section *Macrophylla* have been segregated based on phenotypic characteristics. However, the wide environmental variation throughout their distribution area in the eastern region of the country could be the main cause of the high degree of morphological variation among the taxa of this section. Therefore, it is necessary to carry out studies at the genetic level to confirm the taxonomic identity of these species. In the present study, the diversity and genetic structure of the populations of *Magnolia rzedowskiana* and *M. zoticla* were estimated using simple sequence repeat markers. We evaluated whether the taxonomic delimitation as independent species is consistent with their degree of genetic differentiation, comparing three regions of chloroplast DNA: trnH-psbA, ORF350, and rpl32-trnL. The DNA was obtained from four populations of the two species, which are distributed in the states of Hidalgo, Querétaro and San Luis Potosí. The populations presented intermediate–high genetic diversity ($H_e = 0.52–0.60$), limited gene flow ($Nm = 0.62$) and high genetic differentiation ($F_{st} = 0.288$), which may be related to their low density and strong geographic isolation, caused by the high degree of fragmentation of their habitat. The phylogenetic analysis and the genetic differentiation values indicate that each of the populations of the two *Magnolia* species analyzed behaves as an independent evolutionary unit, so the taxonomic delimitation of the three *M. rzedowskiana* populations must be reconsidered. The results obtained could be very useful for implementing management and conservation strategies for these populations in the short term.

Keywords: Chloroplast DNA, *Macrophylla* Section, *Magnoliaceae*, Molecular markers, Population genetics, Taxonomic delimitation

Introduction

The family Magnoliaceae includes about 330 species with distributions in temperate and tropical regions of America and Asia (Kim & Suh, 2013; Vázquez-García et al., 2015; Linsky et al., 2022). It is a group of great biological interest, due to its role in helping us understand how the first flowering plants emerged. In addition, magnolias have ecological and ethnobotanical importance for their food, medicinal, and ornamental uses (Fan et al., 2020; Linsky et al., 2022).

Wang et al. (2020) recognize 15 sections in the genus *Magnolia*, of which the *Macrophylla* section in particular has nine species, two distributed in Canada and the United States of America (Azuma et al., 2001; García-Morales et al., 2017), and seven in Mexico. In the last decade, new species of the section *Macrophylla* have been described for Mexico. From *Magnolia dealbata* Zucc. (with distribution restricted to the north of Oaxaca), six species were segregated, which are distributed along the eastern slopes of the country: *Magnolia vovidesii* A. Vázquez, Domínguez-Yescas & L. Carvajal in the center of Veracruz (Vázquez-García et al., 2013); *M. rzedowskiana* A. Vázquez, R. Domínguez & R. Pedraza in Hidalgo, Querétaro and San Luis Potosí (Vázquez-García et al., 2015); *M. nuevoleonensis* A. Vázquez & Domínguez-Yescas in Nuevo León (Vázquez-García et

DOI:10.2478/sg-2024-0004

edited by the Thünen Institute of Forest Genetics

al., 2016); *M. alejandrae* García-Mor. & Iamónico in Tamaulipas (García-Morales et al., 2017); *M. zoticitla* A.Sánchez-Gonz., Gutiérrez-Lozano & A. Vázquez in Hidalgo and Puebla (Sánchez-González et al., 2021); and *M. mixteca* A. Vázquez & Domínguez-Yescas in Oaxaca (Vázquez-García et al., 2021).

The seven species of this complex have been described and segregated based on phenotypic characteristics (general morphology) and their geographical distributions. However, variation in the environmental conditions in which they grow can affect the expression of phenotypic attributes and increase divergence due to plasticity (Coates et al., 2018). Therefore, it is necessary to carry out studies at the genetic level to confirm the taxonomic identity of the species (Chávez-Cortázar et al., 2021).

Magnolia species from the *Macrophylla* section are considered at risk of extinction (Gutiérrez-Lozano et al., 2020; Chávez-Cortázar et al., 2021), mainly due to changes in land use and the indiscriminate extraction of their flowers and fruits for use by the local population (Vázquez-García et al., 2015). A common pattern in *Magnolia* species worldwide is the reduction in population genetic variability, mainly due to habitat fragmentation and loss. The reduction in the size of their populations and reproductive (geographical) isolation has led to inbreeding and genetic drift processes (Tamaki et al., 2016; Galván-Hernández et al., 2020; Muñoz-Castro et al., 2020; Linsky et al., 2022; Gutiérrez-Lozano et al., 2023).

The use of microsatellite markers or simple sequence repeats (SSR) to estimate the structure and genetic diversity in *Magnolia* and other plant genera is widespread, due to the method's properties of codominance, high polymorphism, and reproducibility and efficiency, among others (Fan et al., 2020; Rico et al., 2021). Some representative studies include the following species: *M. stellata* in Japan (Tamaki et al., 2016); *M. officinalis* (Yu et al., 2011), and *M. wufengensis* (Chen et al., 2014) in China; and four more species from the *Talauma* section (Testé et al., 2022) in Cuba. In Mexico, molecular markers of this type have been used in *M. sharpii* in Chiapas and *M. schiedeana* in Veracruz (Newton et al., 2008), in *M. mexicana* in Puebla and Veracruz (Gutiérrez-Lozano et al., 2023), for the analysis of the *Magnolia pacifica* complex in Jalisco (Muñoz-Castro et al., 2020), and in five species of the *Macrophylla* section present in Mexico (Chávez-Cortázar et al., 2021).

Reliable taxonomic delimitation of species is essential in various areas of biology (ecology, biogeography, evolution, and systematics, among others), and for the development of management and conservation programs. In taxa with recent evolutionary divergence, their delimitation may be more complex, as is the case of several species complexes in *Magnolia*. DNA sequencing of different chloroplast and/or nuclear regions in several complexes of *Magnolia* species from America and Asia has enabled their taxonomic identity to be identified with greater certainty and hypotheses to be generated about their phylogenetic relationships and natural history (Budd et al., 2015; Tamaki et al., 2018; Rico et al., 2021; Testé et al., 2022).

Using microsatellite markers, Chávez-Cortázar et al. (2021) carried out a study of five of the seven species of the *Macrophylla* section that are distributed in Mexico, with the purpose

of determining whether the taxonomic delimitation carried out based on basic morphological characters coincided with the data obtained at the genetic level. However, their results were not conclusive, due to a limited number of samples and markers, so they consider that it is important to use more appropriate molecular markers (genetic sequences of chloroplasts and nucleus) and a more complete sampling that covers the entire range of distribution of species, to elucidate the number of existing taxonomic units. Testé et al. (2022) suggest that the most appropriate strategy to distinguish between *Magnolia* taxa can be developed by integrating different disciplines such as biogeography, ecology, morphology and molecular biology.

The species *Magnolia rzedowskiana* and *M. zoticitla* present temporary reproductive isolation, despite their geographical proximity, so it is likely that their evolutionary divergence is recent. Analyses of variation in ecological, phenological, morphological (Vázquez-García et al., 2016; Gutiérrez-Lozano et al., 2020; Sánchez-González et al., 2022), and anatomical characteristics (Cuapio-Hernández, 2022) have enabled the populations of the two species to be clearly differentiated from each other. However, it is important to corroborate their taxonomic identity with studies at the genetic level, as a direct source of information on processes related to speciation. Genetic variation is completely heritable, unlike phenotypic variation, which has an environmental component (Coates et al., 2018).

Therefore, the objectives of the present study were the following: 1) to analyze, based on SSR markers, the structure and genetic diversity of the populations of *M. rzedowskiana* and *M. zoticitla* throughout their geographical distribution area; 2) to estimate a relationship between genetic distance and geographic distance between populations if it exists; that is, the effect of variation in local environmental conditions with distance; and 3) to evaluate whether the separation between the two taxa, defined in previous studies based on morphological, anatomical, geographical, and phenological differences, is consistent with the degree of genetic differentiation of the populations, using three regions of chloroplast DNA as markers. The results obtained could be very useful for implementing appropriate management and conservation strategies in the two *Magnolia* species in the short term.

Material and methods

Study area

The populations of *M. rzedowskiana* and *M. zoticitla* are distributed in the cloud forest (CF) of the Sierra Madre Oriental (Figure 1). The climate in the study area is temperate with rain all year round C (f), with the presence of fog, so the degree of humidity is high, ranging between 55 and 65 %. The average annual temperature ranges between 17.1 and 20.7 °C and the total annual precipitation is between 1,048 and 2,385 mm. The elevational distribution interval of the CF varies from 600 to 2,500 m (Rosas et al., 2019), but the populations analyzed are distributed between 1,364 and 1,914 m asl. The localities

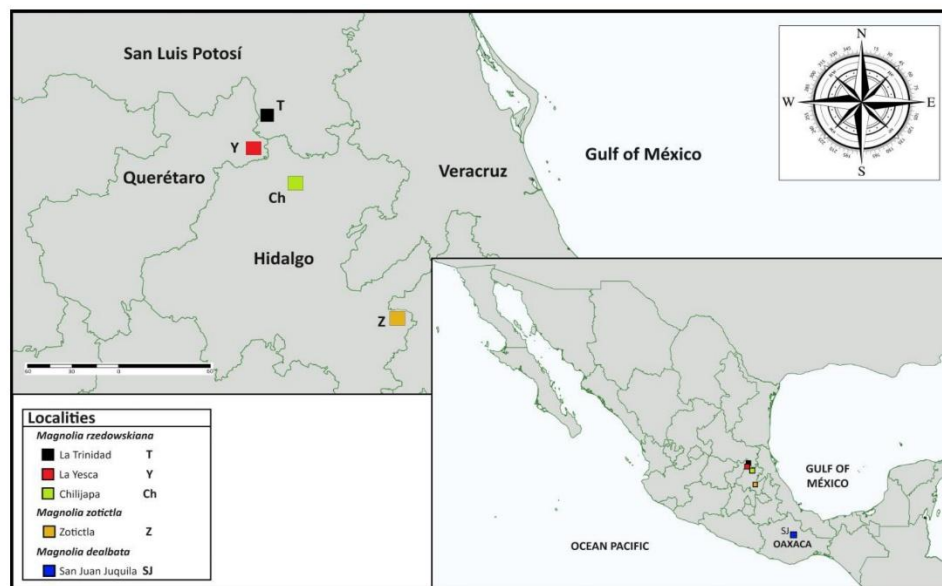


Figure 1
Distribution map of natural populations of *M. rzedowskiana* and *M. zotictla* species in Mexico

Table 1
Geographic data of the localities where leaf samples of the three *Magnolia* species were collected. The species *M. dealbata* was included in the analysis only as a reference or external group.

Locality	Municipality	State	Latitude	Longitude	Elevation (m)
<i>Magnolia rzedowskiana</i>					
1. Chilijapa (Ch)	Tepehuacán de Guerrero	Hidalgo	21° 0.275'N	98° 51.780'W	1364
2. La Yesca (Y)	Landa de Matamoros	Querétaro	21° 13.058'N	99° 7.949'W	1716
3. La Trinidad (T)	Xilitla	San Luis Potosí	21° 24.656'N	99° 4.229'W	1914
<i>Magnolia zotictla</i>					
4. Zotictla (Z)	Acaxochitlán	Hidalgo	20° 13.519'N	98° 9.867'W	1743
<i>Magnolia dealbata</i>					
5. San Juan (SJ)	San Juan	Oaxaca	17° 20.427'N	96° 17.813'W	1672

where the populations of *M. rzedowskiana* are distributed are 1. Chilijapa (Tepehuacán de Guerrero), Hidalgo; 2. La Yesca (Landa de Matamoros), Querétaro; and 3. La Trinidad (Xilitla), San Luis Potosí. The population of *M. zotictla* is found in 4. Zotictla (Acaxochitlán), Hidalgo (Figure 1, Table 1).

During July and August 2022, leaf tissue was collected from 10 to 30 trees per location, depending on the size of the population and the distance between individuals, since in some sites they had a grouped distribution. For the collection of leaf samples, the average distance between sampled trees was at least 50 m, to avoid inbreeding effects. The samples obtained were placed in plastic bags to which silica beads were added for drying and they were stored in a freezer at $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ until they were processed in the laboratory. Additionally, leaf

tissue samples were obtained from 15 individuals from a population of *Magnolia dealbata*, which is distributed in San Juan Juquila Vijanos, Oaxaca, Mexico, in order to have an external group of the *Macrophylla* section as a reference in the analysis.

DNA extraction and microsatellite amplification

To obtain DNA, the method of Doyle and Doyle (1987) was used, with some modifications, namely the use of liquid nitrogen to macerate the tissue, CTAB 2 \times -PVP extraction buffer (100 mM Tris-HCl pH 8.0, 1.4 M NaCl, 20 mM EDTA, 2 % hexadecyltrimethylammonium bromide, 0.5 % polyvinylpyrrolidone) with 0.2 % 2- β -mercaptoethanol, and the use of phenol: chloroform:isoamyl (25:24:1) to separate DNA from the rest of the cellular components. The microsatellites were amplified

Table 2
Molecular markers used in the genetic analysis of the three *Magnolia* species. aT: alignment temperature in °C, bp: base pairs.

Sequence	Marker (5'-3')	aT (°C)	bp
M6D3	ACA TGG ATA GTC GTT GGA TA ACC CCA CTG AAG ACA AAC AT	57	85-130
M6D8	CGA GTG GCA TTT CCG TAA TA GAA CCT GGC GCA CCG TAG TC	64	130-160
M6D4	CAC CGT ACC CTA TCA GAA CC ATT TTC AGC ATC ATC AGT TG	53	120-180
M6D1	ACT GGA GCA GTG CCT GGA TA TCG CAA CTG CGT GTT CTC AT	55	80-140
M10D3	GTC TAG TGA GCC GCA AAT GG GTG AAC AGC TTT CTT GTG AA	52	190-220
M6D10	CGA CGA CGA AAC TAC TAA CA TTA AGT TGA GGT GGA ATG AC	55	135-180
M10D8	AGC CCT CTA TAC ACG CAC ACA T CGG AGC TAC AAG GAG CAG AAT A	55	200-310
M15D5	GAT CGT TGC TGG CTC GC GCC GCC TGG ATT ATG AA	54	100-110

with eight primers (SSR, Table 2) developed by Isagi et al. (1999). The mixture for the polymerase chain reaction (PCR) was 1.14 µl of DNA (50 ng/µl), 1.6 µl of PCR buffer (1x), 1.44 µl of MgCl₂ (4.5 mM), 0.16 µl of dNTPs (0.2 mM), 0.64 µl of forward and 0.64 µl of reverse primer (2 µM each), 2.28 µl of sterile double distilled water and 0.1 µl of Taq polymerase (0.2 U, PROMEGA), for a final volume of 8 µl. Amplification was carried out in a gradient thermo cycler (Arktik, Thermo Scientific) with initial denaturation 95 °C for 5 min; 35 cycles starting at 95 °C for 55 seconds, 55 seconds at the alignment temperature of each marker, 50 seconds of extension at 72 °C, and a final extension at 72 °C for 6 min. Amplified samples were separated on 15 % acrylamide gels (acrylamide/bisacrylamide 19:1, 40 % solution, Sigma Aldrich) on 1× TBE buffer at 90 volts for 1.5 hours, stained with 1 % ethidium bromide solution, and visualized in a UVP transilluminator.

Analysis of data. With the Gel Analyzer program (Lazar and Lazar, 2010), the size of the bands was recorded to generate a matrix with the number of base pairs per allele, with which the following variation indicators were estimated: average number of alleles per locus (Na), effective number of alleles per locus (Ne), percentage of polymorphisms (%P), observed heterozygosity (Ho), expected heterozygosity (He), Shannon index (I), and fixation coefficient (f). In addition, the following complementary analyses were performed: analysis of molecular variance (AMOVA), and the significance levels were tested with 999 permutations to estimate differences between populations; Hardy-Weinberg equilibrium test (HWE) in each of the populations, applying the chi-square test; estimation of Nei's genetic distances (Nei et al., 1983), with which a neighbor-joining dendrogram was created with a 500-step bootstrap to establish group assignment; and the number of migrants per generation (Nm) was calculated from the paired Fst values, using the Bonferroni correction for the p value. All these analyses were carried out with the GenAlEx program, v.641 (Peakall and Smouse, 2006).

In addition to differences based on Nei distance values, genetic structure was determined by two complementary methods. First, a Bayesian assignment analysis was carried out, which estimates the probability that an individual is included in a particular genotype within the population of origin, considering K genotypes (from 2 to 10). For this, the STRUCTURE program (Pritchard et al., 2000) was used, with an iteration of 50,000 chains and 50,000 bootstrap resamplings; the analysis was repeated 10 times to establish a confidence interval. To select and visualize the number of genotypic groups between populations, the ΔK value was calculated by the method of Evanno et al. (2005), which enables the model with the maximum rate of change of ln Pr (X|K) to be found. This was done with the STRUCTURE SELECTOR web server (Li and Liu, 2018). The second approach uses an integrated and linear differentiation measure, established from a multivariate correlational model, where each marker constitutes a variable to generate a principal component analysis. Subsequently, each component is considered a new linear-orthogonal variable, useful as a basis for estimating the degree of differentiation through a discriminant function analysis of principal components (DFAPC). The variation in the data is independent of the origin, and unlike the Nei distances, this analysis considers all the alleles. Finally, a Mantel test was performed to determine if there is a significant correlation between the genetic distances of Nei (Nei et al., 1983) and the geographical distances between populations. The paired geographic distances between population were obtained using the Google Earth Pro application from the geospatial position registered with eTrex Garmin GPS. The procedure was carried out with the STATISTICA program v. 10 (StatSoft, Inc., 2011).

DNA extraction and amplification of three chloroplast regions

Two fresh young leaves, free of visible damage, were collected from five individuals per population (Table 1). Three

chloroplast genomic regions were amplified; trnH-psbA, ORF350 and rpl32-trnL, which have been reported to have high percentages of variable and informative sites both for plants in general, and for the Magnoliaceae family specifically (Kim & Suh, 2013). PCR reactions included the following reagents: buffer (NH₄)₂SO₄ (1×), MgCl₂ (5 mM), dNTPs (0.2 mM), primers (0.1–0.2 μM), Taq polymerase (0.5 U) and 3–6 μL of DNA in a final volume of 25 μL. The primers (Table 3) were selected based on three studies on Magnoliaceae (Azuma et al., 1999; Kim et al., 2001; Azuma et al., 2011). PCR cycles were carried out in a T100 Thermal Cycler Bio-RAD thermocycler; the thermal profile data for the amplified regions is included in a table as supplementary material. The quantity and quality of the PCR products were qualitatively evaluated by electrophoresis in 2 % agarose gels (125 V for 45 min) and were subsequently sent to the University of Arizona (University of Arizona Genetics Core) in the United States of America, where they were purified and sequenced in the “forward” direction using the Sanger technique.

Sequence alignment and phylogenetic analyses

The sequences obtained were visualized and edited using the programs FinchTV v1.4.0 (<http://www.geospiza.com>), Bioedit v7.0.5.3 (Hall, 1999), and PhyDE v0.9971 (Müller et al., 2010). They were subsequently aligned using the MUSCLE algorithm implemented in Jalview v2.4 (Waterhouse et al., 2009). Once the sequences were aligned, the jModelTest2 v2.1.9 program (Darriba et al., 2012) was used to select the nucleotide substitution models that best fit the data using the Bayesian (BIC) and Akaike information criteria (AIC).

In addition to the sequences generated in the present study, GenBank sequences from the work of Azuma et al. (2011) and Kim & Suh (2013) were included. The phylogenetic tree was reconstructed with Bayesian inference (BI) using the MrBayes v3.2.7 program (Ronquist et al., 2012); a matrix was constructed with the sequences of the three concatenated genomic regions for each of the individuals using the substitution model that best fit each partition. The parameters used were two simultaneous analyses of 15,000,000 generations with four Monte Carlo Markov chains (MCMC) each and a heating parameter of 0.20. The sampling frequency was every 5000 generations, discarding the first 25 % of the generated tree samples and parameter values (burn-in). In the end, the main statistics were evaluated in Tracer v1.7.1 (Rambaut et al., 2018), corroborating the convergence and stationarity of the Markov chains. The majority rule (50 %) consensus tree was visualized in FigTree v1.4.3 (Rambaut, 2016). Additionally, another phylogenetic reconstruction was carried out using maximum likelihood (ML) with the RAxML v8.2.10 program (Stamatakis, 2014) using the same matrix of concatenated sequences as in the Bayesian analysis, indicating the number of partitions. The model used independently for each partition was GTRGAMMA, which is the only model that implements RAxML; 1000 searches for the best tree with maximum likelihood and 1000 bootstrap replications were carried out.

Results

Genetic diversity

Eight microsatellite markers were analyzed in samples from 60 individuals of *M. rzedowskiana* from three localities, and 10 individuals of *M. zoticla* from the only known locality for the species. Both species are distributed in the cloud forest of the Sierra Madre Oriental. Additionally, 15 individuals of *M. dealbata*, a species of the *Macrophylla* section, with well-defined taxonomic identity, obtained from the population of San Juan Juquila Vijanos in the state of Oaxaca, were included in the analysis as a reference or external group (Table 4).

The average number and effective number of alleles per locus ranged from 3.37 to 4.12 and 2.25 to 2.85 respectively in the five populations of the three *Magnolia* species. The population with the highest number of effective alleles was La Trinidad, San Luis Potosí (Ne = 2.85), followed by Zoticla (Hidalgo), Chilijapa (Hidalgo) and La Yesca (Querétaro). The same pattern occurred with the values of the Shannon index (Table 4). The populations of La Trinidad, La Yesca and Zoticla presented 100 % polymorphism, and the populations of Chilijapa and San Juan Juquila Vijanos (*M. dealbata*) 87.5 %. The observed heterozygosity values were relatively similar in the *M. rzedowskiana* (0.43–0.64) and *M. zoticla* (0.57) populations, but a lower value (0.39) was estimated in the *M. dealbata* population. The population of Chilijapa presented the highest values of heterozygosity (Ho = 0.64 ± 0.13).

The highest values of the inbreeding coefficient (Fis) were found in the populations of *M. dealbata* (Fis = 0.24 ± 0.17) and *M. rzedowskiana* at La Yesca (Fis = 0.19 ± 0.23). The Fis value of *M. zoticla* was low (0.08 ± 0.19) compared to that estimated in the Chilijapa population (*M. rzedowskiana*), which presents exogamy (Fis = –0.23 ± 0.19). The analysis of molecular variance (AMOVA) shows statistically significant differences between the analyzed populations (Fst = 0.288, p < 0.001). Genetic differentiation within and between populations was 71.2 % and 28.8 %, respectively; gene flow was less than 1 (Nm = 0.62).

The chi-square test results ($\chi^2 = 21.12 \pm 21.77$, p < 0.001) suggest that the analyzed populations are not in Hardy-Weinberg equilibrium. This is because the observed allelic frequencies differ from the expected frequencies. Additionally, each population shows a different amount of disequilibrium loci. Specifically, La Yesca has all loci in disequilibrium, Chilijapa and La Trinidad have four, *M. zoticla* has three, and *M. dealbata* has three. The La Trinidad and Zoticla populations (Table 5) presented the lowest differentiation coefficient (Fst = 0.10), the highest number of migrants per generation (Nm = 2.289), and therefore the lowest genetic distance (0.19). The populations with the lowest number of migrants per generation and the highest genetic distance were Chilijapa versus San Juan Juquila Vijanos (0.48, 0.34), Chilijapa versus La Yesca (0.45, 0.36) and Zoticla versus La Yesca (0.54, 0.32). The correlation between Nei's genetic distances and geographical distances was not significant ($\chi^2 = 0.429$, $r^2 = 0.1092$, p = 0.512), indicating that there is insufficient evidence to support the presence of an isolation by distance model.

The Bayesian assignment analysis indicates that there are five genetic groups ($K=5$, Figure 2), differentially distributed among the populations, with three exclusive groups in *M. rzedowskiana* and one in *M. dealbata*. The population of *M. rzedowskiana* from La Yesca (Landa de Matamoros, Querétaro) presented two genetic groups, one shared with the population of La Trinidad and one that is independent. The population of Chilijapa (Tepehuacán de Guerrero, Hidalgo), which has a particular genetic conformation, showed greater similarity with the population of *M. zotictla* (Zotictla, Acaxochitlán, Hidalgo) than with the others. The population of La Trinidad (*M. rzedowskiana*) contains four of the five genetic groups present in the three species (Figure 2) but is genetically closer to the populations of La Yesca (*M. rzedowskiana*) and *M. zotictla*.

The results of the DFAPC ($F(16,65): > 3.52; P < 0.001$) generally agree with the results obtained in the Bayesian assignment analysis and in the neighbor-joining analysis: the population of La Trinidad (Xilitla) is genetically related to the populations of Chilijapa and La Yesca (*Magnolia rzedowskiana*) and to the population of *M. zotictla*. Individuals from the populations of *M. rzedowskiana* from La Yesca and *M. dealbata* from San Juan Juquila Vijanos (Oaxaca) appear in the scatter diagram as groups partially or as completely independent from the others, respectively (Figure 3).

The final matrix of concatenated sequences included 23 of the 25 sequences obtained, since those that lacked information for one or more genomic regions were excluded. The substitution models that were chosen, as they presented the best fit with the data, were HKY+G for psbA-trnH and ORF350, and HKY for rpl32-trnL. The majority consensus tree resulting from the Bayesian inference analysis and the best tree with maximum likelihood were very similar in topology, so only the Bayesian inference tree is shown, including bootstrap values $\geq 70\%$ from the maximum likelihood analysis (Figure 4).

The genetic sequences of the *Macrophylla* section specimens analyzed formed a clade with support values of 1 for posterior probability (PP) and 88% for bootstrap (BS, node A). The analysis recovered three clades with relatively high support values (Figure 4). The first is made up of sequences of *M. rzedowskiana* specimens from the population of La Trinidad (San Luis Potosí), the second by sequences of specimens of *M. rzedowskiana* from La Yesca (Querétaro), and the third contains sequences of specimens of *M. rzedowskiana* (population of Chilijapa, Hidalgo) and *M. zotictla* (Zotictla, Hidalgo). However, within this group two independent subgroups were formed, according to the species to which they belong.

Discussion

Genetic diversity

Genetic diversity is essential for populations to be able to adapt to changes in environmental conditions (climate change, pests, habitat fragmentation, or disturbances, among others). Preserving the genetic diversity of a species can increase its

chances of surviving over time (Fan et al., 2020; Chung et al., 2023), which is why genetic diversity is a good indicator of adaptive potential.

In the present study, the populations of the three *Magnolia* species exhibited intermediate genetic diversity values ($He=0.52-0.60$), compared to those estimated in other species of the genus. For example, they are higher than those calculated in *Michelia (Magnolia) coriacea* ($He=0.429-0.498$, Zhao et al., 2012), in *Magnolia wufengensis* ($He=0.145-0.286$; Wang et al., 2017) and in *M. patungensis* ($He=0.228-0.376$, Fan et al., 2020) in China; similar to those estimated in five species from the *Talauma* section in Mexico ($He=0.52-0.68$, Aldaba-Núñez et al., 2021), in nine species of magnolias from the Neotropics ($He=0.458-0.712$; Veltjen et al., 2019), in *Magnolia mexicana* in Mexico ($He=0.46-0.70$, Gutiérrez Lozano et al., 2023); and lower than the values obtained in *Magnolia kobus* in Japan ($He=0.723$, Tamaki et al., 2016), in *M. acuminata* from the United States of America and Canada ($He=0.828-0.899$, Budd et al., 2015) and in *Michelia (Magnolia) shiluensis* in China ($He=0.650-0.825$, Deng et al., 2020).

The wide variation in genetic diversity values in *Magnolia* has been attributed to various causes, although it is generally considered that species with narrow distribution tend to have lower genetic diversity than those with wide distribution (Fan et al., 2020; Aldaba-Núñez et al., 2021). In addition, species with small populations and that develop in fragmented habitats due to natural and/or anthropogenic causes are expected to present low genetic diversity (Wang et al., 2018; Fan et al., 2020). However, in the populations of *M. rzedowskiana* and *M. zotictla*, intermediate to high genetic diversity values were obtained, even though their populations, small and isolated from each other, are characterized by their restricted distributions and highly fragmented habitat (Vázquez-García et al., 2015; Gutiérrez-Lozano et al., 2020, Sánchez-González et al., 2021).

According to Zhao et al. (2012), some plant species can maintain high genetic diversity because their populations tend to be small and isolated naturally, or because of a recent reduction in the size of their populations. In this case, the surviving individuals are representative samples of larger populations that existed in the past (Wang et al., 2020; Chávez-Cortázar et al., 2021). Budd et al. (2015) and Fan et al. (2020) note that long generation times in tree species can cushion the adverse effects (genetic erosion) caused by recent modification of their environment, so it is likely that the longevity of individuals of *M. rzedowskiana* and *M. zotictla* is related to the estimated intermediate-high levels of genetic diversity.

In Mexico, the cloud forest, habitat of both *Magnolia* species, is an ecosystem with high biodiversity, but also with a high degree of fragmentation, mainly due to changes in land use, which is why it is considered at risk (Rosas et al., 2019). For the reasons mentioned above, although the genetic diversity values of the populations are "adequate," they could decrease drastically in subsequent generations if destruction of the CF continues due to human activities. The value of the inbreeding coefficient in the *M. rzedowskiana* populations ($F_{is} > 0.19$) indicates processes of genetic drift or intense reproduction within

Table 3
Primers used for each of the amplified chloroplast genomic regions.

Name	Sequence (5'-3')	Reference
ORF350F	GTGACAAATGCAATTATTCA	Kim et al. (2001)
ORF350R	TTAGTCAACATTATCTCTTTTCG	
trnH-psbAF	CGCATGGTGGATTCAACAATC	Azuma et al. (1999)
trnH-psbAR	AGACCTAGCTGCTATCGAAG	
rpl32-tmLF	CTGCTTCTTAAGAGCAGCGT	Azuma et al. (2011)
rpl32-tmLR	GGATCCCCTTAGTTCGATA	

Table 4
Genetic diversity values in populations of *Magnolia dealbata*, *M. rzedowskiana* and *M. zotictla*. N: number of individuals, Na: average alleles per locus, Ne: effective number of alleles per locus, % P: percentage of polymorphism, I: Shannon index, Ho: observed heterozygosity, He: expected heterozygosity, Fis: Fixation index, SE: standard error.

Locality	N	Na±SE	Ne±SE	% p	I±SE	Ho±SE	He±SE	Fis±SE
<i>Magnolia rzedowskiana</i>								
1. Chilijapa	10	3.37 ± 0.65	2.69 ± 0.52	87.5	0.94 ± 0.19	0.64 ± 0.13	0.53 ± 0.08	-0.23 ± 0.19
2. La Yesca	30	3.87 ± 0.61	2.25 ± 0.20	100	0.93 ± 0.10	0.43 ± 0.12	0.53 ± 0.04	0.19 ± 0.23
3. La Trinidad	20	4.12 ± 0.66	2.85 ± 0.53	100	1.06 ± 0.17	0.50 ± 0.1	0.56 ± 0.07	0.19 ± 0.14
<i>Magnolia zotictla</i>								
4. Zotictla	10	3.62 ± 0.56	2.72 ± 0.32	100	1.05 ± 0.11	0.57 ± 0.12	0.60 ± 0.03	0.08 ± 0.19
<i>Magnolia dealbata</i>								
5. San Juan	15	3.62 ± 0.65	2.55 ± 0.4	87.5	0.96 ± 0.19	0.39 ± 0.12	0.52 ± 0.08	0.24 ± 0.17

Table 5
Number of migrants per generation (Nm: upper diagonal), and fixation index (Fst: lower diagonal of the matrix) among the populations of the three species of magnolias analyzed. *P<0.001.

Locality/ population	<i>Magnolia rzedowskiana</i>			<i>M. zotictla</i>	<i>M. dealbata</i>
	La Trinidad	La Yesca	Chilijapa	Zotictla	San Juan
La Trinidad	-	0.71	0.60	2.29	0.59
La Yesca	0.26*	-	0.45	0.54	0.54
Chilijapa	0.30*	0.36*	-	0.81	0.48
Zotictla	0.10*	0.32*	0.24	-	0.67
San Juan	0.30*	0.32*	0.34*	0.27*	-

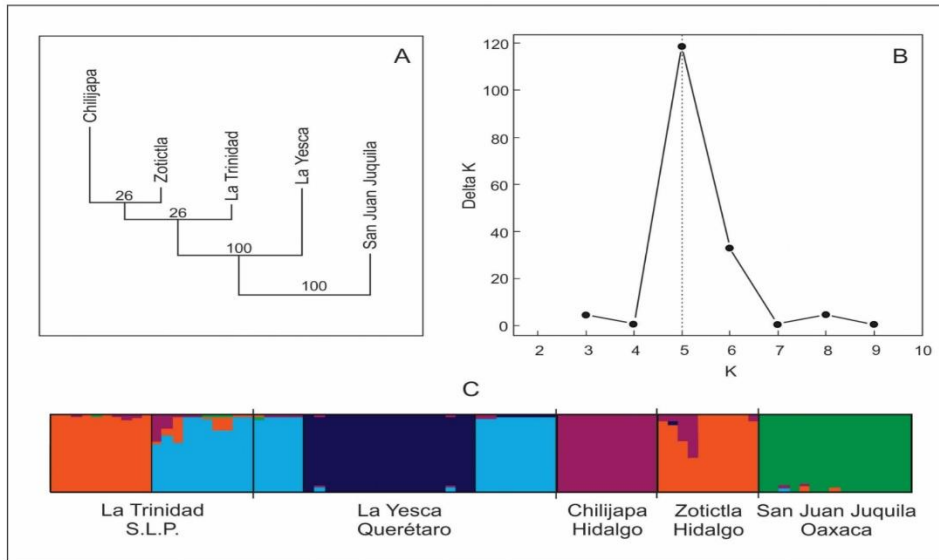


Figure 2
A. Neighbor-joining dendrogram. B. Estimated number of genetic groups (K), derived from STRUCTURE clustering analysis. C. Population genetic groups obtained with K=5.

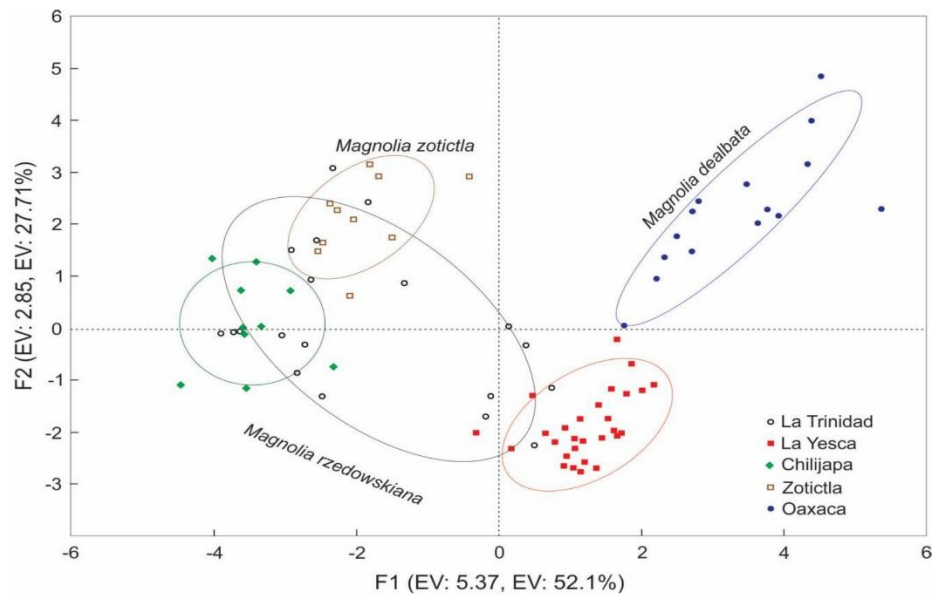


Figure 3
Discriminant function analysis of principal components (DFAPC) of genetic distances of the populations of *Magnolia dealbata*, *M. rzedowskiana*, and *M. zotictla*. F: Discriminant function, EV: Explained variance.

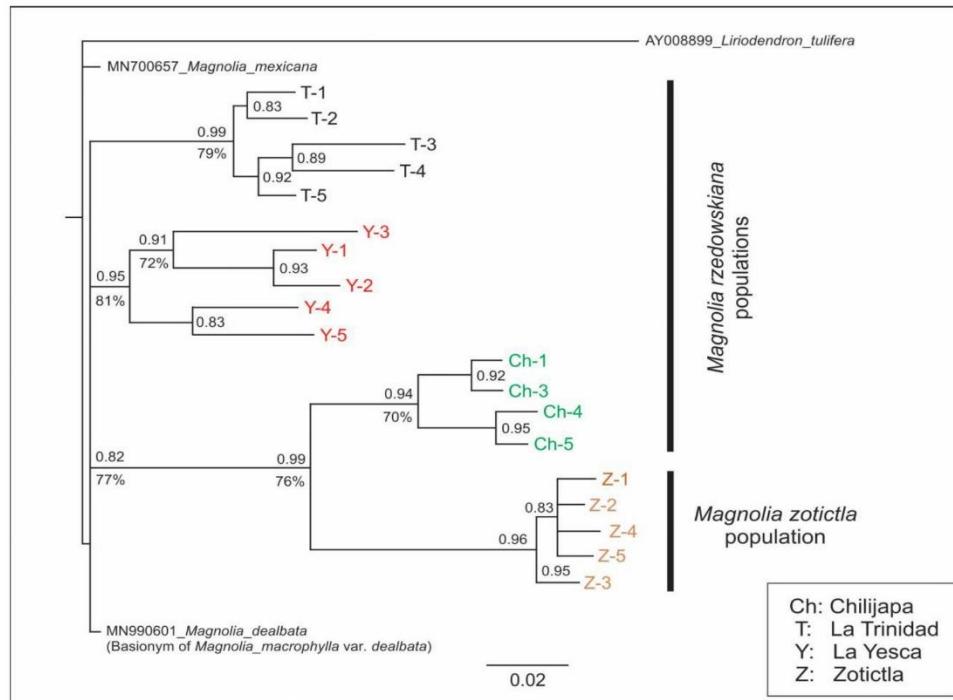


Figure 4
50 % majority consensus Bayesian phylogenetic tree inferred from sequences of three chloroplast genomic regions (trnH-psbA, ORF350, and rpl32-trnL). Posterior probability values are indicated at the nodes. Bootstrap values ≥ 70 % probability are also included.

them (unlike the *M. zotictla* population, $F_{is} = 0.018$), which could be the result of the decrease in gene flow due to the high degree of fragmentation of its habitat (Coates et al., 2018; Wang et al., 2018; Fan et al., 2020). *Magnolia* flowers are pollinated by beetles (Coleoptera), which favors cross-fertilization. However, there is evidence of inbreeding in several species of the genus through geitonogamy, with limited pollen dispersal mechanisms (Chávez-Cortázar et al., 2021; Hernández-Vera et al., 2021). In *M. rzedowskiana*, limited gene flow may be related to geitonogamy and reproduction between related individuals due to low density within isolated populations.

Genetic structure

Genetic structure is related to the distribution of genetic diversity within and between populations (Wang et al., 2018), and is determined mainly by environmental conditions and by micro-evolutionary processes such as selection, recombination, mutation, and gene flow (Veltjen et al., 2019; Teste et al., 2022). Gene flow and genetic differentiation coefficient are

negatively correlated. Gene flow prevents genetic independence of populations and typically unifies variation (Wang et al., 2020). The value of the differentiation coefficient ($F_{st} = 0.288$) indicates that there is high divergence between the populations of the two species. In addition to this, the low number of migrant individuals per generation ($N_m = 0.62$) confirms that populations behave as independent evolutionary units and indicates that the presence of bottlenecks, genetic drift, inbreeding, and/or limited genetic flow may be the cause of high differentiation (Frankham et al., 2015; Tamaki et al., 2018; Wang et al., 2018). The values of F_{st} and N_m support, partially, the taxonomic delimitation of the analyzed species. The low density and geographical isolation between populations, caused by disturbance and fragmentation of the habitat in which they grow (Gutiérrez-Lozano et al., 2020; Sánchez-González et al., 2021), could be related to the strong genetic structure (Fan et al., 2020), except between the populations of La Trinidad (*M. rzedowskiana*) and Zotictla (*M. zotictla*), which have low differentiation values ($N_m = 2.29$, $F_{st} > 0.10$), probably because they share a recent common ancestor.

In the present study, Bayesian analysis divided the populations into five groups or lineages, with different combinations of genetic information. These results were complementary to those obtained from the neighbor-joining classification, and with the DAFPC. The genetic structure found with these analyses is related, in general, to the demographic characteristics of the populations and their taxonomic identity. In the population of *M. rzedowskiana* from La Trinidad, which grows in ideal environmental conditions (little disturbance from human activity) and has a high density of individuals, four of the five genetic groups are present, although only two of them are well represented. This suggests that the La Trinidad population holds more diversity, and coincides with the biogeographic origin of the group (Azuma et al., 2001; García-Morales et al., 2017). The other two populations of *M. rzedowskiana* (Chilijapa and La Yesca) share little genetic information with each other, but each of them is related to the La Trinidad population. As expected, the *M. dealbata* population (outgroup) has unique genetic information, which clearly differentiates it from the other two species of the *Macrophylla* section (Azuma et al., 2001; Chávez-Cortázar et al., 2021).

On the other hand, the simplest interpretation of the genetic relationship between the populations of *M. rzedowskiana* (La Trinidad and Chilijapa) and *M. zotictla* (Zotictla) is that they share a recent common ancestor (Veltjen et al., 2019; Teste et al., 2022); although alternatively it could also be interpreted as a discrepancy caused by the different levels of heterozygosity in the populations examined (Zhao et al., 2012). High genetic differentiation would be expected between these two populations, because the possibility of genetic exchange is very low due to the wide geographical distance that separates them and because they have a wide gap in their flowering periods (Gutiérrez-Lozano et al., 2020; Sánchez-González et al., 2021). In addition, it is common in several *Magnolia* species that pollen and seed dispersal mechanisms are limited, and that the probability of seedling survival is low (Fan et al., 2020; Muñiz-Castro et al., 2020; Chávez-Cortázar et al., 2021; Zhou et al., 2021). It is postulated that allopatric speciation has been the main cause of the diversification of the *Magnolia* genus in the Neotropics (Vázquez-García et al., 2016), so the genetic relationship between *M. rzedowskiana* and *M. zotictla* could be the result of a shared ancestral polymorphism, due to its recent diversification, as suggested by Teste et al. (2022), to explain the genetic structure in some species of the *Talauma* section.

Chávez-Cortázar et al. (2021) evaluated the diversity and genetic structure of six populations of *M. rzedowskiana*. However, their results differ from those obtained in the present study, perhaps because they used different microsatellite markers. For example, H_e values in the populations they analyzed ranged between 0.10 and 0.70 versus 0.53–0.56 (present study); and F_{is} values between -0.08 and 0.75 , a very wide range of variation within the populations, versus -0.23 – 0.19 (present study), which indicates greater homogeneity between individuals within populations. Zhao et al. (2012) state that it is common to find contrasting results of this type with different molecular markers because the specificity of each marker is of great relevance in the detection of polymorphisms. In addition,

there are other differences in the analyses carried out in the two studies. Chávez-Cortázar et al. (2021) used leaf samples from only 10 individuals, drawn from small populations (<100 individuals), so the individuals are likely to be closely related. In contrast, in the present study the density was higher; more than 300 trees per population (except Chilijapa, with around 70 trees), and the samples were collected from individuals far apart from each other (at least 50 m) to avoid the effect of inbreeding (Muñiz-Castro et al., 2020; Gutiérrez-Lozano et al., 2023). It is also important to consider the probable presence of null alleles in microsatellite markers used, which can lead to underestimation of genetic diversity values as well as biased interpretations of population structure (Muñiz-Castro et al., 2020).

Phylogenetic analysis

In the phylogenetic analysis, a pattern of genetic differentiation similar to that obtained through the use of microsatellite markers was observed, in which the populations are each recovered as independent groups or lineages. The populations of Chilijapa (*M. rzedowskiana*) and Zotictla (*M. zotictla*) formed a monophyletic group ($PP = 0.99$, 76 %); however, within this clade two independent subgroups or lineages were recovered, which correspond to the two species, suggesting that they were genetically connected in the past but that they are currently in the process of speciation along a north–south geographic gradient. *M. zotictla*, being a peripheral population at the extreme south, has become more differentiated from the populations of *M. rzedowskiana* located in the extreme north (Budd et al., 2015). As speciation is typically a process that progresses over long time scales on a population–species continuum (Coates et al., 2018), it is likely that each of the *Magnolia* populations, once it was reproductively isolated, would have been subjected to different selection pressures that were more contrasting at the extremes of their distributions.

Chávez-Cortázar et al. (2021) have suggested using, in addition to microsatellites, other morphological and molecular markers (nuclear and chloroplast genetic sequences), and including samples from populations throughout the species' distribution ranges to elucidate the number of taxonomic units in the *Macrophylla* section. In line with this comprehensive approach, Rico et al. (2021) and Teste et al. (2022) state that to achieve a precise delimitation of the *Magnolia* taxa of the *Magnolia* and *Talauma* sections, it is necessary to achieve a certain degree of understanding of the evolutionary processes involved in their differentiation. This can be achieved through ecological, morphological, and molecular studies in their distribution area, as was done in the present work.

To date, only in *M. rzedowskiana* and *M. zotictla* (species of the *Macrophylla* section that are distributed in Mexico) have quantitative studies been carried out on morphological (Gutiérrez-Lozano et al., 2020) and anatomical variation (Cuapio-Hernández, 2022) at the population level throughout the distribution area. The results of both studies show a significant phenotypic differentiation pattern among all populations (more evident between species), similar to that obtained in the present study at the genetic level. The similarity in the patterns

of genetic, phylogeographic, and phenotypic differentiation (Gutiérrez-Lozano et al., 2020; Cuapio-Hernández, 2022) between the two *Magnolia* species analyzed indicates that there is reproductive isolation and confirms that their delimitation as independent taxonomic units is correct (Coates et al., 2018; Teste et al., 2022).

Implications for management and conservation

Genetic diversity is generally considered to be the basis of evolutionary change in living organisms; populations that lack genetic variation cannot adapt to changes in environmental conditions and are therefore more susceptible to extinction (Coates et al., 2018; Fan et al., 2020; Zhou et al., 2021; Teste et al., 2022; Chung et al., 2023). A large number of *Magnolia* species that in the past had wide geographical distributions and high population density are now represented by small populations with discontinuous distributions that are reproductively isolated from each other, as is the case of *M. rzedowskiana* and *M. zoticla*, which are therefore considered at risk of extinction (Gutiérrez-Lozano et al., 2020; Chávez Cortázar et al., 2021; Sánchez-González et al., 2021).

Several strategies have been proposed to maintain gene flow between populations among different *Magnolia* species. The first step is to prevent the disappearance of their habitat, and then to reestablish gene flow through artificial pollination or by collecting, dispersing, and cross-sowing seeds between populations (Zhao et al., 2012; Budd et al., 2015; Aldaba Núñez et al., 2021; Fan et al., 2020; Zhou et al., 2021). However, the phenotypic and genotypic differences between the populations within and between the *Magnolia* species analyzed indicate that they behave as independent evolutionary units (with strong adaptation to local environmental conditions), so genetic rescue strategies (artificial dispersion of pollen and seeds) could be inadequate, since they may increase the risk of introducing genes that affect local adaptation and of producing outbreeding depression (Frankham et al., 2015; Aldaba-Núñez et al., 2021; Chung et al., 2023).

The implementation of effective conservation strategies that aim to protect both species and genetic diversity depends largely on how we delimit species or other taxonomic categories (Frankham et al., 2015; Coates et al., 2018; Chávez Cortázar et al., 2021; Teste et al., 2022). The integration of the results on the anatomical, morphological, and genetic variation of the populations of *M. rzedowskiana* and *M. zoticla* are complementary and serve as a guide to set conservation priorities, both of the taxa and of the processes that generated them, considering that each of the populations analyzed has a unique evolutionary history.

The small number of geographically isolated natural populations of *M. rzedowskiana* and *M. zoticla*, as well as their genetic characteristics (intermediate-high diversity, strong genetic structure, little or no gene flow) and high phenotypic plasticity (Gutiérrez-Lozano et al., 2020; Cuapio-Hernández, 2022), are indicators that all populations must be protected (Muñiz-Castro et al., 2020). In *M. rzedowskiana*, the number of individuals in the analyzed populations is relatively high (> 300 adult individuals), so *in situ* management and conservation

strategies can be prioritized (Frankham et al., 2015). Currently, in the towns of Chilijapa and Zoticla, the *ejidatarios* (communal forest owners) are using seedlings obtained by germinating seeds in local nurseries to restore the cloud forest. In addition, the civil authorities of Chilijapa are starting environmental education workshops as a preventive measure to avoid the excessive extraction of *M. rzedowskiana* flowers that the people use in the patron saint festival in May or that they sell in surrounding towns. In any case, it is necessary to generate complementary information on basic demographic aspects of the populations of both species, such as, for example, seed germination rate, seedling viability, generation time, and number of adult plants (Galván-Hernández et al., 2020), among other characteristics, to develop viable management and conservation proposals.

Acknowledgment

We appreciate the support in the field work provided by PhD Marisol Gutiérrez Lozano and doctoral students Adriana Gisela Hernández Álvarez and José Francisco Juárez López.

References

- Aldaba-Núñez FA, Veltjen E, Martínez-Salas EM, Samain MS (2021) Disentangling Species Delineation and Guiding Conservation of Endangered Magnolias in Veracruz, Mexico. *Plants* 10:673. <https://doi.org/10.3390/plants10040673>
- Azuma H, Chalermglin P, Nootboom HP (2011) Molecular phylogeny of Magnoliaceae based on plastid DNA sequences with special emphasis on some species from continental Southeast Asia. *Thai Forest Bulletin (Botany)* 39:148-165.
- Azuma H, García-Franco JG, Rico-Gray V, Thien LB (2001) Molecular phylogeny of the Magnoliaceae: The biogeography of tropical and temperate disjunctions. *American Journal of Botany* 88:2275-2285. <https://doi.org/10.2307/3558389>
- Azuma H, Thien LB, Kawano S (1999) Molecular Phylogeny of *Magnolia* (Magnoliaceae) Inferred from cpDNA Sequences and Evolutionary Divergence of the Floral Scents. *Journal of Plant Research* 112(3):291-306. <https://doi.org/10.1007/PL00013885>
- Budd C, Zimmer E, Freeland JR (2015) Conservation genetics of *Magnolia acuminata*, an endangered species in Canada: can genetic diversity be maintained in fragmented, peripheral populations? *Conservation Genetics* 16:1359-1373. <https://doi.org/10.1007/s10592-015-0746-9>
- Chávez-Cortázar A, Oyama K, Ochoa-Zavala M, Mata-Rosas M, Veltjen E, Samain ME, Quesada M (2021) Conservation genetics of relict tropical species of *Magnolia* (section *Macrophylla*). *Conservation Genetics* 22:259-273. <https://doi.org/10.1007/s10592-021-01334-5>
- Chen LY, Chen FJ, He SC and Ma LY (2014) High genetic diversity and small genetic variation among populations of *Magnolia wufengensis* (Magnoliaceae), revealed by ISSR and SRAP markers. *Electronic Journal of Biotechnology* 17:268-274. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ejbt.2014.08.003>
- Chung MY, Merilä J, Li J, Mao K, López-Pujol J, Tsumura Y, Chung MG (2023) Neutral and adaptive genetic diversity in plants: An overview. *Frontiers in Ecology and Evolution* 11:1116814. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1116814>
- Coates DJ, Byrne M, Moritz C (2018) Genetic diversity and conservation units: dealing with the species-population continuum in the age of genomics. *Frontiers in Ecology and Evolution* 6:1-13. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00165>
- Cuapio-Hernández L (2022) Efecto de clima sobre la anatomía de la madera y el crecimiento radial en dos especies de árboles de la Sierra Madre Oriental,

- México. Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Darriba D, Taboada GL, Doallo R, Posada D (2012) jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9(8):772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>. PMID: 22847109; PMCID: PMC4594756.
- Deng Y, Liu T, Xie Y, Wei Y, Xie Z, Shi Y, Deng X (2020) High genetic diversity and low differentiation in *Michelia shiluensis*, an endangered *Magnolia* species in South China. *Forests* 11:469. <https://doi.org/10.3390/f11040469>
- Doyle JJ, Doyle JL (1987) A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19:11-15.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Molecular Ecology* 14:2611-2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Fan XR, Godfrey KW, Xiang-Ying W, Chen SL, Liu YL, Chen YY (2020) Decreasing genetic connectivity in the endangered tree *Magnolia patungensis* in fragmented forests. *Global Ecology and Conservation* 24:e01227. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01227>
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA (2015) Introduction to conservation genetics, 2nd edition. Cambridge.
- Galván-Hernández DM, Octavio-Aguilar P, Bartolo-Hernández C de J, García-Montes MA, Sánchez-González A, Ramírez-Bautista A, Vovides A (2020) Current status of *Magnolia vovidesii* (Magnoliaceae, Magnoniales): New data on population trends, special structure, and disturbance threats. *Tropical Conservation Plants* 13:1-12. <https://doi.org/10.1177/1940082920923894>
- García-Morales LJ, Iamónico D, Jiménez JG (2017) Nomenclatural remarks on *Magnolia* sect. *Macrophylla* (Magnoliaceae), with description of a new species from North America (Tamaulipas, Mexico). *Phytotaxa* 309:238-244. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.309.3.4>
- Geospiza Inc (2004–2012) FinchTV Version 1.4.0. Available Database: <https://digitalworldbiology.com/FinchTV>. Available on 15/Sept/2023.
- Gutiérrez-Lozano M, Sánchez-González A, Vázquez-García JA, López-Mata L, Octavio-Aguilar P (2020) Diferenciación morfológica poblacional de *Magnolia rzedowskiana* (Magnoliaceae): Especie endémica en peligro de extinción de la sierra Madre Oriental, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 91(0)913101. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3101>
- Gutiérrez-Lozano M, Sánchez-González A, Octavio-Aguilar P, Galván-Hernández DM, Vázquez-García JA (2023) Genetic diversity and structure of *Magnolia mexicana* (Magnoliaceae): A threatened species in eastern Mexico. *Silvae Genetica* 72:132-142. <https://doi.org/10.2478/sg-2023-0014>
- Hall TA (1999) BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41: 95-98.
- Hernández-Vera G, Navarrete-Heredia JL, Vázquez-García JA (2021) Beetles as floral visitors in the Magnoliaceae: an evolutionary perspective. *Arthropod-Plant Interactions* 15:273-283. <https://doi.org/10.1007/s11829-021-09819-3>
- Isagi Y, Kanazashi T, Suzuki W, Tanaka H, Abe T (1999) Polymorphic microsatellite DNA markers for *Magnolia obovata* Thunb. And their utility in related species. *Molecular Ecology* 8:698-700. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1999.00878.x>
- Kim S, Suh Y (2013) Phylogeny of Magnoliaceae based on ten chloroplast DNA regions. *Journal of Plant Biology* 56(5)290-305. <https://doi.org/10.1007/s12374-013-0111-9>
- Kim S, Park CW, Kim YD, Suh Y (2001) Phylogenetic relationships in family Magnoliaceae inferred from ndhF sequences. *American Journal of Botany* 88(4)717-728. <https://doi.org/10.2307/2657073>
- Lazar I, Lazar I (2010) Gel Analyzer 2010a: Freeware 1D gel electrophoresis image analysis software. <http://www.gelanalyzer.com/download.html>
- Li YL, Liu JX (2018) Structure Selector: A web-based software to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods. *Molecular Ecology Resources* 18:176-177. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12719>
- Linsky J, Crowley D, Beckman-Brunns E, Coffey EED (2022) Global Conservation Gap Analysis of *Magnolia*. Atlanta Botanical Garden. Available at <<https://www.globalconservationconsortia.org/resources/global-conservation-gap-analysis-of-magnolia/>>
- Müller K, Müller J, Neinhuis C, Quandt D (2010) PhyDE - Phylogenetic Data Editor (0.997) [Computer software]. <http://www.phyde.de/>. Available at 17/oct/2023
- Muñoz-Castro MÁ, Castro-Félix P, Carranza-Aranda AS, Vázquez-García JA, Santerre A (2020) Population genetics, species boundaries, and conservation in the *Magnolia pacifica* species complex along a continental and moisture gradient in western Mexico. *Botanical Sciences* 98:25-51. <https://doi.org/10.17129/botsci.2551>
- Nei M, Tajima F, Tateno Y (1983) Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. *Journal of Molecular Evolution* 19:153-170. <https://doi.org/10.1007/BF02300753>
- Newton AC, Gow J, Robertson A, Williams-Linera G, Ramírez-Marcial N, González-Espinosa M, Allnutt TR, Ennos R (2008) Genetic variation in two rare endemic Mexican trees, *Magnolia sharpii* and *Magnolia schiedeana*. *Silvae Genetica* 57:348-356. <https://doi.org/10.1515/sg-2008-0051>
- Peakall ROD, Smouse PE (2006) GENALEX 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6:288-295.
- Posada D (2008) jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25(7)1253-1256. <https://doi.org/10.1093/molbev/msn083>
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945-959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
- Rambaut A (2016) FigTree v1.4.3 software. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Rambaut A, Drummond AJ, Xie D, Baele G, Suchard MA (2018) Posterior Summarization in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7. *Systematic Biology* 67(5)901-904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Rico Y, León-Tapia MA, Zurita-Solis M, Rodríguez-Gómez, Vázquez-Morales SG (2021) Influence of Pleistocene climatic oscillations on the phylogeography and demographic history of endemic vulnerable trees (section *Magnolia*) of the Tropical Montane Cloud Forest in Mexico. *PeerJ* 9:e12181. <https://doi.org/10.7717/peerj.12181>
- Ronquist F, Teslenko M, Van Der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard MA, Huelsenbeck JP (2012) MRBAYES 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model selection across a large model space. *Syst. Biol.* 61:539-542.
- Rosas DM, Mendoza ME, Gomez-Tagle A, Tobon, C. (2019). Avances y desafíos en el conocimiento de los bosques mesófilos de montaña de México. *Madera y Bosques* 25(1):e2511759. <https://doi.org/10.21829/myb.2019.2511759>
- Sánchez-González A, Gutiérrez-Lozano M, Domínguez-Yescas R, Hernández-Álvarez AG, Ortega-Peña S, Vázquez-García JA (2021) *Magnolia zoticla* (Magnoliaceae, Magnoliaceae): a new species from the southern Sierra Madre Oriental, México. *Phytotaxa* 513(4)271-281. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.513.4.1>
- Stamatakis A (2014) RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30(9)1312-3. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
- StatSoft Inc. (2011) STATISTICA (Data Analysis Software System) Version 10. <http://www.statsoft.com>
- Tamaki I, Kawashima N, Setsuko S, Itaya A, Tomaru N (2018) Morphological and genetic divergence between two lineages of *Magnolia salicifolia* (Magnoliaceae) in Japan. *Biological Journal of the Linnean Society* 125:475-490. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly139>
- Tamaki I, Setsuko S, Tomaru N (2016) Genetic diversity and structure of remnant *Magnolia stellata* populations affected by anthropogenic pressures and a conservation strategy for maintaining their current genetic diversity. *Conservation Genetic* 17:715-725. <https://doi.org/10.1007/s11355-015-0281-3>
- Testé E, Hernández-Rodríguez M, Veljten E, Bécquer ER, Rodríguez-Meno A, Palmarola A, Samain MS, González-Torres LR, Robert T (2022) Integrating morphological and genetic limits in the taxonomic delimitation of the Cuban taxa of *Magnolia* subsect. Talauma (Magnoliaceae). *PhytoKeys* 213:35-66. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.213.82627>
- Vázquez-García JA, Yescas-Domínguez R, Luna-Vega I, Rodríguez-Ramírez EC, Rodríguez-Pérez C (2021) Comcob flower, *Magnolia mixteca* (M. sect. *Macrophylla*, Magnoliaceae) a new species endemic to the Alto Balsas Basin (Baja Mixteca), in the Pacific slopes of Oaxaca, Mexico. *Phytotaxa* 522(3)200-210. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.522.3.3>

- Vázquez-García JA, Dominguez-Yescas R, Pedraza-Ruiz R, Sánchez-González A, Muñiz-Castro M Á (2015) *Magnolia rzedowskiana* (Magnoliaceae), una especie nueva de la sección *Macrophylla* de la parte central de la Sierra Madre Oriental, México. *Acta Botánica Mexicana* 112:19. <https://doi.org/10.21829/abm112.2015.1086>
- Vázquez-García JA, Dominguez-Yescas R, Velazco-Macias C, Shalisko V, Merino-Santi RE (2016) *Magnolia nuevoleonensis* sp. nov. (Magnoliaceae) from northeastern Mexico and a key to species of section *Macrophylla*. *Nordic Journal of Botany* 34:48-53. <https://doi.org/10.1111/njbo.00800>
- Vázquez-García JA, Muñiz-Castro MÁ, Arroyo F, Pérez AJ, Serna M, De Castro-Arce E (2013) Novelty of conservation concern in Neotropical *Magnolia* and a proposed addendum to the IUCN Red List of Magnoliaceae. In: Salcedo-Pérez, E. Hernández-Álvarez, E., Vázquez-García, J.A., Escoto-García, T. & Díaz-Echavarría, N. (Eds.) *Recursos forestales en el occidente de México*, Universidad de Guadalajara CUCEI-CUCBA, México, pp 461-496.
- Veltjen E, Asselman P, Hernández-Rodríguez M, Palmarola-Bejerano A, Testé-Lozano E, González-Torres LR, Goetghebeur P, Larridon I, Samain MS (2019) Genetic patterns in Neotropical *Magnolias* (Magnoliaceae) Using de novo Developed Microsatellite Markers. *Heredity* (Edinb) 122:485-500. <http://doi.org/10.1038/s41437-018-0151-5>
- Wang L, Xiao AH, Ma LY, Chen FJ, Sang ZY, Duan J (2017) Identification of *Magnolia wufengensis* (Magnoliaceae) cultivars using phenotypic traits, SSR and SRAP markers: insights into breeding and conservation. *Genetics and Molecular Research* 16(1). <http://dx.doi.org/10.4238/gmr16019473>
- Wang X, Chen W, Luo J, Yao Z, Yu Q, Wang Y, Zhang S, Liu Z, Zhang M, Shen Y (2018) Development of EST-SSR markers and their application in an analysis of the genetic diversity of the endangered species *Magnolia sinostellata*. *Molecular Genetics and Genomics* 294(1):135-147. <https://doi.org/10.1007/s00438-018-1493-7>
- Wang Y, Liu B, Nie Z, Chen H, Chen F, Figlar RB, Wen J (2020) Major clades and a revised classification of *Magnolia* and Magnoliaceae based on whole plastid genome sequences via genome skimming. *Journal of Systematics and Evolution* 58:673-695. <https://doi.org/10.1111/jse.12588>
- Waterhouse AM, Procter JB, Martin DM, Clamp M, Barton GJ (2009) Jalview Version 2-a multiple sequence alignment editor and analysis workbench. *Bioinformatics* 25(9):1189-91. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp033>
- Yu HH, Yang ZL, Sun B, Liu RN (2011) Genetic diversity and relationship of endangered plant *Magnolia officinalis* (Magnoliaceae) assessed with ISSR polymorphisms. *Biochemical Systematics and Ecology* 39(2):71-78. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2010.12.003>
- Zhao X, Ma Y, Sun W, Wen X, Milne R. (2012). High genetic diversity and low differentiation of *Michelia coriacea* (Magnoliaceae), a critically endangered endemic in southeast Yunnan, China. *International Journal of Molecular Sciences* 13:4396-4411. <https://doi.org/10.3390/ijms13044396>
- Zhou T, Huang X-J, Zhang S-Z, Wang Y; Wang Y-J, Liu W-Z, Wang Y-L; Zou J-B, Li Z-H (2021) Population demographic history of a rare and endangered tree *Magnolia sprengeri* Pamp. in east Asia revealed by molecular data and ecological niche analysis. *Forests* 12:931. <https://doi.org/10.3390/f12070931>

CAPÍTULO III

**Estructura poblacional y distribución
espacial de dos especies de *Magnolia* en
riesgo de extinción, endémicas de la
Sierra Madre Oriental, México**

Estructura poblacional y distribución espacial de dos especies de *Magnolia* en riesgo de extinción, endémicas de la Sierra Madre Oriental, México

Liliana López Ramírez, Numa P. Pavón, Pablo Octavio Aguilar, Dulce María Galván

Hernández, Arturo Sánchez-González*

Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH), Mineral de la Reforma, C.P. 42000, Hidalgo, México.

Autor para la correspondencia: arturosg@uaeh.edu.mx

RESUMEN

Este estudio analiza la estructura poblacional y los patrones de distribución espacial de *Magnolia rzedowskiana* y *Magnolia zotictla*, dos especies endémicas y amenazadas del bosque mesófilo de montaña (BMM) en la Sierra Madre Oriental, México. Se censaron nueve poblaciones y se registraron variables estructurales, reproductivas y ambientales. Los individuos fueron clasificados en cinco estadios de desarrollo y se evaluó la estructura etaria y se estimó el índice de regeneración (IR) y declive (ID). Los patrones de distribución espacial se determinaron con la función de Ripley (K y K12) y se representaron en mapas de densidad Kernel. Los resultados revelan que la estructura poblacional en ambas especies está representada principalmente por adultos maduros y en menor proporción por plántulas y juveniles. La alta agregación espacial, especialmente en etapas tempranas, sugiere regeneración limitada y reclutamiento localizado en microambientes específicos, cada vez más limitados, por efecto de

la fragmentación y el disturbio de origen antrópico, que incluye el uso ornamental y medicinal de las flores. El índice de regeneración fue más alto en las poblaciones de *M. zotictla*, presentes en sitios con disturbio moderado (poblaciones dinámicas), mientras que en varias poblaciones de *M. rzedowskiana* fue más bajo (poblaciones regresivas). El análisis de regresión, identificó a la altitud y la cobertura del dosel como los factores ambientales que más influyen en el crecimiento y en la regeneración. Los hallazgos subrayan la necesidad de restaurar el bosque, para incrementar el número de microhábitats idóneos y la conectividad entre fragmentos, para asegurar la viabilidad a largo plazo de ambas especies.

Key words: Cloud Forest, fragmentation, *Magnolia zotictla*, *Magnolia rzedowskiana*, plant regeneration, relict populations, spatial aggregation

INTRODUCCIÓN

La familia Magnoliaceae, con un registro fósil que se remonta a más de 95 millones de años, es un grupo clave en la comprensión de la evolución de las plantas, por ser de las más antiguas entre las angiospermas. El género *Magnolia*, principal representante de la familia, contiene más de 300 especies, que se distribuyen desde América del Norte hasta el Sureste de Asia (Wang et al., 2020), formando parte de diferentes ecosistemas, que incluyen desde bosques tropicales hasta bosques templados, lo cual es un indicador de su notable capacidad de adaptación a condiciones ambientales contrastantes (Rivers et al., 2016).

La mayoría de las especies de magnolias del mundo, se caracterizan por tener poblaciones pequeñas, fragmentadas y aisladas entre sí, lo que incrementa el riesgo de extinción por reducción en la conectividad genética (Linsky et al., 2022). Las principales amenazas para

su supervivencia son la perturbación y fragmentación de su hábitat, la extracción ilegal de plantas, flores y hojas (por sus usos en medicina tradicional, religión y ornato), la pérdida de polinizadores y dispersores de semillas y el cambio climático (Sánchez-Velásquez et al., 2006; Wang et al., 2009; Vásquez-Morales et al., 2017; Palmarola et al., 2018; Mir et al., 2016; Iralú et al., 2019; Galván-Hernández et al., 2020; Iralú y Upadhaya, 2020; Martínez-Álvarez et al., 2020; Rodríguez et al., 2021).

En México, las especies de *Magnolia* son objeto de gran interés, en el ámbito científico y en Biología de la Conservación, porque la mayoría de sus poblaciones se encuentran en estado crítico (Sánchez-Velásquez et al., 2006; Vásquez-Morales et al., 2017; Galván-Hernández et al., 2020; Rico et al., 2021; Infante-Rodríguez et al., 2023). En los últimos años se han descrito nuevas especies de la sección *Macrophylla* con distribución exclusiva en el país, como *Magnolia rzedowskiana*, *M. mixteca* y *M. zotictla* (Vázquez-García et al., 2015; Vázquez-García et al., 2021; Sánchez-González et al., 2021), previamente consideradas como poblaciones aisladas del denominado complejo *Magnolia dealbata*, sección *Macrophylla*. Sin embargo, un estudio reciente a nivel molecular sugiere que este complejo es en realidad solo una entidad taxonómica (Aldaba-Núñez et al., 2025). La resolución de la controversia, sobre el número de especies que componen la sección *Macrophylla* en México, es relevante, para definir el área de distribución y las estrategias de manejo y conservación de la especie o de las especies. Los escasos estudios ecológicos realizados hasta ahora sobre las poblaciones de las especies que conforman el complejo, indican que se encuentran en estado crítico, es decir, en inminente riesgo de extinción local (Sánchez-Velásquez y Pineda-López, 2006; Galván-Hernández et al., 2021), por lo que es necesario realizar trabajo en campo, para definir aspectos ecológicos de la estructura, dinámica de regeneración, viabilidad y grado de vulnerabilidad de las poblaciones a las perturbaciones

naturales y antropogénicas, independientemente de que la sección *Macrophylla* en México, esté integrada por una o más especies.

En este sentido, *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla*, destacan de entre las demás especies del complejo *Magnolia dealbata*, por el número de estudios que se han realizado en ambas, encaminados a conocer aspectos fundamentales sobre la variación fenotípica (anatómica, morfológica, fenológica), genética y sobre la delimitación de las áreas de distribución de sus poblaciones (Vázquez-García *et al.*, 2015; Gutiérrez-Lozano *et al.*, 2020; Sánchez-González *et al.*, 2021; López-Ramírez *et al.*, 2024). Ambas especies son endémicas de la Sierra Madre Oriental (SMO) y en general se consideran en riesgo de desaparecer debido a la deforestación por el cambio de uso de suelo. Por lo antes mencionado y en espera de que se confirme o modifique la identidad o categoría taxonómica de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla*, los objetivos del presente estudio fueron: 1) describir la estructura y distribución espacial actual de las poblaciones de ambas especies, para obtener datos sobre su estado natural y, 2) analizar cuáles son los factores ambientales más relacionados con la densidad y distribución de dichas poblaciones, para aportar información básica que pueda servir de apoyo para el desarrollo de propuestas de manejo y conservación encaminadas a evitar su extinción en el corto plazo.

MATERIALES Y MÉTODO

Área de estudio

Las poblaciones de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla* se ubican dentro de la zona centro-sur de la Sierra Madre Oriental de México. Estas especies forman parte del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña (BMM). Este tipo de vegetación posee la mayor riqueza de

especies de plantas por unidad de área en el país y, en estado primario, ocupa menos de 0.4% del territorio nacional por lo que se le considera en riesgo de desaparecer, por la tendencia hacia cambio de uso del suelo, expansión agrícola-ganadera y deforestación, principalmente (Ponce-Reyes *et al.*, 2012; Villaseñor y Gual-Díaz, 2014). El BMM se caracteriza por su alta humedad y frecuentes nieblas, se distribuye en altitudes de entre 1,200 y 2,500 m. La precipitación pluvial total anual varía entre 1,500 y 2,500 mm y la temperatura promedio anual entre 12°C y 20°C (CONABIO, 2010).

Muestreo de las poblaciones de *Magnolia*

En cada localidad se realizó un censo lo más exhaustivo posible de los individuos visibles; en el caso de plántulas, se efectuaron búsquedas intensivas alrededor de árboles reproductivos y en microhábitats favorables, por lo que los valores reportados deben interpretarse como estimaciones mínimas recorriendo de manera sistemática todo el fragmento de bosque mesófilo de montaña donde los habitantes locales reconocen la presencia de *Magnolia*. Con el apoyo de guías de la zona, se efectuaron varias visitas a cada sitio para asegurar la detección del mayor número posible de individuos. La superficie censada en cada población no corresponde a parcelas preestablecidas, sino al área real ocupada por los individuos encontrados. Esta área se delimitó posteriormente mediante el cálculo del polígono mínimo convexo (MCP) que contiene a todos los árboles georreferenciados, lo cual produce superficies de tamaño variable entre localidades, concordantes con la extensión natural de cada población.

Se censaron cinco poblaciones de *M. rzedowskiana* y cuatro de *M. zotictla* a lo largo de su área de distribución natural, en fragmentos de BMM de los estados de Hidalgo, Puebla, Querétaro y San Luis Potosí (Figura 1). Seis de las poblaciones se localizaron a partir de las

coordenadas geográficas obtenidas en estudios previos (Vázquez-García *et al.*, 2015; Gutiérrez-Lozano *et al.*, 2020) y las otras tres, se encontraron durante los recorridos de exploración en campo. Todas las poblaciones analizadas estaban constituidas por individuos silvestres, excepto dos poblaciones de *M. zotictla*, que contenían algunos individuos cultivados (Cuadro 1).

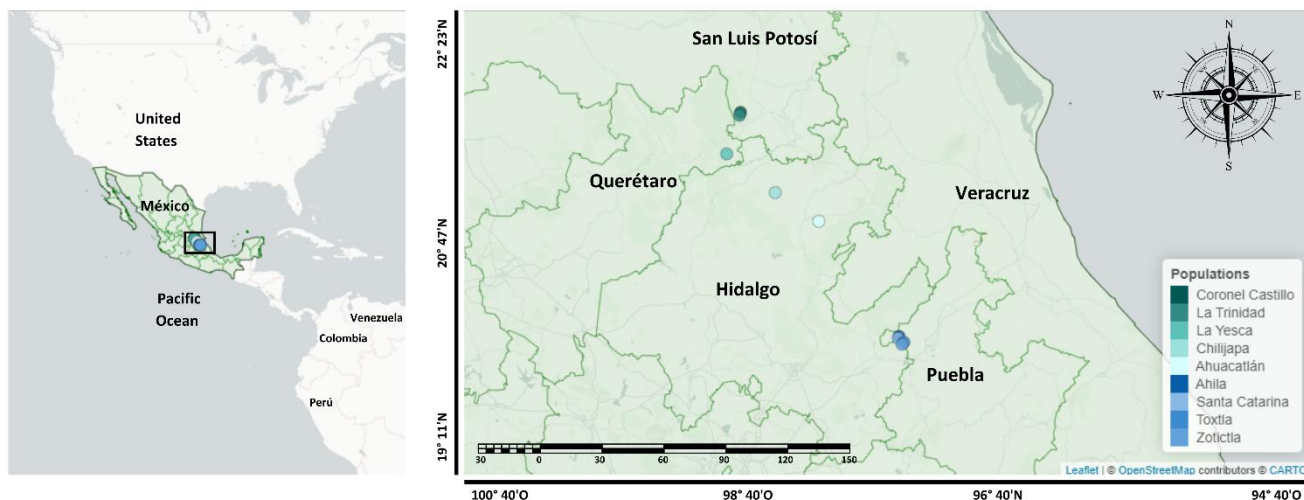


Figura 1. Mapa de la distribución geográfica de las poblaciones naturales de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla* en la Sierra Madre Oriental, México.

Cuadro 1. Características generales de las poblaciones naturales conocidas de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla*, en la Sierra Madre Oriental de México

Species/Population	Latitude (°)	Longitude (°)	Mean Canopy coverage	TAP (mm)	Altitude (m)	Temp (°C)
<i>Magnolia rzedowskiana</i>						
Coronel Castillo	21.4310	-99.0572	99.5	1,039	1,544	13-25

La Trinidad	21.4105	-99.0662	98.5	1,018	1,850	12-24
La Yesca	21.2129	-99.1328	95.5	898	1,888	13-25
Chilijapa	21.0207	-98.8700	90.5	1,222	1,261	14-26
Ahuacatlán	20.8659	-98.6398	81.8	1,555	1,453	13-25
<i>Magnolia zotictla</i>						
Ahila	20.2622	-98.1764	90.7	1,674	1,793	11-22
Santa Catarina	20.2578	-98.1813	92.4	1,669	1,775	11-22
Toxtla	20.2367	-98.1554	87.7	1,591	1,826	11-22
Zotictla	20.2252	-98.1622	88.3	1,690	1,736	11-22

En cada población se registró la localización geográfica de todos los individuos (altitud, latitud y longitud) con un GPS de precisión aproximada de ± 5 m. La altura total se midió con cinta métrica en individuos menores de dos metros y con un hipsómetro de proyección láser en los árboles de mayor talla (juveniles, adultos y senescentes).

Para el diámetro del tallo, en los individuos que no alcanzaban 1.5 m de altura, la medición se realizó inmediatamente por encima del cuello de la raíz utilizando un vernier. En los individuos mayores de 1.5 m, el diámetro se midió con cinta diamétrica a 1.5 m sobre la base del tallo, siguiendo el estándar utilizado para los árboles adultos. A esta variable nos referimos de manera general como diámetro del tallo (D), reconociendo que la altura a la que se mide varía entre etapas debido a las diferencias morfológicas asociadas al desarrollo.

En varias de las poblaciones se observaron individuos con fustes podados por actividades locales de acceso, apertura de caminos y aprovechamientos domésticos. Además, la madera de *Magnolia* presenta una fragilidad notable, con fracturas frecuentes en ramas y puntas del fuste.

Como consecuencia, la altura total no es un atributo confiable para evaluar el tamaño real de los árboles en muchas localidades.

Debido a ello, el diámetro del tallo (D) se consideró la variable morfológica más estable y representativa del tamaño relativo de los individuos, ya que se mantiene incluso en árboles con pérdida de la copa o daño mecánico. Esta es también la razón por la cual la clasificación por tamaños se basó principalmente en el diámetro, que refleja mejor el crecimiento acumulado que la altura en poblaciones sometidas a podas y roturas frecuentes.

Clasificación estructural de los individuos

Para describir la estructura de las poblaciones se clasificó a cada individuo en una de cinco categorías estructurales, definidas a partir de una combinación de rasgos morfológicos y funcionales directamente observables en campo: diámetro del tallo, altura, evidencia reproductiva (flores y/o frutos), integridad de la copa, presencia de ramas secas, cavidades, plagas y enfermedades. Este enfoque se basa en criterios utilizados previamente en estudios poblacionales de *Magnolia* en bosques mesófilos y templados (Vásquez-Morales et al., 2017; Galván-Hernández et al., 2020; Iralu et al., 2020), y es consistente con recomendaciones teóricas que señalan que el tamaño es un indicador más robusto del estado funcional que la edad en plantas leñosas (Cochran & Ellner, 1992; Caswell, 2001).

Considerando la morfología, el estado funcional y la evidencia reproductiva, se definieron las siguientes categorías:

- 1. Plántulas.** Individuos en etapas tempranas de establecimiento, con diámetros ≤ 1 cm y altura ≤ 13 cm, sin ramificación y sin evidencia reproductiva (Galván-Hernández et al., 2020).

2. **Juveniles.** Individuos con crecimiento activo, de 1.05 a 3.0 cm de diámetro, con altura > 13 cm, sin flores o frutos y con fuste íntegro no engrosado.
3. **Subadultos.** Individuos con 3.1 a 5.0 cm de diámetro, generalmente con inicio de ramificación, sin estructuras reproductivas, pero con arquitectura más desarrollada que los juveniles.
4. **Adultos.** Individuos reproductivos con diámetro > 5.1 cm y evidencia de producción regular de flores y/o frutos, copa íntegra y sin deterioro estructural severo (Vásquez-Morales et al., 2017).
5. **Senescentes.** Individuos de gran tamaño estructural (≥ 5.1 cm de diámetro) que presentan signos de deterioro funcional, como ramas secas, cavidades en el fuste, presencia de plagas o enfermedades y disminución evidente en la producción de estructuras reproductivas en comparación con otros adultos del mismo sitio.

Estas categorías representan clases de tamaño estructural, no clases de edad cronológica. Este enfoque resulta particularmente adecuado en *Magnolia*, donde la altura total es poco confiable debido a la recurrencia de podas locales y a la fragilidad del fuste, que provoca la pérdida del ápice en individuos juveniles y adultos. En consecuencia, el diámetro del tallo (D) constituye un indicador más estable y representativo del tamaño relativo de los individuos.

Finalmente, con el objetivo de evaluar la consistencia general entre las variables de tamaño, se analizó la relación entre altura y diámetro del tallo mediante un modelo lineal simple (altura como variable dependiente), aplicando correlación de Pearson y prueba F ($P < 0.01$). Este análisis no se utilizó para inferir edad, sino únicamente para confirmar que ambas variables reflejan patrones coherentes de tamaño dentro de cada población. Todos los análisis se realizaron en R (versión 4.4.2) utilizando el paquete *stats*.

Para seleccionar el mejor parámetro de clasificación etaria, se evaluó la relación entre el diámetro normal del tallo (DN) y la altura de los individuos, aplicando un análisis de correlación de Pearson (r) y un modelo de regresión lineal simple. La altura se utilizó como variable dependiente y el DN como predictor. La significancia estadística se evaluó mediante la prueba de F ($P < 0.01$). Los análisis se realizaron en R (versión 4.4.2), empleando el paquete Stats.

Índice de Regeneración (IR) e Índice de Declive (ID)

Para evaluar la viabilidad estructural de las poblaciones, se calcularon dos indicadores simples, complementarios: el Índice de Regeneración (IR) y el Índice de Declive (ID). El IR se estimó como el cociente entre la suma de individuos en estadios tempranos (plántulas, juveniles y adultos jóvenes) y el número de adultos maduros (*sensu* Lamprecht, 1989). Valores de $IR > 1$ indican poblaciones con regeneración activa o estructura favorable (poblaciones dinámicas *sensu* Agurauja et al., 2004), mientras que valores ≤ 1 reflejan limitaciones en el reclutamiento y baja renovación estructural, por lo que son poblaciones regresivas (*sensu* Agurauja et al., 2004; Ortiz-Quijano et al., 2015). El Índice de Declive (ID), es un indicador de la tendencia de envejecimiento estructural o deterioro poblacional potencial y se estimó como el porcentaje de individuos senescentes con respecto al total poblacional. El uso de estos índices se considera útil en ambientes fragmentados o sujetos a perturbación (Galván-Hernández *et al.*, 2020; Miguel-Peñaloza *et al.*, 2023; Li *et al.*, 2023).

Análisis de la distribución espacial de las poblaciones

Análisis espacial mediante las funciones K y L de Ripley. Para evaluar los patrones espaciales de los individuos en cada población se utilizó la función K de Ripley, que estima el número

esperado de vecinos dentro de un radio r alrededor de cada punto, comparado con la expectativa bajo un patrón completamente aleatorio (CSR). Debido a que $K(r)$ aumenta con el radio y no es lineal, se empleó su transformación varianza–estabilizada, la función $L(r)$, definida como:

$$L(r) = \sqrt{\frac{K(r)}{\pi}} - r$$

Bajo CSR, $L(r) = 0$ para todos los valores de r , de modo que $L(r) > 0$ indica agregación, $L(r) = 0$ indica aleatoriedad y; $L(r) < 0$ indica dispersión. Las curvas observadas se compararon contra un envelope del 95%, generado a partir de 999 simulaciones de CSR. La interpretación se basó en la posición de $L(r)$ con respecto al envelope.

Análisis univariado (Kiso / Liso). Se utilizó la versión isotrópica de la función K , $Kiso(r)$, para evaluar los patrones de agregación, aleatoriedad o dispersión de los individuos dentro de cada población (Ripley, 1976). Para minimizar los efectos de borde se aplicó corrección isotrópica y se generaron 999 simulaciones de CSR por población. La función $Kiso(r)$ observada fue transformada a $Liso(r)$ y comparada con su envelope correspondiente.

Análisis bivariado (K12 / L12). La función K cruzada, $K12(r)$, se utilizó para evaluar la interacción espacial entre las diferentes categorías estructurales (plántulas, juveniles, subadultos, adultos y senescentes), siguiendo Wiegand & Moloney (2014) y Condit et al. (2000). Se analizaron todas las combinaciones de categorías presentes en cada población. Para minimizar efectos de borde y mantener la robustez estadística, el radio máximo de evaluación (r_{max}) se estableció según el área efectiva 10 m para áreas < 1 ha, 20 m para áreas de 1–5 ha y 30 m para áreas > 5 ha. Para cada combinación se generaron 999 simulaciones de CSR, manteniendo la distribución de una categoría fija (marcada) y aleatorizando la otra. El envelope del 95% permitió identificar: (i)

atracción: curva por encima); (ii) independencia espacial: curva dentro del envelope y; (iii) repulsión (curva por debajo). Todos los análisis se realizaron en R 4.5.1 (R Core Team, 2025) utilizando los paquetes *spatstat*, *sf* y *dplyr* (Baddeley et al., 2015).

Mapas de densidad espacial mediante estimación Kernel. Se generaron mapas de densidad Kernel para visualizar los patrones de concentración espacial de los individuos, diferenciados por estadio de desarrollo. Este análisis se realizó a partir de las coordenadas geográficas de cada individuo, re proyectadas al sistema UTM zona 14N (EPSG:32614), utilizando la función `density.ppp` del paquete *spatstat* y *spatial* en el entorno R Studio versión 4.5.1 (R Core Team, 2025). Los mapas permitieron identificar núcleos de alta y baja densidad dentro de las parcelas y visualizar la distribución relativa de las diferentes clases etarias.

RESULTADOS

Análisis de la estructura poblacional

El análisis de correlación de Pearson mostró una relación positiva significativa entre el diámetro normal (DN) y la altura de los individuos en las poblaciones de ambas especies. En *M. rzedowskiana*, el coeficiente de correlación fue $r = 0.95$ ($p < 0.001$), mientras que en *M. zoticla* fue $r = 0.94$ ($p < 0.001$). Los valores de correlación obtenidos indican que, a medida que el DN aumenta, la altura de los individuos tiende a incrementarse de manera proporcional y positiva (Figura 2).

El modelo de regresión lineal en *M. rzedowskiana* explicó el 95.95% de la variación en la altura ($R^2 = 0.9595$). La pendiente del ajuste lineal ($y = 0.9184x + 0.7655$) representa un incremento en la altura de los individuos de 0.918 m por cada metro de incremento en el DN.

En *M. zotictla*, el modelo explicó el 94.29% de la variación en la altura ($R^2 = 0.9429$). La pendiente del ajuste lineal ($y = 0.8406x + 0.6951$) representa un incremento en la altura de los individuos de 0.841 m por cada metro de incremento en el DN. Estos resultados indican que el DN es un predictor confiable de la altura en los individuos, en ambas especies. La alta significancia estadística y el ajuste del modelo validaron el uso del DN como estimador indirecto de la edad y como criterio para la clasificación en estadios de desarrollo (Figura 2).

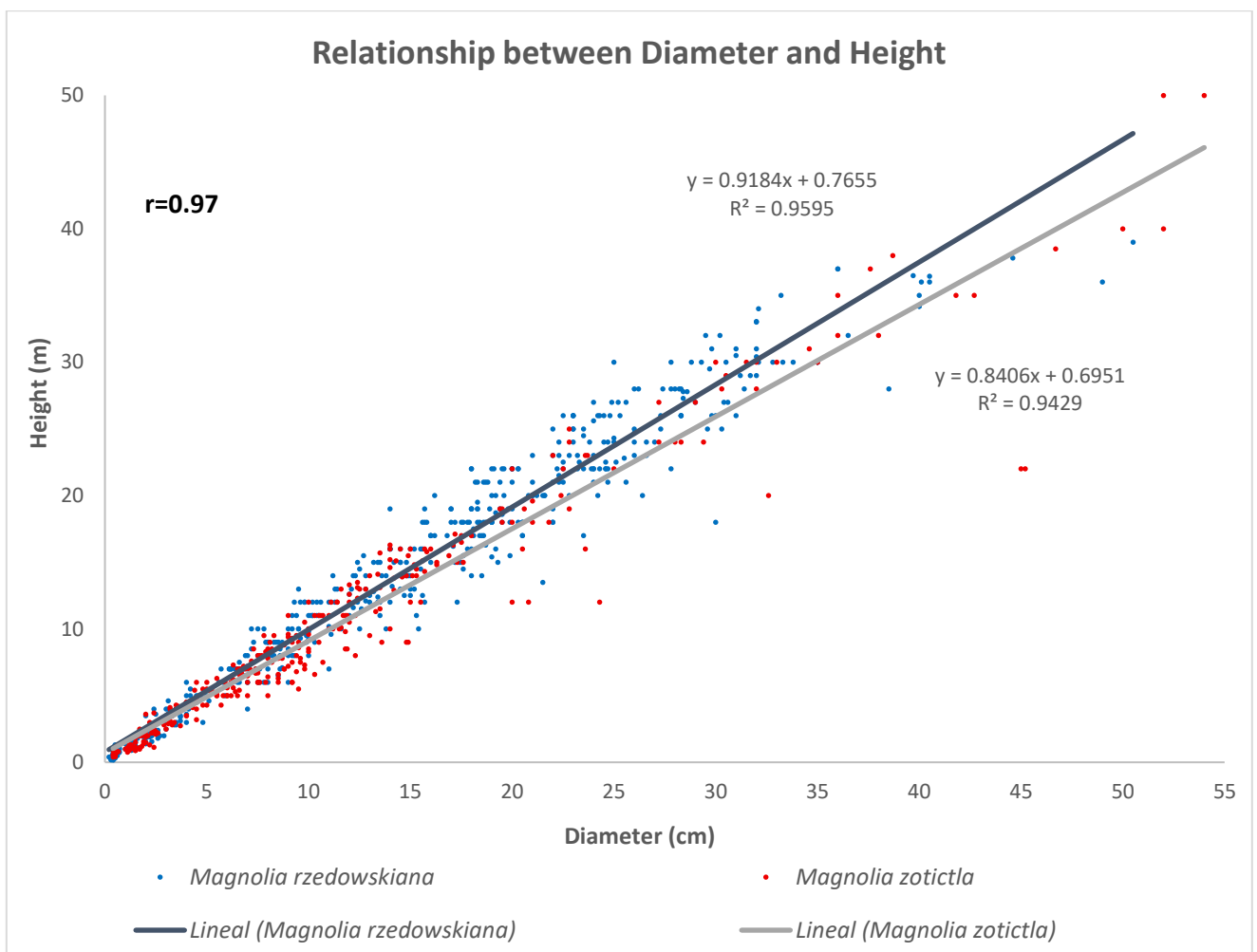


Figura 2. Relación entre el diámetro normal (DN) del tallo y la altura de los individuos en *M. rzedowskiana* ($r = 0.95$, $p < 0.001$) y *M. zotictla* ($r = 0.94$, $p < 0.001$).

Por otra parte, la densidad poblacional fluctuó entre 27 (Ahuacatlán) y 178 individuos (La Yesca) en las poblaciones de *M. rzedowskiana*, y entre 26 (Santa Catarina) y 162 (Toxtla) en las poblaciones de *M. zotictla*. La estructura por clases diamétricas varió entre las poblaciones de cada especie. En *M. rzedowskiana*, las poblaciones de Coronel Castillo y La Yesca presentaron una mayor proporción de individuos juveniles, adultos maduros y senescentes. En La Trinidad, predominaron los adultos maduros y senescentes, mientras que en Chilijapa, los juveniles y adultos jóvenes y maduros fueron los grupos mejor representados. En contraste, en la población de Ahuacatlán la mayoría de los individuos son adultos maduros y senescentes (Figura 3).

En *M. zotictla*, la población de Ahila presentó una proporción más alta de individuos juveniles y adultos maduros. En Santa Catarina, predominaron los juveniles y, en menor proporción, adultos maduros y senescentes. En Toxtla predominaron los adultos maduros y la proporción de juveniles y adultos jóvenes fue homogénea. Finalmente, en Zotictla, la población estuvo dominada por adultos maduros y senescentes (Figura 3).

A nivel de especie, tanto en *M. rzedowskiana* como en *M. zotictla*, predominaron los individuos considerados como adultos maduros; mientras que las otras cuatro categorías diamétricas, mantienen una proporción, relativamente similar de individuos (Figura 4).

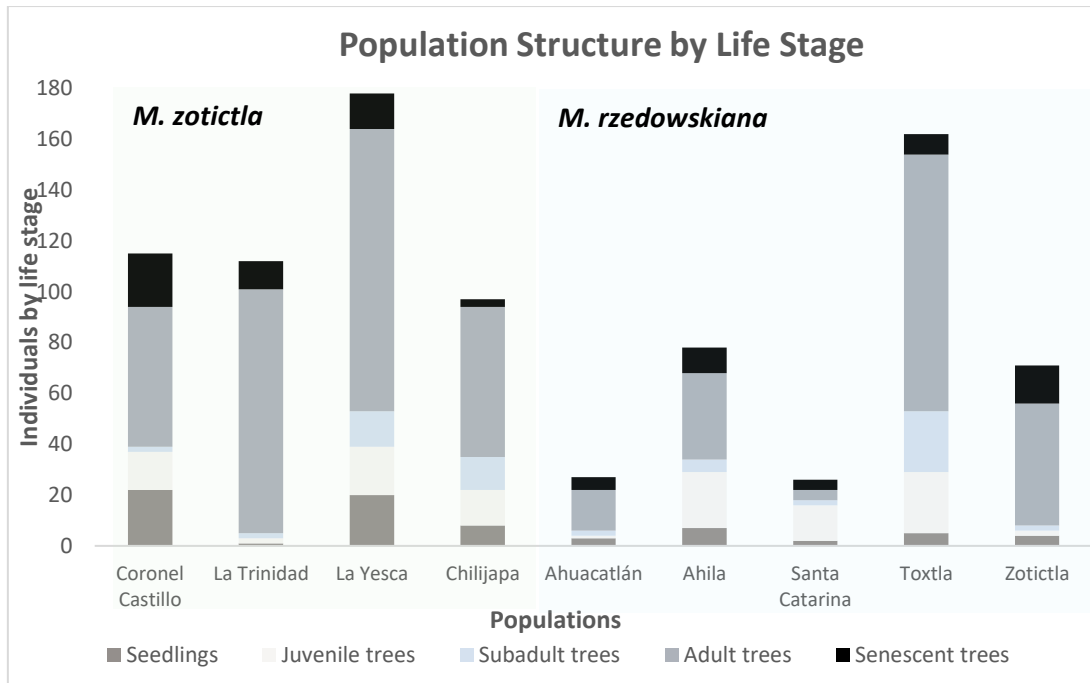


Figura 3. Distribución de clases diamétricas en las poblaciones de *M. rzedowskiana* y *M. zoticitla* en el bosque mesófilo de montaña de la Sierra Madre Oriental, México.

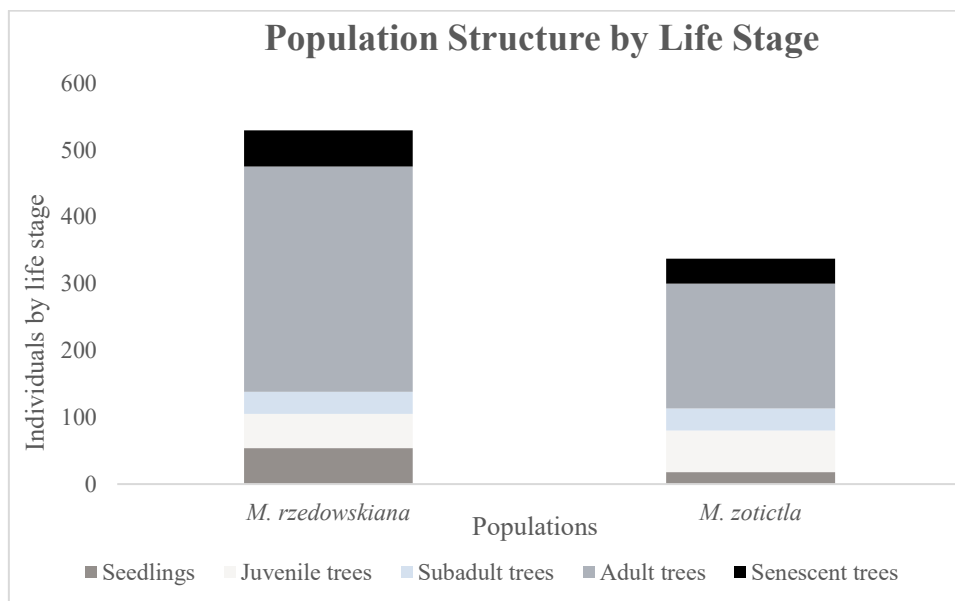


Figura 4. Distribución de clases diamétricas en las especies *M. rzedowskiana* y *M. zoticitla* en el bosque mesófilo de montaña de la Sierra Madre Oriental, México.

Índice de regeneración (IR) e Índice de Declive (ID)

Los valores del Índice de Regeneración (IR) revelaron variaciones importantes en la dinámica poblacional de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla*. En términos generales, *M. zotictla* presentó el valor más alto de regeneración (IR = 32.3%), destacando las localidades de Santa Catarina (69.2%) y Ahila (43.6%), lo que indica una estructura poblacional más equilibrada y una mayor proporción de individuos en clases juveniles y adultos jóvenes (poblaciones dinámicas), en comparación con las poblaciones de *M. rzedowskiana*.

Entre las poblaciones de *M. rzedowskiana*, Coronel Castillo, Chilijapa y La Yesca presentaron valores de regeneración relativamente altos (IR = 33.9%, 27.8% y 27.5%, respectivamente). Estos resultados sugieren una proporción mayor de individuos en etapas tempranas de desarrollo (poblaciones dinámicas). Las poblaciones de Ahuacatlán (IR = 14.8%) y La Trinidad (IR = 2.7%), mostraron valores bajos, con una estructura dominada por individuos adultos y senescentes (poblaciones regresivas).

Los valores del Índice de Declive (ID) complementan la información, indicando envejecimiento estructural en las poblaciones con baja regeneración. Destaca La Trinidad, con un ID de 97.3%, y Zotictla, con 88.7%, lo que indica una tendencia clara al deterioro estructural. Por el contrario, Santa Catarina (30.8%) y Ahila (56.4%) presentan menor proporción de individuos senescentes, en concordancia con el valor alto de IR.

Distribución espacial de las poblaciones

Distribución espacial univariada (K de Ripley). El análisis de la distribución espacial mediante la función Kiso(r) mostró que todas las poblaciones de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla* presentan una separación positiva entre la curva observada y la expectativa bajo un patrón completamente aleatorio

(CSR), lo que indica tendencias hacia la agregación espacial, aunque con variación notable en forma y magnitud entre localidades (Figura 5).

En *M. rzedowskiana*, las poblaciones de Coronel Castillo, La Trinidad y Chilijapa mostraron curvas $Kiso(r)$ por encima de la curva generada bajo CSR a lo largo de la mayor parte del rango de distancias, indicando patrones agregados. La Yesca presentó una separación leve entre ambas curvas, con valores muy cercanos, lo que sugiere poca agregación o un patrón cercano a la aleatoriedad. En Ahuacatlán, se observaron incrementos abruptos de $Kiso(r)$ en distancias cortas e intermedias, consistentes con grupos pequeños de individuos.

En *M. zotictla*, las poblaciones de Ahila y Santa Catarina mostraron diferencias acentuadas entre la curva observada y la teórica en distancias <10 m, reflejando agrupamientos intensos a escalas reducidas. En Toxtla y Zotictla, la separación se mantuvo a lo largo del rango completo de análisis, indicando agregación espacial continua, aunque con variaciones entre poblaciones.

En conjunto, todas las poblaciones mostraron tendencias agregadas, pero la intensidad del patrón varió entre sitios y entre especies. Debido a que las figuras actuales no incluyen intervalos de confianza, estas observaciones deben interpretarse como tendencias descriptivas y no como evidencia estadística de significancia.

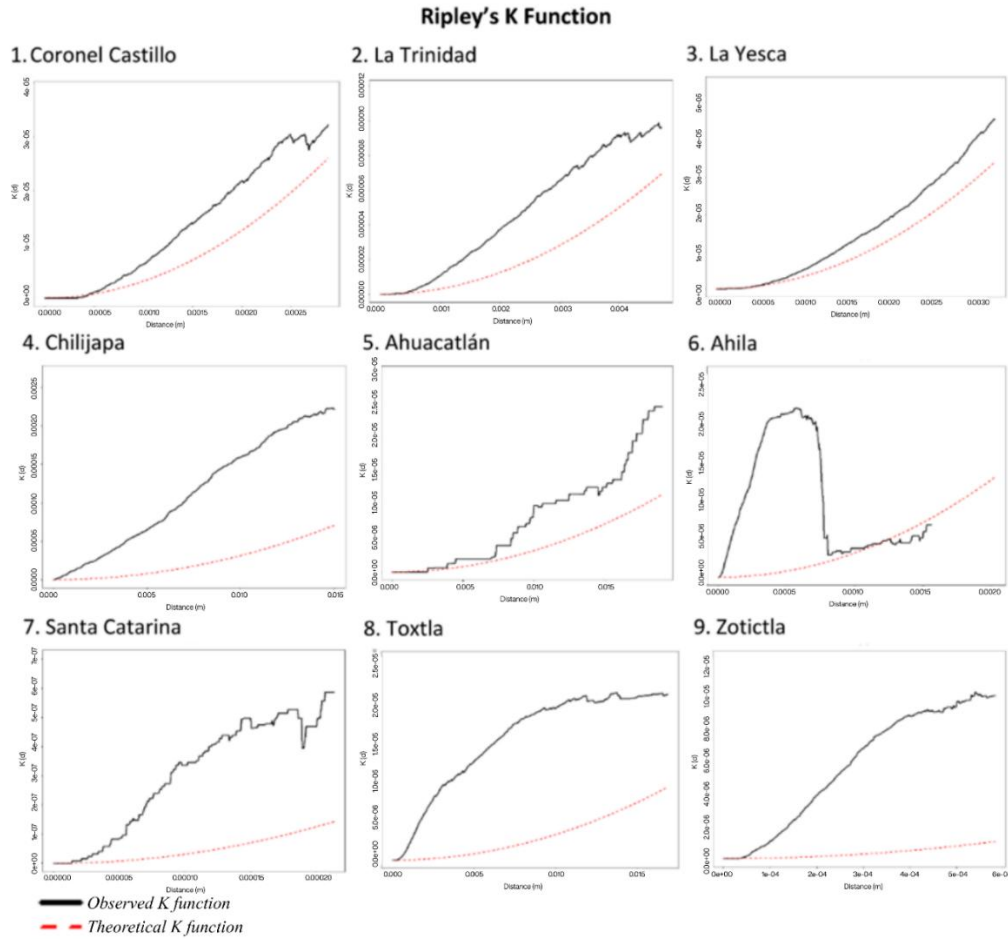


Figura 5. Función K de Ripley ($K(r)$) para las poblaciones analizadas de *Magnolia rzedowskiana* (paneles 1–5) y *M. zotictla* (paneles 6–9). La línea negra muestra la función empírica $K(r)$ estimada para cada población, mientras que la línea roja punteada representa la expectativa bajo un patrón completamente aleatorio (CSR), $K_{pois}(r)$. Las distancias se expresan en metros. Esta representación no incluye intervalos de confianza, por lo que las diferencias entre las curvas deben interpretarse como patrones descriptivos y no como evidencia estadística de significancia.

Cuadro 2. Interpretación del patrón de distribución espacial de las poblaciones analizadas, basado en la Función K de Ripley.

<i>Especie</i>	Población	Tendencia del patrón espacial
<i>Magnolia rzedowskiana</i>	Coronel Castillo	Tendencia a agregación: curva observada consistentemente por encima de CSR en la mayor parte del rango.
	La Trinidad	Tendencia a agregación: separación clara entre la curva observada y la teórica.
	La Yesca	Agregación débil: curvas muy próximas entre sí, con ligera tendencia positiva hacia Kiso observada.
	Chilijapa	Tendencia a agregación: separación amplia y constante a lo largo del rango.
	Ahuacatlán	Agregación localizada: incrementos abruptos en distancias cortas, indicando núcleos de puntos.
<i>Magnolia zotictla</i>	Ahila	Agregación marcada en distancias cortas: diferencias amplias entre observada y CSR <10 m.
	Santa Catarina	Agregación en distancias cortas: separación pronunciada en escalas pequeñas.
	Toxtla	Agregación en todo el rango: curva observada separada de CSR en todo el intervalo.
	Zotictla	Tendencia a agregación: separación sostenida entre ambas curvas.

Interacción espacial entre categorías estructurales (Función K cruzada). La función $K_{12}(r)$ reveló interacciones espaciales variables entre las categorías estructurales (plántulas, juveniles, subadultos, adultos y senescentes) de ambas especies, con rangos de proximidad que dependieron del sitio y de la combinación de categorías presentes (Figura 6). Únicamente se

describen los patrones que mostraron una separación positiva clara entre $K_{12}(r)$ observada y la expectativa CSR.

En *M. rzedowskiana*, se observó proximidad espacial entre adultos maduros y senescentes en La Yesca en un rango corto (~4–6 m). En Chilijapa, los adultos y subadultos mostraron asociación en distancias intermedias (~6–30 m). En Ahuacatlán, se registraron agrupamientos localizados entre categorías avanzadas del desarrollo, consistentes con la estructura espacial observada en el análisis univariado.

En *M. zotictla*, Ahila presentó los rangos más amplios de proximidad, con asociaciones entre múltiples categorías estructurales desde distancias muy cortas hasta ~30 m, particularmente entre plántulas y adultos maduros. En Santa Catarina se identificaron asociaciones entre juveniles y adultos (~9–12 m) y entre plántulas y juveniles (~10 m). En Toxtla, las asociaciones abarcaron rangos amplios (~3.5–30 m) entre plántulas, juveniles y adultos, mientras que los individuos senescentes mostraron proximidad con subadultos entre ~8–28 m. En Zotictla, se detectaron asociaciones a mayor escala, con cercanía entre juveniles y adultos desde ~17 m, y entre adultos, subadultos y senescentes en distancias ~6–14 m.

Las combinaciones con muy pocos individuos en alguna categoría estructural no generaron patrones interpretables y fueron excluidas del análisis (Figura 7).

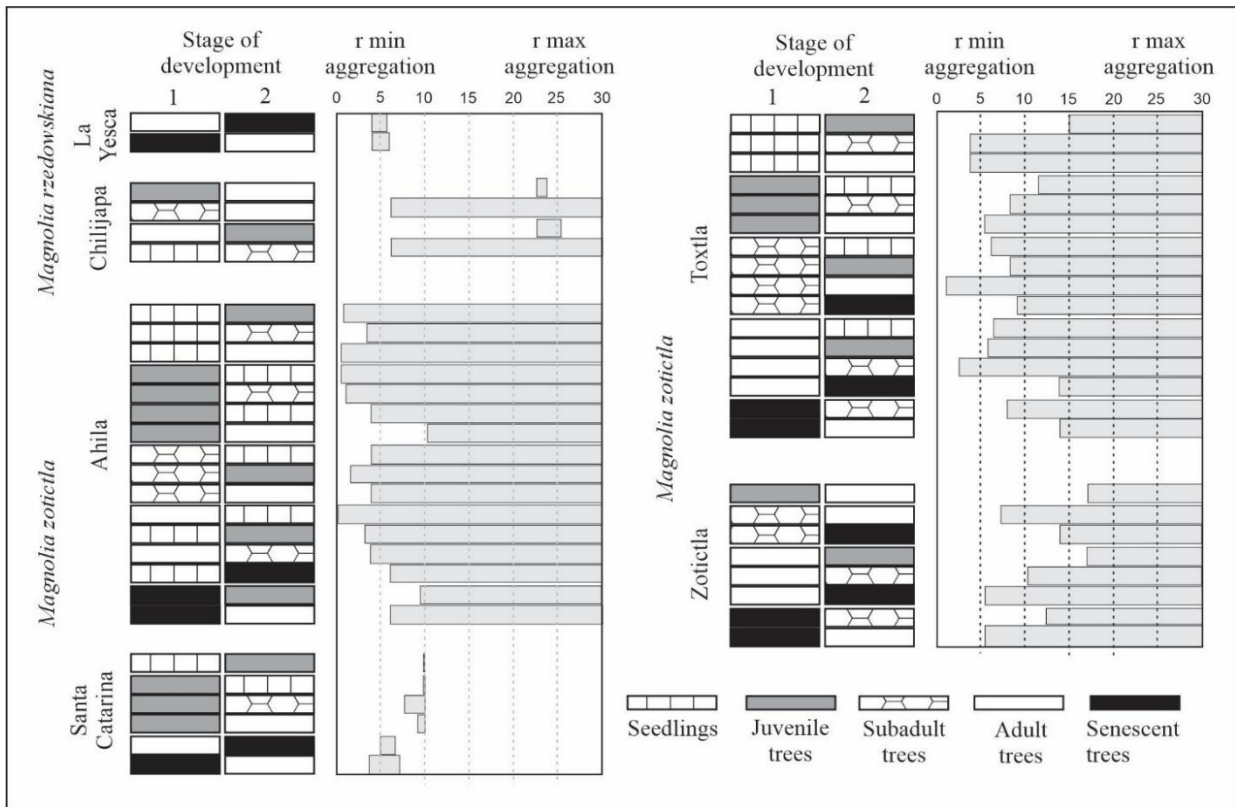


Figura 6. Rangos de distancias con proximidad espacial entre categorías estructurales de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zoticlla*, estimados mediante la función *K* cruzada de Ripley (*K12*). Se muestran únicamente las combinaciones de categorías que presentaron separación positiva clara entre la curva observada y la expectativa bajo un patrón completamente aleatorio (CSR). Los rangos representan las distancias mínimas y máximas (*r*, en metros) en las que se detectó esta proximidad espacial. Estos valores deben interpretarse de forma descriptiva, ya que no se incluyen intervalos de confianza asociados.

Fig. 7a. Ahila

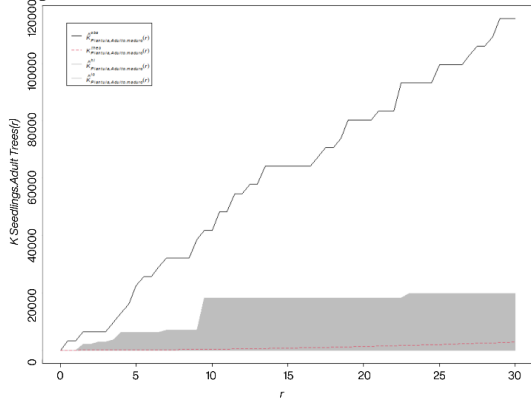


Fig. 7b. Santa Catarina

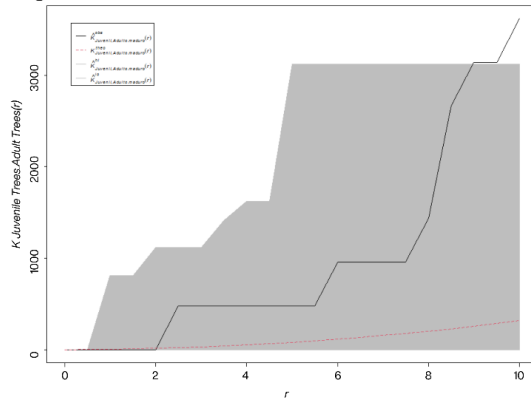


Fig. 7c. Toxtla

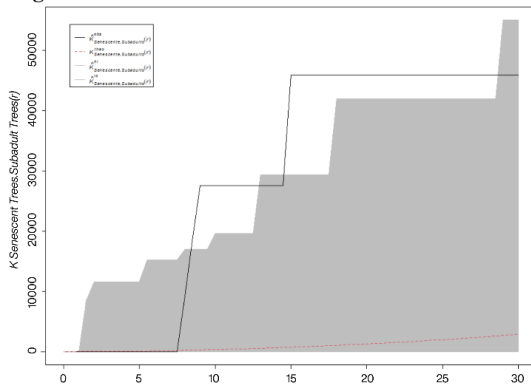


Fig. 7d. La Yesca

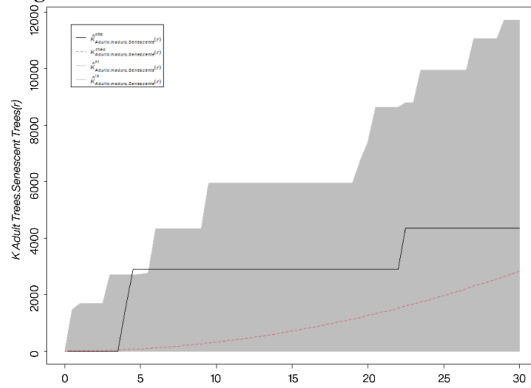


Figura 7. Ejemplos representativos de la función K cruzada de Ripley (K_{12}) para algunas combinaciones de categorías estructurales en poblaciones de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zoticitla*. La línea negra muestra los valores observados de $K_{12}(r)$ y la línea roja punteada representa la expectativa bajo un patrón completamente aleatorio (CSR). La banda gris ilustra la variabilidad generada a partir de simulaciones CSR. Los intervalos deben interpretarse de forma descriptiva, ya que la representación gráfica no delimita explícitamente los límites superior e inferior del envelope. Por ello, las diferencias entre la curva observada y la expectativa CSR señalan tendencias de proximidad espacial, y no constituyen evidencia estadística de significancia. Se muestran cuatro casos en los que se observaron rangos amplios de separación positiva entre categorías estructurales: (a) Ahila, (b) Santa Catarina, (c) Toxtla y (d) La Yesca.

Patrones de densidad espacial (Kernel). Los mapas de densidad de Kernel mostraron zonas de mayor concentración de individuos dentro de cada población (Figura 8). En ambas especies, plántulas y juveniles formaron núcleos de alta densidad, especialmente evidentes en Coronel Castillo, La Yesca y Ahila, indicando áreas de regeneración localizada. Los individuos subadultos y adultos maduros presentaron distribuciones más dispersas y ocupación de áreas más amplias, con densidades relativamente bajas en Ahuacatlán y Toxtla. Los individuos senescentes tendieron a agruparse en sectores delimitados dentro de varias poblaciones, destacando Santa Catarina y Zotictla.

En *M. rzedowskiana*, la distribución espacial de las categorías estructurales fue más heterogénea, con transiciones abruptas entre zonas de alta y baja densidad. En *M. zotictla*, los patrones mostraron agregación más fragmentada y concentrada. Las intensidades Kernel más altas se registraron en Coronel Castillo y La Yesca, mientras que las más bajas se observaron en Toxtla y Ahuacatlán. Estos resultados complementan los análisis de K y K12 al identificar espacialmente las áreas donde se concentra la mayor parte de los individuos en cada población.

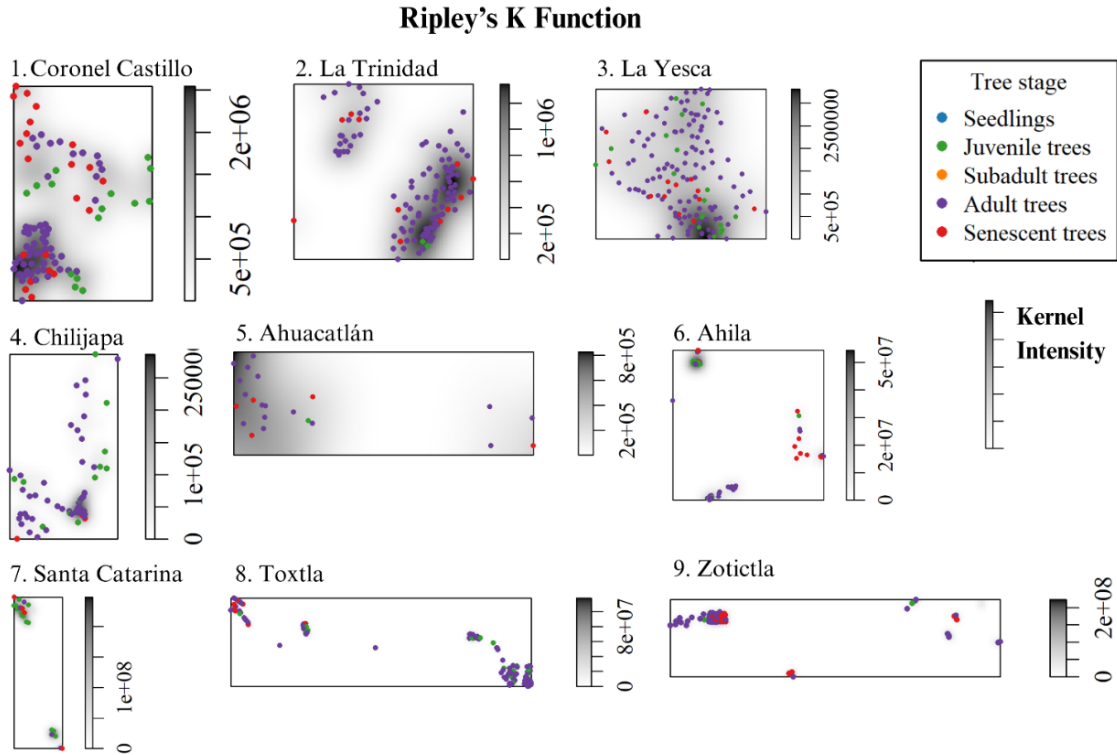


Figura 8. Mapas de densidad Kernel. Distribución espacial de *M. rzedowskiana* y *M. zoticla* en cinco poblaciones naturales. 1. Coronel Castillo, 2. La Trinidad, 3. La Yesca, 4. Chilijapa, 5. Ahuacatlán, y *Magnolia zoticla* 6. Ahila, 7. Santa Catarina, 8. Toxtla y 9. Zoticla). La intensidad de Kernel indica la concentración de individuos, con tonos rojo y naranja para áreas de alta densidad y azul y verde para baja densidad.

DISCUSIÓN

La estructura poblacional de *M. rzedowskiana* y *M. zoticla* se interpretó a partir de categorías basadas en el tamaño estructural y no en la edad cronológica, lo cual es apropiado en especies leñosas de BMM donde el crecimiento individual es altamente variable y depende de condiciones microambientales, competencia y disturbios locales. En las poblaciones estudiadas, la altura total resultó ser un atributo poco confiable, debido a la recurrencia de podas locales y

a la fragilidad del fuste característica del género *Magnolia*, lo cual genera pérdida del ápice y daño mecánico frecuente. En contraste, el diámetro del tallo se mantuvo como una medida estable del tamaño relativo, coherente con estudios poblacionales en otras especies del género (Vásquez-Morales et al., 2017; Galván-Hernández et al., 2020). La literatura demográfica establece que el tamaño es un descriptor más robusto del estado funcional que la edad en plantas leñosas (Cochran & Ellner, 1992; Caswell, 2001), por lo que su uso como base de clasificación es conceptualmente sólido.

Las categorías estructurales definidas en este estudio —plántulas, juveniles, subadultos, adultos y senescentes— se basaron en rasgos morfológicos y funcionales directamente observables: diámetro, altura relativa, inicio de ramificación, evidencia de reproducción y grado de deterioro de la copa y el fuste. Este enfoque coincide con criterios aplicados en investigaciones recientes sobre poblaciones naturales de *Magnolia* en bosques tropicales y templados (Vásquez-Morales et al., 2017; Galván-Hernández et al., 2020; Iralu et al., 2020). Más que representar etapas de edad estrictas, estas categorías reflejan estados funcionales dentro del ciclo de vida, que permiten describir con mayor precisión la estructura de poblaciones sometidas a disturbios antrópicos y a fragmentación severa, donde la reproducción, el deterioro estructural y la supervivencia no dependen únicamente del tamaño, sino también del acceso a luz, humedad y espacio.

La relación positiva entre el diámetro y la altura observada en las poblaciones sugiere que ambas variables reflejan patrones coherentes de crecimiento; sin embargo, y en concordancia con la teoría demográfica, dicha relación no se interpreta como un estimador de edad, sino como un descriptor del tamaño apropiado para clasificar individuos dentro de categorías estructurales que facilitan el análisis ecológico. Este enfoque permite caracterizar la estructura poblacional sin asumir distribuciones estables de edad o tasas vitales constantes,

condiciones que no se cumplen en especies amenazadas con poblaciones pequeñas y fragmentadas. Reconocer esta limitación no invalida los resultados, sino que sitúa la interpretación dentro del marco adecuado: el de estudios estructurales descriptivos, orientados a diagnóstico poblacional y manejo, más que a inferencias demográficas completas.

La relación entre altura y diámetro presenta mayor dispersión en comparación con otros estudios poblacionales, debido a que en diversas localidades se registraron árboles podados o con pérdida parcial del fuste, lo cual es común en zonas rurales donde la especie se utiliza para apertura de veredas o colecta menor. En estos casos, la altura deja de reflejar el tamaño acumulado del individuo; en cambio, el diámetro del tallo permanece como un atributo más estable (Zhao *et al.*, 2021). Por ello, la relación alométrica entre altura y el diámetro de los árboles, ha sido utilizada ampliamente, tanto en manejo forestal, como en el estudio de la dinámica de crecimiento de las poblaciones naturales, bajo el supuesto de que puede representar aproximadamente, la edad de los individuos (Ortiz-Quijano *et al.*, 2015; Howell *et al.*, 2022; Romo-Campos *et al.*, 2022). El diámetro normal (DN) y la altura de los individuos de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla*, presentaron una relación positiva significativa, lo que respalda su uso para definir indirectamente clases etarias, como se ha corroborado en estudios previos con otras especies de *Magnolia* (Vásquez-Morales *et al.*, 2017; Vásquez-Morales and Ramírez-Marcial, 2019; Iwaizumi *et al.*, 2021; Teste *et al.*, 2021).

La información sobre la densidad y estructura poblacional es de gran utilidad, pues permite hacer inferencias sobre el pasado y futuro de las especies (Sánchez-Velásquez y Pineda-López, 2006; Iralú *et al.*, 2019; Romo-Campos *et al.*, 2022). En este sentido, la estructura diamétrica difirió marcadamente entre las poblaciones analizadas. De acuerdo con los criterios de Aguraiuja *et al.* (2004), las poblaciones de Coronel Castillo, Chilijapa, La Yesca, Ahila, Santa Catarina y Toxtla, pueden considerarse como normales o estándar, por la presencia de individuos

de todas las clases diamétricas, pero con predominio de individuos adultos jóvenes y maduros. En cambio, las poblaciones de Ahuacatlán, La Trinidad y Zotictla, son regresivas o en declive, por el número limitado de individuos de diámetros pequeños (plántulas, juveniles y adultos jóvenes), por el predominio de individuos adultos maduros y senescentes, y por la ausencia de individuos en algunas categorías diamétricas (Agurauja et al., 2004; Iralú et al., 2019).

Llama la atención que ninguna de las poblaciones, en ambas especies de *Magnolia*, fue dinámica (*sensu* Agurauja et al., 2004), es decir, con predominio de plántulas y juveniles sobre las otras categorías (Sánchez-Velásquez et al., 2010; Ortiz-Quijano et al., 2015; Martínez-Álvarez et al., 2020; Han et al., 2022), lo cual sugiere que la regeneración poblacional es baja. Estos resultados podrían considerarse como un criterio de inestabilidad y/o como indicadores de que las condiciones ambientales no son adecuadas para la germinación de las semillas y/o para la supervivencia de las plántulas y juveniles (Vásquez-Morales and Ramírez-Marcial, 2019; Testé et al., 2021). El valor del Índice de Regeneración fue más alto en *M. zotictla* ($IR = 32.3\%$), que en *M. rzedowskiana*, por lo que su estructura poblacional es más estable. Estos valores de regeneración difieren poco de los estimados en otras especies de *Magnolia* (Galván-Hernández et al., 2020; Li et al., 2023).

La variación estructural en las poblaciones analizadas puede estar relacionada con la disponibilidad de microhábitats adecuados para la regeneración, la competencia intra e interespecífica, la presión por los disturbios ambientales y antrópicos, entre otros (Setsuko et al., 2013; Testé et al., 2021). Las poblaciones consideradas como regresivas enfrentan problemas severos, dado que se encuentran dentro (La Trinidad, y Zotictla) o cerca de sitios (Ahuacatlán) donde hay actividades humanas intensivas, como agricultura, ganadería y extracción de flores y hojas de las magnolias; lo cual afecta la germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas (Setsuko et al., 2013; Galván-Hernández et al., 2020; Gutiérrez-Lozano et al., 2020).

En contraste, las poblaciones de Coronel Castillo y La Yesca, consideradas como normales, se desarrollan en BMM primario, lejos de asentamientos humanos, por lo que hay poco disturbio (Gutiérrez-Lozano et al., 2020). En las poblaciones de Ahila, Chilijapa y Toxtla, etiquetadas también como normales, las flores de las magnolias son utilizadas indiscriminadamente en fiestas tradicionales, y con fines medicinales y ornamentales por los habitantes de localidades cercanas, por lo que la presión sobre los árboles adultos maduros es alta (Sánchez-Velásquez et al., 2016; Gutiérrez-Lozano et al., 2020; Sánchez-González et al., 2021; Infante-Rodríguez et al., 2023). La presencia de árboles maduros es esencial para que se mantenga la viabilidad y regeneración natural de las poblaciones de plantas (Palmarola et al., 2018; Iralu et al., 2019; Vázquez-Morales and Ramírez-Marcial, 2019). Si bien esta categoría etaria fue la más representativa en todas las poblaciones analizadas, la extracción desmedida de los frutos y semillas, podría ser la causa de la baja densidad de plántulas y juveniles.

En general, las especies de *Magnolia* de América y Asia, que se consideran en riesgo de extinción, comparten junto con *M. rzedowskiana* y *M. zotictla* varias características en común: rango de distribución estrecho, alto grado de aislamiento geográfico, tamaño poblacional pequeño, estructura etaria inestable, baja capacidad de dispersión y hábitat con alto grado de disturbio (Sánchez-Velásquez y Pineda-López, 2006; Setsuko et al., 2013; Vázquez-García et al., 2015; Sánchez-Velásquez et al., 2016; Palmarola et al., 2018; Iralu et al., 2019; Han et al., 2020; Rico et al., 2021; Blair et al., 2022). La fragmentación y destrucción del hábitat es la principal causa de la reducción del tamaño poblacional y el flujo de genes en las plantas (Tamaki et al., 2008; Hernández Rodríguez et al., 2021). Acorde con lo anterior, las poblaciones de ambas especies de *Magnolia* se encuentran en riesgo de extinción, por el alto grado de fragmentación de su hábitat, el BMM de la Sierra Madre Oriental (Gual-Díaz y Rendón-Correa, 2014; Rico et

al., 2021); lo cual ha propiciado un flujo génico limitado y una alta diferenciación genética entre las poblaciones (López-Ramírez et al., 2024).

El crecimiento poblacional está determinado por la disponibilidad de recursos y la idoneidad del hábitat (Jørgensen & Fath, 2008). En el presente estudio se observó que la baja densidad poblacional (v. gr. Ahuacatlán, Zotictla, Santa Catarina), se puede atribuir al impacto de las actividades humanas, tanto sobre el hábitat, como directamente sobre los individuos, en ambas especies. Estos resultados son similares a los reportados por Tang et al. (2011) en *Michelia coriacea*, Palmarola et al. (2018) en *M. cubensis* subsp. *acunae*, Iralu et al. (2019) en *Magnolia punduana* y Galván-Hernández et al. (2020) en *M. vovidesii*, quienes encontraron que las poblaciones estaban representadas por pocos individuos en las áreas más perturbadas. En cambio, las poblaciones con mayor densidad y estructura poblacional estable (v. gr. Coronel Castillo y La Yesca), se encontraron en sitios inaccesibles o con bajo nivel de disturbio, alejados de centros de población humana.

Distribución espacial de las poblaciones

La distribución espacial de los individuos fue predominantemente agregada en todas las poblaciones de ambas especies. Aunque no contamos con evidencia estadística formal de significancia, la separación consistente entre la curva observada y la expectativa CSR indica tendencias claras de agrupamiento, particularmente marcadas en *M. zotictla*. Este patrón sugiere que la regeneración y el establecimiento de nuevos individuos podrían estar asociados a la disponibilidad localizada de microambientes favorables, los cuales son cada vez más restringidos en un paisaje altamente fragmentado como el BMM (Gual-Díaz y Rendón-Correa, 2014; Rico et al., 2021). Por el contrario, la población de La Yesca mostró un patrón cercano a

la aleatoriedad, lo cual podría reflejar una combinación de menor perturbación y una dispersión ligeramente más amplia, como se ha documentado para otras magnolias en bosques mejor conservados (Palmarola et al., 2018; Testé et al., 2022).

La variación observada en el grado de agregación entre las poblaciones, así como la persistencia del patrón agregado a múltiples escalas, coincide con lo reportado para otras especies arbóreas del BMM, donde factores como la disponibilidad heterogénea de micro-hábitats, la competencia intraespecífica temprana, la tolerancia a la sombra, la presencia selectiva de dispersores y la apertura irregular del dosel influyen significativamente en la distribución espacial (Sánchez-Velásquez y Pineda-López, 2006; Ledo et al., 2012; Galván-Hernández et al., 2020; Han et al., 2020).

El patrón de agregación encontrado en *M. rzedowskiana* y *M. zotictla* coincide con lo reportado para otras especies de *Magnolia* y distintas especies arbóreas con dispersión limitada y dependientes de micro-hábitats específicos para la germinación (Clark & Evans, 1954; Ledo et al., 2012; Testé et al., 2021). Estudios previos con magnolias de México, China, India y Cuba describen patrones similares, donde los individuos se agrupan en zonas particulares del bosque (Gutiérrez y Vovides, 1997; Li et al., 2017; Palmarola et al., 2018; Iralu et al., 2019; Galván-Hernández et al., 2020; Testé et al., 2021).

Los mapas de densidad Kernel mostraron diferencias notables entre sitios y entre categorías estructurales. En la mayoría de las poblaciones de *M. rzedowskiana* (Coronel Castillo, La Trinidad, Chilijapa) y en las poblaciones de *M. zotictla*, se identificaron núcleos de mayor concentración de individuos, particularmente entre juveniles y adultos jóvenes. Esto sugiere que la regeneración reciente ocurre en zonas específicas del bosque, posiblemente vinculados a condiciones microambientales favorables. En contraste, en Ahuacatlán se observaron pocos individuos y ausencia de algunas categorías estructurales, lo que podría indicar condiciones

locales menos propicias para el establecimiento, como se ha documentado para otras magnolias sometidas a disturbios intensos (Ramírez-Bamonde et al., 2005; Testé et al., 2021; Li et al., 2023). La reducción aparente en el radio de agregación puede estar relacionada con alteraciones recientes del bosque que afectan la germinación y el reclutamiento, fenómeno que incrementa la vulnerabilidad poblacional (Galván-Hernández et al., 2020).

La distribución observada también sugiere una mayor proximidad espacial entre plántulas, juveniles y los individuos reproductivos, en comparación con las asociaciones entre adultos jóvenes, adultos maduros y senescentes. Esta tendencia ha sido reportada para *M. cylindrica* (Li et al., 2017) y *M. vovidesii* (Galván-Hernández et al., 2020), donde los individuos jóvenes aparecen frecuentemente agrupados en torno a árboles medianos o grandes, posiblemente debido a la disponibilidad de microhábitats apropiados para el establecimiento en esas áreas y a que los mecanismos de dispersión alcanzan distancias cortas.

Los patrones espaciales detectados reflejan procesos ecológicos e históricos particulares en cada población (Sánchez-Velásquez y Pineda-López, 2006). La presencia de núcleos bien definidos de plántulas y juveniles en poblaciones como Coronel Castillo y La Yesca sugiere que aún persisten microambientes capaces de sostener regeneración natural. Sin embargo, la concentración de estos núcleos en zonas puntuales indica que la regeneración no es uniforme en el paisaje, probablemente debido a la fragmentación, la dispersión limitada o modificaciones locales del suelo y microclima (Setsuko et al., 2013; Han et al., 2019; Blair et al., 2022).

En Ahuacatlán y Toxtla, la mayor dispersión espacial de los adultos jóvenes y adultos maduros podría corresponder a fases pasadas de expansión poblacional previas a eventos más severos de fragmentación (Palmarola et al., 2018; Testé et al., 2021). La ausencia actual de regeneración observada en estos sitios refuerza la idea de que las condiciones ambientales han cambiado y ya no favorecen el establecimiento de nuevos individuos.

Finalmente, la alta concentración de individuos senescentes en Santa Catarina y Zotictla es consistente con poblaciones envejecidas, donde el reclutamiento reciente es insuficiente para garantizar la persistencia a largo plazo, patrón reportado para otras magnolias en bosques fragmentados (Palmarola et al., 2018). En conjunto, estos resultados apoyan la hipótesis de que *M. rzedowskiana* y *M. zotictla* presentan procesos de regeneración espacialmente restringidos, lo que justifica la implementación de estrategias de conservación orientadas a proteger los núcleos de regeneración, restaurar la conectividad y promover propagación asistida para asegurar la viabilidad futura de las poblaciones (Setsuko et al., 2013).

Relación entre las variables ambientales y los atributos de las poblaciones

Los RT demostraron ser alternativas de análisis no lineal flexibles y robustas, pues permitieron reconocer las variables ambientales locales y/o micro ambientales más relacionadas con la variación en el diámetro y, probablemente también, con los patrones de distribución espacial de los individuos en las dos especies de *Magnolia* (De'ath, y Fabricius, 2000; Bjørnstad, 2015). En el caso de *M. rzedowskiana*, las variables que más contribuyen en la explicación de la variación en los valores del diámetro fueron, en orden de importancia: altitud, exposición, pendiente y temperatura promedio anual. La altitud es una variable ambiental compleja, que tiene un efecto indirecto sobre los organismos, pero que está asociada con variables como temperatura, presión atmosférica, humedad, viento, entre otras, que si tienen efecto directo sobre el crecimiento de los organismos (Korner, 2007). Las poblaciones de *M. rzedowskiana* se distribuyen en un rango altitudinal amplio, de más de 600 m (Gutiérrez-Lozano et al., 2020), por ello, los valores de temperatura y precipitación pluvial tienen amplio espectro de variación, que afecta significativamente el crecimiento de los individuos. Las otras variables asociadas con

los cambios en el valor del diámetro en un subgrupo muestral, fueron la exposición y la pendiente, que forman parte de la topografía del terreno, por lo que operan en diferente escala espacial (micro ambiental), es decir, son variables anidadas dentro de los cambios en altitud (Bolaños-Guaranguay et al., 2018).

En cambio, las poblaciones de *M. zoticla*, se distribuyen en un intervalo de distribución altitudinal estrecho, de solo 90 m (Gutiérrez-Lozano et al., 2020; Sánchez-González et al., 2021), en el que el espectro de variación en temperatura y precipitación pluvial es pequeño. Por ello, en el RT se encontraron otras variables que explican los cambios en el diámetro de los individuos. La cobertura del dosel fue la de mayor relevancia, seguida por la temperatura promedio anual y por la elevación. La cobertura del dosel define la cantidad de luz solar y la disponibilidad de humedad en los estratos inferiores del bosque (Solomon et al., 2024). Las poblaciones de *M. zoticla* se desarrollan en sitios con alto grado de fragmentación y disturbio, con cobertura del dosel baja, por lo que las plántulas y juveniles están sometidos a condiciones estresantes que afectan su crecimiento y desarrollo (Moretti et al., 2019). La apertura de claros, a causa de disturbios naturales o antropogénicos, favorece la entrada de más luz solar al sotobosque, lo cual puede acelerar el crecimiento de las plántulas y juveniles. Sin embargo, en bosques muy fragmentados, el exceso de radiación puede afectar la germinación y el desarrollo de las plántulas, en estos casos, la sombra que proyectan los árboles adultos de la misma especie puede ser fundamental para su supervivencia (Galván-Hernández et al., 2020).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson Teixeira, K. J., Miller, A. D., Mohan, J. E., Hudiburg, T. W., Duval, B. D., & De Lucia, E. H. (2013). Altered dynamics of forest recovery under a changing climate. *Global Change Biology*, *19*(7), 2001-2021. <https://doi.org/10.1111/gcb.12194>
- Baddeley, A., Rubak, E., & Turner, R. (2015). *Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R*. CRC Press.
- Beltrán, L., Romero-Manzanares, A., Ticktin, T., Blancas, J., Martínez-Ballesté, A., Gaoue, O. & Bye, R. (2024). Can debarking affects sex ratio, population structure and spatial segregation? insights of unsustainable harvesting in a Mesoamerican tropical tree. *Ethnobiology and Conservation*, *13*. <https://doi.org/10.15451/ec2024-01-13.08-1-23>
- Bjørnstad, O. N. (2015). Nonlinearity and chaos in ecological dynamics revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(20), 6252-6253. <https://doi.org/10.1073/pnas.150770811>
- Blair, M. E., Galante, P. J., Tu Bao, N., Le, S. C., & Nguyen, Q. H. (2022). Climate change threatens the conservation of one of the world's most endangered transboundary tree species: *Magnolia grandis*. *Frontiers of Biogeography*, *14*(1). <https://doi.org/10.21425/F5FBG51059>
- Bolaños-Guaranguay, A., Patiño, A. & Calderón-Leytón, J. (2018). Efecto altitudinal sobre la estructura poblacional de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec. en el páramo del Santuario de Fauna y Flora Volcán Galeras (Nariño, Colombia). *Revista Criterios*, *25*(2), 111-128. <https://doi.org/10.31948/rev.criterios/25.2-art5>
- Castillo Gallegos, E., Jarillo-Rodríguez, J., & Escobar-Hernández, R. (2018) Diameter-height relationships in three species grown together in a commercial forest plantation in eastern

- tropical Mexico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 24(1), 33-48.
<https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2017.05.033>
- Cicuzza, D., Newton, A., & Oldfield, S. (2007). *The red list of Magnoliaceae*. Cambridge, UK:
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302-4315.
<https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Clark, P. J., & Evans, F. C. (1954). Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35(4), 445–453.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2010). El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sustentable. México: CONABIO, 196 pp.
- Fick, S.E. & R.J. Hijmans. (2017). WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37 (12): 4302-4315.
- Galván Hernández, D. M., Aguilar, P. O., Bartolo Hernández, J., García Montes, M. A., Sánchez González, A., Ramírez Bautista, A., & Vovides, A. (2020). Current Status of *Magnolia vovidesii* (Magnoliaceae, Magnoniales): New data on population trends, spatial structure, and disturbance threats. *Tropical Conservation Science*, 13.
<https://doi.org/10.1177/1940082920923894>
- Galván Hernández, D. M., Octavio-Aguilar, P., Lazcano Cruz, L., & Sánchez González, A. (2021). Morphological and genetic differentiation in isolated populations of Mexican beech *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*. *Journal of Forestry Research*, 32(5), 2169-2179.
- Gutiérrez Lozano, M., Sánchez González, A., Vázquez García, J.A., López Mata, L., & Aguilar, P. A. (2020). Diferenciación morfológica poblacional de *Magnolia rzedowskiana* (Magnoliaceae): especie endémica en peligro de extinción de la Sierra Madre Oriental,

- México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 91: e913101.
<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3101>
- Han, C., Tao, L., & Sun, W. (2020). Distribution and conservation status of *Magnolia ovoidea* (Magnoliaceae): a critically endangered species in Yunnan, China. *Oryx*, 54(4), 466-469.
<https://doi.org/10.1017/S0030605318000704>
- He, J., Chen, L., Si, Y., Huang, B., Ban, X., & Wang, Y. (2009). Population structure and genetic diversity distribution in wild and cultivated populations of the traditional Chinese medicinal plant *Magnolia officinalis* subsp. *biloba* (Magnoliaceae). *Genetica*, 135, 233-243.
<https://doi.org/10.1007/s10709-008-9272-8>.
- Hernández, R. M., Testé Lozano E., Veltjen, E., Quintana Delgado J., Palmarola Bejerano, A., Valdés de la Cruz, M., Asselman, P., Larridon, I., Samain, M-S., González Torres, L.R. 2021. Effect of the Landscape on Functional and Spatial Connectivity in *Magnolia cubensis* (Magnoliaceae) in Two Mountain Massifs of Cuba. *Research Square*, 1-34.
<https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-432614/v1>
- Howell, S.R., Song, G. Z. M., Chao, K. J., Doley, D. 2022. Functional evaluation of height–diameter relationships and tree development in an Australian subtropical rainforest. *Australian Journal of Botany*, 70(2), 158–173. <https://doi.org/10.1071/BT21049>
- Infante Rodríguez, D. A., Valenzuela González, J. E., Guerrero Analcob, J.A., Ramírez Marcial, N. & Vásquez-Morales, S.G. (2023). Las magnolias: biología, usos, y su potencial como fuente de compuestos insecticidas. *Naturaleza y Tecnología*, 31-44.
- Iralú, V., Pao, N. T., & Upadhaya, K. (2020). An assessment of population structure and regeneration status of *Magnolia punduana* Hk. f. & Th. (Magnoliaceae) in fragmented forests of northeast India. *Journal of Forestry Research*, 31(3), 937-943.
<https://doi.org/10.1155/2007/59282>

- Ishida, K., Kikuchi, K., & Hayashi, M. (2020). Inbreeding and inbreeding depression in a deciduous shrub, *Magnolia salicifolia*, in the understory of a Japanese Beech Forest. *Journal of Environmental Science and Engineering, A* (9), 90-97. <https://doi.org/10.17265/2162-5298/2020.03.002>
- Iwaizumi, M. G., Takahashi, M., & Yano, K. (2021). Temporal variation in regeneration events affecting population structure in different size-and life-stages contributes to overall genetic diversity of natural *Zelkova serrata* population. *Journal of Forest Research*, 26(1), 32-42. <https://doi.org/10.1080/13416979.2020.1846245>
- Kim, M. Y., & Lee, S. W. (2021). Regression tree analysis for stream biological indicators considering spatial autocorrelation. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 18(10), 5150. <https://doi.org/10.3390/>
- Körner, C., & Hoch, G. (2023). Not every high-latitude or high-elevation forest edge is a treeline. *Journal of Biogeography*, 50(5), 838-845. <https://doi.org/10.1111/jbi.14593>
- Ledo, A., Montes, F. & Condés, S. (2012). Different spatial organisation strategies of woody plant species in a montane cloud forest. *Acta Oecologica* 38, 49-57. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.09.003>
- Li, J., Yang, A., Nie, T., Sun, L., Chen, Y., Jiang, Z., & Yin, Z. (2023). Phenological growth stages of *Magnolia* × *soulangeana* according to the extended BBCH scale. *Annals of Applied Biology*, 182(2), 267-279. <https://doi.org/10.1111/aab.12814>
- Li, Y. Q., Deng, X. W., Huang Z. H., Xiang, W. H., Yan W. D. & Lei P-F. (2015). Development and Evaluation of Models for the Relationship between Tree Height and Diameter at Breast Height for Chinese-Fir Plantations in Subtropical China. *PLoS ONE* 10(4): e0125118. <https://doi:10.1371/journal.pone.0125118>

- Linsky, J., Crowley, D., Bruns, E., Coffey, E., 2022. Global Conservation Gap Analysis of *Magnolia*. Atlanta, G.A. *Atlanta Botanical Garden*.
- López Ramírez, L., Hernández Vera, G., Galván Hernández, D. M., Aguilar, P. O., Carranza Aranda, A. S., Vázquez García, J. A., & Sánchez González, A. (2024). Structure, diversity, and genetic delimitation of two species endemic to eastern Mexico. *Silvae Genetica*, 73(1), 35-47. <https://doi.org/10.2478/sg-2024-0004>
- Martínez Álvarez, G., Rodríguez, M. H., Delgado, J. Q., & González Torres, L. R. (2020). Age structure of *Magnolia cristalensis* (Magnoliaceae) in El Toldo, Holguín, Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 41, 87-89. <https://doi.org/10.5555/2021/0324192>
- Miguel Peñaloza, A., Pérez Alquicira, J., & Rico, Y. (2023). Fine-scale genetic structure of *Magnolia iltisiana* in forest regeneration sites with a history of selective logging. *Botanical Sciences*, 101(3), 821-836. <https://doi.org/10.17129/botsci.3254>
- Moretti, A. P., Olguin, F. Y., Pinazo, M. A., Gortari, F., Vera Bahima J., Graciano C. (2020). Supervivencia y crecimiento de un árbol nativo maderable bajo diferentes coberturas de dosel en el Bosque Atlántico, Misiones, Argentina. *Ecología Austral*, 129:99-111. <https://doi.org/10.25260/EA.19.29.1.0.779>
- Núñez, F. A. A., Guzmán Díaz, S., Park, S., Kim, S., Salas, E. M. M., & Samain, M.-S. (2025). Unravelling the Mexican *Magnolia dealbata* (Magnoliaceae) species complex. *Phytotaxa*, 684(1), 1–32. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.684.1.1>
- Palmarola, A., Granado, L., Testé, E., Hernández, M., Albelo, N., & González-Torres, L. R. (2018). Population structure and distribution of *Magnolia cubensis* subsp. *acunae* (Magnoliaceae). *Revista del Jardín Botánico Nacional* 39: 103-111.
- Ponce Reyes, R., Reynoso-Rosales, V. H., Watson, J. E., Van Der Wal, J., Fuller, R. A., Pressey, R. L., & Possingham, H. P. (2012). Vulnerability of cloud forest reserves in Mexico to

climate change. *Nature climate change*, 2(6), 448-452.
<https://doi.org/10.1038/nclimate1453>

- R Core Team. (2025). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, [Software]. R Studio, PBC, Vienna, Austria.
- Ramírez Bamonde, E. S., Sánchez Velásquez, L. R. & Andrade-Torres, A. (2005). Seedling survival and growth of three species of mountain cloud forest in Mexico, under different canopy treatments. *New Forests*, 30(1), 95-101.
- Rico, Y., León-Tapia, M. Á., Zurita-Solís, M., Rodríguez-Gómez, F., & Vásquez-Morales, S. G. (2021). Influence of Pleistocene climatic oscillations on the phylogeography and demographic history of endemic vulnerable trees (section *Magnolia*) of the Tropical Montane Cloud Forest in Mexico. *PeerJ*, 9, e12181. <https://doi.org/10.7717/peerj.12181>
- Ripley, B. D. (1976). The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability*, 13(2), 255–266.
- Rivers, M., Beech, E., Murphy, L., & Oldfield, S. (2016). *The Red List of Magnoliaceae: revised and extended*. Richmond, Surrey, UK: Botanic Gardens Conservation International (BGCI).
- Rodríguez, M. H., Testé, E., Veltjen, E., Delgado, J. Q., Bejerano, A. P., de la Cruz, M. V. & González Torres, L. R. (2021). Effect of the landscape on functional and spatial connectivity in *Magnolia cubensis* (Magnoliaceae) in two mountain massifs of Cuba. *Conservation Genetics*, 22(6), 1051-1068. <https://doi.org/10.1007/s10592-021-01395-6>
- Romo Campos, R. L., Avendaño López, A. N., Ascencio Suárez, N. S., Peña López, B. E., Güitrón López, M. M. (2022). Evaluation of the growth of *Magnolia pugana* seedlings in situ and ex situ, endemic species of Western Mexico in danger of extinction. *Revista Bio Ciencias*, 9, e1196. doi: <https://doi.org/10.15741/revbio.09.e1196>

- Rosas Rangel, D. M., Mendoza, M. E., Gómez-Tagle, A., & Tobón Marín, C. (2019). Avances y desafíos en el conocimiento de los bosques mesófilos de montaña de México. *Madera y Bosques*, 25(1).
- RStudio Team. (2025). RStudio: Integrated Development Environment for R (version 2023.03.0+386) [Software]. RStudio, PBC. <https://www.rstudio.com/>
- Sánchez González, A., Gutiérrez Lozano, M., Yescas, R. D., Hernández Álvarez, A. G., Ortega Pena, A. S., & Vázquez-García, J. A. (2021). *Magnolia zotictla* (*Magnolia* sect. *Macrophylla*, Magnoliaceae): a new species from the southern Sierra Madre Oriental, México. *Phytotaxa*, 513(4), 271-281. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.513.4.1>
- Sánchez Velásquez, L. R., & Pineda López, M. D. R. (2006). Species diversity, structure and dynamics of two populations of an endangered species, *Magnolia dealbata* (Magnoliaceae). *Revista de Biología Tropical*, 54(3), 997-1001.
- Sánchez Velásquez, L. R., & Pineda-López, M. D. R. (2010). Comparative demographic analysis in contrasting environments of *Magnolia dealbata*: an endangered species from Mexico. *Population Ecology*, 52, 203-210.
- Sánchez Velásquez, L. R., Pineda-López, M. D. R., VásquezMorales, S. G. & Avendaño Yáñez, M. D. L. L. (2016). Ecology and conservation of endangered species: the case of magnolias. En M. Quinn (Ed.), *Endangered species: threats, conservation and future research* (pp. 63–84). Londres: Nova Science Publishers.
- Serna González, M., Urrego Giraldo, L. E., Santa Ceballos, J. P., & Suzuki Azuma, H. (2022). Flowering, floral visitors and climatic drivers of reproductive phenology of two endangered magnolias from neotropical Andean forests. *Plant Species Biology*, 37(1), 20-37. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12351>

- Setsuko, S., Nagamitsu, T., & Tomaru, N. (2013). Pollen flow and effects of population structure on selfing rates and female and male reproductive success in fragmented *Magnolia stellata* populations. *BMC ecology*, 13(1), 10. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-13-10>
- Solomon, N., Birhane, E., Teklay, M., Negussie, A. and Gidey, T. 2024. Exploring the role of canopy cover and environmental factors in shaping carbon storage in Desa'a forest, Ethiopia. *Carbon Balance and Management*, 19:30. <https://doi.org/10.1186/s13021-024-00277-x>
- StatSoft, Inc. (2011). STATISTICA (Data Analysis Software System), Version 10. <http://www.statsoft.com>
- Tamaki, I., Setsuko, S. & Tomaru, N. (2008). Genetic variation and differentiation in populations of a threatened tree, *Magnolia stellata*: factors influencing the level of within-population genetic variation. *Heredity*, 100, 415–423. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6801097>
- Testé, E., Palmarola, A., Rodríguez Meno, A., Hernández, M., & González Torres, L. R. (2021). Temporal changes in the structure and distribution of *Magnolia virginiana* subsp. *oviedoae* (Magnoliaceae). *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 42, 269-279.
- Thinley, D., & Suberi, B. (2021). Regeneration, Stand Structure and Species Composition of *Magnolia lanuginosa* (Wall.) Figlar & Noot. Forest in Kengkhar, Bhutan. *Bhutan Journal of Natural Resources and Development*, 8(1), 8-17. <https://doi.org/10.17102/bjnrd.v8i1.61>
- US Geological Survey. (2021). United States Geological Survey 3D Elevation Program 1/3 arc-second Digital Elevation Model. *Distributed by Open Topography*.
- Vásquez Morales, S. G., Sánchez Velásquez, L. R., del Rosario Pineda López, M., Díaz Fleischer, F., Flores Estévez, N., & Viveros-Viveros, H. (2017). Moderate anthropogenic disturbance does not affect the demography of *Magnolia schiedeana*, an endangered species from Mexico. *Flora*, 234, 77-83. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.07.005>

- Vásquez Morales, S. G. & Ramírez Marcial, N. (2019). Germinación de semillas y estructura poblacional de dos especies de árboles en peligro: *Magnolia perezfarrerae* y *Magnolia sharpii*. *Botanical Sciences*, 97 (1): 2-12. <https://doi.org/10.17129/botsci.1977>.
- Vázquez García, J. A., Domínguez Yescas, R., Pedraza Ruiz, R., Sánchez González, A., & Muñiz Castro, M. Á. (2015). *Magnolia rzedowskiana* (Magnoliaceae), a new species of section Macrophylla from the central Sierra Madre Oriental, Mexico. *Acta Botánica Mexicana*, (112), 19-36.
- Vázquez García, J. A., Domínguez Yescas, R., Velazco-Macías, C., Shalisko, V., & Merino Santi, R. E. (2016). *Magnolia nuevoleonensis* sp. nov. (Magnoliaceae) from northeastern Mexico and a key to species of section Macrophylla. *Nordic Journal of Botany*, 34(1), 48-53. <https://doi.org/10.1111/njb.00800>
- Vázquez García, J. A., Estrada, S., Martínez, A. H., Aguirre, D., Cubas, K., & Muniz Castro, M. A. (2023). *Magnolia cirorum* (Magnolia sect. Talauma, Magnoliaceae), a new species from Pico Bonito National Park, Atlántida, Honduras. *Phytotaxa*, 629(2), 129-138. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.629.2.2>
- Villaseñor, J. L., & Gual Díaz. (2014). El bosque mesófilo de montaña en México y sus plantas con flores. In: Gual-Díaz, M. & A. Rendón-Correa (comps.). *Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. p. 221-236.
- Wang Y. B., Liu, B. B., Nie, Z. L. Chen, H. F., Chen, F. J., Figlar, R. B., & Wen, J. (2020). Major clades and a revised classification of *Magnolia* and Magnoliaceae based on whole plastid genome sequences via genome skimming. *Journal of Systematics and Evolution*, 58(5): 673-695. <https://doi.org/10.1111/jse.12588>.

- Wang, J., Tang, Y., Xie, Z. H., & Zhang, M. Y. (2009). Autecology and conservation status of *Magnolia sargentiana* Rehder & Wilson (Magnoliaceae) in the Dafengding region, southern Sichuan Province, China. *Journal of Systematics and Evolution*, 47(6), 525-534. <https://doi.org/10.1111/j.1759-6831.2009.00051.x>
- Zhao, M., Shihong, T., Yu, Z., Zhiqiang, L., Suping, Z., Shuguang, L. (2021). Allometric relationships, functional differentiations, and scaling of growth rates across 151 tree species in China. *Ecosphere*, 12(5):1-21. 10.1002/ecs2.3522.

CAPÍTULO IV

Taxonomía integrativa para definir el

estado de conservación de *Magnolia*

rzedowskiana* y *M. zotictla

(Magnoliaceae) en la Sierra Madre

Oriental, México.

**Taxonomía integrativa para definir el estado de conservación de *Magnolia rzedowskiana*
y *M. zotictla* (Magnoliaceae) en la Sierra Madre Oriental, México**

RESUMEN

La familia Magnoliaceae agrupa linajes relictos adaptados al bosque mesófilo de montaña, uno de los ecosistemas más amenazados de México. Dentro de la sección *Macrophylla*, *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla*, son especies endémicas de la Sierra Madre Oriental con distribución disyunta. Su delimitación se evaluó mediante un enfoque de taxonomía integrativa que combinó diversidad y estructura genética, variación ecológica (fenología, estructura y distribución espacial), distribución geográfica y evidencia bibliográfica sobre la variación morfológica y anatómica de las poblaciones naturales.

El análisis comparativo de caracteres foliares, florales y anatómicos confirmó diferencias consistentes entre ambas especies, asociadas a gradientes altitudinales y micro climáticos. *M. rzedowskiana* conserva rasgos mesofíticos, hojas amplias y menor variación fenológica vegetativa, mientras que *M. zotictla* exhibe hojas coriáceas, pubescencia densa y ciclo vegetativo más amplio, indicadores de adaptación a ambientes fragmentados y con mayor estacionalidad hídrica.

Las evaluaciones bajo el Método de Evaluación del Riesgo (MER-Plantas) y los criterios de la Lista Roja de la UICN revelaron áreas de ocupación reducidas (84 km² y 16 km², respectivamente), baja densidad poblacional y escasa regeneración (IR < 0.3). Ambas especies muestran estructura poblacional dominada por individuos adultos y patrones espaciales agregados, compatibles con una dinámica de reclutamiento limitado.

La integración de la información sobre la variación genotípica, fenotípica (anatomía, morfología), ecológica (fenología, estructura, distribución espacial) y distribución geográfica de las poblaciones analizadas, sugiere que *M. rzedowskiana* y *M. zotictla* son linajes evolutivos independientes dentro del complejo *M. dealbata*, con adaptaciones a microclimas contrastantes y con alta vulnerabilidad ecológica. Conforme a los criterios B1ab(iii)+C2a(i) de la UICN, *M. rzedowskiana* se considera En Peligro (EN) y *M. zotictla* En Peligro Crítico (CR). Se recomienda su inclusión en la NOM-059-SEMARNAT-2010 y el fortalecimiento de estrategias de conservación *in situ* y *ex situ* orientadas a la restauración del bosque mesófilo de montaña.

Palabras clave: Aislamiento reproductivo, Alocronía, bosque mesofilo de montaña, especies endémicas, especies en riesgo, unidades evolutivas independientes.

INTRODUCCIÓN

La familia Magnoliaceae constituye uno de los linajes más antiguos dentro de las angiospermas, con cerca de 390 especies, distribuidas en regiones templadas y tropicales del hemisferio norte (Núñez et al., 2024). Se trata de un grupo relictivo que conserva rasgos primitivos en su morfología floral y biología reproductiva, por lo que es de amplio interés desde una perspectiva evolutiva, filogenética, biogeográfica y ecológica (Kim & Suh, 2013; Figlar & Nooteboom, 2004). Algunas especies de magnolias poseen alto valor cultural y ornamental en diferentes regiones de Asia y América, por el aprovechamiento tradicional de sus flores, corteza y semillas (Cicuzza et al., 2007; García-Morales et al., 2022).

El género más representativo de la familia: *Magnolia*, enfrenta una de las crisis de conservación más severas documentadas en plantas leñosas a escala global, porque más del 50%

de las especies se encuentran en alguna categoría de riesgo, en la Lista Roja de la IUCN (IUCN, 2024). El tamaño pequeño y alto grado de aislamiento de las poblaciones de un gran número de especies de *Magnolia*, ocasionado principalmente por la fragmentación del hábitat y la tala selectiva, han provocado la reducción significativa de su variabilidad genética y cambios severos en su estructura demográfica (Rivers et al., 2011; Veltjen et al., 2022).

En México, el género *Magnolia* presenta alta riqueza y endemismo, con alrededor de 30 especies, la mayoría de ellas distribuidas en el bosque mesófilo de montaña (BMM), uno de los ecosistemas más amenazado del país (Vázquez-García et al., 2016; Vovides et al., 2019; Challenger & Soberón, 2008). Las especies de la sección *Macrophylla* constituyen un linaje particularmente vulnerable por su distribución fragmentada y fuerte especialización a climas templado-húmedos. El denominado complejo *Magnolia dealbata* (especies de la sección *Macrophylla* con distribución en México), agrupa especies que difieren en rasgos morfológicos generales y en su estructura genética; pero aún se desconocen aspectos básicos sobre el grado de diferenciación anatómica, fenológica, ecológica y morfológica, entre las mismas (Vázquez-García et al., 2016).

Durante el siglo XX, *M. dealbata* fue considerada una especie ampliamente distribuida en el norte, centro y sur de México, hasta que algunos estudios morfológicos revelaron la presencia de poblaciones con rasgos diagnósticos particulares, lo que dio origen a propuestas de segregación de especies con descripciones morfológicas formales, como por ejemplo *M. rzedowskiana* (Domínguez-Yescas et al., 2015) en el norte de Hidalgo, oriente de Querétaro y sureste de San Luis Potosí, *M. zotictla* (Sánchez-González et al., 2021) en el sureste de Hidalgo y Sierra Norte de Puebla, así como otras especies que se distribuyen en el noreste y sur del país (Gutiérrez-Báez et al., 2020; Vázquez-García et al., 2022). Estos estudios ampliaron el

conocimiento del grupo y evidenciaron una probable diversificación reciente, asociada a gradientes altitudinales y climáticos en la Sierra Madre Oriental.

M. rzedowskiana y *M. zoticla*, como las demás especies del complejo, presentan poblaciones pequeñas y de distribución restringida, que se desarrollan en sitios fuertemente fragmentados, aunado a que su delimitación taxonómica también ha sido motivo de debate (Chaves-Cortázar et al., 2021; Aldaba-Núñez et al., 2025). Sin embargo, en estas dos especies se han llevado a cabo estudios detallados a nivel anatómico, morfológico, genético y ecológico (Vázquez-García et al., 2016; Gutiérrez-Lozano et al., 2020; Sánchez-González et al., 2021; Cuapio-Hernández, 2022; Cuapio-Hernández et al., 2022; López-Ramírez et al., 2023, López-Ramírez, 2026), que aportan información cualitativa y cuantitativa que puede analizarse desde el punto de vista de la taxonomía integrativa (Padial et al., 2010), para determinar su estatus taxonómico y evaluar su nivel de riesgo o vulnerabilidad, con un enfoque más amplio y objetivo.

Por lo antes mencionado, los objetivos del presente estudio fueron 1) describir la fenología de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zoticla*; 2) analizar, mediante el enfoque de la taxonomía integrativa, con evidencia publicada y con datos obtenidos en campo y laboratorio sobre la variación morfológica, anatómica, fenológica, distribución geográfica, y características ecológicas y genéticas de las poblaciones de ambas especies; cual debería ser el estatus taxonómico más adecuado, es decir, si se pueden considerar o no como unidades evolutivas independientes; y 3) proponer, a partir de los resultados obtenidos en los dos objetivos previos, estrategias de manejo y conservación, y su inclusión dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010 y la lista roja de la IUCN.

MATERIALES Y MÉTODOS

Fenología de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla*

El registro de la fenología de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla* se realizó mediante observación visual directa en campo, entre mayo del 2016 y noviembre de 2023. En cada visita se registró la presencia o ausencia de estructuras reproductivas, clasificando a los individuos en cinco fases fenológicas generales: 1) aparición de brotes foliares, 2) foliación, 3) floración, fructificación y maduración, 4) dehiscencia y dispersión, y 5) caída de follaje o defoliación. Los datos fueron utilizados para caracterizar el patrón fenológico general y contrastar la sincronía entre las poblaciones de cada especie, integrando la información en una base de datos de presencia/ausencia por fase y mes del año.

Evaluación del riesgo de extinción de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla*

Para evaluar el riesgo de extinción de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla*, se aplicó el Método de Evaluación del Riesgo de Extinción para Plantas (MER-Plantas; NOM-059-SEMARNAT-2010, Anexo II), que integra cuatro criterios: A) amplitud de distribución, B) estado del hábitat, C) vulnerabilidad biológica intrínseca y D) impacto humano, cuyos puntajes discretos se suman para proponer una categoría de riesgo.

Criterio A (distribución): se calculó la Extensión de Presencia (EEO) mediante el Mínimo Polígono Convexo y el Área de Ocupación (AOO) sobre una retícula de 2×2 km (estándar MER); y el número de localidades *sensu* MER (unidades sujetas a un mismo evento de amenaza).

Criterio B (hábitat): se cuantificó la cobertura de BMM dentro de EOO/AOO, su calidad (bosque primario o secundario) y continuidad (índices de fragmentación); documentando tendencias (pérdida/ganancia reciente; series INEGI) y protección formal (traslape con ANP).

Criterio C (vulnerabilidad intrínseca): se integró la historia de vida (longevidad, edad de primera reproducción), sistema reproductivo, dependencia de polinizadores, tamaño poblacional, reclutamiento, y estructura/aislamiento genético (SSR, cpDNA) publicados para cada especie.

Criterio D (impacto humano): se evaluó la intensidad y proximidad de presiones antrópicas (cambio de uso de suelo, tala selectiva, extracción de flores y semillas, presencia de caminos y asentamientos humanos, incendios y ganadería), utilizando capas oficiales de Uso del Suelo y Vegetación Serie VII del INEGI, cartografía de Áreas Naturales Protegidas federales (CONANP, 2024) e infraestructura vial y localidades (INEGI), así como observaciones directas en campo realizadas durante los censos poblacionales e información documentada en estudios previos sobre amenazas y estado de conservación de las poblaciones (Vázquez-García et al., 2015; Gutiérrez-Lozano et al., 2020; Chávez-Cortázar et al., 2021; Sánchez-González et al., 2021; López-Ramírez et al., 2024).

Registros biológicos. Los registros de ocurrencia de los individuos incluyeron solo coordenadas verificables, eliminando puntos duplicados o con incertidumbre espacial mayor a 1 km, entendida como registros no corroborados directamente en campo; en este estudio, todos los registros corresponden a coordenadas GPS (latitud/longitud, WGS84) obtenidas y verificadas *in situ*. Adicionalmente, se documentaron atributos de historia de vida y condición de cada individuo (diámetro a la altura del pecho, talla, estadio ontogénico, presencia de ramas secas, cavidades/huecos, plagas/enfermedades, indicios de reproducción sexual, fructificación

y existencia de semillas) y datos generales ambientales obtenidos en campo (cobertura de dosel, pendiente y exposición).

Los archivos se normalizaron a codificación UTF-8, se estandarizaron los encabezados y categorías, y se utilizaron solo registros de plantas silvestres, excluyendo plantas cultivadas. El análisis de consistencia permitió eliminar duplicados espaciales evidentes y coordenadas improbables.

Cartografía de referencia. Se utilizaron tres insumos nacionales: (i) Uso del Suelo y Vegetación Serie VII de INEGI (escala 1:250,000), (ii) Áreas Naturales Protegidas federales (septiembre 2024) y (iii) una capa de Bosque Mesófilo de Montaña (BMM); cuando esta última no estuvo disponible, se derivó por clasificación de la Serie VII (clases de bosque mesófilo). Todas las capas vectoriales se validaron geométricamente y se proyectaron a un sistema métrico UTM elegido por el centroide longitudinal de cada especie.

Procedimiento para el análisis espacial (criterios A y B). El procesamiento de la información se realizó en R (RStudio V. 4.5.2) con las bibliotecas sf, dplyr, units, stringr y readr, para cada especie. Los puntos WGS84 se transformaron a UTM; las capas temáticas se recortaron a un *bounding box* del conjunto de registros con un margen de 20 km para evitar cortes ilegítimos en bordes.

a) Criterio A. Amplitud de distribución

- EOO (*Extent of Occurrence*): mínimo polígono convexo sobre los registros UTM; área en km².
- AOO (*Area of Occupancy*): retícula estándar de 2×2 km (4 km²/celda) anclada a origen global; se consideró ocupada toda celda con ≥ 1 registro. Se reporta $AOO = (\#celdas) \times 4 \text{ km}^2$. Se corrió, además, una sensibilidad 1×1 km para control interno (sin efectos sobre la puntuación).

b) Criterio B. Hábitat de distribución.

- Cobertura de hábitat: intersección $AOO \cap BMM$ para estimar el % del AOO en BMM, y recuento de parches (componentes conectados) con su tamaño medio y máximo (km^2).
- Cobertura legal: intersecciones $AOO \cap ANP$ y $EOO \cap ANP$ para obtener los porcentajes de área dentro de áreas bajo protección federal.

Todas las áreas se calcularon en coordenadas métricas y se expresaron en km^2 con conversión explícita de unidades.

c) Criterio C. Localidades

El número de “localidades” se estimó por dos vías complementarias, de acuerdo con los criterios del MER:

- C1, localidades por hábitat: número de componentes conectados de $BMM \cap AOO$; representa la partición del hábitat adecuado.
- C2, localidades por proximidad/amenaza: agrupamiento de individuos por accesibilidad y continuidad demográfica mediante DBSCAN (*Density-Based Spatial Clustering of Applications with Noise*), utilizando el paquete dbscan de R, con $eps = 5,000$ m y $minPts = 1$. Cuando no se contó con este paquete, el análisis se resolvió mediante un grafo de vecindad espacial, utilizando la función `st_is_within_distance` del paquete `sf` (distancia = 5,000 m) y la identificación de componentes conectados. Para cada especie se reportó el número de agrupamientos espaciales (clusters) y el tamaño (número de individuos) de cada uno.

La elección operativa (C1 vs. C2) para la matriz se documentó explícitamente en función de la amenaza predominante: fragmentación del BMM vs. presión humana por acceso y uso local.

d) Criterio D. Impacto humano

La exposición formal se midió como % del AOO/EOO dentro de ANP (obtenido en B), interpretando como mayor vulnerabilidad los porcentajes bajos. Como evidencia de soporte — sin alterar la puntuación automática— se sintetizaron, por especie y población, indicadores de salud (porcentajes de individuos con ramas secas, huecos y plagas) y de reproducción/regeneración (porcentaje con inicio de reproducción, fructificación y presencia relativa de plántulas/juveniles), además de densidad (ind/ha), cuando se contó con información derivada de parcelas de muestreo establecidas durante los censos poblacionales, ya que no todas las localidades presentaron superficies o condiciones que permitieran la delimitación formal de parcelas. Estos parámetros, tomados en conjunto, se utilizaron para sustentar la inferencia de disminución del área o calidad del hábitat allí donde la protección formal fue nula o marginal.

Control de calidad y reproducibilidad. Se garantizó: (i) uso de proyección métrica única por especie para distancias y áreas; (ii) retícula 2×2 km anclada a origen fijo para AOO; (iii) validación geométrica previa a intersecciones; (iv) corridas de sensibilidad 1×1 km; y (v) trazabilidad de rutas y versiones cartográficas. Los scripts (R) incluyen comentarios y bloques parametrizados para reproducir cada criterio sin ambigüedad.

Evaluación del riesgo con los criterios de la Lista Roja de la UICN

El análisis del riesgo de extinción de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zoticla* se realizó con base en los criterios y categorías de la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), siguiendo la metodología establecida en IUCN Red List Categories and Criteria, versión 3.1 (IUCN, 2012). Para ello, se integró una base de datos compuesta por 866 registros individuales provenientes de censos poblacionales realizados en nueve localidades distribuidas en la vertiente oriental de la Sierra Madre Oriental, correspondientes a los estados de Hidalgo, Puebla, San Luis Potosí y Querétaro.

De cada individuo se registraron variables morfométricas, fenológicas, ecológicas y geográficas: diámetro basal (cm), altura total (m), estadio ontogénico (plántula, juvenil, subadulto, adulto maduro y senescente), condición (silvestre o cultivado), evidencia de reproducción sexual (floración, fructificación), altitud (m), cobertura del dosel (%), precipitación anual (mm), temperatura promedio anual (°C), y coordenadas geográficas (latitud y longitud en grados decimales). Únicamente se consideraron individuos silvestres para el análisis, excluyendo los ejemplares cultivados con fines ornamentales o de propagación *ex situ*.

El procesamiento y análisis de los datos se realizaron en RStudio (v.2024.12) bajo el entorno de programación R (v.4.5.0). Se emplearon los paquetes readr, dplyr y sf para la depuración de datos, gestión espacial y análisis geométrico. Las coordenadas geográficas fueron transformadas al sistema de proyección UTM Zona 14N (datum WGS84) y convertidas en objetos espaciales tipo *simple feature* (sf). A partir de estos puntos se calcularon dos métricas espaciales fundamentales de la metodología UICN:

1. Extensión de presencia (Extent of Occurrence, EOO): determinada mediante el área del polígono convexo mínimo (Minimum Convex Polygon) que abarca todos los registros válidos por especie.

2. Área de ocupación (Area of Occupancy, AOO): calculada con una cuadrícula de celdas contiguas de 2×2 km, estimando el número de celdas ocupadas, multiplicado por el área unitaria (4 km² por celda).

Las mediciones de EOO y AOO se expresaron en kilómetros cuadrados. Los valores obtenidos se interpretaron conforme a los umbrales establecidos en los criterios de la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), versión 3.1 (IUCN, 2012), correspondientes a los criterios B1 y B2. De acuerdo con estos criterios, una especie se considera En Peligro Crítico (CR) cuando presenta un EOO < 100 km² o un AOO < 10 km², y En Peligro (EN) cuando el EOO es < 5,000 km² o el AOO < 500 km², siempre que se cumplan condiciones adicionales como fragmentación severa, número reducido de localidades o declive continuo del hábitat.

Adicionalmente, se analizó la estructura poblacional de cada especie mediante la proporción relativa de individuos por estadio de desarrollo y por condición reproductiva. Se consideró como indicio de declive poblacional (criterio C) la baja representación de plántulas y juveniles en relación con los adultos, así como la escasa proporción de individuos con fructificación, interpretándose como regeneración natural limitada. Los registros de cobertura arbórea y altitud se emplearon como indicadores indirectos de la calidad y continuidad del hábitat, vinculados al subcriterio b(iii) de la UICN, que evalúa el deterioro de la extensión o calidad del hábitat.

Los resultados de EOO, AOO, número de localidades, estructura poblacional y condición reproductiva se integraron para establecer la categoría de amenaza preliminar de cada especie. La interpretación final se realizó conforme a la jerarquía de criterios A–D de la UICN, considerando la información demográfica y ecológica disponible y su correspondencia con el grado de fragmentación del Bosque Mesófilo de Montaña, donde ambas especies se distribuyen.

Anatomía y morfología de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla*

Se realizó un cuadro comparativo, con base en datos cuantitativos publicados, sobre la morfología de las hojas y flores (Gutiérrez-Lozano et al., 2020) y las características anatómicas de la madera (Cuapio-Hernández, 2022) de las poblaciones de ambas especies. En el cuadro se incluyen las características cuantitativas que sustentan la distinción entre ambas especies (Cuadro 3). Adicionalmente, se revisó la descripción de cada especie, para identificar cuáles son las características cualitativas y cuantitativas más contrastantes (Vázquez-García et al., 2015; Sánchez-González et al., 2021; Cuapio-Hernández et al., 2022).

Diferenciación ecológica y distribución geográfica de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla*

Las características generales sobre la estructura y densidad de las poblaciones naturales de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla* se obtuvieron del trabajo realizado por López-Ramírez et al. (en proceso); y el mapa de distribución geográfica se realizó a partir de las coordenadas geográficas incluidas en trabajos previos que describen las características generales del hábitat de cada una de las poblaciones (Vázquez-García et al., 2015; Sánchez-González et al., 2021; Gutiérrez-Lozano et al., 2020; Cuapio-Hernández et al., 2022).

Diferenciación genética entre las poblaciones de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla*

Los datos sobre la diversidad, estructura y diferenciación genética de las poblaciones de ambas especies se obtuvieron del trabajo realizado por López-Ramírez et al. (2023). Adicionalmente, se analizaron estudios genéticos realizados con las especies de la sección *Macropylla* con distribución en México, es decir, del complejo *Magnolia dealbata*

(Chávez-Cortázar et al., 2021; Aldaba-Núñez, 2025; Aldaba-Núñez et al., 2025; Guzman-Diaz et al., 2025).

RESULTADOS

Fenología de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla*

Se encontraron diferencias evidentes en el tiempo y en la amplitud de duración, de las fases vegetativa y reproductiva entre ambas especies. En *M. rzedowskiana*, los botones foliares se desarrollan desde finales de marzo y continúan produciéndose hasta mayo; la foliación es más activa entre abril y septiembre. La floración ocurre entre abril y junio, con un pico de producción floral en mayo; el desarrollo y maduración de los frutos ocurre entre junio y septiembre; la dehiscencia del fruto y la dispersión de semillas es entre octubre y noviembre; la defoliación inicia a finales de septiembre y se prolonga hasta febrero (Figura 9).

En contraste, en *M. zotictla* los eventos vegetativos y reproductivos ocurren más tempranamente y son más prolongados. Los botones foliares se desarrollan entre febrero y abril, y el periodo de foliación comprende entre mayo y noviembre. La floración inicia en marzo y se extiende hasta abril, con un pico de producción floral en la segunda mitad de marzo; la formación y maduración de los frutos es entre abril y octubre; la dehiscencia y dispersión de los frutos ocurre de noviembre a diciembre; mientras que la defoliación se presenta de diciembre a febrero. En *M. zotictla* hay traslape entre los eventos vegetativos y reproductivos, mientras que en *M. rzedowskiana* los cambios fenológicos están más marcados y definidos, con un periodo de floración más corto (Figura 9).

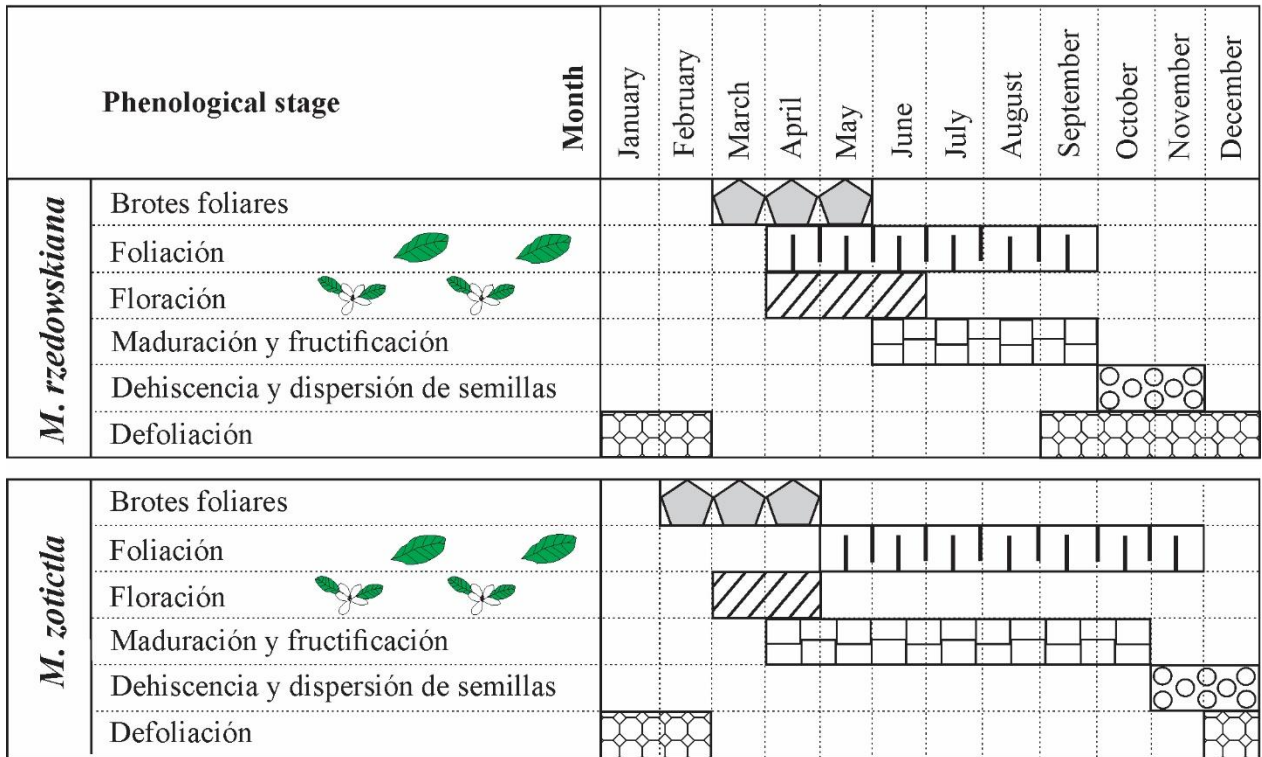


Figura 9. Fenología comparada de *M. rzedowskiana* y *M. zoticla*, mostrando el desfase entre los eventos de floración y fructificación.

Evaluación del riesgo de extinción de *M. rzedowskiana* y *M. zoticla*

El análisis de riesgo de extinción realizado bajo los criterios del MER-Plantas, reveló diferencias en la amplitud y configuración del rango geográfico entre *Magnolia rzedowskiana* y *M. zoticla* (Cuadro 3).

- *Criterio A. Amplitud de distribución.* *Magnolia rzedowskiana* presentó un área de ocupación (AOO) de 84.00 km² (21 celdas de 2×2 km) y un área de extensión de ocurrencia (EOO) de 1,053.40 km², valores que corresponden a una distribución restringida y la ubican dentro del umbral de especies En Peligro (EN). En contraste, *M. zoticla* mostró una EOO de apenas 8.29 km² y una AOO de 16.00 km² (4 celdas), lo que

indica una distribución extremadamente limitada, característica de taxones En Peligro Crítico (CR).

- *Criterio B. Hábitat de distribución.* En ambas especies, el 100% del área de ocupación se localizó dentro del Bosque Mesófilo de Montaña (BMM), aunque con distinto grado de fragmentación. *M. rzedowskiana* ocupa 28 parches de hábitat con una superficie media de 4 km², mientras que *M. zotictla* se restringe a 6 parches de tamaño similar. Sin embargo, la cobertura dentro de las áreas naturales protegidas (ANP) fue distinta: *M. rzedowskiana* tiene solo 14.3% de su AOO dentro de ANP (9.8% del EOO), mientras que *M. zotictla* no cuenta con ningún registro en zonas bajo protección oficial.
- *Criterio C. Vulnerabilidad intrínseca.* Las localidades registradas por intersección entre BMM y AOO (C1) fueron 28 para *M. rzedowskiana* y seis para *M. zotictla*. En cuanto a las localidades separadas por ≤ 5 km (C2), se identificaron cuatro para *M. rzedowskiana* y una para *M. zotictla*. Este patrón indica una alta vulnerabilidad a perturbaciones locales, particularmente en *M. zotictla*, cuya conectividad ecológica es mínima.
- *Criterio D. Impacto humano.* A pesar de que ambas especies se restringen completamente al BMM, presentan escasa o nula cobertura formal de protección. *Magnolia rzedowskiana* mantiene 85.7% de su AOO fuera de ANP, mientras que *M. zotictla* carece totalmente de resguardo legal. En ambos casos se proyecta un declive continuo en la extensión y calidad del hábitat asociado a la fragmentación y transformación del bosque mesófilo de montaña. En conjunto, los resultados del MET sitúan a *Magnolia rzedowskiana* en la categoría En Peligro (EN) y a *M. zotictla* en Peligro Crítico (CR), conforme a los umbrales establecidos en el MER-Plantas (SEMARNAT, 2010).

Cuadro 3. Resultados del Método de Evaluación del Riesgo de Extinción (MER-Plantas) aplicado a *M. rzedowskiana* y *M. zoticla*.

Criterio	Parámetro	<i>Magnolia rzedowskiana</i>	<i>Magnolia zoticla</i>
		EOO = 1,053.40 km ² ; AOO = 84.00 km ² (2×2 km; 21 celdas).	EOO = 8.29 km ² ; AOO = 16.00 km ² (2×2 km; 4 celdas).
	Métrica(s)	Sensibilidad: AOO 1×1 km = 49.00 km ² (49 celdas)	Sensibilidad: AOO 1×1 km = 9.00 km ² (9 celdas)
Criterio A.		Cálculo de EOO por Mínimo	Cálculo de EOO por Mínimo
Amplitud de distribución	Regla/umbral de MER aplicado	Polígono Convexo y AOO con retícula estándar 2×2 km (Anexo II, MER-Plantas)	Polígono Convexo y AOO con retícula estándar 2×2 km (Anexo II, MER-Plantas)
	Puntaje	Corresponde al rango de distribución restringida, equivalente a categoría “En Peligro” según Anexo II	Corresponde a rango extremadamente restringido, equivalente a categoría “En Peligro Crítico”
	BMM en AOO (%)	100	100
Criterio B.	# parches	28	6
Hábitat de distribución	BMM		
	Parche medio (km ²)	4	4

Criterio	Parámetro	<i>Magnolia rzedowskiana</i>	<i>Magnolia zotictla</i>
	Parche máx (km ²)	4	4
	AOO en ANP (%)	14.3	0
	EOO en ANP (%)	9.8	0
	C1 (localidades por	28	6
Criterio C.	BMM ∩ AOO)		
	Vulnerabilidad C2 ad intrínseca	(localidades ≤ 5 km)	4 1
	Nota de elección	Reportar ambos; elegir según amenaza dominante (hábitat vs. accesibilidad/uso).	Reportar ambos; C2 refleja accesibilidad/uso.
Criterio D.	Evidencia D	100% del AOO en BMM pero con escasa protección formal	100% del AOO en BMM; sin protección formal
Impacto humano	AOO en ANP (%)	14.3	0

Criterio	Parámetro	<i>Magnolia rzedowskiana</i>	<i>Magnolia zotictla</i>
	AOO fuera de ANP (%)	85.7	100
	Conclusión	Declive proyectado del área/calidad de hábitat	Declive proyectado del área/calidad de hábitat

Evaluación mediante los criterios de la Lista Roja de la UICN (Red List)

El análisis de la distribución y estructura poblacional realizado por López-Ramírez (2026), evidenció diferencias marcadas entre *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla* en cuanto a la amplitud geográfica, fragmentación del hábitat y composición etaria de sus poblaciones (Cuadro 4).

Para *M. rzedowskiana*, se contabilizaron 364 individuos silvestres distribuidos en cinco localidades: Ahuacatlán, Chilijapa, Coronel Castillo, La Trinidad y La Yesca, todas dentro del intervalo altitudinal de 1,360–2,000 m. La extensión de presencia (EOO) calculada fue de 1,053.33 km², mientras que el área de ocupación (AOO) fue de 84 km², estimada mediante una cuadrícula de 2×2 km. Estas cifras indican una distribución restringida y fragmentada, con las poblaciones separadas por matrices agrícolas y zonas de pastizal secundario. La estructura poblacional mostró un predominio de individuos adultos maduros y senescentes (272 individuos, 74.7%), frente a una proporción mucho menor de plántulas, juveniles y sub-adultos (92 individuos, 25.3%).

En *M. zotictla*, López-Ramírez (2026) registró 270 individuos silvestres, distribuidos en cuatro localidades: Ahila, Santa Catarina, Toxtla y Zotictla, en un intervalo altitudinal de 1,200 a 1,800 m. La especie presentó una EOO de 8.28 km² y un AOO de 16 km², con poblaciones

aisladas en cañadas húmedas ocupadas por relictos del Bosque Mesófilo de Montaña. Estas áreas se encuentran severamente fragmentadas y sometidas a perturbación antrópica intensa, principalmente tala selectiva, incendios recurrentes y expansión agropecuaria. De acuerdo con López-Ramírez (2026), la estructura poblacional está dominada por adultos y senescentes (180 individuos, 66.7%), con escasa representación de plántulas (14 individuos, 5.2%) y juveniles (50 individuos, 18.5%).

Los valores de EOO y AOO colocan a *M. rzedowskiana* por debajo de los umbrales del criterio B1ab(iii)+2ab(iii) para la categoría En Peligro (EN), mientras que *M. zotictla* cumple los umbrales de B1ab(iii)+2ab(iii)+D2 correspondientes a la categoría En Peligro Crítico (CR). Con base en la integración de los criterios A, B, C y D, *Magnolia rzedowskiana* se clasifica como En Peligro (EN) [A2c + B1ab(iii) + 2ab(iii) + C2a(i)], mientras que *M. zotictla* se categoriza como En Peligro Crítico (CR) [A2c + B1ab(iii) + 2ab(iii) + C2a(i) + D2]. Ambas especies presentan una estructura poblacional en declive, con regeneración baja y con fragmentación extrema de su hábitat, condiciones que las colocan en alto riesgo de extinción local en la Sierra Madre Oriental.

Cuadro 4. Resultados de la evaluación del riesgo de extinción de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla* conforme a los criterios de la Lista Roja de la UICN

Criterio	Parámetro o subcriterio	<i>Magnolia rzedowskiana</i>	<i>Magnolia zotictla</i>
A. Reducción poblacional	A2c. Reducción inferida del tamaño	Pérdida documentada de BMM y fragmentación	Pérdida >90% del BMM en su rango histórico;

Criterio	Parámetro o subcriterio	<i>Magnolia rzedowskiana</i>	<i>Magnolia zotictla</i>
	poblacional basada en la disminución de la extensión o calidad del hábitat (BMM).	progresiva; reducción poblacional inferida (>30% en tres generaciones).	reducción poblacional inferida y continua por degradación severa del hábitat.
B.			
Distribución geográfica	EOO (Extensión de Presencia)	1,053.33 km ²	8.28 km ²
	AOO (Área de Ocupación; celdas 2×2 km)	84 km ² (21 celdas)	16 km ² (4 celdas)
	Número de localidades	5	4
	Fragmentación y declive (B1ab(iii)+2ab(iii))	Distribución restringida y fragmentada; declive en la calidad del hábitat.	Distribución extremadamente restringida; fragmentación severa y declive continuo en la extensión/calidad del hábitat.
C. Tamaño y estructura poblacional	C2a(i). Estructura poblacional y regeneración	364 individuos silvestres; 74.7% adultos o senescentes; 25.3%	270 individuos silvestres; 66.7% adultos o senescentes; 23.7%

Criterio	Parámetro o subcriterio	<i>Magnolia rzedowskiana</i>	<i>Magnolia zotictla</i>
		plántulas, juveniles y subadultos.	plántulas, juveniles y subadultos.
	Tendencia demográfica	Declive poblacional inferido por envejecimiento y reclutamiento insuficiente.	Declive poblacional severo por baja reposición natural y aislamiento de las poblaciones.
D. Tamaño poblacional muy pequeño o restringido	D2. AOO ≤ 20 km ² o ≤ 5 localidades	No aplica (AOO = 84 km ² ; 5 localidades).	Aplica (AOO = 16 km ² ; 4 localidades); especie expuesta a eventos estocásticos y perturbaciones locales.
Categoría final UICN	—	En Peligro (EN) [A2c + B1ab(iii)+2ab(iii)+C2a(i)]	En Peligro Crítico (CR) [A2c + B1ab(iii)+2ab(iii)+C2a(i)+D2]
Justificación	—	Distribución restringida, fragmentación moderada y regeneración escasa; declive inferido por pérdida de hábitat.	Distribución extremadamente limitada, fragmentación severa, regeneración casi nula y sin protección efectiva; declive

Criterio	Parámetro o subcriterio	<i>Magnolia rzedowskiana</i>	<i>Magnolia zotictla</i>
			poblacional y reproductivo marcado.

Taxonomía integrativa

Morfología y anatomía comparada de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla*. El análisis morfológico realizado por Gutiérrez Lozano et al. (2020) en tres poblaciones de *M. rzedowskiana* y en una de *M. zotictla*, incluyó 40 individuos arbóreos y 26 caracteres morfológicos foliares y florales. Los resultados obtenidos mediante análisis multivariado, mostraron con claridad la formación de tres grupos; de los cuales, el más contrastante fue el conformado por individuos de *M. zotictla*; las distancias entre grupos fueron estadísticamente significativas ($p < 0.01$). Las primeras dos funciones discriminantes explicaron 93.37% y 97.67 % de la variación floral y foliar, respectivamente. Los caracteres con más contribución a la diferenciación poblacional fueron: número y longitud de carpelos y estambres, diámetro del peciolo y ancho máximo de la lámina (Cuadro 2).

En la descripción cualitativa, basada principalmente en ejemplares de herbario, se indica que *Magnolia zotictla* presenta hojas más pequeñas, de textura coriácea y envés densamente seríceo-pubescente, así como tépalos blanco-cremosos con una mancha basal púrpura. En contraste, *M. rzedowskiana* posee hojas más anchas y delgadas, con envés glauco y pubescencia dispersa, y tépalos uniformemente blancos. En ambas especies, las flores son grandes, con seis tépalos, aunque *M. zotictla* muestra un mayor número de estambres y carpelos, así como frutos más compactos (Vázquez-García et al., 2015; Sánchez-González et al., 2021).

Con respecto a la variación anatómica de las poblaciones de ambas especies, Cuapio-Hernández (2022), recolectó 40 muestras de madera de 20 árboles y en cada una analizó 10 caracteres anatómicos. Sus resultados indican que existen diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.01$) entre las poblaciones, el grupo con los valores más contrastantes contenía la mayoría de los individuos de la población de *M. zotictla*. Los caracteres que más contribuyeron a la diferenciación fueron la longitud de la fibra, el ancho de los radios y las dimensiones de los vasos. Cuapio et al. (2022), menciona que ambas especies tienen cutícula gruesa, epidermis uniseriada y madera difusa-porosa, pero difieren en la densidad estomática y en el número de haces vasculares secundarios, que son mayores en *M. zotictla*.

Cuadro 5. Semejanzas y diferencias en algunas características anatómicas y morfológicas entre *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla*. Los datos provienen de varios estudios citados en el texto.

Características	<i>M. rzedowskiana</i>	<i>M. zotictla</i>
Hábito / altura	Árbol caducifolio (8–)10–20(–25) m	Árbol deciduo 10–25(–32) m
Anatomía de madera	Difusa-porosa; vasos solitarios o múltiples radiales; porosidad angular.	Difusa-porosa; vasos solitarios, contorno redondeado y mayor densidad.
Hoja (forma/tamaño)	35–40(–50) × 20–30(–27) cm; obovadas; envés blanco-glaucoso	32.8–44.4 × 19.8–26.6 cm; obovadas; envés blanco-glaucoso (seríceo)
Textura y superficie foliar	Haz glabro, envés glauco con pubescencia dispersa.	Envés densamente seríceo-pubescente, textura coriácea.

Flor (color, Ø)	Blanca-crema; 28-34 cm Ø	Blanca a crema-amarillenta; 24-49 cm Ø
Mancha púrpura basal	Presente	Ausente
Pétalos (L×A)	14-16 × 5-7.5 cm (más angostos vs dealbata)	Ext.: 11.4-24.1 × 5.6-11.4 cm; Int.: 10.4-21.7 × 4.7-8.4 cm; muchos recurvados
Tépalos (L×A)	6, de 14-16 × 5-7.5 cm.	6, externos de 11.4-24.1 × 5.6-11.4 cm.
Sépalos (L×A)	12-13 × 3.5-4.5 cm	14.1-18.7 × 4.4-7.1 cm
Carpelos (n; long.)	50-65; 5-6 mm	89-127; 1.7-1.9 × 0.3-0.4 cm
Estambres (n; long.)	290-310; 1-1.5 cm	337-478; 1.3-1.8 cm
Estilos / estigmas	Aplanados; ápice agudo	Estigmas muy curvados y densos, cubren carpelos; pico acuminado a caudado; punta estigmática a veces persistente
Estípulas	Adnadas ~3/4 del pecíolo	Adnadas 3/4 del pecíolo; seríceas abaxialmente
Fruto (polifolículo)	9-10 × 4.5-6 cm	7.3-11.3 × 5.3-6.4 cm
Semillas	1-2 por carpelo; 1.1-1.5 × 0.6-0.9 cm; sarcotesta roja	1-2 por carpelo; 1.2-1.6 × 0.7-1.0 cm; sarcotesta roja

Adaptaciones ecológicas	Hojas amplias que maximizan captura de luz en ambientes húmedos	Hojas coriáceas y pubescentes, reducen pérdida de agua en ambientes fragmentados
--------------------------------	-----------------------------------------------------------------	----------------------------------------------------------------------------------

Diferenciación ecológica y distribución geográfica. Los parámetros ecológicos y poblacionales sintetizados en el Cuadro 5 y la Figura 10 reflejan la condición crítica de las poblaciones naturales de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla*. En ambas especies, la densidad es baja, la regeneración natural es escasa ($IR < 0.3$) y la estructura diamétrica está dominada por individuos adultos y senescentes.

El mapa de distribución confirma la fragmentación extrema del BMM en la Sierra Madre Oriental, donde las poblaciones se encuentran aisladas en cañadas con diferente grado de perturbación. *M. rzedowskiana* ocupa remanentes conservados en altitudes intermedias, mientras que *M. zotictla* se restringe a parches más pequeños, insertos en una matriz agrícola y con mayor exposición a presiones antrópicas. En la Figura 10 se puede observar también las distancias geográficas, en línea recta, que separan a las poblaciones entre sí.

Estos resultados evidencian que ambas especies mantienen poblaciones en proceso de declinación o envejecidas, con reclutamiento insuficiente y distribución discontinua, condiciones que las colocan dentro de categorías de alto riesgo conforme a los criterios del MER y de la Lista Roja de la UICN. En conjunto, los datos poblacionales, espaciales y ecológicos sustentan su reconocimiento como endemismos altamente vulnerables y proporcionan la base para la discusión sobre sus adaptaciones, delimitación taxonómica y conservación.

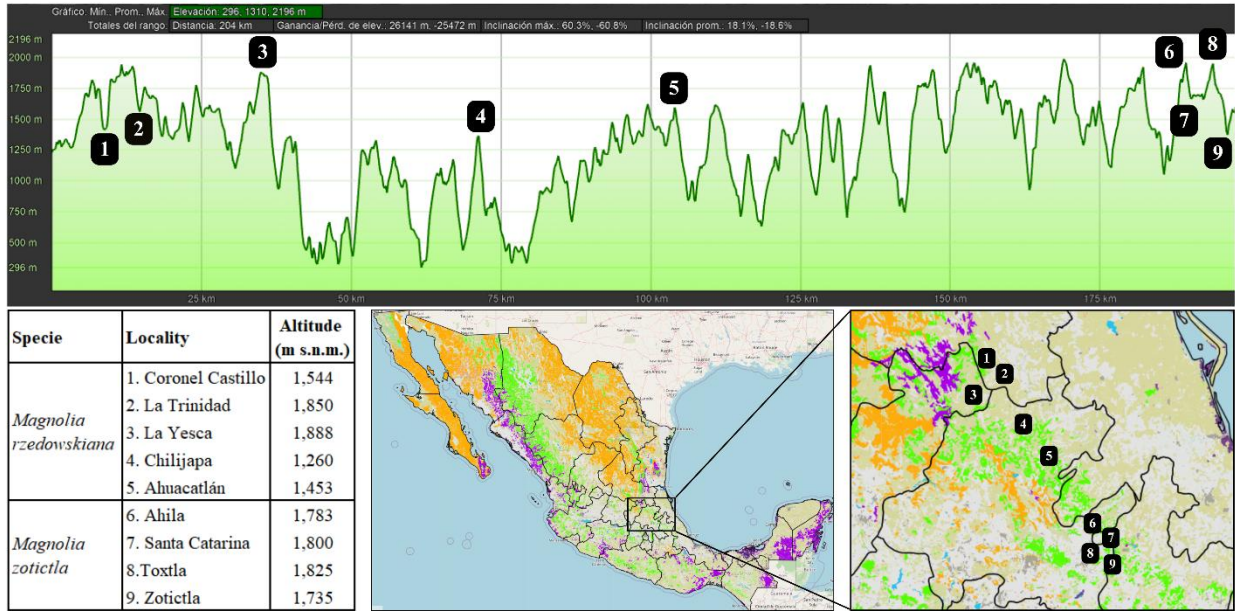


Figura 10. Distribución geográfica de las poblaciones conocidas de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zoticla* dentro del BMM de la Sierra Madre Oriental).

Cuadro 6. Parámetros poblacionales y ecológicos reportados para *M. rzedowskiana* y *M. zoticla*

Parámetro	<i>Magnolia rzedowskiana</i>	<i>Magnolia zoticla</i>
Número de poblaciones censadas	Cinco: Coronel Castillo, La Trinidad, La Yesca, Chilijapa, Ahuacatlán	Cuatro: Ahila, Santa Catarina, Toxtla, Zoticla
Altitud (m)	1,260–1,910	1,730–1,870
Clima	Templado húmedo, con niebla frecuente; 1,000–2,300 mm anuales	Templado subhúmedo, 1,500–1,700 mm anuales

Parámetro	<i>Magnolia rzedowskiana</i>	<i>Magnolia zotictla</i>
Temperatura media anual (°C)	12–25	11–22
Cobertura de dosel (%)	81–99	87–92
Densidad poblacional promedio (individuos ha ⁻¹)	63 (rango 42–85)	48 (rango 39–55)
Proporción de plántulas y juveniles (%)	10–15%	<10%
Estructura diamétrica	Pirámide truncada, dominada por clases 10–40 cm DAP	Pirámide truncada, adultos de 20–60 cm DAP predominantes
Diámetro máximo (DAP: cm)	110	95
Patrón espacial (Ripley K)	Agregado en juveniles; aleatorio o ligeramente regular en adultos	Agregado en juveniles y adultos jóvenes; moderado en adultos mayores
Distribución Kernel	Núcleos de alta densidad asociados a claros y microhábitats húmedos	Núcleos dispersos; asociación con laderas húmedas y márgenes agrícolas
Tipo de hábitat	BMM conservado	BMM fragmentado, intercalado con cultivos
Estado de conservación MER (propuesta)	En Peligro (EN)	En Peligro Crítico (CR)

Parámetro	<i>Magnolia rzedowskiana</i>	<i>Magnolia zoticla</i>
Estado de conservación Red	En Peligro (EN) [criterios	En Peligro Crítico (CR)
List (propuesta)	B1ab(iii)+2ab(iii)+C2a(i)]	[criterios B1ab(iii)+2ab(iii)+C2a(i)+D2]
Amenazas principales	Deforestación, ganadería, extracción de flores, pérdida de regeneración	Fragmentación del hábitat, extracción de flores, cambio de uso de suelo

Cronología de la descripción taxonómica de las dos especies. Las especies mexicanas de la sección *Macrophylla* han sido descritas de manera progresiva desde el año 2015, a partir de la descripción original de *Magnolia dealbata* Zucc. (1837). Durante gran parte del siglo 20 se consideró como que existía solo una especie de amplia distribución en el norte, centro y sur de México, hasta que varios estudios morfológicos revelaron un complejo de poblaciones con rasgos diagnósticos consistentes (Vázquez-García et al., 2015; Gutiérrez-Lozano et al., 2020; Sánchez-González et al., 2021).

La distribución geográfica en pequeños fragmentos de las poblaciones de ambas especies de *Magnolia*, se conocía solo a partir de datos de etiquetas de ejemplares de herbario y de unos cuantos estudios florísticos locales. Sin embargo, en estudios ecológicos, genéticos y taxonómicos recientes (Vázquez-García et al., 2015; Gutiérrez-Lozano et al., 2020; Sánchez-González et al., 2021; López Ramírez et al., 2024), se realizó una búsqueda más detallada de las poblaciones naturales, que permitió definir con mayor precisión su rango de distribución y confirmar que poseen, en general, baja densidad de individuos y que se encuentran aisladas

geográficamente entre sí; tal como ocurre con las demás especies de la sección *Macrophylla* (Chávez-Cortázar et al., 2021; Linsky et al., 2022; Aldaba Núñez, 2025).

Diferenciación genética entre las poblaciones de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla*

Chávez-Cortázar et al. (2021) analizaron 23 poblaciones de cinco especies del complejo *Magnolia dealbata* (incluidas *M. rzedowskiana* y *M. zotictla*), utilizando nueve microsatélites nucleares, para determinar la diversidad y estructura genética y proponer medidas de conservación. De acuerdo con los autores antes mencionados, los patrones de diferenciación genética no respaldaron la distinción morfológica de cinco especies, por lo que plantearon que los acervos genéticos podrían representar poblaciones bien diferenciadas de una sola especie. Sin embargo, sugieren realizar estudios a nivel molecular específicos para aclarar el estatus taxonómico de las especies del complejo.

En consonancia con la anterior sugerencia, Aldaba Núñez (2025) y Aldaba Núñez et al. (2025), realizaron análisis morfológicos (con pocos ejemplares de herbario y colectas en campo), genómicos nucleares y de plastomas, para aclarar las relaciones entre los taxones de *Magnolia* sección *Macrophylla*, incluídas *M. rzedowskiana* y *M. zotictla*. Sin embargo, de acuerdo con los autores antes mencionados, los resultados no muestran un patrón consistente en los árboles filogenéticos, si bien conforman un grupo monofilético, las muestras aparecen dispersas en varias ramas de los árboles, lo que sugiere una falta de agrupación de linajes, confiable. Observaron varias politomías, lo cual les impidió comprender con certeza las relaciones filogenéticas entre los taxones, aunado a que muchos de los clados recuperados presentaron valores de soporte bajos ($< 0,5$), por lo que no hay evidencia sólida de los grupos formados. De cualquier forma, en las topologías de regiones hipervariables, recuperaron dos

clados: uno que incluye los taxones de EE. UU. (*M. macrophylla* y *M. ashei*) y del norte de la Sierra Madre (*M. alejandrae* y *M. nuevoleonensis*) y, el segundo, formado por los taxones restantes de la parte central y sur de la SMO; ambos clados con politomías. A pesar de que obtuvieron resultados ambiguos, Aldaba Núñez (2025) y Aldaba Núñez et al. (2025), proponen que el complejo *M. dealbata* en México es en realidad una sola especie. Atinadamente, en las tres investigaciones referidas, proponen el uso de la taxonomía integrativa para alcanzar un consenso y mayor claridad sobre este complejo de especies.

Por otro lado, López-Ramírez et al. (2024), evaluaron si la delimitación taxonómica es consistente con el grado de diferenciación genética en tres poblaciones de *Magnolia rzedowskiana* y en la única población hasta ese momento conocida de *M. zoticla*, utilizando tres regiones del ADN del cloroplasto: trnH-psbA, ORF350 y rpl32-trnL. Las poblaciones presentaron diversidad genética intermedia ($H_e = 0.52-0.60$), flujo génico limitado ($N_m = 0.62$) y alta diferenciación genética ($F_{st} = 0.288$). Los autores sugieren que estos valores podrían estar relacionados con la baja densidad poblacional y el aislamiento geográfico, causado por el alto grado de fragmentación del BMM. El análisis filogenético y los valores de diferenciación genética, mostraron que las dos especies pueden considerarse como unidades evolutivas independientes y que se debe reconsiderar también la delimitación taxonómica de las tres poblaciones de *M. rzedowskiana*.

DISCUSIÓN

¿Aislamiento reproductivo entre las poblaciones de *M. rzedowskiana* y *M. zoticla*?

Aldaba-Núñez (2025), menciona que las especies del complejo *M. dealbata* pierden sus hojas de octubre a marzo, florecen de abril a junio y fructifican de junio a septiembre. Pero esta

información es parcial, pues no se ajusta al patrón fenológico observado en las dos especies analizadas. En las poblaciones de *M. zotictla*, con distribución exclusiva en el suroeste del estado de Hidalgo y norte de Puebla, el ciclo vegetativo y reproductivo inicia antes y es más amplio, probablemente como respuesta a un régimen de temperatura y humedad más estable (Gutiérrez y Vovides, 1997; Sánchez-González et al., 2021). En contraste, en las poblaciones de *M. rzedowskiana*, que se desarrollan en un intervalo de altitud más amplio y con estacionalidad hídrica más marcada, las fases de floración y fructificación ocurren en un periodo más corto, que se ajusta más al propuesto en otras especies del complejo (Vázquez-García et al., 2015a; Vázquez-García et al., 2015b; García-Morales et al., 2017; Gutiérrez-Lozano et al., 2020; Vázquez-García et al., 2021), pero es necesario realizar estudios fenológicos detallados en las demás especies, para corroborarlo.

Si bien el desfase temporal en la fenología floral entre ambas especies: marzo-abril en *M. zotictla* versus abril-junio en *M. rzedowskiana*, podría ser el resultado de adaptaciones a las condiciones ambientales locales (Dieringer & Espinosa, 1994; Gutiérrez & Vovides, 1997; Duminil, & Di Michele, 2009; Setsuko et al., 2013; Yang et al., 2015; Muñoz-Castro et al., 2020), la producción de polen en distintos intervalos de tiempo, se puede considerar como un mecanismo de aislamiento reproductivo temporal (alocronía), lo cual *sensu stricto*, apoya su delimitación taxonómica, como unidades evolutivas independientes, porque la posibilidad de intercambio genético entre las poblaciones de ambas especies es reducida (Peters & Weis, 2019; Dufresnes et al., 2023).

La dispersión del polen y semillas contribuye a mantener la conectividad genética entre poblaciones (Lin et al., 2024), pero la reducción en la densidad de individuos y la fragmentación del hábitat, pueden disminuir la abundancia de los polinizadores residentes y la atracción de polinizadores que migren entre poblaciones (Setsuko et al., 2013; Lin et al., 2024). Los

problemas en la dispersión del polen, que se acentúan conforme se incrementa la distancia geográfica y/o la presencia de barreras topográficas (Peters y Weis, 2019; Muñoz-Castro et al., 2020), podría estar afectando (además del desfase temporal, la fragmentación y la baja densidad de individuos) a las poblaciones de las dos especies de *Magnolia* analizadas, considerando las distancias, de más de 75 km lineales, que las separan entre sí.

En otras especies del género, como *M. obovata* y *M. stellata*, se ha encontrado que la distancia promedio de dispersión del polen entre poblaciones es de 131.1 m (Isagi et al., 2000; Isagi et al., 2004) y 602 m (Setsuko et al., 2013), respectivamente. Setsuko et al. (2013), descubrieron que los eventos de polinización entre poblaciones de *M. stellata* son poco frecuentes (6,09%) y que el éxito reproductivo se reduce significativamente con el aumento de la separación geográfica de las poblaciones, lo que sugiere que los movimientos de polinizadores ocurren, en general, dentro de las poblaciones. Las poblaciones de *M. rzedowskiana* están separadas entre sí por distancias considerables, de entre 25 y 50 km lineales, y de hasta 90 km lineales, con respecto a las poblaciones de *M. zotictla*, por lo que la probabilidad de que ocurra el intercambio de polen es baja.

Los principales polinizadores en diferentes especies de *Magnolia* (v. gr. *M. schiedeana*, *M. stellata*, *M. obovata*, *M. praecocissima* var. *borealis*, *M. tamaulipana*), son escarabajos de la familia Staphylinidae (Dieringer & Espinosa, 1994; Isagi et al., 2000; Isagi et al., 2004; Hirayama et al., 2020), pero se cree que estos organismos son relativamente incompetentes e ineficientes como vectores de polen, por lo que el rango de movimiento del polen en *Magnolia* se limita a distancias cortas (Dieringer & Espinosa, 1994; Isagi et al., 2000; Isagi et al., 2004; Hirayama et al., 2020). Lin et al. (2024), mencionan que los trips son los polinizadores más frecuentes y eficaces en *M. kwangsiensis*, pero no pueden volar largas distancias. En otras especies de *Magnolia* se reportan resultados diferentes, Yasukawa et al. (1992), encontraron que,

seis especies que se distribuyen en Japón, son polinizadas por varios grupos de insectos, como Diptera (moscas), Hymenoptera (abejas) y Coleoptera (escarabajos); Sukumaran et al. (2020), observaron que la flor de *M. grandiflora* es visitada por cinco órdenes de insectos (Coleoptera, Hymenoptera, Diptera, Thysanoptera y Araneae), lo cual sugiere que la gamma de polinizadores en el género, podría ser más amplia.

El movimiento del polen entre las poblaciones de plantas es invisible y las observaciones directas son escasas (Isagi et al., 2004; Peters y Weis, 2019). En el caso de las poblaciones de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla*, es posible suponer que los valles inter-montanos que las separan, representen barreras topográficas infranqueables para el flujo de polen, porque las condiciones ambientales son tan contrastantes, que pueden dificultar el movimiento de los escarabajos, u otros organismos polinizadores (Gutiérrez y Vovides, 1997), pero se requiere generar información más detallada sobre el flujo de polen, para corroborar la suposición anterior.

La dispersión por semilla es fundamental para la supervivencia de las especies de plantas en paisajes fragmentados, pues es la forma en que las poblaciones intercambian individuos y colonizan otros hábitats. Lin et al. (2024), encontraron que la dispersión por polen en *Magnolia kwangsiensis*, puede contribuir al intercambio genético entre poblaciones cercanas, pero cuando las distancias geográficas son amplias, la dispersión por medio de semillas es más probable. En su estudio encontraron que las semillas fueron dispersadas por 14 especies de aves frugívoras, lo que lo llevo a proponer que la dispersión puede ser de amplia distancia. Lin et al. (2024), estimaron que la distancia promedio de dispersión de semillas es de 95.7 m y la distancia máxima de 553.8 m, una distancia relativamente pequeña. Se desconoce que especies de aves dispersan las semillas de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla*, por lo que no se puede descartar que exista flujo génico entre poblaciones a través de esta vía, aunque la distancia entre las mismas es considerable. Es necesario realizar estudios detallados, que permitan definir si existe

intercambio genético entre las poblaciones, dentro de y entre las dos especies, a través de la dispersión del polen y de las semillas.

La evaluación de la conectividad entre poblaciones es esencial porque define su dinámica y evolución, así como la delimitación precisa de unidades evolutivas como poblaciones, metapoblaciones y especies (Pante et al., 2015). Los organismos genealógicamente conectados (linajes), mantienen relaciones reticuladas debido a las conexiones reproductivas y al flujo genético; cuando surgen barreras reproductivas y cesa el flujo genético, los linajes comienzan a evolucionar independientemente unos de otros y sus relaciones se bifurcan. Como el aislamiento reproductivo es difícil de evaluar, la mayoría de las especies se caracterizan preferentemente en función de su divergencia molecular (Chávez-Cortázar et al., 2021; Aldaba Núñez, 2025; Aldaba Núñez et al., 2025), o en el mejor de los casos, combinando evidencia genética, morfológica y ecológica. Sin embargo, la especiación (divergencia y aislamiento reproductivo) es un proceso continuo, por lo que la clasificación dicotómica en especies *versus* no especies no es natural; desde el punto de vista de la biología de la conservación la mejor manera de proteger la biodiversidad sería implementar un sistema más flexible especie > subespecie > poblaciones, en lugar de un sistema binario, para asegurar la protección de áreas con alta diversidad intraespecífica y no solo alta riqueza de especies (Dufresnes et al., 2023).

En el caso particular de las especies del complejo *Magnolia dealbata*, la estrategia de conservación debería estar orientada a mantener el proceso evolutivo, no solo a preservar los productos que se perciben como finales, es decir, las especies (Chávez-Cortázar et al., 2021; Dufresnes et al., 2023; Aldaba Núñez, 2025; Aldaba Núñez et al., 2025). Todas las especies de este complejo, se distribuyen primordialmente en el bosque mesófilo de montaña (BMM), que es el tipo de vegetación con mayor riqueza de especies de plantas por unidad de área en México; pero también uno de los presentan mayor riesgo de desaparecer. Algunas estimaciones indican

que el BMM ocupa alrededor del 1.0% de la superficie total del país, y su distribución es en forma de fragmentos aislados, con alto grado de perturbación a causa de las actividades humanas (Ruiz-Jiménez, et al., 2012; Gual-Díaz y Rendón-Correa, 2014), por lo que hay un acuerdo general sobre la importancia de conservar todos los pequeños relictos que aún quedan de este ecosistema (Gual-Díaz y Rendón-Correa, 2014; Datilo et al., 2024). Como todas las especies o posibles entidades taxonómicas del complejo *Magnolia dealbata*, se distribuyen en el bosque mesófilo de montaña (BMM), donde coexisten con otras especies consideradas también en alguna categoría de riesgo de extinción (v. gr. *Abies* spp., *Cyathea* spp., *Fagus mexicana*, *Pseudotsuga menziesii*, *Taxus globosa*, entre otras). Por ello, la mejor estrategia para la conservación de su variabilidad genética y, por ende, del proceso evolutivo, independientemente de la categoría taxonómica asignada (especie, subespecie o variedad), *sensu* Dufresnes et al. (2023), sería la preservación y restauración del bosque mesófilo de montaña (González-Espinosa et al., 2011; Gual-Díaz y Rendón-Correa, 2014; Jiménez-García et al., 2016; Dáttilo et al., 2024).

Anatomía y morfología comparada de *M. rzedowskiana* y *M. zoticla*

El análisis de diferentes caracteres anatómicos y morfológicos vegetativos y reproductivos, en un número representativo de individuos de cada población de *M. rzedowskiana* y *M. zoticla*, indica que existe variación fenotípica significativa (principalmente en el diámetro del peciolo, ancho máximo de la lámina, y número y longitud de carpelos y estambres) entre las poblaciones, tanto dentro como entre especies, pero las diferencias son más notables entre especies (Gutiérrez-Lozano et al., 2018; Cuapio-Hernández, 2022).

El tamaño y forma de las hojas, así como el número de las estructuras o partes de las flores, dependen de factores genéticos y ambientales (temperatura, régimen de luz, disponibilidad de agua, nutrimentos, entre otros), por lo que las distintas presiones de selección en cada localidad y el flujo génico nulo o escaso, causado por el aislamiento geográfico, podrían ser los responsables de la amplia variación fenotípica entre las poblaciones analizadas (Isagi et al., 2004; Duminil, & Di Michele, 2009; Wang et al., 2016; von Kohn et al., 2018; Yang et al., 2015; Gutiérrez-Lozano et al., 2020).

La variación en el número de carpelos y estambres, son caracteres utilizados para diferenciar a las especies de *Magnolia* sección *Macrophylla* (Vázquez-García, 1990, 1994; Vázquez-García et al., 2012, 2015; Vázquez García et al., 2016; García-Morales et al., 2017). El elevado número promedio de carpelos presentes en *M. zotictla* comparado con el de las poblaciones de *M. rzedowskiana* (105 versus 54-60), aunado a las diferencias en otros caracteres, vegetativos y reproductivos (principalmente la fenología floral asincrónica), apoya la propuesta de considerarlas, como unidades evolutivas independientes, dado que parte importante de esta variación fenotípica debe tener una base genética, como se ha demostrado en otras especies del género (Duminil, y Di Michele, 2009; Zale et al., 2011; Yang et al., 2016), relacionada con la divergencia (independencia evolutiva) o el flujo génico ausente o restringido (Dufresnes et al., 2023). Los resultados indican que la variación en las características reproductivas, son tanto a nivel morfológico como temporal (fenología floral).

Aldaba Núñez (2025) y Aldaba Núñez *et al.* (2025), mencionan que no hay evidencia de variación morfológica significativa entre las especies que conforman el complejo *Magnolia dealbata* de México, pero no presentan las variables cuantitativas, ni los análisis estadísticos que lo confirmen. En su lugar, basan sus conclusiones en la revisión de ejemplares de herbario y en algunas características morfológicas cualitativas incluidas en la descripción de las especies.

Hasta ahora el único estudio publicado, que incluye un diseño de muestreo dirigido al análisis de la variación morfológica de las poblaciones de *M. rzedowskiana* y *M. zoticla*, es el realizado por Gutiérrez-Lozano et al. (2020), por lo que se requiere realizar estudios cuantitativos detallados sobre el grado de variación morfológica en las demás especies del complejo.

Evidencia genética del estatus taxonómico de las poblaciones de *M. rzedowskiana* y *M. zoticla*

Chávez-Cortázar et al. (2021) mencionan que las seis especies del complejo *Magnolia* sect. *Macrophylla*, donde están incluidas *M. rzedowskiana* y *M. zoticla*, representan en realidad menos entidades taxonómicas, porque la diferenciación genética entre las poblaciones que analizaron, no fue significativa. De cualquier forma, sus resultados no fueron concluyentes, por lo que Aldaba Núñez et al. (2024), y Aldaba Núñez (2025), retomaron el estudio de este complejo de especies a través de análisis filogenéticos. Los autores de ambos trabajos, señalan que los resultados no son consistentes, porque en lugar de un linaje definido, observaron diferentes ramas, además de politomías que complicaron la interpretación y comprensión de las relaciones filogenéticas y evolutivas. Aunque los clados recuperados presentaron valores de soporte bajos, reconocieron dos: uno formado por los taxones de EE. UU. y del norte de la SMO (*M. alexandrae* y *M. nuevoleonensis*) y el otro, por los taxones del centro y sur de la SMO, ambos clados con politomías. A partir de estos resultados proponen que el complejo es en realidad una sola entidad taxonómica, es decir, una especie de amplia distribución, limitándose a reconocer clados monofiléticos, tal vez bajo el concepto general de linaje (De Queiroz, 1998); sin considerar la naturaleza continua de la especiación y la posibilidad de que, si no hay entrecruzamiento entre las poblaciones, pueden ser especies diferentes, independientemente de las relaciones genéticas entre sus individuos (De Queiroz, 1998; Freudenstein et al., 2017).

Los estudios antes mencionados presentan resultados que impiden dilucidar con claridad, las relaciones de parentesco entre las especies del complejo *M. dealbata*. La conformación de un equipo de trabajo incluyente, integrado por investigadores de diferentes instituciones del país, probablemente, podría contribuir, a descifrar las relaciones filogenéticas de este complejo taxonómico, combinando los conocimientos y la amplia experiencia adquirida en campo (v. gr. conocimiento de la distribución y estado actual de las poblaciones silvestres) y laboratorio (v. gr. dominio de técnicas de análisis molecular sofisticadas y con alto poder de resolución), incluyendo en los análisis a la mayoría de las poblaciones naturales de las especies del complejo a lo largo de su área de distribución.

En espera de resultados más robustos a nivel molecular para este complejo de especies, en *M. rzedowskiana* y *M. zotictla*, se han realizado estudios de diferenciación genética y análisis filogenético que incluyen todas las poblaciones conocidas, que indican que se comportan como unidades evolutivas independientes (López-Ramírez et al., 2024), que podrían ser catalogadas arbitrariamente como especies, que se encuentran en proceso de coalescencia genética (*sensu* Freudenstein et al., 2017). Duminil y Di Michele (2009), mencionan que, en algunos estudios, las especies que se diferenciaron con base en caracteres morfológicos no mostraron diferenciación en los análisis a nivel molecular, y viceversa. Los mismos autores indica que el uso de múltiples caracteres morfológicos podría ayudar a reducir el efecto de la influencia ambiental sobre la expresión fenotípica, ya que es poco probable que todos ellos respondan de la misma manera. En este mismo sentido, el uso de diferentes loci genéticos podría ser útil para comprender con mayor precisión las relaciones evolutivas entre los taxones.

Taxonomía integrativa

La taxonomía integrativa consiste en analizar diferentes tipos de caracteres mediante diversos métodos y aplicar múltiples criterios de delimitación de especies para proponer hipótesis de delimitación lo más robustas posible (Padial et al., 2010; Pante et al., 2015). En conjunto, las evidencias morfológicas, anatómicas, fenológicas, ecológicas (estructura poblacional y distribución espacial), genéticas y de distribución geográfica, confirman que *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla* se comportan como entidades evolutivas independientes dentro del complejo *M. dealbata* (sección *Macrophylla* en México). La evidencia directa indica que hay diferencias significativas en la anatomía de la madera; en la morfología de las hojas, flores y frutos; y un desfase evidente en la fenología floral. Es probable que estos cambios sean un reflejo de procesos de adaptación a microambientes locales contrastantes dentro del BMM, relacionados con la distancia geográfica y la distribución altitudinal de las poblaciones (aislamiento geográfico). La evidencia indirecta, sobre la baja viabilidad y capacidad de dispersión del polen y las semillas, y sobre la eficiencia limitada de los polinizadores primarios, que proviene de estudios realizados en otras especies de *Magnolia* (Isagi et al., 2004; Hirayama et al., 2005; Setsuko et al., 2013; Lin et al., 2018; Peters y Weis, 2019; Sukumaran et al., 2024), apoya la suposición de que existe aislamiento reproductivo entre las poblaciones de las dos especies analizadas, por lo que se pueden considerar como entidades evolutivas independientes y como especies válidas, *sensu stricto* (De Queiroz, 1998; Freudenstein et al., 2017; Peters y Wies, 2019).

En taxonomía integrativa, la complejidad en la delimitación de taxones incrementa en los casos de divergencia reciente. En este contexto, cuando la taxonomía es incierta, es importante considerar que las especies son hipótesis que deben revisarse, a la luz de diferentes fuentes de información (Padial et al., 2010; Pante et al., 2015). Las dos especies presentan áreas

de distribución extremadamente restringidas, baja densidad poblacional y regeneración limitada. Estos rasgos, junto con la fragmentación del BMM, explican su vulnerabilidad frente al cambio de uso de suelo, la tala selectiva y la pérdida de microhábitats. Los valores de extensión de presencia (EOO) y área de ocupación (AOO) obtenidos, así como la estructura demográfica en declive, sustentan su asignación en las categorías En Peligro (EN) para *M. rzedowskiana* y En Peligro Crítico (CR) para *M. zotictla*, conforme a los criterios de la UICN (2012) y el MER-Plantas (NOM-059-SEMARNAT-2010).

Desde una perspectiva ecológica, ambas especies representan variantes de un mismo síndrome adaptativo al BMM, moduladas por diferencias microclimáticas y topográficas. *M. rzedowskiana* mantiene características particulares relacionadas con alta dependencia a condiciones de humedad y temperatura moderada, mientras que *M. zotictla* exhibe rasgos de tolerancia a menor humedad y exposición, que le permiten persistir en fragmentos de bosque más abiertos y pequeños. Esta divergencia ecológica sugiere también un proceso de diferenciación incipiente dentro del linaje, con implicaciones evolutivas y biogeográficas relevantes (Guzmán-Díaz et al., 2025).

Conservación de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla* en el BMM de México

De acuerdo con los criterios del MER, *M. rzedowskiana* debe ser considerada En Peligro (EN) y *M. zotictla* En Peligro Crítico (CR). Ambos taxones deberían ser incluidos en la NOM-059-SEMARNAT-2010 bajo estas categorías (SEMARNAT, 2020). Adicionalmente, con base en los valores de EOO y AOO, y considerando la evidencia de fragmentación, reducción del hábitat y regeneración deficiente, ambas especies cumplen con los umbrales establecidos por los criterios B y C de la UICN. En particular, *M. zotictla* satisface adicionalmente el sub-criterio

D2, lo que justifica su asignación a la categoría En Peligro Crítico (CR), con el fin de asegurar su protección legal y priorizar acciones de conservación (Linsky et al., 2022; IUCN, 2024). Estos resultados coinciden con la tendencia observada en otras especies mexicanas del género, como *M. nuevoleonensis* y *M. vovidesii*, también evaluadas como amenazadas a nivel global (García-Morales et al., 2017; Linsky et al., 2022; Galván-Hernández et al., 2023).

Ambas especies presentan áreas de distribución extremadamente restringidas y estructura poblacional característica de especies longevas en proceso de retracción demográfica. Es decir, la concentración de individuos adultos y senescentes, junto con la baja proporción de plántulas y juveniles, indica un proceso de envejecimiento poblacional que, en el mediano plazo, compromete la viabilidad de las poblaciones naturales (López-Ramírez et al., en proceso). Esta estructura poblacional coincide con lo documentado en otras especies de angiospermas y del género *Magnolia* del BMM de México: baja regeneración y reclutamiento, condicionados por la humedad edáfica, la cobertura arbórea y la disponibilidad de polinizadores (Gutiérrez y Vovides, 1997; Muñoz-Castro et al., 2020; Galván Hernández et al., 2023; Vázquez-García et al., 2023).

La pérdida progresiva del bosque mesófilo de montaña de la Sierra Madre Oriental constituye el principal factor de riesgo para ambas especies. Diversos estudios coinciden en que este ecosistema se encuentra entre los más fragmentados y amenazados de México, con tasas de deforestación que en algunas regiones superan el 2 % anual (Ruiz-Jiménez et al., 2012; Gual-Díaz y Rendón-Correa, 2014; Dáttilo et al., 2024). La sustitución del BMM por cultivos, potreros y acahuales ha reducido de forma significativa la superficie de hábitats idóneos y ha incrementado la distancia entre fragmentos remanentes, lo que limita el flujo génico y aumenta la vulnerabilidad de las poblaciones. En este contexto, *M. zotictla*, con un área de ocupación de apenas 16 km², representa una de las especies arbóreas más amenazadas del género en el país.

En contraste con lo antes mencionado, Aldaba Núñez (2025) y Aldaba Núñez et al. (2025), proponen que todas las poblaciones de las especies incluidas en *Magnolia* sección *Macrophylla* de México deben considerarse dentro de la categoría de Preocupación Menor (UICN, 2024), al interpretarlas como una sola entidad taxonómica. Sin embargo, esta aseveración puede considerarse reduccionista, ya que se basa principalmente en criterios derivados del análisis molecular de los datos. Desde una perspectiva más amplia e integrativa (Padiá et al., 2010), considerando aspectos históricos, ecológicos y biogeográficos, *M. rzedowskiana* y *M. zoticla* forman parte de un linaje relictivo de especies con distribución restringida al bosque mesófilo de montaña de la Sierra Madre Oriental. Estas especies presentan afinidades paleoendémicas, probablemente persistieron en refugios húmedos durante el Pleistoceno (Azuma et al., 2001; Guzmán-Díaz et al., 2025), desarrollando una alta especialización ecológica. En este contexto, la pérdida de las poblaciones de estas especies implicaría la erosión de una porción significativa de su historia evolutiva como integrantes del bosque mesófilo de montaña de México.

En el ámbito social y cultural, las especies del género *Magnolia* han mantenido una relación histórica con las comunidades locales que habitan los bosques montañosos de Mesoamérica. Diversos estudios han documentado que especies de la sección *Macrophylla* son utilizadas tradicionalmente con fines medicinales y culturales (Vázquez-García et al., 2025), por lo que los procesos de fragmentación y cambio de uso de suelo y la interacción entre actividades humanas, manejo del territorio y procesos ecológicos determina en gran medida la regeneración, estructura poblacional y viabilidad a largo plazo de estas especies. Por ello, integrar la dimensión social del manejo del paisaje en las estrategias de conservación resulta fundamental para fortalecer acciones que favorezcan tanto la protección de las poblaciones naturales como la

permanencia de los ecosistemas forestales donde se desarrollan (Sánchez-Velásquez & Pineda-López, 2006; Aldaba-Núñez et al., 2025).

Los resultados obtenidos confirman que la persistencia a largo plazo, de ambas especies, depende de la protección efectiva de los fragmentos de bosque mesófilo remanentes y del establecimiento de políticas de manejo que reconozcan su valor evolutivo, ecológico y social. Las acciones de conservación inmediatas, en ambas especies, deberían encaminarse hacia la restauración del BMM (uno de los ecosistemas más amenazados y singulares de México), el fortalecimiento de corredores biológicos entre los fragmentos, la propagación *in situ* y *ex situ* de plántulas que garanticen la viabilidad genética a largo plazo, su reintroducción en sitios adecuados dentro del bosque y en el monitoreo poblacional, principalmente (Vázquez-García et al., 2023; López-Ramírez et al., 2024).

AGRADECIMIENTOS

A las autoridades civiles de las localidades visitadas y a los guías de campo, por su apoyo y amabilidad y por permitirnos el acceso a los bosques, donde aún se desarrollan las poblaciones de *Magnolia rzedowskiana* y *M. zotictla*. La primera autora agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para realizar sus estudios de doctorado. Los autores agradecemos también, el apoyo, durante el trabajo de campo, de los estudiantes del Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación, José Francisco Juárez López y Adriana Gisela Hernández Álvarez.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aldaba Núñez, F. A., Guzmán Díaz, S., Veltjenb, E., Asselmanc, P., Jiménez, J. E., Valdés Sánchez, J., Testé, E., Pino Infante, G., Silva Sierra, D., Callejas Posada, R., Hernández Najarro, F., Vázquez-García J. A., Larridon, I., Martínez Salas, E. M. & Samaina, M. S. (2024). Phylogenomic insights into Neotropical *Magnolia* relationships. *Heliyon*, 10(20). <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e39430>
- Aldaba Núñez, F. A. (2025). Evolución, taxonomía y relaciones filogenéticas de las especies neotropicales de *Magnolia*. Tesis doctoral. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- Aldaba Núñez, F. A., Guzmán-Díaz, S., Park, S., Kim, S., Salas, E. M. M., & Samain, M. S. (2025). Unravelling the Mexican *Magnolia dealbata* (Magnoliaceae) species complex. *Phytotaxa*, 684(1), 1–32. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.684.1.1>
- Chávez Cortázar, A., Ken Oyama, M., Ochoa Zavala, M., Mata Rosas, E., Veltjen M. S., Samain, Quesada, M. (2021). Conservation genetics of relict tropical species of *Magnolia* (section *Macrophylla*). *Conservation Genetics*, 22:259–273 <https://doi.org/10.1007/s10592-021-01334-5>
- Azuma, H., García Franco, J. G., Rico-Gray, V., & Thien, L. B. (2001). Molecular phylogeny of the Magnoliaceae: The biogeography of tropical and temperate disjunctions. *American Journal of Botany*, 88(12), 2275–2285. <https://doi.org/10.2307/3558389>
- Cuapio Hernández L. (2022). Efecto de clima sobre la anatomía de la madera y el crecimiento radial en dos especies de árboles de la Sierra Madre Oriental, México. Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

- Cuapio Hernández L., Borja de la Rosa, A., Sánchez-González, A., López Herrera, M., Pavón Hernández, N. (2022). Wood anatomy of *Magnolia rzedowskiana* Vázquez, Domínguez & Pedraza, endemic species of the Sierra Madre Oriental, Mexico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 28(1): 139-154. <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2021.07.045>. Online 03 diciembre 2021.
- Dáttilo, W., Rico Gray, V., & Calderón Patrón, J. M. (2024). Current status of the remaining Mexican cloud forests. *PeerJ*, 12, e18386. <https://doi.org/10.7717/peerj.18386>
- de Queiroz, K. (1998). The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation. En D. J. Howard & S. H. Berlocher (Eds.), *Endless forms: Species and speciation* (pp. 57–75). *Oxford University Press*. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195109009.003.0005>
- Dieringer, G., & Espinosa, J. E. (1994). Reproductive ecology of *Magnolia schiedeana* (Magnoliaceae), a threatened cloud forest tree species in Veracruz, Mexico. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 154-159. <https://doi.org/10.2307/2997167>
- Domínguez Yescas, R., Vázquez García, J. A., Muñiz Castro, M. A., Pedraza-Ruiz, R., & Hernández Álvarez, E. (2015). *Magnolia rzedowskiana* (Magnoliaceae), a new species of section *Macrophylla* from Hidalgo, Mexico. *Phytotaxa*, 217(3), 201–212. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.217.3.1>
- Dufresnes, C., Poyarkov, N., & Jablonski, D. (2023). Acknowledging more biodiversity without more species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(40), e2302424120. <https://doi.org/10.1073/pnas.230242412>
- Duminil, J., & Di Michele, M. (2009). Plant species delimitation: a comparison of morphological and molecular markers. *Plant Biosystems*, 143(3), 528-542. <https://doi.org/10.1080/11263500902722964>

- Freudenstein, J. V., Broe, M. B., Folk, R. A., & Sinn, B. T. (2017). Biodiversity and the species concept—Lineages are not enough. *Systematic Biology*, 66(4), 644–656. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw098>
- Galván Hernández, D. M., Aguilar, P. O, Bartolo Hernández, C. J., García Montes, M. A., Sánchez González, A., Ramírez Bautista, A., & Vovides, A. (2023). Current status of *Magnolia vovidesii* (Magnoliaceae, Magnoliales): New data on population trends, spatial structure, and disturbance threats. *Plants*, 12(15), 2736. <https://doi.org/10.3390/plants12152736>
- García Morales, L. J., Iamónico, D. & Jiménez, J. G. (2017). Nomenclatural remarks on *Magnolia* sect. *Macrophylla* (Magnoliaceae), with description of a new species from North America (Tamaulipas, Mexico). *Phytotaxa*, 309 (3): 238–244. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.309.3.4>
- González Espinosa, M., Meave, J. A., Lorea Hernández, F. G., Ibarra-Manríquez, G., & Newton, A. C. (2011). The red list of Mexican cloud forest trees. *Fauna & Flora International, Botanic Gardens Conservation International, Global Trees Campaign, & IUCN Species Survival Commission*. <https://globaltrees.org/resources/threat-assessments/the-red-list-of-mexican-cloud-forest-trees>
- Gual Díaz, M., & Rendón Correa, A. (Eds.). (2014). Los bosques mesófilos de montaña de México: Diversidad, ecología y manejo*. *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO)*. <https://doi.org/10.15468/rgv1jv>
- Gutiérrez, L. & Vovides, A. (1997) An *in-situ* study of *Magnolia dealbata* Zucc in Veracruz State: An endangered endemic tree of Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 6: 89–97. <https://doi.org/10.1023/A:1018327700030>

- Gutiérrez Lozano, M., Sánchez González, A., Vázquez García, J.A., López Mata, L., & Aguilar, P. O. (2020). Diferenciación morfológica poblacional de *Magnolia rzedowskiana* (Magnoliaceae): especie endémica en peligro de extinción de la Sierra Madre Oriental, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91: e913101.
- Guzman Diaz, S., Aldaba Núñez, F. A., Veltjen, E., Asselman, P., Jiménez, J. E., Valdés Sánchez, J., Pino Infante, G., Callejas Posada, R., Vázquez García, J. A., Larridon, I., Martínez Salas, E. M. & Samain, M. S. (2025). There and back again: historical biogeography of neotropical magnolias based on high-throughput sequencing. *BMC Ecology and Evolution*, 25(1), 40. <https://doi.org/10.1186/s12862-025-02379-7>
- Hirayama, K., Ishida, K., & Tomaru, N. (2005). Effects of pollen shortage and self-pollination on seed production of an endangered tree, *Magnolia stellata*. *Annals of Botany*, 95(6), 1009–1015. <https://doi.org/10.1093/aob/mci107>
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). (2012). *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2023-3*. International Union for Conservation of Nature. Disponible en: <https://www.iucnredlist.org>
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). (2024). *The IUCN Red List of Threatened Species*. <https://www.iucnredlist.org>
- Isagi, Y., Kanazashi, T., Suzuki, W., Tanaka, H., & Abe, T. (2000). Microsatellite analysis of the regeneration process of *Magnolia obovata* Thunb. *Heredity*, 84(2), 143–151. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2000.00657.x>
- Isagi, Y., Kanazashi, T., Suzuki, W., Tanaka, H., & Abe, T. (2004). Highly variable pollination patterns in *Magnolia obovata* revealed by microsatellite paternity analysis. *International Journal of Plant Sciences*, 165(6), 1047–1053. <https://doi.org/10.1086/424904>

- Jiménez García, D., Aguirre Gutiérrez, J., Rojas Soto, O. R., & Martínez Meyer, E. (2016). Climate change impact on the distribution of cloud forest trees in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(4), 1238–1247. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.09.008>
- Lin, Y., Xiang, Y., Wei, S., Zhang, Q., Liu, Y., Zhang, Z., & Tang, S. (2018). Genetic diversity and population structure of an insect-pollinated and bird-dispersed dioecious tree *Magnolia kwangsiensis* in a fragmented karst forest landscape. *Ecology and Evolution*, 8(24), 12225–12235. <https://doi.org/10.1002/ece3.4664>
- Lin, Y., Xiang, Y., Wei, S., Zhang, Q., Liu, Y., Zhang, Z., & Tang, S. (2024). Genetic diversity and population structure of an insect-pollinated and bird-dispersed dioecious tree *Magnolia kwangsiensis* in a fragmented karst forest landscape. *Ecology and Evolution*, 14(8), e70094. <https://doi.org/10.1002/ece3.7009>
- López Ramírez, L., Hernández Vera, G., Galván Hernández, D. M., Aguilar, P. O., Carranza-Aranda, A. S., Vázquez García, J. A., & Sánchez González, A. (2024). Structure, diversity, and genetic delimitation of two *Magnolia* species endemic to eastern Mexico. *Silvae Genetica*, 73(1), 35–47. <https://doi.org/10.2478/sg-2024-0004>
- López Ramírez, L., Pavón Hernández, N. P., Vázquez García, J. A. & Sánchez González, A. (en revisión). *Population structure, regeneration and spatial patterns of Magnolia rzedowskiana and M. zotictla in the Sierra Madre Oriental, Mexico*. En revisión.
- Muñiz Castro, M. Á., Castro Félix, P., Carranza Aranda, A. S., Vázquez García, J. A., & Santerre, A. (2020). Population genetics, species boundaries, and conservation in the *Magnolia pacifica* species complex along a continentality and moisture gradient in western Mexico. *Botanical Sciences*, 98(3), 500-516. <https://doi.org/10.17129/botsci.2551>

- Padial, J. M., Miralles, A., De la Riva, I., & Vences, M. (2010). The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7(1), 16. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>
- Pante, E., Puillandre, N., Viricel, A., Arnaud Haond, S., Aurelle, D., Castelin, M., Chenuil, A., Destombe, C., Forcioli, D., Valero, M., Viard, F., & Samadi, S. (2015). Species are hypotheses: Avoid connectivity assessments based on pillars of sand. *Molecular Ecology*, 24(3), 525–544. <https://doi.org/10.1111/mec.13048>
- Peters, M. A., & Weis, A. E. (2019). Isolation by phenology synergizes isolation by distance across a continuous landscape. *New Phytologist*, 224(3), 1215-1228. <https://doi.org/10.1111/nph.16041>
- Ruiz Jiménez, C. A., Téllez Valdés, O., & Luna Vega, I. (2012). Clasificación de los bosques mesófilos de montaña de México: afinidades de la flora. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(4), 1110-1144. <https://doi.org/10.7550/rmb.29383>
- Sánchez González, A., Gutiérrez Lozano, M., & Vázquez García, J. A. (2021). *Magnolia zoticla* (*Magnolia* sect. *Macrophylla*, Magnoliaceae): a new species from the southern Sierra Madre Oriental, Mexico. *Phytotaxa*, 513(4): 271–281.
- Sánchez Velásquez, L. R., & Pineda López, M. D. R. (2006). Species diversity, structure and dynamics of two populations of an endangered species, *Magnolia dealbata* (Magnoliaceae). *Revista de Biología Tropical*, 54(3), 997-1001.
- Sánchez Velásquez, L. R., & Pineda López, M. R. (2006). Demography of the endangered tropical tree *Magnolia dealbata* in Mexico. *Forest Ecology and Management*, 223: 163–168.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental—Especies nativas de México de flora y fauna silvestres—Categorías de riesgo y especificaciones para su

- inclusión, exclusión o cambio—Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*.
- https://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5173091&fecha=30/12/2010
- Setsuko, S., Nagamitsu, T., & Tomaru, N. (2013). Pollen flow and effects of population structure on selfing rates and female and male reproductive success in fragmented *Magnolia stellata* populations. *BMC Ecology*, *13*, 10. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-13-10>
- Sukumaran, A., Khanduri, V. P., Gairola, S., & Sharma, C. M. (2024). Floral traits and functional role of whorls in pollinator attraction of *Magnolia grandiflora* L. *Folia Oecologica*, *51*(2). <https://doi.org/10.2478/foecol-2024-0024>
- Vázquez García, J. A., Domínguez Yescas, R., Muñiz Castro, M. A., & Pedraza Ruiz, R. (2022). *Magnolia vovidesii* (Magnoliaceae), a new species of section Macrophylla from Veracruz, Mexico. *Phytotaxa*, *548*(2), 151-166. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.548.2.3>
- Vázquez García, J. A., Muñiz Castro, M. Á., Dahua-Machoa, A., Osorio Muñoz, E. A., Hernández Vera, G., Ortega Peña, A. S., Romo Campos, R. de L., Jacobo Pereira, C., Álvarez de Román, N., & Shalisko, V. (2021). How to save endangered magnolias? From population biology to conservation action: The case of allopatric radiation in western Mexico. *S. Kumar (Ed.), Endangered Plants* (pp. 13–57). IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.94346>
- Vázquez García, J. A., Muñiz Castro, M. A., Domínguez Yescas, R., & De Castro Arce, E. (2015a). *Magnolia nuevoleonensis* (Magnoliaceae), a new species of section Macrophylla from northeastern Mexico. *Phytotaxa*, *252*(3), 201–216. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.252.3.1>
- Vázquez García, J. A., Domínguez Yescas, R., Luna Vega, I., Rodríguez Ramírez, E. C. & Rodríguez Pérez, C. (2021) Corncob flower, *Magnolia mixteca* (*M.* sect. *Macrophylla*,

- Magnoliaceae) a new species endemic to the Alto Balsas Basin (Baja Mixteca), in the Pacific slopes of Oaxaca, Mexico. *Phytotaxa*, 522: 200–210. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.522.3.3>
- Vázquez García, J. A., Domínguez Yescas, R., & Pedraza Ruiz, R. (2015b). *Magnolia rzedowskiana* (Magnoliaceae), a new species from the Sierra Madre Oriental, México. *Acta Botánica Mexicana*, 112: 19–36.
- von Kohn, C., Conrad, K., Kramer, M., & Pooler, M. (2018). Genetic diversity of *Magnolia ashei* characterized by SSR markers. *Conservation Genetics*, 19(4), 923–936. <https://doi.org/10.1007/s10592-018-1065-8>
- Wang, X., Chen, W., Luo, J., Yao, Z., Yu, Q., Wang, Y., Zhang, S., Liu, Z., Zhang, M., & Shen, Y. (2019). Development of EST-SSR markers and their application in an analysis of the genetic diversity of the endangered species *Magnolia sinostellata*. *Molecular Genetics and Genomics*, 294(1), 135–147. <https://doi.org/10.1007/s00438-018-1493-7>
- Yang, M., Shi, S. G., Liu, W., Zhang, M., Gou, L., Kang, Y. X. & Li, J. J. (2015). Phenotypic variation and diversity of *Magnolia sprengeri* Pamp. in native habitat. *Genetic and Molecular Research*, 14 (2): 6495-6508 (2015).

CAPÍTULO V

CONCLUSIONES GENERALES

CONCLUSIONES

El presente estudio integró enfoques genéticos, poblacionales, espaciales y taxonómicos para analizar la diferenciación y el estado de conservación de *Magnolia rzedowskiana* y *Magnolia zotictla* en el bosque mesófilo de montaña de la Sierra Madre Oriental. A partir de esta aproximación, fue posible comprender más los procesos ecológicos y evolutivos que estructuran sus poblaciones naturales, así como las implicaciones que estos procesos tienen para su delimitación taxonómica y conservación.

Los resultados a nivel genético, evidencian que las poblaciones analizadas presentan niveles que fluctúan de intermedios a altos de diversidad, a pesar de su baja densidad y distribución fragmentada. Sin embargo, existe flujo génico limitado y una marcada diferenciación genética entre las poblaciones, lo que sugiere que el aislamiento geográfico y la fragmentación del hábitat han tenido un papel relevante en la historia evolutiva reciente de ambas especies.

El análisis genético permitió identificar a las poblaciones como unidades evolutivas independientes, aportando evidencia objetiva para su delimitación taxonómica dentro de la sección *Macrophylla*. La diferenciación genética observada, a través de la congruencia entre los marcadores nucleares y de cloroplasto, respalda la idea de que los procesos de divergencia entre las poblaciones han sido lo suficientemente intensos y persistentes como para generar linajes evolutivos independientes, aun en un contexto de proximidad geográfica relativa. Estos resultados refuerzan la importancia de incorporar la genética poblacional como una herramienta central en la detección de grupos con divergencia reciente y alta plasticidad fenotípica.

Desde la perspectiva ecológica, la estructura poblacional de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla* es heterogénea, con diferencias evidentes en la proporción de clases de tamaño y en los

patrones de regeneración. En varias poblaciones se observan señales de regeneración limitada, lo que sugiere restricciones en los procesos de establecimiento y supervivencia de las plántulas, posiblemente asociadas con la fragmentación del dosel y con alteraciones en las condiciones ambientales locales.

Los patrones de distribución espacial de los individuos en las dos especies de magnolias fueron, en general, en forma agregada, lo cual puede estar asociado con la dispersión limitada de semillas y con la disponibilidad de micro-hábitats favorables dentro del bosque mesófilo de montaña. La relación entre la distribución espacial de las poblaciones y las variables ambientales analizadas sugiere que factores como la altitud, la cobertura del dosel y las condiciones de microclima influyen de manera significativa en la densidad, el tamaño y la regeneración de las poblaciones analizadas.

La integración de información genética, ecológica (estructura y distribución espacial), del desfase en la fenología reproductiva, de distribución geográfica y de resultados de estudios previos de la variación morfológica y anatómica de las poblaciones de *M. rzedowskiana* y *M. zotictla*, permitió abordar el problema de su delimitación taxonómica desde una perspectiva integrativa. Si bien la variación fenotípica observada en ambas especies puede estar influenciada por las condiciones ambientales características del bosque mesófilo de montaña, la congruencia entre los patrones genéticos y ecológicos, aportó un panorama más amplio para interpretar los límites entre los taxones.

La evidencia obtenida sugiere que *Magnolia rzedowskiana* y *Magnolia zotictla* se comportan como entidades evolutivas independientes, en las que los procesos de divergencia están en curso. Desde la perspectiva de la Biología de la Conservación, esta delimitación es relevante, porque la combinación de aislamiento genético, tamaño reducido y regeneración limitada de las poblaciones analizadas, las hace más vulnerables frente a perturbaciones, como

el cambio de uso de suelo y el cambio climático. Bajo este panorama, las estrategias de manejo y conservación en las dos especies de magnolias deben enfocarse en la protección de sus poblaciones y de los microhábitats que sostienen los procesos ecológicos fundamentales a nivel regional, es decir, a través de la conservación del bosque mesófilo de montaña de México.

Los resultados de esta investigación aportan evidencia básica para entender los procesos de diferenciación en el género *Magnolia*, e información clave para sustentar decisiones de manejo y conservación, con base en criterios ecológicos y evolutivos.