

Ecología

Diferenciación morfológica poblacional de *Magnolia rzedowskiana* (Magnoliaceae): especie endémica en peligro de extinción de la sierra Madre Oriental, México

Population morphological differentiation of Magnolia rzedowskiana (Magnoliaceae): endemic species in danger of extinction of the Sierra Madre Oriental, Mexico

Marisol Gutiérrez-Lozano ^a, Arturo Sánchez-González ^{a, *}, José Antonio Vázquez-García ^b,
Lauro López-Mata ^c y Pablo Octavio-Aguilar ^a

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

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

^c Posgrado en Botánica, Colegio de Postgraduados, Carretera México-Texcoco Km 36.5, Montecillo, 56230 Texcoco, Estado de México, México

*Autor para correspondencia: arturosg@uaeh.edu.mx (A. Sánchez-González)

Recibido: 12 junio 2019; aceptado: 14 febrero 2020

Resumen

Magnolia rzedowskiana es una especie recién descrita, con pocas poblaciones relictas, de escasa densidad y endémica del bosque de niebla de la sierra Madre Oriental, México. Con el objetivo de determinar su variación morfológica en su área de distribución, se seleccionaron 40 individuos de 4 localidades. En cada árbol se recolectaron 5 flores y 10 hojas, para analizar 26 caracteres morfológicos, mediante estadística descriptiva, análisis de agrupamiento (AA), componentes principales (ACP) y discriminante. En el AA, tanto en las características florales como foliares se definieron 3 grupos, que corresponden, en general, a diferentes zonas geográficas. En el ACP, los primeros 4 componentes explicaron 75% de la variación floral y los 2 primeros componentes, 78% de la variación foliar. Las primeras 2 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. Los datos sobre distribución, características generales y variación morfológica de *M. rzedowskiana*, son fundamentales para definir estrategias de manejo y para proponer su inclusión en alguna categoría de riesgo en la legislación nacional e internacional.

Palabras clave: Bosque de niebla; Conservación; Endemismo; Morfología floral; Peligro de extinción; Plasticidad fenotípica; Poblaciones relictas

Abstract

Magnolia rzedowskiana is a newly described species, with few relict populations, of low density and endemic to the cloud forest of the Sierra Madre Oriental, Mexico. In order to determine their morphological variation in their distribution area, 40 individuals from four locations were selected. In each tree, 5 flowers and 10 leaves were collected to analyze 26 morphological characters, through descriptive statistics, cluster analysis (CA), principal components (PCA) and discriminant analysis. In the CA, both of the floral and foliar characteristics, it was possible to define 3 groups that correspond in general to different geographical areas. In the ACP, the first 4 components explained 75% of the floral variation, and the first 2 components, 78% of the foliar variation. The first 2 discriminant functions explained 93.37% and 97.67% of the floral and foliar variation, respectively. The characters with the greatest contribution to population differentiation were: number and length of carpels and stamens, petiole diameter, and maximum width of the lamina. The data on distribution, general characteristics and morphological variation of *M. rzedowskiana*, are fundamental to define management strategies, and to propose their inclusion in some category of risk in national and international legislation.

Keywords: Cloud forest; Conservation; Endemism; Floral morphology; Extinction risk; Phenotypic plasticity; Relict populations

Introducción

La mayoría de las especies del género *Magnolia* L. del mundo (75%) se consideran en alguna categoría de riesgo de extinción en la Lista Roja de Magnoliaceae de la UICN (Cicuzza et al., 2007; Rivers et al., 2016). Las 350 especies reconocidas de *Magnolia* se agrupan actualmente en 11 secciones (Figlar y Nootboom, 2004; Kim y Suh, 2013). En el neotrópico, existen cerca de 50% de las especies de magnolias del mundo (170) y se agrupan en 3 secciones y 4 subsecciones (Pérez et al., 2016; Vázquez-García, Neill et al., 2016).

Dentro del género *Magnolia* la sección *Macrophylla*, es exclusiva del continente americano (Figlar y Nootboom, 2004) e incluye 7 especies de hojas grandes: *M. ashei* Weath. y *M. macrophylla* Michx., endémicas del SE de EUA; *M. nuevoleonensis* A. Vázquez y Domínguez-Yescas y *M. alexandrae* García-Morales y Iamónico, endémicas de zonas templadas del NE de México y 3 especies subtropicales, *M. rzedowskiana* A. Vázquez, Domínguez-Yescas y R. Pedraza y *M. vovidesii* A. Vázquez, Domínguez-Yescas y L. Carvajal, endémicas del centro y sur de la sierra Madre Oriental de México, respectivamente y *M. dealbata* Zucc., endémica de la sierra Norte de Oaxaca (García-Morales et al., 2017; Meyer, 1997; Vázquez-García et al., 2012, 2015, Vázquez-García, Domínguez-Yescas et al., 2016).

Las especies de la sección *Macrophylla* se caracterizan por ser árboles (excepto *M. ashei* con hábito usualmente arbustivo) de tolerancia intermedia a la sombra, de longevidad intermedia de entre 50 y 70 años, de madera poco resistente y con hojas de área específica alta y arreglo espiral, lo que probablemente les confiere ventaja en la captación de la luz difusa en el sub-dosel (Gratani, 2014; Sánchez-Velásquez et al., 2016; Select Tree, 2020).

El análisis de diferenciación morfológica de *Magnolia* ha sido el tema central en algunas investigaciones, v. gr. Yang et al. (2015), utilizaron 37 caracteres morfológicos foliares y florales de *M. sprengeri* en 2 poblaciones del sur y norte del río Changjiang, China; sus resultados revelaron una amplia variación morfológica dentro y entre poblaciones, lo que se atribuyó a la alta plasticidad fenotípica de la especie. En México, Vite (2016) realizó un estudio morfoanatómico de *M. schiedeana* con 6 variables foliares y 14 florales, los resultados indicaron también una amplia variación, en particular en el ancho máximo de lámina, diámetro del pedúnculo y longitud del eje floral.

En el caso particular de *Magnolia rzedowskiana*, endémica del bosque de niebla (BN) de la porción central de la sierra Madre Oriental de México, sus poblaciones naturales están restringidas a los estados de Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí y Veracruz. Es conocida localmente como “flor de mayo”, “flor de elote” o como “eloxóchitl”, este último es el nombre común de las 3 especies subtropicales de la sección *Macrophylla*. En las áreas en donde se distribuye es usada con fines ornamentales, por la belleza de sus flores y en medicina tradicional para tratar problemas cardíacos, estrés y susto (Vázquez-García et al., 2015). Aunado a lo anterior, las poblaciones silvestres de *M. rzedowskiana* se caracterizan por su aislamiento geográfico, baja densidad de individuos y porque su hábitat, el BN, está fuertemente fragmentado y perturbado, por lo que la especie debería considerarse en alguna categoría de riesgo en la NOM-059 (Semarnat, 2010) y en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, 2001).

La morfología general de *Magnolia rzedowskiana* es semejante a la de las otras 6 especies de la sección *Macrophylla* en sus típicas hojas grandes, caducifolias,

con envés glauco. Además, con *M. dealbata* comparte algunas características, como el tamaño de las hojas y la altura de los individuos, pero difiere en sus pétalos mucho más angostos, menor número de estambres y carpelos, y frutos de menor tamaño. La información morfológica sobre *M. rzedowskiana* corresponde básicamente a su descripción botánica, por lo que un análisis cuantitativo detallado de la variación morfológica de sus poblaciones ayudaría a definir con mayor precisión las diferencias con respecto a las otras especies de la sección, aportaría información para la realización de estudios de procesos biogeográficos y de evolución incipiente y sería útil para diseñar programas de conservación de la especie (Liyuan et al., 2014; Setzuki et al., 2007; Veltjen et al., 2018; von Kohn et al., 2018; Wollaeger et al., 2011). Por lo anterior, los objetivos del presente trabajo fueron: estimar el grado de diferenciación morfológica foliar y floral de las poblaciones de *M. rzedowskiana*, y obtener información sobre su distribución geográfica y las características generales de sus poblaciones.

Materiales y métodos

Las poblaciones naturales de *Magnolia rzedowskiana* se distribuyen en el BN del noreste de los estados de Hidalgo y Querétaro, sureste de San Luis Potosí y noroeste de Veracruz, dentro de la sierra Madre Oriental de México (fig. 1). El clima es C (f), templado con lluvias todo el año (Rzedowski, 2015), con presencia de neblinas por lo que el grado de humedad es alto, oscila entre 55 y 65% (Hernández-Cerda y Carrasco-Anaya, 2004). La temperatura promedio anual varía entre 17.1 y 20.7 °C y la precipitación total anual entre 1,048 y 2,385 mm. El intervalo de distribución altitudinal del BN fluctúa entre 600 y 2,500 m, pero las poblaciones analizadas se distribuyen entre 1,364 y 1,914 m snm (Ruiz-Jiménez et al., 2012; Villaseñor, 2010).

Entre marzo de 2016 y noviembre de 2017, se realizó la exploración y recolecta de ejemplares en distintas localidades con BN de la SMO en donde existían registros de recolecta con georeferencias (Vázquez-García et al.,

2015). Además, se realizaron recorridos en zonas aledañas, con el objetivo de encontrar poblaciones naturales, pero en 3 localidades (Agua de la Calabaza en Huayacocotla, Veracruz, Acomulco en Molango de Escamilla y Apantlazol en Tlanchinol, Hidalgo), solo se encontraron individuos aislados en sitios perturbados, en huertos y en patios de casas. Las localidades/municipios analizados, donde se encontraron poblaciones naturales fueron: Chilijapa/Tepehuacán de Guerrero, Hidalgo; Zotictla/Acaxochitlán, Hidalgo; La Yesca/Landa de Matamoros, Querétaro y La Trinidad/Xilitla, San Luis Potosí (fig. 1, tabla 1).

En cada una de las 4 localidades se seleccionaron al azar 10 individuos de *M. rzedowskiana* y de cada árbol se recolectaron 10 hojas maduras y 5 flores en anthesis, en total se obtuvieron 400 hojas y 200 flores de las 4 poblaciones. Después de la recolección, las muestras se colocaron en bolsas de plástico que contenían un poco de agua corriente, para evitar que se deshidrataran durante el transporte a un sitio adecuado (cerrado), para tomar las imágenes fotográficas de las diferentes estructuras, con una escala de referencia (cm). Posteriormente, los ejemplares fueron herborizados y depositados en el herbario HGOM de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Durante los recorridos en campo para obtener las hojas y las flores de los árboles, se logró observar a la mayoría de los individuos de cada población, lo cual permitió hacer una estimación cualitativa de la densidad, aunque ese no fue el objetivo principal del estudio.

La selección de los caracteres foliares y florales analizados, fue con base en estudios previos realizados con distintas especies de *Magnolia* (Jiménez-Ramírez et al., 2007; Vite, 2016; Yang et al., 2015; Zhang y Xia, 2007). En el tabla 1 se muestran los 26 caracteres morfológicos analizados de la flor y de la hoja. Los valores cuantitativos de las características morfológicas de las flores y hojas se obtuvieron a partir de las imágenes fotográficas (fig. 2), con el programa tpsDig ver. 2.16 (Rohlf, 2008).

La variación en las características morfológicas de *M. rzedowskiana* dentro y entre poblaciones se estimó por medio de estadísticos descriptivos: medidas de tendencia central (promedio) y de dispersión (desviación estándar

Tabla 1

Características generales de las localidades de recolección y muestreo de *Magnolia rzedowskiana*.

Localidad	Latitud	Longitud	Altitud (m)	TPA (°C)	PTA (mm)
Chilijapa, Hgo	21°00'58"	98°52'8.7"	1,364	18	1,300
Zotictla, Hgo	20°13'32.5"	98°09'48"	1,743	17	1,500
La Yesca, Qro	21°13'04.3"	99°07'53.2"	1,716	18	1,000
La Trinidad, S.L.P.	21°24'18.7"	99°04'24.2"	1,914	22	2,500

Temperatura promedio anual (TPA), precipitación total anual (PTA)

y rango). La normalidad de la distribución de los valores de las características morfológicas se comprobó mediante las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Shapiro-Wilk (Canabos, 1988), incluidas en el programa de cálculo STATISTICA versión 10 (StatSoft Inc., 2010).

El grado de variación de las características fenotípicas dentro de cada población (plasticidad fenotípica), se estimó a partir del coeficiente de variación (CV), con la fórmula $CV = DE/X$, donde DE es el valor de la desviación estándar y X el promedio aritmético de cada variable (Valladares et al., 2006; Yang et al., 2015).

Se utilizaron técnicas de análisis multivariado para definir la variación morfológica, pero las variables foliares y florales se analizaron por separado. La matriz de las características foliares para las cuatro poblaciones fue de 400 filas (10 hojas de 10 individuos por población) y 8 columnas (8 caracteres foliares); y la matriz de las características florales fue de 200 filas (5 flores de 10 individuos por población) y 18 columnas (18 caracteres florales).

La semejanza morfológica entre poblaciones se estimó por medio de análisis de agrupamiento (AA), empleando como medida de disimilitud la distancia euclidiana y como

algoritmo de ligamiento, el método de Ward (Ludwig y Reynolds, 1988). Por otra parte, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para reducir el número de variables originales en un conjunto menor de variables independientes, denominadas componentes principales (CP) y para identificar los caracteres que contribuyeron a explicar un porcentaje más alto de variación morfológica. El criterio de selección del número de CP fue que explicaran al menos 75% de la varianza acumulada y que los valores de las raíces características fueran mayores de 1.0 (Johnson, 2000; McCune y Grace, 2002). Las variables más relacionadas con los CP fueron seleccionadas para realizar el análisis de funciones discriminantes generalizado (AFDG; Hernández-Hernández et al., 2009; Pérez-Atilano et al., 2017), el cual fue utilizado para examinar los patrones de variación e identificar las variables morfológicas foliares y florales que maximizaran las diferencias entre poblaciones. La existencia de diferencias significativas en la morfología foliar y floral entre poblaciones, fue evaluada con los valores de las distancias de Mahalanobis (D2) y con una prueba de F (Hair et al., 1999; Johnson, 2000; McCune y Grace, 2002).

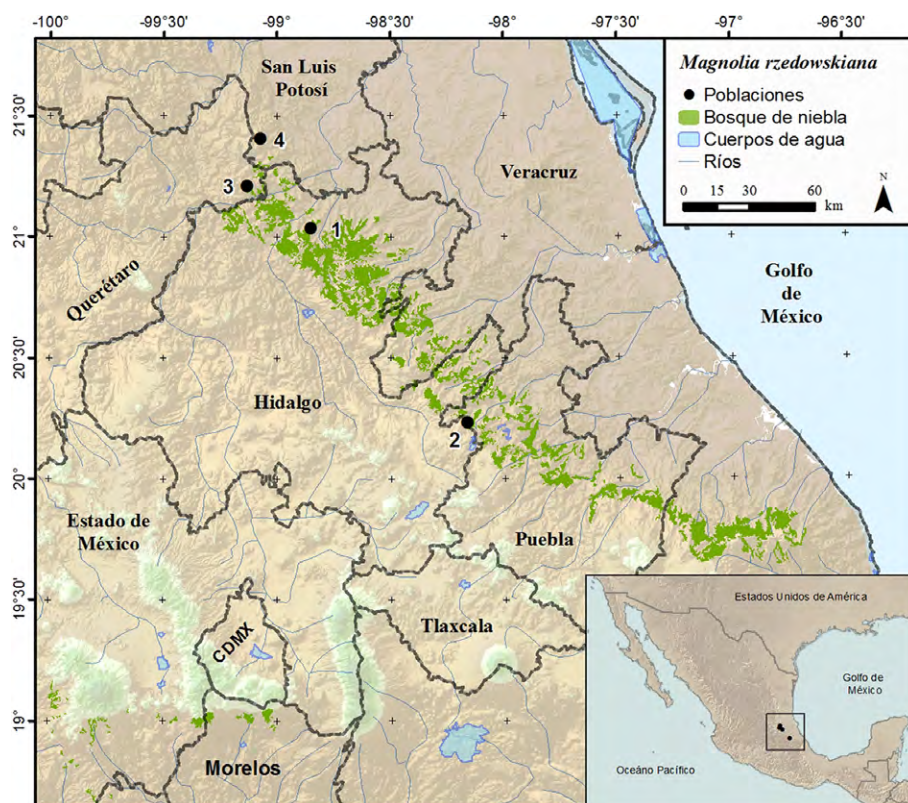


Figura 1. Localización geográfica conocida de las poblaciones de *Magnolia rzedowskiana* en la sierra Madre Oriental, México. 1) Chilijapa, 2) Zotictla, 3) La Yesca y 4) La Trinidad.

Como complemento, se realizaron análisis de varianza para resaltar las características morfológicas más contrastantes entre poblaciones, de acuerdo con los resultados del AFDG. Todos los análisis uni y multivariados se realizaron con el programa STATISTICA, Versión 10 (StatSoft Inc., 2010).

Resultados

El valor promedio del CV para todas las características foliares de las hojas de las 4 poblaciones en conjunto fue de 11.64%, valor inferior al obtenido para el total de los caracteres florales de 12.27% (tabla 2). Los valores promedio más altos del CV, para las características florales y foliares fueron los de la población de Zotictla, con 14.08 y 12.69%, respectivamente (tabla 2). Por otra parte, las variables con valor de CV más alto considerando todas las poblaciones, fueron LEPS (24.31%), para la flor y LL-AML (14.94%) para la hoja.

En el AA de las características florales se distinguieron 3 grupos diferentes: el primero está formado por individuos de las poblaciones de La Yesca y La Trinidad, el segundo por la población de Zotictla y el tercero, corresponde a la localidad de Chilijapa (fig. 3A). Con respecto a las características foliares, los 3 grupos definidos en el AA

están constituidos por una mezcla de individuos de las 4 poblaciones: el primero por árboles de Chilijapa y La Yesca, principalmente, en el segundo grupo, la mayoría son de Zotictla (6) y en el tercero, de La Trinidad y Zotictla, principalmente (fig. 3B).

Las variables morfológicas florales y foliares incluidas en el ACP presentaron distribución normal. Los primeros 4 componentes principales (CP) explicaron 75.53% de la variación total de las características morfológicas florales (tabla 3). Los caracteres más relacionados con la variación en el primer componente fueron: DEA, DEPS, DAEPS, LSP, ASP, APEX, LPIN, LEF, NCR, NETS, LCR. El carácter LEST fue el más relacionado con el segundo CP; LEA y LEPS con el tercero y ACR y AEST con el cuarto.

Con respecto a las características de la hoja, los 2 primeros CP explicaron 78% de la variación total en los datos. Las características que más contribuyeron al primer componente fueron: LTL, LL, LP, AML y LL-AML. El DP fue la variable más relacionada con el segundo CP (tabla 3).

En el análisis discriminante (AFDG) de las características morfológicas florales seleccionadas con el ACP con datos de 40 individuos, las primeras 2 funciones canónicas explicaron 93.37% de la variación total de los datos (fig. 4). Las variables más relacionadas con la

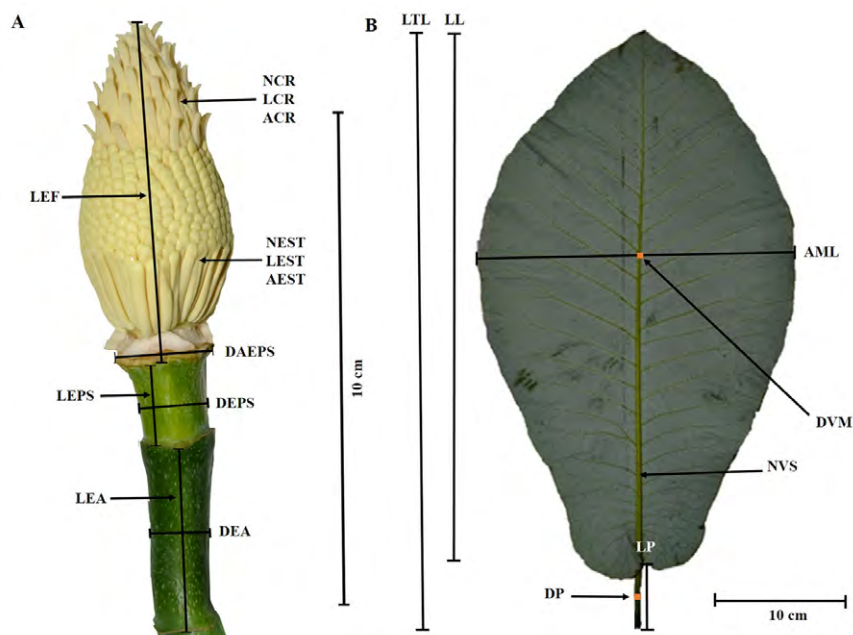


Figura 2. Variables morfológicas de *Magnolia rzedowskiana*. A, Eje floral: longitud del eje floral (LEF), largo del entrenudo adyacente (LEA), diámetro del entrenudo adyacente (DEA), largo del entrenudo peduncular superior (LEPS), diámetro del entrenudo peduncular superior (DEPS), diámetro apical del entrenudo peduncular superior (DAEPS), longitud del eje floral (LEF), número de estambres (NCR), largo de los estambres (NEST), largo de los estambres (LEST), número de carpelos (AEST), ancho de los carpelos (NCR), largo de los carpelos (LEST) y ancho de los carpelos (ACR); B, hoja: largo total de la lámina (LTL), longitud de la lámina (LL), longitud del peciolo (LP), diámetro del peciolo (DP), ancho máximo de la lámina (AML), número de venas secundarias (NVS) y diámetro de la vena media (DVM).

Tabla 2

Coefficiente de variación (CV) de las características morfológicas florales (1-18) y foliares (19-26) analizadas en *Magnolia rzedowskiana*.

Núm.	Variable	Abreviatura	CV%				CV Total %
			Chilijapa	Zotictla	La Yesca	La Trinidad	
1	Largo del entrenudo adyacente	LEA	12.90	18.37	13.94	16.71	15.48
2	Diámetro del entrenudo adyacente	DEA	8.76	9.92	4.97	9.49	8.28
3	Largo del entrenudo peduncular superior	LEPS	22.60	30.07	16.61	27.97	24.31
4	Diámetro del entrenudo peduncular superior	DEPS	10.82	10.77	5.46	9.94	9.25
5	Diámetro apical del entrenudo peduncular superior	DAEPS	11.41	11.76	10.00	9.86	10.75
6	Largo de los sépalos	LSP	8.86	14.76	8.88	12.26	11.19
7	Ancho de los sépalos	ASP	11.53	23.01	14.11	21.61	17.56
8	Largo de los pétalos externos	LPEX	8.97	13.61	10.45	12.68	11.43
9	Ancho de los pétalos externos	APEX	9.94	19.87	8.29	14.44	13.14
10	Largo de los pétalos internos	LPIN	8.66	15.66	10.19	12.03	11.63
11	Ancho de los pétalos internos	APIN	9.91	18.79	9.73	17.11	13.88
12	Longitud del eje floral	LEF	10.05	10.75	6.58	8.02	8.85
13	Número de estambres	NEST	13.28	6.26	20.86	27.23	16.91
14	Largo de los estambres	LEST	9.81	7.92	8.64	11.08	9.37
15	Ancho de los estambres	AEST	9.26	9.56	7.97	7.57	8.59
16	Número de carpelos	NCR	11.53	8.31	14.89	14.66	12.35
17	Largo de los carpelos	LCR	8.03	9.33	5.23	9.09	7.92
18	Ancho de los carpelos	ACR	10.68	14.66	9.02	9.81	11.04
		Promedio	10.94	14.08*	10.32	13.98	12.33*
19	Largo total de la lámina	LTL	9.91	11.01	8.07	9.21	9.55
20	Longitud de la lámina	LL	10.55	11.09	8.21	9.40	9.81
21	Ancho máximo de la lámina	AML	11.67	14.68	9.81	9.60	11.44
22	Longitud del peciolo	LP	13.04	13.36	10.81	13.01	12.56
23	Diámetro del peciolo	DP	9.83	14.04	8.94	9.97	10.69
24	Diámetro de la vena media	DVM	13.13	13.69	10.92	10.88	12.15
25	Número de venas secundarias	NVS	9.60	8.26	8.51	7.50	8.47
26	Longitud de la lámina hasta la parte más ancha de la hoja	LL-AML	12.22	15.36	21.30	10.89	14.94
		Promedio	11.24	12.69*	10.82	10.06	11.20

CV (%) = Coeficiente de variación; * = variables con coeficiente de variación más alto.

primera función discriminante fueron: DAEPS, LPIN, NETS, LCR y LEST. Las características más relacionadas con la segunda función discriminante fueron: DEA, LEPS, DEPS, LEF, NCR, APIN y APEX (tabla 4, fig. 4A).

La prueba de F de los valores de las distancias de Mahalanobis indica que existen diferencias significativas en la morfológica floral entre las 4 poblaciones

analizadas ($p < 0.01$, tabla 5), por lo que en el diagrama de ordenación se observaron con claridad 4 grupos o variantes morfológicas, que corresponden a cada una de las poblaciones de *Magnolia rzedowskiana* analizadas. Las poblaciones de La Trinidad y La Yesca fueron las más semejantes entre sí y la población de Zotictla la más diferente con respecto a las demás, de acuerdo con los

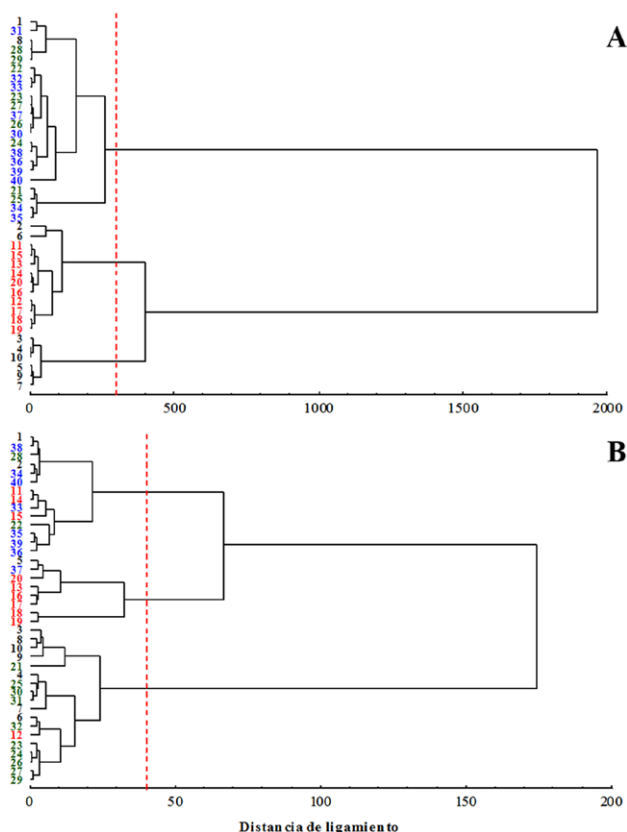


Figura 3. Dendrograma del AC que muestra las relaciones jerárquicas de Ward y la distancia euclidiana para la clasificación de los 40 individuos, con base en las características morfológicas florales (A) y foliares (B) evaluadas. Individuos 1-10 corresponden a Chilijapa, 11-20 a Zotictla, 21-30 a La Yesca y 31-40 a La Trinidad.

valores de las distancias de Mahalanobis (tabla 5, fig. 4A). La correlación lineal entre los valores de las distancias de Mahalanobis y la distancia geográfica entre poblaciones fue estadísticamente significativa, tanto para la morfología de las flores ($r = 0.88$, $p < 0.02$) como de las hojas ($r = 0.99$, $p < 0.001$).

En el AFDG realizado con las variables morfológicas foliares seleccionadas a partir de los resultados del ACP, las primeras 2 funciones canónicas explicaron 97.67% de la variación total en los datos (fig. 4B). El DP fue la característica más relacionada con la primera función canónica; mientras que LTL, LL, LP y AML, fueron las variables más relacionadas con la segunda función canónica.

Los resultados de la prueba lambda de Wilks muestran que las variables foliares que mejor discriminaron entre poblaciones de *M. rzedowskiana* fueron DP y AML. Las distancias de Mahalanobis indicaron que la variación

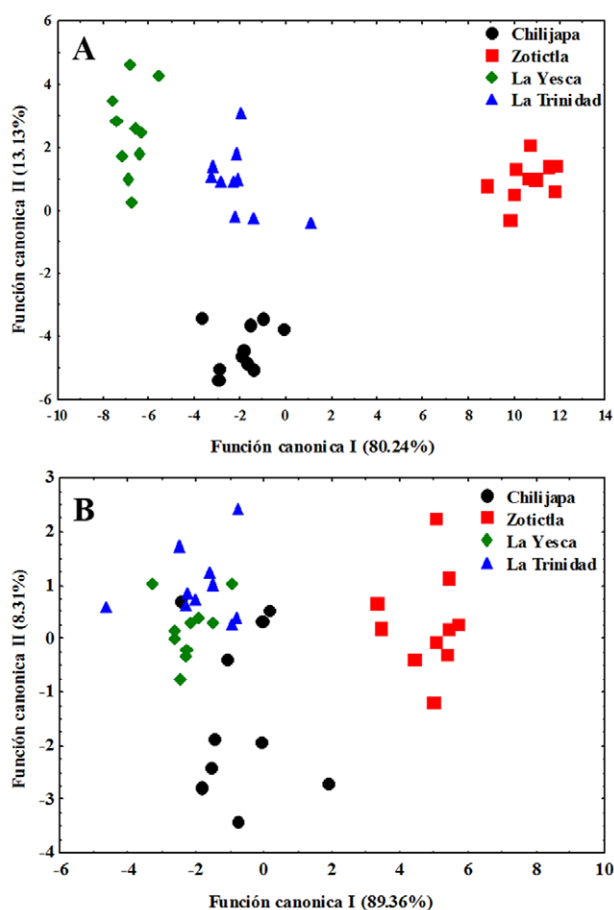


Figura 4. Diagrama de ordenación de las primeras dos funciones canónicas, para las características morfológicas florales (A) y foliares (B) de 40 individuos.

morfológica foliar fue significativa entre las poblaciones analizadas ($p < 0.01$). En el diagrama de ordenación se puede distinguir que los puntos que representan las características foliares de los individuos de la población de Zotictla, están claramente separados de los puntos que representan a las poblaciones de Chilijapa, La Yesca y La Trinidad. También es perceptible una pequeña zona de solapamiento entre los puntos (individuos) de la población de La Yesca y La Trinidad (fig. 4A).

Las características morfológicas florales que mostraron intervalos de variación (rango) más amplios en las poblaciones fueron: NCR, NEST, LCR y LEST. Con respecto a la hoja, DP y AML fueron las características que presentaron mayor variación (tabla 6, fig. 5). En la tabla 7 se incluye información sobre la variación de las principales características morfológicas de *M. rzedowskiana*, comparada con las de otras especies de la sección *Macrophylla* de México.

Tabla 3

Características morfológicas florales (1-18) y foliares (19-26) analizadas en *Magnolia rzedowskiana*, con resultados del ACP. Se incluyen los valores de los componentes principales (CP), de las variables más relacionadas con los mismos y de las raíces características.

Núm.	Variable	CP			
		1	2	3	4
1	LEA	0.45	0.55	0.58*	0.03
2	DEA	-0.87*	-0.31	0.22	-0.00
3	LEPS	0.15	-0.19	0.56*	0.24
4	DEPS	-0.84*	-0.37	0.16	-0.12
5	DAEPS	-0.81*	-0.27	0.37	-0.03
6	LSP	-0.77*	0.44	0.13	0.08
7	ASP	-0.80*	0.29	0.03	0.11
8	LPEX	0.01	0.43	0.20	0.03
9	APEX	-0.83*	0.46	-0.06	0.08
10	LPIN	-0.80*	0.40	0.06	0.15
11	APIN	-0.83*	0.36	-0.13	0.12
12	LEF	-0.85*	-0.16	0.22	-0.08
13	NEST	-0.83*	-0.02	-0.33	-0.06
14	LEST	-0.20	0.52*	-0.18	-0.32
15	AEST	0.04	0.24	-0.06	-0.67*
16	NCR	-0.87*	-0.35	0.10	0.05
17	LCR	0.67	0.27	0.45	0.16
18	ACR	0.08	0.05	-0.46	0.69*
19	LTL	0.98*	0.10	-0.04	0.12
-	Raíces características	8.37	2.21	1.61	1.21
-	Varianza acumulada (%)	46.5	58.8	67.8	75.5
20	LL	0.97*	0.00	-0.10	0.08
21	AML	0.88*	-0.30	0.00	0.00
22	LP	0.86*	0.36	0.16	0.19
23	DP	0.12	-0.92*	-0.20	0.09
24	DVM	0.02	0.14	-0.95	0.00
25	NVS	-0.11	0.10	-0.98	0.04
26	LL-AML	0.89*	-0.00	-0.09	-0.42
-	Raíces características	4.25	1.99	1.0	0.2
-	Varianza acumulada (%)	53.2	78.8	91.4	94.6

El significado de las abreviaturas aparece en la Tabla 2. * = Variables con valores más altos, o más relacionadas con los CP.

Tabla 4

Análisis discriminante de la variación morfológica floral (1-15) y foliar (16-21) de las poblaciones de *Magnolia rzedowskiana* analizadas.

Variables	FC 1	FC 2	Lambda de Wilks	F
1. LEA	-0.11	0.48	0.88	1.56
2. DEA	0.57	-0.86	0.81	0.84
3. LEPS	-0.08	-0.67	0.72	1.47
4. DEPS	-0.12	0.96	0.84	2.58
5. DAEPS	0.88	0.06	0.81	1.25
6. LSP	-0.21	-0.18	0.95	0.33
7. ASP	-0.38	-0.32	0.84	1.23
8. APEX	-0.06	0.98	0.69	2.96
9. LPIN	-0.06	0.17	0.99	0.04
10. APIN	-0.01	-0.92	0.91	0.57
11. LEF	0.26	-0.61	0.78	1.82
12. NCR	0.40	1.17	0.52	6.05*
13. NEST	0.70	-0.78	0.59	4.54*
14. LCR	-0.89	1.02	0.48	7.11*
15. ACR	0.11	0.06	0.91	0.58
16. LEST	-1.22	0.04	0.56	5.10*
17. AEST	-0.07	0.47	0.89	0.76
Raíces características	46.07	7.54	-	-
Varianza acumulada (%)	80.24	93.37	-	-
16. LTL	-10.00	-49.80	0.77	2.91
17. LL	9.30	40.87	0.78	2.76
18. LP	0.75	9.87	0.78	2.84
19. DP	1.20	-0.44	0.40	15.24*
20. AML	-1.15	2.07	0.54	8.55*
21. LL-AML	0.16	-0.16	0.97	0.22
Raíces características	9.00	0.8376	-	-
Varianza acumulada (%)	89.36	97.67	-	-

El significado de las abreviaturas aparece en la Tabla 2. FC = Función canónica; * = valores de F de las variables que presentaron asociación estadísticamente significativa ($p < 0.001$) con las FC.

Tabla 5

Matriz de distancias de Mahalanobis de las características morfológicas florales (diagonal superior) y foliares (diagonal inferior) entre pares de poblaciones de *Magnolia rzedowskiana* analizadas.

	Chilijapa	Zotictla	La Yesca	La Trinidad
Chilijapa	-	185.38* (115)	72.25* (35.3)	41.25* (44)
Zotictla	33.64*	-	304.95* (153)	173.96* (162)
La Yesca	5.63*	49.85*	-	49.03* (23)
La Trinidad	7.18*	46.54*	2.21*	-

* = Valores de las distancias de Mahalanobis estadísticamente significativas ($p < 0.001$) con la prueba de F. Los números entre paréntesis indican la distancia entre poblaciones en Km en línea recta.

Discusión

El tamaño y forma de los órganos de las plantas, como las hojas y las flores, depende de factores genéticos, fisiológicos y de las demandas biomecánicas impuestas por variables ambientales tales como: temperatura, humedad, régimen de luz, disponibilidad de agua, nutrientes, entre otros (Atkin et al., 2006; Duchesne et al., 2001; Rozas, 2006; Wiens y Donoghue, 2004). Los resultados obtenidos indican que existe diferenciación en la morfología foliar y floral entre las 4 poblaciones estudiadas. La diferenciación morfológica se incrementa positivamente conforme la distancia geográfica; este comportamiento se ajusta bien al fenómeno de decaimiento en la semejanza con el aumento en la distancia espacial, en el cual se supone que las condiciones ambientales locales (altitud, grado de disturbio, luz, precipitación, temperatura, entre

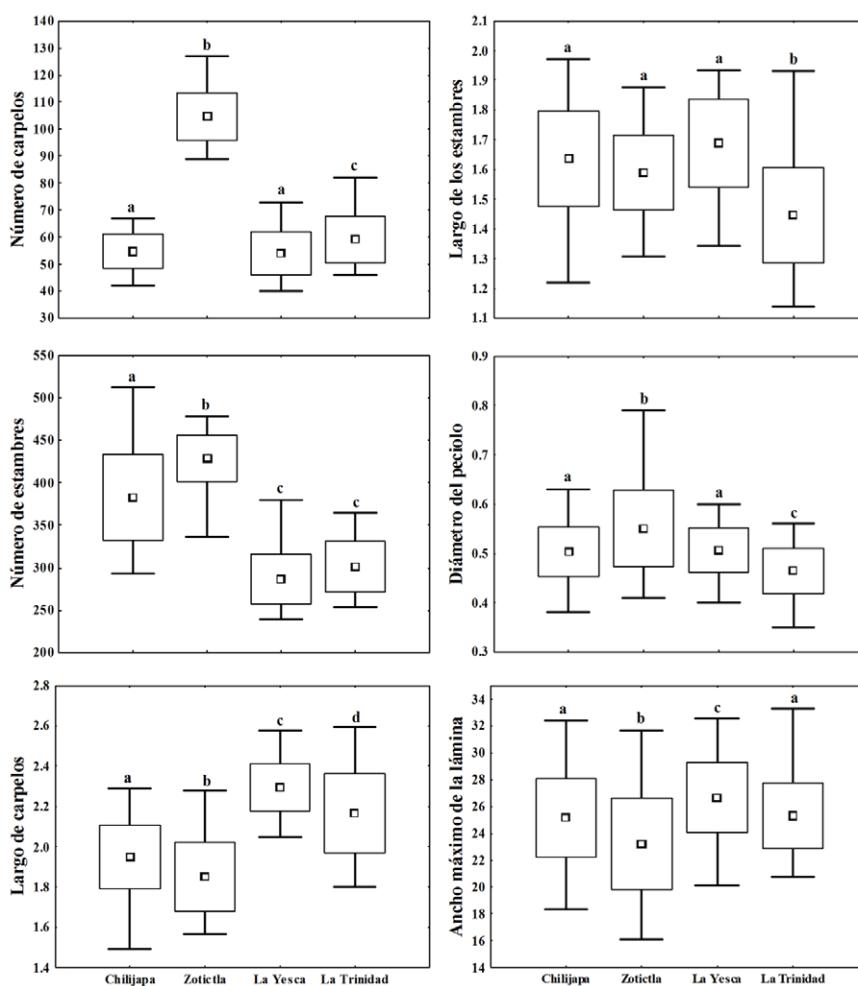


Figura 5. Análisis de varianza de las 6 características morfológicas (4 florales y 2 foliares) con mayor porcentaje de variación en el AD. Valor mínimo y máximo (bigotes), desviación estándar (cuadro grande) y promedio (cuadro pequeño). Letras distintas indican diferencias significativas en las características morfológicas entre poblaciones, con base en la prueba de Tukey.

otros factores), tienden a ser más contrastantes entre sitios distantes que entre sitios cercanos geográficamente (Canché-Delgado et al., 2011; Cavieres y Piper, 2004).

La plasticidad fenotípica se define como la variación en la capacidad que posee un genotipo particular de expresar diferentes fenotipos, mediante la alteración de su morfología y fisiología, frente a la variación ambiental (Freeman y Herron, 2007; Pigliucci, 2002), como respuesta a las presiones de selección (Gratani, 2014). La distribución de las poblaciones de *Magnolia rzedowskiana* a lo largo de un gradiente de altitud de más de 500 m (entre 1,364 y 1,914 m snm) y de un gradiente latitudinal de cerca de 162 km, sugiere que son capaces de adaptarse a los cambios ambientales y que es improbable que uno o pocos fenotipos presenten alta adecuación en todas las condiciones (subclimas, microclimas, ambientes locales) que se presentan a lo largo de ambos gradientes dentro del BN (Cavieres y Piper, 2004; Gratani, 2014; Sultan y Spencer, 2002).

Las características de la hoja que presentaron mayor variación entre poblaciones: longitud del pecíolo y longitud de la lámina, podrían estar asociadas a procesos fisiológicos vitales para las plantas y ser el reflejo de la heterogeneidad y complejidad de las condiciones ambientales. 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 en éstas y otras características fenotípicas de la especie (Isagi et al., 2007; Kang y Ejder, 2011; von Kohn et al., 2018; Wang et al., 2016; Yang et al., 2015).

Aunque los cambios abruptos en la morfología de las flores podría limitar el éxito reproductivo de las plantas (Brock y Weinig, 2007), se han descrito numerosos casos de amplia variación en las características florales entre poblaciones en diferentes especies (Baghalian et al, 2010; Hernández-Nicolás et al., 2016; Kang y Ejder, 2011; Schlumberger et al., 2009). Yang et al. (2015) encontraron que la diferenciación fenotípica floral fue mayor que la foliar en 2 poblaciones de *Magnolia sprengeri* en China, por lo que concluyen que los órganos vegetativos son más estables que los reproductivos, lo que concuerda con los resultados obtenidos en el presente estudio.

En las especies de *Magnolia* sección *Macrophylla*, el número de carpelos y el número de estambres, son caracteres florales importantes para la diferenciación taxonómica (García-Morales et al., 2017; Vázquez-García, 1990, 1994; Vázquez-García et al., 2012, 2015; Vázquez-García, Domínguez-Yescas et al., 2016). Por ello, el elevado número promedio de carpelos en la población de Zotitla (NCR = 105), comparado con el de las otras poblaciones (NCR = 54-60) analizadas, aunado a la amplia variación en otras características morfológicas reproductivas, vegetativas y fenológicas, sugiere “a priori” que podría ser un taxón diferente (variedad, subespecie o incluso

una especie distinta), pero es necesario realizar estudios complementarios a nivel molecular para corroborarlo.

Los valores de algunas de las características morfológicas florales y foliares de las poblaciones de *Magnolia rzedowskiana* (NCR, LCR, NEST, LEST, DP y AML) obtenidos en el presente estudio, concuerdan parcialmente con los que se mencionan en la descripción original de la especie (Vázquez-García et al., 2015), lo cual podría estar relacionado con la variación en las condiciones ambientales locales o con la representatividad de los individuos. En taxonomía, es una práctica común realizar descripciones a partir de pocos especímenes disponibles para revisión en herbarios y/o recolectados en campo, lo que puede resultar en una muestra sesgada y parcial de la variación morfológica total de las especies (Li y Conran, 2013; Pérez-García y Mendoza, 2002; Wang et al., 2013).

El BN de la sierra Madre Oriental, hábitat de las poblaciones de *M. rzedowskiana*, se considera en severo riesgo de desaparecer a causa del cambio de uso del suelo y del cambio climático principalmente (Conabio, 2010; Cruz-Cárdenas et al., 2012; Gual-Díaz y Rendón-Correa, 2014). Los efectos inmediatos de la fragmentación y destrucción del hábitat en las plantas se ven reflejados en la reducción del tamaño poblacional efectivo y en el flujo de genes (Fahrig, 2003; Oostermeijer et al., 2003). Las especies con rango de distribución geográfica estrecho, alto grado de aislamiento geográfico, tamaño poblacional pequeño, baja capacidad de dispersión y limitadas por la geitonogamia, como *M. rzedowskiana*, están expuestas a la pérdida del potencial adaptativo e incluso a la especiación alopátrica (Sánchez-Velásquez et al., 2016; Vázquez-García et al., 2015).

El riesgo de extinción en *M. rzedowskiana* y otras especies del género, en México y a nivel mundial, que se desarrollan en condiciones ambientales semejantes (v. gr. densidad baja, aislamiento poblacional, disturbio directo e indirecto por actividades humanas), es extremadamente alto debido a la pérdida de variabilidad genética y la estocasticidad ambiental y demográfica (Groom et al., 2005; Menges, 2000a, 2000b). Con base en la información obtenida en el presente estudio, se propone que la especie en cuestión se considere “en peligro de extinción”, de acuerdo con los criterios y jerarquías del método de evaluación del riesgo de extinción (MER), de la NOM-059-2010 (Semarnat, 2010), que considera: *a*) la amplitud de distribución del taxón en México (muy restringida en *M. rzedowskiana*), *b*) estado del hábitat con respecto al desarrollo natural del taxón (hostil o muy limitante), *c*) vulnerabilidad biológica intrínseca (vulnerabilidad alta) y *d*) impacto de la actividad humana sobre el taxón (alto impacto), y “en peligro” con base en el criterio B2 (área de ocupación) de la lista roja de la UICN (Rivers et al., 2016).

Tabla 6

Estadísticos descriptivos de las características morfológicas con mayor rango de variación. Se indica el promedio, \pm desviación estándar y en paréntesis, el valor mínimo y máximo de cada una.

Variable/localidad	Chilijapa	Zotictla	La Yesca	La Trinidad
NCR	54.84 \pm 6.32 (42-67)	104.64 \pm 8.69 (89-127)	53.96 \pm 8.03 (40-73)	59.12 \pm 8.66 (46-82)
NEST	383.16 \pm 50.90 (293-512)	428.98 \pm 26.87 (337-478)	287.06 \pm 29.58 (240-380)	300.53 \pm 31.89 (253-364)
LCR	1.94 \pm 0.15 (1.49-2.28)	1.84 \pm 0.17 (1.56-2.28)	2.29 \pm 29.58 (2.04-2.57)	2.16 \pm 0.19 (253-364)
LEST	1.63 \pm 0.16 (1.22-1.97)	1.58 \pm 0.12 (1.30-1.87)	1.68 \pm 0.14 (1.34-1.93)	1.44 \pm 0.16 (1.14-1.93)
DP	0.50 \pm 0.04 (0.38-0.63)	0.54 \pm 0.07 (0.41-0.79)	0.50 \pm 0.04 (0.40-0.60)	0.46 \pm 0.04 (0.35-0.56)
AML	25.15 \pm 2.93 (18.35-32.40)	23.19 \pm 3.40 (16.10-31.71)	26.64 \pm 2.61 (20.12-32.58)	20.78 \pm 33.26 (6.30-12.67)

El significado de las abreviaturas aparece en la Tabla 2.

Tabla 7

Comparaciones morfológicas de las especies de *Magnolia* sección *Macrophylla*

	<i>M. rzedowskiana</i>	<i>M. dealbata</i>	<i>M. vovidesii</i>	<i>M. alejandrae</i>	<i>M. nuevoleonensis</i>	<i>M. macrophylla</i>	<i>M. ashei</i>
1. Altura de la planta (m)	8.7-32	15-21	8-25	8-16	15-20	15-32	10-12
2. Tamaño de las hojas	38-40 \times 18-34	38-70 \times 15-50	24-70 \times 15-30	27-55 \times 12-20	25-40 15-25	50-110 \times 15-30	17-56 \times 10-40
3. Diámetro de la flor	28-34	30-50	25-38	30-34	20-24	35-50	12-30
4. Tamaño del pétalo (cm)	14-16 \times 5-7	15-22 \times 8-10	12-18 \times 6-7	14-17 \times 5.5-8	10-11 \times 3.5-7	20-23 \times ?	10-14.5 \times 3-6.6
5. Mancha del pétalo	Ausente	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente
6. Forma del gineceo	O	OB	OO	OO	O	O	-
7. Número de estambres	240-512	420-430	308-352	192-216	200-220	300-580	170-350
8. Longitud de los estambres (mm)	10-21	19-21	10-19	15-20	10-19	-	13-20
9. Tamaño del fruto (cm)	9-10 \times 4.5-6.0	8-15 \times 4.5-8.0	10-12 \times 4.5-7.0	4.0-7.0 \times 3.0-4.0	7.5-8.5 \times 6.5-7.0	5.0-8.0 \times 5.0-7.0	2.5-6.5-8.5 \times 1.5-4.0
10. Forma del fruto	OR	OSV	OOC	O	O	OS	-
11. Número de carpelos	40-82	80-105	60-78	42-52	30-42	50-80	20-50
12. Longitud de las semillas (mm)	11-12 \times 6-7	9-11	12 \times 6-7	10-13 \times 6-8	-	1.2 13 \times 1.2	8-10
13. Hábitat	BN	BN	BN	BN	BPE	-	-
14. Distribución	Veracruz, Hidalgo, Querétaro y San Luis Potosí	Oaxaca	Veracruz	Tamaulipas	Nuevo León	EUA	EUA (Florida)

OO = Oblongoide ovoide, OBOV = ovoide-romboide, OOS = ovoide oblongoide subcónica, OOC = ovoide oblongoide cónica, O = ovoide, OB = oblongoide, OS = Ovoide subglobosa.

En todas las localidades analizadas, las condiciones topográficas del terreno fueron abruptas y los individuos de *M. rzedowskiana* se encontraban dispersos y distantes espacialmente entre sí, por lo que no se logró contabilizar a todos. Sin embargo, es probable que la población más grande (La Yesca, Querétaro) no sobrepase los 300 árboles; en Chilijapa (Tepehuacán de Guerrero, Hidalgo) y La Trinidad (Xilitla, San Luis Potosí) hay alrededor de 100 individuos y en Zotictla (Acaxochitlán, Hidalgo) menos de 35. En Acomulco (Molango, Hidalgo), Apantlazol (Tlanchinol, Hidalgo) y Agua de la Calabaza (Huayacocotla, Veracruz), se contabilizaron menos de 15 individuos en cada localidad, distribuidos dentro de jardines, cultivados en huertos familiares o aislados en el bosque, pero cercanos a las casas. El problema principal que afecta a las poblaciones de *M. rzedowskiana* es la perturbación a causa de actividades humanas, que incluyen en orden de importancia: cambio de uso del suelo, venta de flores de *Magnolia* en mercados locales, uso de la corteza de los árboles para preparar infusiones para prevenir o tratar distintas afecciones y el derribo de árboles para utilizarlos como leña o como madera. Por otra parte, disturbios naturales tales como el viento y las lluvias torrenciales, son la principal causa de la caída de los árboles; algunos animales, como las tuzas, se alimentan de las plántulas, los insectos consumen los pétalos y las aves y ardillas consumen total o parcialmente las semillas. Por lo anterior, es urgente desarrollar en el corto plazo, programas de conservación y restauración local de *M. rzedowskiana*, así como evitar la continua pérdida y fragmentación de su hábitat (el bosque de niebla) del cual depende su persistencia indefinida.

Agradecimientos

Este trabajo formó parte del proyecto de investigación Conacyt, CB-2016/284484: “Efecto del cambio climático sobre poblaciones relictas de árboles; integrando dendrocronología y genética de poblaciones”. Se agradece ampliamente a las siguientes personas: Bernardino Campos, Sr. Roque Campos, Sra. Celsa, Sr. Víctor (Hidalgo), Sr. Cutberto (Querétaro) y Sr. Maximino Cruz (San Luis Potosí), por su amabilidad, disposición y gran apoyo durante el trabajo de campo. Arturo de Nova Vázquez proporcionó información que permitió localizar la población de magnolias de San Luis Potosí. Dante A. Hernández Silva elaboró el mapa del área de estudio. Además, agradecemos el apoyo en el muestreo en campo de las siguientes personas: Adriana Gisela Hernández Álvarez, Cinthia Mejía Lara, Yarely Pérez Atilano, José Luis Reyes Ortiz, Elizabeth Lezama Estrada, Nancy Martínez Cadena, Jaime Matías Arriaga Sanjuan y Dulce María Galván Hernández.

Referencias

- Atkin, O. K., Loveys, B. R., Atkinson, L. J. y Pons, T. L. (2006). Phenotypic plasticity and growth temperature: understanding interspecific variability. *Journal of Botany*, 57, 267–281. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj029>
- Baghalian, K., Shabani-Sheshtam, M. y Jamshidi, A. H. (2010). Genetic variation and heritability of agro-morphological and phytochemical traits in Irian saffron (*Crocus sativus* L.) populations. *Industrial Crops and Products*, 31, 401–406. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2009.12.010>
- Brock, M. y Weinig, C. (2007). Plasticity and environment-specific covariances: an investigation of floral-vegetative and within flower correlations. *Evolution*, 61, 2913–2924. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00240.x>
- Canabos, G. C. (1988). *Probabilidad y estadística. Aplicaciones y métodos*. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Canché-Delgado, A., García-Jain, S. E., Vaca-Sánchez, M. S. y Cuevas-Reyes, P. (2011). Cambios en la morfología floral y foliar en *Crataegus tracyi*: importancia de la asimetría fluctuante como indicador de estrés ambiental. *Biológicas*, 3, 44–49.
- Cavieres, L. A. y Piper, F. (2004). Determinantes ecofisiológicas del límite altitudinal de los árboles. En H. M. Cabrera (Ed.), *Fisiología ecológica en plantas* (pp. 231–234). Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas. Universidad de Concepción, Chile, Valparaíso.
- Cicuzza, D., Newton, A. y Oldfield, S. (2007) *The Red List of Magnoliaceae*. Cambridge, RU: Fauna y Flora International.
- 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 sostenible*. México D.F.: Conabio.
- Cruz-Cárdenas, G., Villaseñor, J. L. y López-Mata, L. (2012). Potential distribution of humid mountain forest in Mexico. *Botanical Sciences*, 90, 331–40. <https://doi.org/10.17129/botsci.394>
- Duchesne, L., Ouimet, R., Camiré, C. y Houle, D. (2001). Seasonal nutrient transfers by foliar resorption, leaching, and litter fall in a northern hardwood forest at Lake Clair watershed, Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 334–344. <https://doi.org/10.1139/x00-183>
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Figlar, R. B. y Nooteboom, H. P. (2004). Notes on Magnoliaceae IV. *Blumea*, 49, 87–100. <https://doi.org/10.3767/000651904X486214>
- Freeman, S. y Herron, J. C. (2007). *Evolutionary analysis*. New Jersey: Prentice Hall.
- García-Morales, L. J., Iamoniaco, D. y García-Jiménez, J. (2017). Nomenclatural remarks on *Magnolia* sect. *Macrohylla* (Magnoliaceae), with description of a new species from

- North America (Tamaulipas, México). *Phytotaxa*, 309, 238–244. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.309.3.4>
- Gratani, L. (2014). Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in Botany*, 2014, 1–17. <https://doi.org/10.1155/2014/208747>
- Groom, M. J., Meffe, G. K. y Carroll, C. R. (2005). *Principles of Conservation Biology*. Sunderland Massachusetts: Sinauer Associated.
- Gual-Díaz, M. y Rendón-Correa, A. (2014). *Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo*. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Hair, J. F., Anderson, R. E., Tatham, R. L. y Black, W. C. (1999). *Análisis multivariante. 5a Edición*. Madrid: Prentice Hall Iberia.
- Hernández-Cerda, M. y Carrasco-Anaya, G. (2004). Climatología. En I. Luna-Vega, J. Morrone, y D. Espinosa (Eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental* (pp. 63–108). México D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México/ Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Hernández-Hernández, V., Terrazas, T. y Delgadillo, M. C. (2009). The *Dryopteris patula* complex (Dryopteridaceae) in Mexico: morphometric analyses. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 85, 103–112. <https://doi.org/10.17129/botsci.2308>
- Hernández-Nicolás, N. Y., Córdova-Téllez, L., Luna-Cavazos, M., Romero-Manzanares, A. y Jiménez-Ramírez, J. (2016). Morphological variation related with environmental factors in endemic and threatened *Jatropha* species of Tehuacán-Cuicatlan, México. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 64, 557–568. <https://doi.org/10.1007/s10722-016-0383-2>
- Isagi, Y., Tateno, R., Matsuki, Y., Hirao, A., Watanabe, S. y Shibata, M. (2007). Genetic and reproductive consequences of forest fragmentation for populations of *Magnolia obovata*. *Ecological Research*, 22, 382–389. <https://doi.org/10.1007/s11284-007-0360-5>
- Jiménez-Ramírez, J. K., Vega-Flores, R. Cruz-Durán y Vázquez-García, J. A. (2007). *Magnolia guerrensis* (Magnoliaceae), una especie nueva del bosque mesófilo de montaña del estado de Guerrero, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 80, 73–76. <https://doi.org/10.17129/botsci.1746>
- Johnson, D. E. (2000). *Métodos multivariados aplicados al análisis de datos*. México D.F.: International Thomson Editores.
- Kang, Y. y Ejder, E. (2011). *Magnolia sprengeri* Pamp.: morphological variation and geographical distribution. *Plant Biosystems*, 145, 906–923. <https://doi.org/10.1080/11263504.2011.633352>
- Kim, S. y Suh, Y. (2013). Phylogeny of Magnoliaceae based on ten chloroplast DNA regions. *Journal of Plant Biology*, 56, 290–305. <https://doi.org/10.1007/s12374-013-0111-9>
- Li, J. y Conran, J. G. (2013). Phylogenetic relationships in Magnoliaceae subfam. Magnolioideae: a morphological cladistics analysis. *Plant Systematics and Evolution*, 242, 33–47. <https://doi.org/10.1007/s00606-003-0055-5>
- Liyuan, C., Faju, C., Suichao, H. y Luyi, M. (2014). High genetic diversity and small genetic variation among populations of *Magnolia wufengensis* (Magnoliaceae), revealed ISSR and SRAP markers. *Electronic Journal of Biotechnology*, 17, 268–274. <https://doi.org/10.1016/j.ejbt.2014.08.003>
- Ludwig, J. A. y Reynolds, J. F. (1988). *Statistical ecology*. New York: John Wiley and Sons.
- McCune, B. y Grace, J. B. (2002). *Analysis of ecological communities*. Glenden Beach, Oregon: MjM Software Design.
- Menges, E. S. (2000a). Population viability analysis in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology*, 15, 51–56. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(99\)01763-2](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(99)01763-2)
- Menges, E. S. (2000b). Applications of population viability analyses in plant conservation. *Ecological Bulletin*, 48, 73–84.
- Meyer, F. G. (1997). *Magnolia*. En Flora of North America Editorial Committee (Eds.). *Flora of North America North of Mexico* (pp. 321–383). New York, Oxford: Flora of North America Association.
- Oostermeijer, J. G. B., Luijten, S. H. y Den Nijs, J. C. M. (2003). Integrating demographic and genetic approaches in plant conservation. *Biology Conservation*, 113, 389–398. [https://doi.org/10.1016/s0006-3207\(03\)00127-7](https://doi.org/10.1016/s0006-3207(03)00127-7)
- Pérez, Á. J., Arroyo, F., Neill, D. A. y Vázquez-García, J. A. (2016) *Magnolia chiguila* and *M. mashpi* (Magnoliaceae): two new species and a new subsection (*Chocotalauma*, sect. *Talauma*) from the Chocó biogeographic region of Colombia and Ecuador. *Phytotaxa*, 286, 267–276. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.286.4.5>
- Pérez-Atilano, Y., Sánchez-González, A., Terrazas, T. y Vasco, A. (2017). Análisis morfológico y anatómico del complejo *Myriopteris lendigera* (Pteridaceae) en México. *Brittonia*, 70, 40–59. <https://doi.org/10.1007/s12228-017-9496-y>
- Pérez-García, B. y Mendoza, A. (2002). Morfología vegetal neotropical. *Revista de Biología Tropical*, 50, 893–902.
- Pigliucci, M. (2002). Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. *Heredity*, 89, 410–410. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800153>
- Rivers, M., Beech, E., Murphy, L. y Oldfield, S. (2016). *The Red List of Magnoliaceae - revised and extended*. Richmond, UK: BGCI.
- Rohlf, J. (2008). *tspDig Versión 2.16. Ecology and evolution*. Stony Brook, New York: Universidad del Estado de Nueva York.
- Rozas, V. (2006). Structural heterogeneity and tree spatial patterns in an old-growth deciduous lowland forests in Cantabria, northern Spain. *Plant Ecology*, 185, 57–72. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-9084-1>
- Ruiz-Jiménez, C. A., Téllez-Valdés, O. y Luna-Vega, I. (2012). Clasificación de los bosques mesófilos de montaña de México: afinidades de la flora. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 1110–1144. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2012.4.1012>
- Rzedowski, J. (2015). Catálogo preliminar de las especies de árboles silvestres de la Sierra Madre Oriental. En J. Rzedowski y G. Calderón (Eds.), *Flora del Bajío y de regiones adyacentes* (pp. 1–14). México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

- Sánchez-Velásquez, L. R., Pineda-López, M. D. R., Vásquez-Morales, S. G. y 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.
- Schlumpberger, B., Cocucci, A., Moré, M., Sérsic, A. y Raguso, R. (2009). Extreme variation in floral characters and its consequences for pollinator attraction among populations of Andean cactus. *Annals of Botany*, 103, 1489–1500. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp075>
- SelecTree. (2020). "Magnolia macrophylla Tree Record." Recuperado el 10 septiembre, 2019 de: <https://selectree.calpoly.edu/tree-detail/magnolia-macrophylla>
- Semarnat (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). (2010). Norma Oficial Mexicana. NOM-0592-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. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección, México.
- Setzuki, S., Ishida, K., Ueno, S., Tsumura, Y. y Tomaru, N. (2007). Population differentiation and gene flow within a metapopulation of a threatened tree *Magnolia stellata* (Magnoliaceae). *American Journal of Botany*, 94, 128–136. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.1.128>
- StatSoft Inc. (2010). STATISTICA (data analysis software system), version 10. www.statsoft.com
- Sultan, S. E. y Spencer, H. G. (2002). Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *The American Naturalist*, 160, 1–13. <https://doi.org/10.1086/341015>
- UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza). (2001). Categorías y criterios de la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. UICN. Versión 3.1. Comisión de Supervivencia de las Especies de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Gland, Suiza y Cambridge, UK.
- Valladares, F., Sánchez-Gómez, D. y Zavala, M. A. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94, 1103–1116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x>
- Vázquez-García, J. A. (1990). *Taxonomy of the genus Magnolia (Magnoliaceae) in Mexico and Central America (Tesis de maestría)*. Universidad de Wisconsin, Madison. EUA.
- Vázquez-García, J. A. (1994). *Magnolia (Magnoliaceae) in Mexico and Central America*. *Brittonia*, 1, 1–23. <https://doi.org/10.2307/2807454>
- Vázquez-García, J. A., Domínguez-Yescas, R., Pedraza-Ruiz, R., Sánchez-González, A. y Muñiz-Castro, M. A. (2015). *Magnolia rzedowskiana* (Magnoliaceae), una especie nueva de la sección *Macrophylla* de la parte central de la Sierra Madre Oriental, México, *Acta Botanica Mexicana*, 112, 19–36. <https://doi.org/10.21829/abm112.2015.1086>
- Vázquez-García, J. A., Domínguez-Yescas, R., Velasco-Macias, C., Shalisko, V. y 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, 48–53. <https://doi.org/10.1111/njb.00800>
- Vázquez-García, J. A., Muñiz-Castro, M. A., De Castro-Arce, E., Murgía-Araiza, R., Nuño-Rubio, A. T. y Cházaro, B. M. J. (2012). Twenty new Neotropical tree species of *Magnolia* (Magnoliaceae). En E. Salcedo-Pérez, E. Hernández-Álvarez, J. A. Vázquez-García, T. Escoto-García y N. Díaz-Echavarría (Eds.), *Recursos forestales en el occidente de México* (pp. 91–130). Guadalajara, Jalisco: Universidad de Guadalajara.
- Vázquez-García, J. A., Neill, D. A., Asanza, M., Pérez, A. J., Arroyo, F., Dahua-Machoa, A. et al. (2016). *Magnolias de Ecuador: en riesgo de extinción*. Puyo, Ecuador: Universidad Estatal Amazónica.
- Veltjen, E., Asselman, P., Hernández-Rodríguez, M., Goetghebeur, P., Larridon, I., Palmarola-Bejarano, A. et al. (2018). Genetic patterns in neotropicales magnolias (Magnoliaceae) using de novo developed microsatellite markers. *Heredity*, 122, 485–500. <https://doi.org/10.1038/s41437-018-0151-5>
- Villaseñor, J. L. (2010). *El bosque húmedo de montaña de México y sus plantas vasculares; catalogo florístico-taxonomico*. México D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México/ Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Vite, A. (2016). *Estructura poblacional de Magnolia schiedeana Schltdl. en dos ambientes contrastantes en el estado de Hidalgo, México (Tesis de maestría)*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, México.
- von Kohn, C., Conrad, K., Kramer, M. y Pooler, M. (2018). Genetic diversity of *Magnolia ashei* characterized by SSR markers. *Conservation Genetics*, 19, 923–936. <https://doi.org/10.1007/s10592-018-1065-8>
- Wang, B., Ma, Y., Chen, G., Li, C., Dao, Z. y Sun, W. (2016). Rescuing *Magnolia sinica* (Magnoliaceae), a critically endangered species endemic to Yunnan, China. *Oryx*, 50, 446–449. <https://doi.org/10.1017/s0030605315000435>
- Wang, Y. L., Ejder, E., Yang, J. F., Liu, R., Ye, L. M., He, Z. et al. (2013). *Magnolia sinostellata* and relatives (Magnoliaceae). *Phytotaxa*, 154, 47–58. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.154.1.3>
- Wiens, J. J. y Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology y Evolution*, 19, 639–644. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011>
- Wollaeger, H. (2011). *Genetic variability in Magnolia acuminata (L.) populations in the Eastern United States (Tesis)*. Universidad de Wittenberg, Washington D.C., EUA.
- Yang, M., Shi, S. G., Liu, W., Zhang, M., Gou, L., Kang, Y. X. et al. (2015). Phenotypic variation and diversity of *Magnolia sprengeri* Pamp. in native habitat. *Genetic and Molecular Research*, 14, 6495–6508. <https://doi.org/10.4238/2015.june.12.2>
- Zhang, X. H. y Xia, N. H. (2007). Leaf architecture of subtribe Micheliinae (Magnoliaceae) from China and its taxonomic significance. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 45, 167–190. <https://doi.org/10.1360/aps06137>