



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN PARA
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL UNIDAD OAXACA**

**MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE
RECURSOS NATURALES**

(BIODIVERSIDAD EN EL NEOTRÓPICO)

**Aspectos demográficos de *Magnolia dealbata* Zucc., en El
Rincón, Sierra Norte, Oaxaca**

Tesis que para obtener el grado de:

Maestro en Ciencias

Presenta:

Hermilo Martínez Velasco

Director de tesis

Dr. Rafael F. del Castillo Sánchez

Santa Cruz Xoxocotlán, Oax., junio de 2018

CIIDIR
OAXACA



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca siendo las 13:00 horas del día 4 del mes de junio del 2018 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR OAXACA para examinar la tesis titulada:

Aspectos demográficos de Magnolia dealbata Zucc., en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca

Presentada por el alumno:

Martínez Velasco
Apellido paterno Apellido materno
Nombre(s) Hermilo

Con registro:

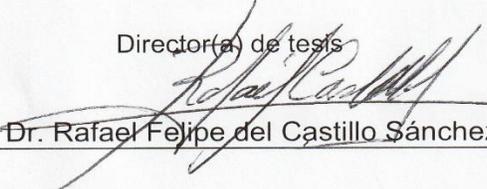
A	1	6	0	1	4	8
---	---	---	---	---	---	---

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Después de intercambiar opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

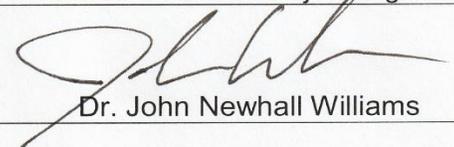
LA COMISIÓN REVISOR

Director(a) de tesis


Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez


M. en C. Sonia Trujillo Argueta


Dra. Elvira Durán Medina


Dr. John Newhall Williams


Dr. Dr. Lazaro Rafael Sánchez Velásquez


PRESIDENTE DEL COLEGIO DE
PROFESORES

Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.I.D.I.R.
UNIDAD OAXACA
I.P.N.



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca el día 26 del mes junio del año 2018, el (la) que suscribe Hermilo Martínez Velasco alumno (a) del Programa de Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales con número de registro A160148, adscrito a Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez y cede los derechos del trabajo intitulado Aspectos demográficos de Magnolia dealbata Zucc., en El Rincón Sierra Norte, Oaxaca, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección genlalopa@hotmail.com. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Hermilo Martínez Velasco

Nombre y firma



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.I.D.I.R.
UNIDAD OAXACA
I.P.N.

AGRADECIMIENTOS

Al **CIIDIR-Unidad Oaxaca** y al **Instituto Politécnico Nacional** por darme la formación académica.

Al **Dr. Rafael F. del Castillo Sánchez** por haber aceptado dirigir el presente trabajo.

A los miembros del comité revisor por su tiempo y sus importantes aportaciones a este trabajo: **Dr. Lázaro R. Sánchez Velásquez, Dr. John Newhall Williams, Dra. Elvira Durán Medina** y **M.C. Sonia Trujillo Argueta**.

A mis **padres y hermanos** por su apoyo en todo momento.

A **Blas Santiago** y **Fabiola Martínez** porque también he tenido su apoyo.

A quienes colaboraron en los trabajos en campo: **Gustavo Martínez, Judith Valdespino, Pilar Martínez, Roberto Ambrosio, Benito Juárez, Nalleli Velasco**.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)** por haberme otorgado la beca para la realización de los estudios de maestría.

A las poblaciones de **Santiago Lalopa, San Juan Yaeé, Otatitlán de Morelos, Santa María Lachichina** por la autorización otorgada para ingresar en sus territorios y obtener la información necesaria para el presente.

A los compañeros de Maestría por los momentos que me regalaron.

DEDICATORIAS

A MIS PADRES:

CRISPINA VELASCO TORRES

Y

CONSTANTINO MARTÍNEZ CRUZ

A MIS HERMANOS:

FLORENTINO, GILBERTO Y

NASAREO

A MIS TÍOS:

BLAS SANTIAGO HERNÁNDEZ

Y

FABIOLA MARTÍNEZ

CASTELLANOS

Tabla de contenido

RESUMEN	III
ABSTRACT	V
CAPITULO I	
MARCO TEÓRICO	
Magnoliaceae	2
Estado de conocimiento de <i>Magnolia dealbata</i>	3
Procesos fenológicos y rasgos funcionales en la demografía de plantas	6
Los modelos matemáticos en ecología.....	11
El modelo lineal general	12
El modelo lineal generalizado	13
Estimaciones con datos de recuento	16
Modelos de selección y el criterio de información de Akaike	21
BIBLIOGRAFÍA	25
CAPITULO II	
ASPECTOS DEMOGRÁFICOS DE <i>Magnolia dealbata</i> ZUCC., EN EL RINCÓN, SIERRA NORTE, OAXACA	
1. INTRODUCCIÓN.....	35
2. OBJETIVOS.....	38
Objetivo general.....	38
Objetivos específicos.....	38
3. METODOLOGÍA.....	38
Especie de estudio	38
Área de estudio.....	40
Métodos de campo	43

Análisis de datos.....	45
4. RESULTADOS	51
Densidad.....	51
Estructura poblacional	52
Fecundidad	54
Tasa relativa de crecimiento	57
Supervivencia	58
5. DISCUSIÓN.....	60
Densidad poblacional	60
Estructura poblacional	61
Fecundidad	62
Tasa relativa de crecimiento	64
Supervivencia	66
6. CONCLUSIONES	68
7. BIBLIOGRAFÍA.....	69
8. ANEXOS.....	81
Anexo 1. Formato de entrevista a los pobladores.....	81
Anexo 2. Resultado de las entrevistas realizadas	82
Anexo 3. Relación entre el tamaño del fruto y número de semillas de <i>Magnolia dealbata</i>	83

Índice de cuadros

Cuadro 1. Diferencias morfológicas de las especies consideradas anteriormente como <i>Magnolia dealbata</i>	5
Cuadro 2. Caracterización de los sitios de muestreo con presencia de <i>Magnolia dealbata</i> en El Rincón, Sierra Norte, Oax.	44
Cuadro 3. Modelos candidatos de tipo binomial negativo y binomial negativo inflado con ceros empleados.	46
Cuadro 4. Modelos candidatos de tipo lineal empleados para la TRC.	48
Cuadro 5. Modelos candidatos de tipo binomial usados para la supervivencia.	49
Cuadro 6. Análisis de tabla de varianza en la densidad poblacional de <i>M. dealbata</i> ..	51
Cuadro 7. Densidad de plantas de <i>M. dealbata</i> por sitio en los dos periodos de evaluación.	51
Cuadro 8. Valores de AIC de los modelos candidatos para la fecundidad (modelo binomial negativo cero inflado, ZINB).....	55
Cuadro 9. Parámetros estimados, error estándar (EE) y significancia del modelo binomial negativo inflado con ceros de mejor ajuste.	56
Cuadro 10. Número de individuos fecundos y producción de flores promedio por sitio por año registrado en los individuos fecundos.	56
Cuadro 11. Valores de AIC de los modelos candidatos para la TRC.	57
Cuadro 12. Coeficientes, error estándar (EE) y significancia del modelo ajustado para la tasa relativa de crecimiento como variable de respuesta.	58
Cuadro 13. Valores de AIC de los modelos candidatos para supervivencia.	59
Cuadro 14. Coeficientes, error estándar (EE) y significancia del modelo ajustado para la supervivencia como variable de respuesta.....	59

Índice de figuras

Figura 1. <i>Magnolia dealbata</i> : a) árbol, b) plántula, c) fruto, d) semillas, e) flor, f) tronco.	40
Figura 2. Macro y microlocalización de los sitios de muestreo de <i>Magnolia dealbata</i> en El Rincón, Sierra Norte, Oaxaca.	42
Figura 3. Condiciones observadas en el sitio 5 previo al primer muestreo (2016).	43
Figura 4. Número de individuos en escala logarítmica clasificadas por categoría de tamaños por sitio de muestreo y su desviación estándar. A la derecha se encuentran los sitios sin disturbio (sitio 2, 3 y 6) y a la izquierda los sitios con disturbio antropogénico (sitios 1 y 4) y natural (sitio 5).....	53
Figura 5. Número de individuos fecundos en escala logarítmica (> 1) y no fecundos (0) para los periodos de evaluación 2016 y 2017.	54
Figura 6. Diagrama de residuos de desviación frente a los valores ajustados.	57

RESUMEN

Magnolia dealbata es una especie en peligro de extinción, endémica de los bosques de niebla de Oaxaca. Sus poblaciones son muy susceptibles a daños por disturbios naturales y antropogénicos. Dada la belleza de sus flores, algunas de sus poblaciones en El Rincón, Sierra Norte, Oax., están siendo afectadas por la extracción. No existen estudios sobre los efectos de estos fenómenos en la demografía poblacional. En este trabajo se compararon: la densidad, estructura poblacional, fecundidad, tasa relativa de crecimiento (TRC) y supervivencia mediante selección de modelos de mejor ajuste. El estudio se realizó por dos años en parcelas permanentes en sitios cercanos, cuyas condiciones de disturbio se clasificó en tres: sin disturbio; con disturbio intenso provocado por vientos fuertes y, con disturbio intermedio causado por aprovechamiento forestal selectivo de pino donde, además, la flor de magnolia es susceptible de aprovechamiento al encontrarse a orilla de carretera y el disturbio es recurrente por el mantenimiento de la carretera. La densidad poblacional fue diferente entre años, tamaños y sitios. La estructura poblacional en los sitios sin disturbio mostró una tendencia de tipo J invertida; los sitios con disturbio intermedio mostraron una tendencia cercana a una línea recta decreciente; en el sitio con disturbio intenso no fue posible observar una clara tendencia por el alto y reciente impacto. La fecundidad varió significativamente entre sitios y años. La fecundidad incrementó en la medida en que aumentó el tamaño de las plantas. La TRC varió entre sitios. Las mayores diferencias en TRC se observaron en el sitio con disturbio intermedio y recurrente. La TRC fue mayor en individuos pequeños y fue disminuyendo con el incremento en tamaño. La supervivencia varió entre sitios; incrementó con el aumento de tamaño. Lo anterior permite concluir que la población de *M. dealbata* se encuentra en regeneración. Sin embargo, disturbios intensos como el generado por el viento, si son recurrentes pueden alterar la estructura poblacional y poner en riesgo las poblaciones, así como alterar los demás atributos demográficos. Los disturbios intermedios por aprovechamiento forestal no parecen desempeñar un papel relevante en la regeneración, fecundidad y supervivencia. No se evidenció el efecto de la extracción de flores en los atributos demográficos evaluados. El disturbio intenso puede afectar la dinámica poblacional si es recurrente, ya que diversos atributos demográficos, están concatenados. Este estudio evidencia que aún a distancias cortas, los atributos

demográficos de una especie pueden variar grandemente y que solo es posible determinar el efecto a través de monitoreo por periodos prolongados, lo cual sugiere evitar generalizar resultados obtenidos con pocos sitios de muestreo y por periodos cortos de estudio, sobre todo para especies leñosas perennes.

Palabras clave: *Magnolia dealbata*, demografía, disturbio, fecundidad, tasa relativa de crecimiento, supervivencia.

ABSTRACT

Magnolia dealbata is an endangered species, endemic to montane cloud forests of Oaxaca. Their populations are very susceptible to damage by natural and anthropogenic disturbances. For the beauty of its flowers, some populations in El Rincon, Sierra Norte, Oaxaca, are being affected by the extraction. There are no studies on the effects of these phenomena on population demography. In this studies, we compared: density, population structure, fertility, relative growth rate (RGR) and survival by models selection of better fit. The study was conducted for two years in permanent plots in nearby sites, whose disturbance conditions were classified into three: no disturbance; with intense disturbance caused by strong winds and with intermediate disturbance caused by selective pine forest exploitation where, in addition, the magnolia flowers are susceptible to use when being on the roadside and the disturbance is recurrent for the maintenance of the road. The population density was different between years, sizes and sites. Population structure in the undisturbed sites showed an inverse-J-type; sites with intermediate disturbance showed a trend close to a decreasing straight line; in the site with intense disturbance, it was not possible to observe a clear trend due to the high and recent disturbance. Fertility varied significantly between sites and years. Fecundity increased as the size of the plants increased. The RGR varied between sites. The greatest differences in RGR were observed at site with intermediate and recurrent disturbance. RGR was greater in small individuals and was decreasing with the increase in size. Survival varied between sites; survival increased with the increase in size. This allows us to conclude that the population of *M. dealbata* is not endangered. However, intense disturbances such as those generated by the wind, if they are recurrent, can alter the population structure and put populations at risk, as well as alter other demographic attributes. Intermediate disturbances due to forest exploitation do not seem to play a relevant role in regeneration, fertility and survival. The effect of the extraction of flowers on the demographic attributes evaluated was not evident. Intense disturbance recurrent can affect population dynamics, since diverse demographic attributes are concatenated. This study shows that even at short distances, the demographic attributes of a species can vary greatly and that it is only possible to determine the effect through monitoring for prolonged periods, which suggests

avoiding generalizing results obtained with few sampling sites and for short periods of study, especially for perennial woody species.

Key words: *Magnolia dealbata*, demography, disturbance, fecundity, relative growth rate, survival.

CAPÍTULO I

MARCO TEÓRICO

Magnoliaceae

La familia Magnoliaceae, de origen asiático, es uno de los grupos de plantas más primitivos, contiene especies que se consideran fósiles vivientes (Cicuzza *et al.*, 2007; Vázquez-Morales *et al.*, 2010) y contiene dos subfamilias: Liriodendroideae que incluye el género *Liriodendron* e integrado por dos especies, y Magnolioideae bajo el género *Magnolia*, dividido a su vez en ocho secciones y ocho subsecciones (Figlar & Nootboom, 2004; Pérez *et al.*, 2016), con cerca de 350 especies distribuidas en América y Asia, con alrededor del 50% de especies cada uno (Sánchez-Velásquez *et al.*, 2016; Pérez *et al.*, 2016).

China es el principal centro de diversidad de especies de magnolia con 108 especies (Rivers *et al.*, 2016). Sin embargo, hay un segundo centro de diversidad en el neotrópico integrado por Colombia, Ecuador y México, donde se han descrito y publicado un gran número de nuevas especies (con alrededor de 200 especies en total); cerca del 75% de las especies de este último se encuentran amenazadas (Rivers *et al.*, 2016; Pérez *et al.*, 2016). México es el país más rico de la región en magnolias con ca. 40 especies y uno de los más diversos en el mundo (Vázquez-García *et al.*, 2014, 2015b; Rivers *et al.*, 2016; Vázquez-García *et al.*, 2017).

De las especies de *Magnolia* distribuidas en nuestro país, de acuerdo el libro rojo de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza IUCN (por sus siglas en inglés), seis están catalogadas como en peligro crítico, 15 en peligro, cuatro vulnerables, una casi amenazada y seis con datos insuficientes (Rivers *et al.*, 2016). Por su parte, la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 clasifica a tres especies como amenazadas y una en peligro de extinción (SEMARNAT, 2010). La especie de interés de este estudio, *Magnolia dealbata*, es clasificada como “casi amenazada” en el libro rojo de la IUCN mientras que en la legislación mexicana se encuentra catalogada como “en peligro de extinción”.

Algunos factores que ponen en peligro de extinción a las especies vegetales son, entre otros, la deforestación como una de las fuentes frecuente de disturbios de los bosques

(del Castillo y Blanco, 2007) pérdida del hábitat y la distribución natural limitada (Corral-Aguirre & Sánchez-Velázquez, 2006).

Estado de conocimiento de *Magnolia dealbata*

El primer taxón del género *Magnolia* de la sección *Macrophylla* registrado en América fue *Magnolia dealbata* bajo el nombre de Eloxochitl (flor de elote), hallada en Huautla de Jiménez, Oaxaca; fue descrita e ilustrada por Francisco Hernández en 1651 (Vázquez-García *et al.*, 2015a). El material tipo de esta especie fue colectada en Oaxaca por Karwinski entre 1826 y 1832, pero fue Zuccarini quien en 1837 determinó y denominó a la planta como *M. dealbata*, la diferenció de *M. macrophylla* al considerar que *M. dealbata* tiene hojas más pequeñas, flores más grandes, pétalos de un solo color, sin mancha púrpura del lado abaxial en la base, aunque la variabilidad de estos rasgos hacen que no sean fiables para distinguir entre especies (Callaway, 1994; Vázquez-García *et al.*, 2015a). Por un largo periodo no se supo más de este taxón por lo que se consideraba ya extinta, fue hasta 1960 cuando se registró una población en Hidalgo, posteriormente en 1977 en Veracruz, más tarde en San Luis Potosí (Gutiérrez, 1993), Querétaro (Cartujano *et al.*, 2002), Nuevo León (Valdez-Tamez *et al.*, 2003), Oaxaca (Pérez, 2006).

Para la década de 1990 se comenzó a desarrollar una serie de investigaciones de *M. dealbata*, principalmente en Veracruz, sobre aspectos de biología y demografía (Gutiérrez, 1993; Gutiérrez & Vovides, 1997; Corral-Aguirre & Sánchez-Velázquez, 2006; Pérez, 2006; Sánchez-Velázquez & Pineda-López, 2006, 2010; Velazco-Macías *et al.*, 2008; Domínguez, 2012), germinación (Vovides & Iglesias, 1996; Corral-Aguirre & Sánchez-Velázquez, 2006; Fernández-Peralta *et al.*, 2013), tolerancia a la sombra (Ramírez-Bamonde *et al.*, 2005), toxicidad para uso medicinal y control de plagas (Martínez *et al.*, 2006; Alonso-Castro *et al.*, 2009; Domínguez *et al.*, 2009; Flores-Estévez *et al.*, 2013; Guzmán-Trampe *et al.*, 2015), micropropagación (Mata-Rosas *et al.*, 2006), genética molecular (Medina-Jiménez, 2010) y etnobiología (Domínguez, 2012). Sin embargo, por décadas se denominó *M. dealbata* a cualquier planta de magnolia mexicana caducifolia de hojas grandes con envés glauco (chechar diferencias en la Cuadro 1). Reclasificaciones recientes señalan que *M. dealbata* se confina en el norte de Oaxaca (Vázquez-García *et al.*, 2015a).

Por lo tanto, referencias bibliográficas como Russell (1984), Pattison (1986), Johnson (1989), Gutiérrez (1993), Callaway (1994), Qiu *et al.* (1995a; 1995b), Figlar (1997), Vovides & Iglesias (1996), Gutiérrez & Vovides (1997), Azuma *et al.* (2001), Kim *et al.* (2001), Corral-Aguirre y Sánchez-Velásquez (2006), Ramírez-Bamonde *et al.* (2005), Sánchez-Velásquez y Pineda-López (2006, 2010), Mata-Rosas *et al.* (2006), Nie *et al.* (2008), Medina-Jiménez (2010), Kim y Suh (2013) refieren en realidad a *M. vovidesii* y no a *M. dealbata* (Vázquez-García *et al.*, 2015a). La especie reportada en Nuevo León, por Valdez-Tamez *et al.* (2003) y Velazco-Macías *et al.* (2008) corresponde a *M. nuevoleonensis*, otros como Pfaffman (1975) y Dodd (1980) refieren a *M. rzewdoskiana* (Vázquez-García *et al.*, 2015a), algunos más como Hernández (1980) y Luna-Vega (2003, citados por Vázquez-García *et al.*, 2015a) involucran a un conjunto de especies de la sección *Macrophylla*.

Tras la reclasificación, la restringida distribución de *M. dealbata* y de las nuevas taxa que de ella se separan se hace más evidente. Aunado a esto, los disturbios frecuentes por la extracción de madera y leña, así como por los fenómenos meteorológicos, el cambio de uso de suelo, la pobre regeneración natural y el uso de diferentes estructuras vegetativas o reproductivas ponen sus poblaciones, al igual que otras magnolias, en una amenaza eminente de extinción (Gutiérrez & Vovides, 1997; Sánchez-Velásquez y Pineda-López, 2006; Cicuzza *et al.*, 2007; Domínguez, 2012; Sánchez-Velásquez *et al.*, 2016).

La extracción de flores en poblaciones naturales, cuando menos en la subregión de El Rincón, Sierra Norte, Oaxaca, puede contribuir seriamente en la merma de la población natural al ser demandadas por las comunidades locales y por los visitantes para adornar las iglesias o sus hogares dado su exquisito aroma y belleza, además de coincidir el periodo de floración con la Semana Santa. La flor constituye también un recurso económico potencial, lo cual ha llevado a algunas personas a ponerlas en venta en algunos mercados regionales (Obs. Pers.).

Cuadro 1. Diferencias morfológicas de las especies consideradas anteriormente como *Magnolia dealbata*.

Carácter	<i>M. dealbata</i>	<i>M. vovidesii</i>	<i>M. rzewdoskiana</i>	<i>M. nuevoleonensis</i>
Tamaño del árbol (m)	15-21	15-25	(8)10-20(-25)	15-20
Hoja (cm)	38-56(-70) x 15-25(-27)	(24-)40-55(-70) x 15-30	25-40(-50) x 15-25(27)	25-35(-40) x 15-23(25)
Diámetro de la flor (cm)	30-46	30	28-34	20-24
Tamaño de pétalos (cm)	15-22 x 8-10	12-18 x 6.5-8	14-16 x 5-7.5	10-11 x 3.5-6(-7)
Gineceo	Oblongoide, densamente cubierto por los estilos	Oblongoide-ovoide, amarillo velutinoso	Ovoide, esparcidamente cubierto por los estilos	Ovoide, glabrescente
Estilo	Cilíndrico de color blanco crema con ápice redondeado a truncado, denso	Linear, sub-claviforme de color blanco cremoso	Aplanado, elongado de color amarillo a marrón, ápice agudo, esparcido	Linear recto y aplanado, de color amarillo pálido ápice agudo
No. estambres	420-430	308-352	290-310	200-220
Fruto	Ovoide-oblongoide-subcónica de 8-15 x 4.5-6(-8) cm	Ovoide-oblongoide a cónico de 10-12 x 4.5-7 cm	Romboide-ovoide de 9-10 x 4.5-6 cm	Generalmente ovoide de 7.5-8.3 x 6.5-7.0 cm
Polifolículo				
No. carpelos	80-105	(60-)70-78	50-65	30-42
Ápice del carpelo	Pico prominente	Pico prominente	Pico mediano	Pico prominente
Largo de semillas (cm)	0.9-1.1	1.2-1.2 x 0.6-0.7	1.1-1.5 x 0.6-0.9	Desconocido
Distribución	Norte de Oaxaca	Veracruz	Qro., S.L.P., centro y norte de Hgo., noroeste de Ver.	Nuevo León
Altitud	1400-1900	1600-1700	1800-1950	1500-1700

Fuentes: Gutiérrez, 1993; Vázquez-García *et al.* (2013, 2015a, 2016).

Como resultado de la reclasificación, la escasez de información sobre *M. dealbata* respecto a su ecología, demografía y usos se hace evidente; hasta ahora sólo se han encontrado dos trabajos desarrollados en El Rincón, Sierra Norte, Oaxaca. En uno se evaluó la remoción de semillas en diferentes etapas de regeneración del bosque. Se observó en los bosques incipientes y viejos una mayor remoción en comparación con los bosques de etapas intermedias y fue mayor en la estación de invierno comparado con el verano; la tasa de remoción fue independiente de la cantidad inicial de semilla en el experimento (Pérez, 2006).

Otro estudio evaluó los daños sobre los árboles por causas naturales o antropogénicas en dos sitios contrastantes: en área conservada y en área perturbada (Domínguez, 2012). El sitio perturbado mostró una afectación significativamente mayor en el número de individuos afectados. Los individuos con mayor daño fueron los de 1-1.5 cm de diámetro, la mayor afectación fue de tipo natural. El área perturbada mostró un mayor número de plántulas y juveniles, con una reducción en la cantidad en la medida que incrementa la categoría de tamaño. Se hallaron diferencias significativas entre el sitio conservado y el perturbado en el número de individuos presentes ($p < 0.05$), en el sitio perturbado fue mayor (31 en sitio conservado vs 110 en área perturbada de 2500 m²).

Procesos fenológicos y rasgos funcionales en la demografía de plantas

La demografía aplicada a la ecología o demografía ecológica estudia la estructura y dinámica de las poblaciones de organismos mediante estadística de nacimientos, muertes, emigraciones e inmigraciones. Dentro de la demografía ecológica se incluye el crecimiento y desarrollo individual (tamaños, edades o estadios), con los cuales se puede estimar la tasa de crecimiento poblacional (Harper, 1980). La estructura y dinámica de las poblaciones son dos niveles en los que se producen los fenómenos poblacionales e implica la identificación de procesos biológicos claves, interacciones y factores que lo afectan. Con esto es posible obtener un conocimiento más amplio de la condición de las poblaciones, asociada a fenómenos naturales o antropópicos, esenciales para abordar cuestiones de gestión (Harper, 1980; Schemske *et al.*, 1994 citado por Marler & Lawrence, 2012; Aguirre, 2004; Walter, 1986 citado por Richards, 2008).

Los factores abióticos (temperatura, fotoperiodo, disponibilidad de recursos) y bióticos (polinizadores, dispersores de semillas, especies competidoras y patógenos) ejercen presiones de selección sobre las plantas y por consecuencia afectan los procesos

fenológicos y rasgos funcionales (Silvertown & Charlesworth, 1982). Estos procesos fenológicos y rasgos funcionales se encuentran correlacionados entre sí, lo cual se debe en gran medida a la disponibilidad de recursos limitados, su demanda en los diversos procesos fenológicos como la competencia por permanencia, crecimiento y reproducción (Silvertown & Charlesworth, 1982). Las plantas tienden a asignar, en función de sus necesidades e historias de vida, recursos a ciertos procesos como el de crecimiento, la reproducción y el mantenimiento (Roff, 2002 citado por Du & Qi, 2010), por ejemplo, los progenitores asignan una inversión mínima cuando producen mucha progenie o buena asignación de energía a cada individuo cuando producen poca progenie (Smith y Smith, 2007).

Todo lo anterior revela la importancia de la comprensión de los factores ambientales, procesos poblacionales y restricciones ecológicas como variables de afectación de la distribución, abundancia y persistencia de las especies (Álvarez-Yépiz *et al.*, 2011). Justifica de igual manera la necesidad de desarrollar estudios sobre estos procesos, sus interrelaciones, así como su papel en la estructura y dinámica poblacional.

Diversos estudios se han enfocado en las relaciones entre los procesos fenológicos, así como de éstos con los factores ambientales. Por ejemplo, Fisher *et al.* (1991) analizaron el efecto de sitio en la supervivencia y crecimiento de *Virola surinamensis* bajo dosel y en claros, con diferencia en disponibilidad de agua durante la primera estación de secas. La disponibilidad de luz y agua afectó la supervivencia y crecimiento de las plantas. Monteoliva y Marlats (2007) evaluaron el efecto de sitio, clon (ramets) y edad sobre el incremento corriente anual, longitud de fibras y densidad de madera en clones de sauces. El sitio mostró un efecto estrecho en el diámetro a la altura del pecho y altura total de los clones. En otro estudio se atribuyó al efecto de sitio la diferencia en la supervivencia de individuos de *Laguncularia racemosa* bajo diferentes niveles de inundación (Reyes de la Cruz *et al.*, 2002).

El reclutamiento de muchas plantas está asociado con el disturbio. En poblaciones arbóreas, el reclutamiento de nuevas plántulas está controlado por el disturbio del dosel (Silvertown & Lovett, 1993). En estudios de *Magnolia vovidesii* (registrada como *M. dealbata*) se reportó asociaciones entre las etapas sucesionales y la densidad de planta, producción de flores y frutos; en acahual la asociación fue mayor que en pastizal (Gutiérrez & Vovides, 1997). *M. vovidesii* presentó también una tasa de crecimiento mayor ($\lambda=1.053$) en acahual que en pastizal ($\lambda=0.992$) (Sánchez-Velásquez & Pineda-López, 2006).

En *Dioon sonorensis*, la amplia relación de la abundancia de plántulas con la pendiente del terreno y la abundancia de adultos sugieren una limitación del ambiente en la regeneración en entornos menos adecuados, consecuentemente aluden que la mayoría de las poblaciones no serán viables a largo plazo (Álvarez-Yépez *et al.*, 2011).

Otros trabajos han analizado la relación entre fenología de floración, producción de semillas, crecimiento y tamaño de la planta con el grado de variabilidad temporal y espacial. Los estudios de este tipo desempeñan un papel de suma importancia al poder proporcionar una visión de la evolución de la fenología de floración (McIntosh, 2012; Ramírez, 2002; Miller-Rushing & Primack, 2008 citados por Du & Qi, 2010) y de la dinámica poblacional. La fenología de la floración es uno de los rasgos de la historia de vida más importantes que afectan los procesos reproductivos de las plantas. El tamaño de la planta puede afectar la fenología de la floración y fructificación (Ollerton and Lack, 1998; McIntosh, 2012). Las plantas grandes con amplios recursos no solo pueden producir más flores y frutos en comparación con las pequeñas sino también pueden florecer por periodos más largos (Schmitt, 1983, citado por Setsuko *et al.*, 2008). Estos factores pueden proporcionar información valiosa respecto a las condiciones bióticas y abióticas requeridas para el proceso de producción y maduración de los frutos y semillas (Setsuko *et al.*, 2008).

El tamaño de las plantas muestra una relación directa con la fecundidad individual, puede influir en el tiempo de floración e indirectamente puede afectar el rendimiento reproductivo (Ollerton & Lack, 1998). Efectos como el de producción de semilla en el crecimiento anual de árboles de bosques templados se pueden determinar mediante el estudio de la relación del tamaño de las semillas con el ancho del anillo anual del tronco durante la generación donde se produjo la semilla y la siguiente (Silvertown & Charlesworth, 1982). En *Poa annua* se ha determinado una relación inversa entre la reproducción temprana y la supervivencia, así como entre el número de inflorescencias en la primera estación con el tamaño de la planta y su inflorescencia producida en la segunda estación (Law, 1979 citado por Silvertown & Charlesworth, 1982).

El tiempo de inicio de la floración en diversas herbáceas se ha visto positivamente correlacionado con la altura máxima de la planta y el tiempo para alcanzar la altura máxima; es decir, las plantas más altas florecen más tarde que las de talla más cortas y, entre más pronto crecen, florecen antes (Bolmgren & Cowan, 2008; Du & Qi, 2010; Sun & Frelich,

2011). En la altura y el tiempo de inicio de floración de herbáceas se ha observado una correlación negativa con la tasa relativa de crecimiento (TRC). Todo lo anterior indica que la fenología de floración y el patrón de crecimiento en altura se asocian con rasgos funcionales (incluyendo TRC, masa foliar por área, densidad de masa del tallo) (Sun & Frelich, 2011).

En herbáceas perennes templadas, el tiempo de inicio de floración y la masa de la semilla se correlacionaron negativamente, las plantas con semillas más grandes comenzaron a florecer más temprano, en tanto que en plantas anuales la correlación entre estas variables fue positiva (Bolmgren & Cowan, 2008). En varias comunidades leñosas, el tiempo de floración se correlacionó negativamente con el tamaño de la semilla y la altura de la planta. Las plantas con semilla y altura más grandes comenzaron a florecer más pronto, pero en algunas herbáceas las relaciones fueron neutras o positivas. La relación entre la altura de la planta y el tiempo de floración fue negativa para las leñosas y positiva para las herbáceas (Du & Qi, 2010). En *Lotus corniculatus*, el momento de la primera floración mostró estrecha relación con el tamaño de la planta, a mayor tamaño florecieron más pronto y por periodos más prolongados (Ollerton & Lack, 1998).

El tamaño de una planta se correlaciona a menudo con el rendimiento reproductivo y la probabilidad de supervivencia (Harper, 1977 citado por Salguero *et al.*, 2010). En especies arbóreas la variación en tamaño durante su vida reproductiva se cree que puede estar relacionada con la variación en la fenología de la floración a medida que aumenta la disponibilidad de luz, y la tasa de crecimiento disminuye en la medida en que el individuo crece (Muller-Landau *et al.*, 2006 citado por Fernández *et al.*, 2013).

En *Virola bicuhyba* se ha observado relación positiva entre el tamaño de los árboles y el periodo de floración, a mayor altura el periodo de floración es más amplio. Aunque la relación entre el tamaño y la floración es específica, este es el resultado de la historia de vida de la especie (Fernández *et al.*, 2013). En *Tamus communis* se ha encontrado correlaciones positivas entre el inicio de la floración y la durabilidad del periodo de floración en los machos, florecen antes y duran más tiempo que las hembras (Munguia-Rosas *et al.*, 2011).

El tamaño de la planta está positivamente correlacionado con la supervivencia, crecimiento y fecundidad independientemente de la edad (Sarukhan *et al.*, 1985). En el proceso de

reproducción puede tener como costo indirecto la contracción en el tamaño de la planta, lo cual puede mostrar una relación inversa entre el proceso de reproducción con el tamaño de la planta (Bierzychudek, 1982 citado por Salguero *et al.*, 2010). En angiospermas, las diferentes fases fenológicas como el crecimiento vegetativo, la floración, el desarrollo y dispersión de la semilla son a menudo temporalmente ligados y en secuencia (Singh & Kushwaha, 2006; Bolmgren and Cowan, 2008 citados por Du & Qi, 2010), lo que podría estar sugiriendo diversas correlaciones entre los procesos.

Diversos rasgos morfológicos y fisiológicos afectan la TRC en biomasa de las plántulas en diferentes formas en función de la disponibilidad de recursos en el ambiente, sobretodo de luz (Lambers & Poorter, 1992; Poorter & Rose, 2005 citados por Seiwa & Kikuzawa, 2011). En especies maderables templadas se han encontrado correlaciones negativas entre la duración de las hojas y la tasa relativa de crecimiento en biomasa o en altura en comparaciones inter e intraespecíficas. Las especies de hojas de vida corta fisiológicamente activas tienen altas tasas de crecimiento donde hay abundancia de recursos, por lo tanto la duración de las hojas resulta un buen predictor de la TRC (Seiwa & Kikuzawa, 2011).

La tasa de crecimiento relativa juega un papel importante en la ecología de las plantas; como una medida de eficiencia del crecimiento, una TRC más alta quiere decir que una planta o especie puede crecer más eficientemente cuando los recursos son limitados (Guan *et al.*, 2008). Cannell *et al.* (1984 citado por Guan *et al.*, 2008) sugieren que la distribución de la TRC permite evaluar la competencia intraespecífica; en este sentido, si la TRC es una buena medida de la habilidad competitiva entonces puede correlacionarse positivamente con la supervivencia; diversos estudios han evaluado la relación de la TRC con la supervivencia, sin embargo, han sido estudios a corto plazo de plantas anuales o plántulas de plantas leñosas (Guan *et al.*, 2008) como *Acer rubrum*, *Betula lenta*, *Cornus florida*, *Liriodendron tulipifera*, *Quercus prinus*, *Quercus rubra* y *Robinia pseudo-acacia* (Wyckoff & Clark, 2002), *Digitalis purpurea* (Sletvold, 2005), diversas especies de lianas y plántulas de especies arbóreas (Gilbert *et al.*, 2006).

En un estudio de *Magnolia stellata* se observó una relación significativa de la precocidad, duración y amplitud de floración de individuos clonales (ramets) con el tamaño de los individuos y la densidad relativa del flujo fotosintético de fotones en la parte superior de las

copas; por lo tanto, los ramets más grandes ubicados en sitios bien iluminados tendieron a producir muchas flores y florecieron antes como después (Setsuko *et al.*, 2008).

Los modelos matemáticos en ecología

Los modelos matemáticos han llegado a ser una parte esencial de las investigaciones ecológicas, hacen de nuestras observaciones, evaluaciones y predicciones más objetivas y fiables (Edelstein-Keshet, 1988; Hoppensteadt, 1982; Jorgensen, 1994; 2002, citados por Gertsev & Gertseva, 2004). En este sentido y con base en las herramientas que se requirieron para el desarrollo del presente trabajo, se presentan las siguientes secciones para introducir al lector sobre la forma en cómo fueron empleadas estas herramientas en los análisis realizados.

Los modelos en ecología son de gran utilidad al ayudar a entender el sistema que representan, así como a tomar decisiones relacionadas con el sistema real sin abordar toda su complejidad; representan los procesos biológicos en forma general y simplificada. Proporcionan información sobre los factores responsables de los patrones y tendencias observadas (Jonhson & Omland, 2004). Se han clasificado en dos tipos: los modelos predictivo que se basan en las relaciones entre las variables predictivas y variables de respuesta y, los modelos explicativos que buscan explicar, por ejemplo, cómo funciona un ecosistema, para lo cual requiere una descripción específica de los procesos ecológicos y cómo están ligados entre sí; aunque la distinción entre ambos modelos es poco clara (Blanco, 2013).

Los modelos pueden desarrollarse para: a) representar variables y tasas de cambio; b) describir la estructura de un ecosistema y los patrones espaciales y temporales de procesos ecosistémicos individuales; c) reconstruir la historia o predecir el comportamiento futuro de un ecosistema bajo estudio; d) generar y probar teorías e hipótesis ecológicas sobre la organización y funcionamiento de los ecosistemas; e) mostrar, codificar, transferir, evaluar e interpretar el conocimiento ecológico; f) guiar el desarrollo y evaluación de políticas ambientales; g) facilitar el aprendizaje colectivo; h) resolver disputas (Morton, 1990; Beven, 2002 citados por Blanco, 2013); i) educar enseñanzas y conceptos ecológicos, j) ayudar a entender el funcionamiento de los ecosistemas (Blanco, 2013), entre otros aspectos.

A continuación se abordan algunos modelos aplicados a la ecología y en forma específica, utilizados en el desarrollo del presente trabajo. El propósito de su planteamiento es con la finalidad de permitir al lector comprender los procedimientos empleados en cada modelo para llegar a los resultados obtenidos y por consecuencia entender esto último.

El modelo lineal general

El modelo lineal general (ML) busca describir la relación entre una variable de respuesta continua (vector aleatorio de interés) y ciertas variables explicativas continuas (las cuales se aluden como covariables) o categóricas (que se aluden como factores) (Aparicio *et al.*, 2013). El modelo lineal se representa con la expresión matemática $Y = f(X) + g(\epsilon)$, donde las observaciones de la variable de respuesta Y constituye la suma: 1) de los efectos de los factores o componentes sistemáticos $f(X)$, es decir, el conjunto de variables independientes que contribuyen a explicar las variaciones en los parámetros poblacionales observados y, 2) del efecto de los errores aleatorios $g(\epsilon)$; es también producto de una o más distribuciones de probabilidad dependientes de un pequeño número de parámetros (López-González y Ruiz-Soler, 2011).

Este modelo presenta algunas restricciones respecto a sus variables explicativas. Por ejemplo, para Y debe existir un conjunto de observaciones Y_i sobre una o varias variables explicativas y es necesario hacer supuestos respecto a la distribución de probabilidad de dichas variables aleatorias. Otra restricción es que cada variable explicativa representa una muestra de valores observados seleccionados arbitrariamente (componente fijo). El modelo debe incluir variables aleatorias no observables pero estimables; debe incluir también variables que no son observables ni estimables (componentes aleatorios), el más importante es el del error aleatorio que recoge la variabilidad por las diferencias individuales y por variables no incluidas en el modelo (López-González y Ruiz-Soler, 2011).

El modelo debe cumplir con el criterio de linealidad. Si el modelo es lineal en sus parámetros y variables explicativas, responde a la fórmula general:

$$Y = \beta + \sum_{j=i}^k \beta_j X_j + \epsilon$$

Entonces se trata de un modelo lineal de primer orden para k variables explicativas y $k+1$ parámetros. Si el modelo es lineal en sus parámetros pero no en sus variables explicativas es un modelo lineal de m -ésimo orden (cuadrático, cúbico, etc.):

$$Y = \beta_0 + \sum_{j=1}^k \beta_j X_j + \sum_{j=1}^k \beta_j X_{j1}^2 + \dots + \sum_{j=1}^k \beta_j X_{j1}^m + \epsilon$$

Si no es lineal en los parámetros puede adoptar múltiples formulaciones. La linearización a través de transformaciones se le conoce como modelo intrínsecamente lineal. Si no se ajusta a ninguna de las anteriores entonces es no lineal (López-González y Ruiz-Soler, 2011).

El modelo lineal puede tener variaciones, entre las cuales sobresalen tres formas principales que puede adoptar en función de la estructura métrica de las variables explicativas: como un modelo de regresión, como un modelo de análisis de varianza (ANOVA) o de diseño experimental y como modelo de análisis de covarianza (ANCOVA) o de diseño experimental con variables concomitantes (López-González y Ruiz-Soler, 2011).

En los modelos de regresión las variables explicativas son métricas, cuantitativas continuas o discretas, cumplen con los principios de linealidad, homocedasticidad, normalidad e independencia de los errores. En los ANOVA las variables explicativas son no métricas de tipo categórico, utilizan variables *dummy* para representar la pertenencia a los grupos que conforman las categorías; en ellos se busca inferencias válidas acerca de las medias poblacionales a partir de medias muestrales. En los ANCOVA algunas variables son métricas cuantitativas continuas o discretas (covariables) y otras variables tienen una estructura no métrica. El ANCOVA básicamente realiza inferencias sobre las medidas de distintos grupos o tratamientos pero considera además la posibilidad de reducir la varianza del error (López-González y Ruiz-Soler, 2011).

El modelo lineal generalizado

Los modelos lineales generalizados (MLG) son una extensión del modelo general lineal (ML) clásico, permiten codificar todas las situaciones de análisis dentro de un mismo esquema general (López-González y Ruiz-Soler, 2011); constituyen una alternativa ante la falta de linealidad y homogeneidad de la varianza (Martínez y Morales, 2001). Se puede definir también como modelos lineales para una media transformada de una variable de respuesta

con una distribución de la familia exponencial (Agresti, 2007). El MLG tiene tres componentes: 1) el componente aleatorio que consiste en una variable de respuesta Y con observaciones independientes ($Y_1 \dots Y_n$) de una distribución de la familia exponencial; 2) el vector del predictor lineal (componente sistemático) que especifica las variables explicativas del modelo, especifica las variables X en la fórmula $\alpha + \beta_1 x_1 + \beta_k x_k$ y, 3) la función enlace que conecta los componentes sistemáticos y aleatorios, denota el valor esperado de Y , se simboliza como $g(\mu_i)$ (Martínez y Morales, 2001; Agresti, 2002; 2007; Alcaide, 2015). La función enlace transforma el valor esperado a la escala del predictor lineal $g(\mu) = \eta = \beta_i x_i$. La función de enlace más simple es $g(\mu) = \mu$. Esta función de enlace es para regresión ordinaria con Y distribuido normalmente. La función de enlace log es apropiado cuando μ es no negativo, como con los datos de recuento. Un MLG que usa el enlace log se conoce como modelo loglineal y toma la forma:

$$\log(\mu_i) = \alpha + \beta_1 x_1 + \dots + \beta_k x_k$$

donde α es el término independiente, $\beta_1 \dots \beta_k$ es el valor de cada parámetro, $x_1 \dots x_k$ son los valores de los predictores.

Cuando μ se encuentra entre 0 y 1, como una probabilidad, la función de enlace $g(\mu) = \log[\mu/(1-\mu)]$ conocida como logit es apropiada. Un MLG que usa el enlace logit se conoce como modelo de regresión logístico; para la distribución binomial, el parámetro natural es el logit de la probabilidad de éxito; la función de enlace que utiliza el parámetro natural $g(\mu)$ en los MLG se denomina enlace canónico (Agresti, 2007).

La expresión de los modelos ML y MLG es la misma, los valores ajustados son $\mu_i = E(Y_i)$ y el predictor lineal $\eta_i = \sum_j \beta_j x_{ij}$. Las diferencias surgen en la relación entre los valores ajustados μ_i y el predictor lineal η_i que se concretan en la función de enlace y en la distribución que esta debe seguir; mientras que en el ML se produce una relación de identidad entre los valores ajustados y el predictor lineal, en el MLG la linealidad se establece en la escala del predictor lineal pero no en la de los valores ajustados por lo que media entre ellos una función de enlace, lo que conlleva a que en ambos lados de la ecuación no se exprese en la misma medida (López-González y Ruiz-Soler, 2011).

El MLG, como se ha comentado, sigue cualquier distribución de la familia exponencial (normal, binomial, Poisson, gamma o binomial negativa). Por tanto, las distribuciones de los

valores pronosticados al criterio no necesariamente serán normales (López-González y Ruiz-Soler, 2011; Alcaide, 2015). En estos modelos la homocedasticidad tampoco es necesario, por todo lo anterior, la estimación de los parámetros de un MLG se hace con el método de máxima verosimilitud (López-González y Ruiz-Soler, 2011).

De la familia de los MLG, los modelos con especial interés y pueden formalizarse mediante modelización lineal son: modelos para respuestas binarias o binomiales, los cuales consideran variables objetivos del tipo 0 - 1 (éxito-fracaso); modelos para variables de respuesta continuas (normal, exponencial, elíptica, etc.) que consideran y analizan el comportamiento de variables continuas y cuantitativas; modelos para datos de recuento (Poisson, binomial negativa) que consideran y analizan el comportamiento de variables de conteo o discretas (Alcaide, 2015).

El modelo de regresión de Poisson es el más básico dentro de los MLG y adecuado para datos de conteo (López-González y Ruiz-Soler, 2011; Alcaide, 2015), aunque el requisito de igualdad entre la media y la varianza dificulta su aplicabilidad ya que no es ajeno encontrar datos con mayor varianza que media por diversos motivos, entre los que sobresale la alta ocurrencia de ceros. Esto motiva al uso de modelos alternativos con mayor flexibilidad como el modelo de regresión binomial negativo u otros modelos que no entran dentro del grupo de los MLG como el modelo de binomial negativo inflado con ceros o los modelos truncados con ceros (Velasco, 2008; Seoane *et al.*, 2014).

Especificados los modelos se estiman para cada uno de ellos los parámetros del predictor lineal ya sea con el método de mínimos cuadrados ordinales o el más adecuado método de máxima verosimilitud por su consistencia y eficiencia asintótica; posteriormente se hace la valoración de la precisión de las estimaciones (Codeiro, 2000 citado por Alcaide, 2015).

Una vez estimados los parámetros se requiere de la adecuación del modelo; un número grande de variables explicativas puede explicar bien los datos pero aumenta la complejidad de su interpretación; por otro lado, un número pequeño de variables explicativas puede llevar a un modelo de fácil interpretación pero con un pobre ajuste a los datos; lo que se busca es un modelo intermedio; el mejor modelo para predicciones se obtiene al seleccionar las variables que expliquen el mayor porcentaje de variabilidad de respuesta; cuando la finalidad es explicativa el mayor peso se le da a los argumentos teóricos (Alcaide, 2015).

Estimaciones con datos de recuento

El MLG más conocido para datos de recuento asume una distribución de Poisson para el componente aleatorio Y (Agresti, 2007). Las variables de recuento determinan el número de sucesos en una misma unidad de observación en un espacio y tiempo determinados; se caracterizan por ser discretas no negativas; su parámetro $\mu > 0$, el cual es el mismo para la media y la varianza al asumir la equidispersión de los datos (Agresti, 2007; Alcaide, 2015):

$$E(Y) = \text{Var}(Y) = \mu, \quad \sigma(Y) = \sqrt{\mu}$$

Por lo tanto, cuando los recuentos son más grandes, en promedio, también tienden a ser más variables (Agresti, 2007).

No todos los modelos de predicción son aplicables a este tipo de variables ya que pueden originarse problemas como pérdida de información o de inconsistencia; los que ofrecen una mejor aproximación de los modelos para variables de recuento son: el modelo de regresión de Poisson, el modelo de regresión binomial negativa, el modelo en dos partes y los modelos de Poisson inflado por ceros (ZIP) o binomial negativo inflado por ceros (ZINB), donde los dos primeros pertenecen a los modelos lineales generalizados (Alcaide, 2015).

Los MLG para la media de Poisson pueden usar el enlace identidad, pero para modelar es más común el log de la media; un modelo log-lineal de Poisson es un MLG que asume una distribución de Poisson para Y y usa la función de enlace log. El modelo log-lineal de Poisson toma la forma:

$$\log(\mu) = \alpha + \beta x$$

$$\mu = \exp(\alpha + \beta x) = e^{\alpha} * e^{\beta x}$$

si $\beta > 0$, entonces $e^{\beta} > 1$, por lo tanto la media de Y aumenta como X incrementa. Si $\beta < 0$ la media decrece como incrementa X (Agresti, 2007).

La función de densidad de probabilidad de Poisson es:

$$\text{Pr}(y = y|\mu) = \frac{e^{-\mu}\mu^y}{y!}, \quad y = \geq 0$$

La distribución de Poisson no excluye los valores cero, predice valores cero para las variables de respuesta sobre todo cuando μ es bajo. Por lo tanto, si μ es pequeño y la variable de respuesta no puede tomar valores cero, es muy probable que no funcione

adecuadamente el modelo, pues predecirá muchos ceros. Si μ es grande, el uso de un modelo con predicción de ceros no es problema (Seoane *et al.*, 2014).

Diversos problemas en los estudios ecológicos implican análisis de datos de recuento con variaciones mayores a las predichas por componentes estocásticos de un modelo. Es común que los datos no se ajusten a una distribución normal, sino a una distribución de Poisson, sin embargo, la variación en estos tipos de datos a menudo son grandes, donde la varianza tiende a ser mayor que la media lo cual se considera sobredispersión con respecto al modelo de distribución (Richards, 2008). Una de las razones por las que el modelo de Poisson falla es la heterogeneidad no observada, es decir, existen factores no observados que ejercen influencia sobre la variabilidad relacionada con la variable de respuesta y por consecuencia afectan la inferencia estadística con la introducción de la sobredispersión y un número excesivo de ceros (Salinas-Rodríguez *et al.*, 2009).

La cuantificación correcta de la variación puede ser muy importante en los estudios de ecología aplicada (Clark, 2007 citado por Richards, 2008). Ignorar la sobredispersión puede causar una sobreestimación de la precisión de los parámetros del modelo que pueden conducir a la selección de modelos demasiados complejos (Anderson *et al.*, 2004 citados por Richards, 2008), como consecuencia arroja una pobre inferencia ecológica (Burnham & Anderson, 2002 citados por Richards, 2008).

En los MLG, el modelo de regresión binomial negativa representa una alternativa ante la sobredispersión; su función de probabilidad es (Zhang, 2012):

$$f(y_i/x_i) = \frac{\Gamma(y_i+k^{-1})}{\Gamma(k^{-1})\Gamma(y_i+1)} \left(\frac{k^{-1}}{\mu+k^{-1}}\right)^{k^{-1}} \left(\frac{\mu}{\mu+k^{-1}}\right)^{y_i} \quad y = 0, 1, 2, \dots,$$

Donde $\Gamma()$ es la función gama y k es el parámetro de dispersión. Si $k > 1$ existe sobredispersión. Esta sobredispersión se evalúa a través de la relación entre el estadístico de Pearson χ^2 o la función desviación y sus respectivos grados de libertad (g):

$$k = f(D)/g$$

La media de esta distribución es como la del modelo de Poisson, pero la varianza difiere:

$$E(Y) = \mu \quad \text{Var}(Y) = \mu + k\mu^2$$

El modelo de distribución binomial negativo es una mezcla de distribuciones de Poisson; una mayor heterogeneidad en la media de Poisson se obtiene un mayor valor de k ; como $k \rightarrow 0$, $\text{Var}(Y) \rightarrow \mu$ y la distribución binomial negativa converge a la distribución de Poisson (Agresti, 2007). Utiliza de igual manera la función de enlace log, aunque en ocasiones el enlace identidad es adecuado (Agresti, 2007). Pese a las ventajas del modelo de regresión binomial negativo su uso ha sido limitado (Alcaide, 2015).

Si bien el modelo de regresión binomial negativa modela en forma explícita la heterogeneidad no observada, ésta no logra modelar el exceso de ceros. El inflamiento con cero ocurre cuando existe una alta frecuencia de observaciones iguales a cero de manera que ninguna de las distribuciones discretas estándar se ajusta adecuadamente. El modelado con ceros requiere entender la naturaleza del origen de los ceros que pueden ser estructurales o muestrales. Un cero muestral (falsos ceros) ocurre debido al mecanismo del muestreo (pobre diseño experimental por ejemplo) en tanto que un cero estructural (ceros auténticos) es un cero inevitable (por ejemplo, un individuo no está presente en el parche porque el hábitat no es adecuado). La presencia de falsos ceros puede llevar a que haya una sobreabundancia de ceros en nuestros datos. La falta de comprensión del origen de los ceros puede conducir a un modelado incorrecto y por consecuencia a una estimación deficiente de los parámetros del modelo y poco confiable (Velasco, 2008; Seoane *et al.*, 2014). En los programas estadísticos, los ceros muestrales generalmente se representan con un punto (.) y los ceros estructurales con un cero (0).

Para lidiar con el problema de ceros existen básicamente dos procedimientos, los cuales parten básicamente de la premisa que hay más observaciones con un valor de cero de las que se esperarían con una distribución de Poisson o binomial negativa. Estos modelos son los modelos en dos partes o alterado por cero y los modelos mezclados o inflados por ceros (Seoane *et al.*, 2014). Los modelos en dos partes no distinguen el origen de los ceros, considera a todos por igual, mientras los modelos mezclados o inflado por ceros distingue los distintos orígenes de los ceros observados, considera la existencia de ceros auténticos y falsos ceros (Seoane *et al.*, 2014).

Los modelos en dos partes tienen su aplicación en el análisis de datos con excesos de ceros estructurales, como ya se comentó, considera a todos los ceros como iguales. El modelado se hace en dos etapas, primero se modela la presencia-ausencia con un modelo de

regresión logística (modelo binomial), posteriormente se condiciona sobre los datos de conteo positivos y se modelan éstos con una distribución discreta con el cero truncado (Dobbie & Welsh, 2001).

Si se usa la distribución de Poisson se tiene el modelo de Poisson de dos componentes en el cual es posible primero ajustar los ceros y no ceros y posteriormente los conteos positivos (Dobbie & Welsh, 2001).

La distribución de Poisson con cero truncado tiene la forma:

$$P(y_i/x_i) = \begin{cases} 1 - p(x_i) & y_i = 0 \\ \frac{p(x_i)\exp(-\lambda(z_i))\lambda(z_i)^{y_i}}{y_i! \{1 - \exp[-\lambda(z_i)]\}} & y_i > 0 \end{cases}$$

Donde x_i y z_i son vectores de covariables; $\lambda(z_i)$ es el parámetro de la distribución de Poisson truncado (Velasco, 2008; Dobbie & Welsh, 2001). La probabilidad de observar de al menos una ocurrencia de un atributo es $p(x_i)$.

Por su parte, los modelos de distribución de Poisson mezclados o inflados por ceros han sido ampliamente usados para modelar datos sobredispersos; la distribución más comúnmente usada es la binomial negativa pero otras distribuciones pueden ser más apropiadas para modelar datos con excesos de cero, las cuales pueden tener más de un modo, incluyendo un modo en cero; en los modelos de regresión de Poisson mezclados, las covariables son introducidas usualmente por un modelo log-lineal para μ , como en el modelo de Poisson estándar (Ridout *et al.*, 1998).

Los modelos inflados con cero en una primera etapa corre un modelo binomial para modelizar la probabilidad de medir un falso cero. En una segunda etapa modeliza la probabilidad de obtener el resto de los valores de conteo incluyendo los ceros auténticos (Seoane *et al.*, 2014).

En los modelo de regresión de Poisson inflado por ceros, los ceros se dividen en dos grupos: en uno los ceros provienen de la distribución que genera a la variable de respuesta (ceros estructurales) y el otro tiene a los ceros “extra” los cuales suponen su generación ajena a la distribución que genera a la variable de respuesta. El primer grupo se modela con la distribución de Poisson con cero inflado, donde un cero ocurre con la probabilidad p_i , en

tanto que los otros ocurren con una probabilidad $q_i = 1 - p_i$ (Velasco, 2008), esta probabilidad viene dada por (Ridout *et al.*, 1998; Melgar y Ordaz, 2010):

$$p(y_i/x_i) = \begin{cases} p_i + (1 - p_i)e^{-\lambda_i} & y_i = 0 \\ (1 - p_i) \frac{e^{-\lambda_i} \lambda_i^{y_i}}{y_i!} & y_i > 0 \end{cases}$$

Donde el parámetro $\lambda = e^x \beta$ y β es el vector de los coeficientes a estimar.

De aquí se puede obtener el valor esperado y la varianza de Y:

$$E(y_i/x_i) = (1 - p_i) \lambda = \mu \quad \text{var}(y_i/x_i) = \mu + (p_i/p_i) \mu^2$$

en la cual no se cumple el principio de equidispersión, excepto cuando $p = 0$. Se puede determinar cuál de los modelos es más adecuado con las verosimilitudes y basta con contrastar la nulidad de un parámetro (Melgar y Ordaz, 2010).

El modelo de distribución binomial negativa es apropiado en presencia de sobredispersión. Se recomienda usar un modelo de mezcla de distribuciones cuando el exceso de ceros consiste en ceros muestrales (Mackenzie *et al.* 2002, citado por Velasco, 2008). El modelo binomial negativo no predice tan bien como el modelo de Poisson inflado por ceros (Lambert, 1992). Sin embargo, resulta mejor el modelo binomial negativa inflado por cero, el cual constituye una mezcla de distribución binomial y una de binomial negativa degenerada en ceros (Hu *et al.*, 2011)

Cuando la variable y_i/x_i sigue una distribución binomial negativa o su equivalente, una distribución de Poisson con parámetros μ_i tal que $\ln(\mu_i) = \ln \lambda_i + \varepsilon_i$ donde, de acuerdo con la notación anterior $\lambda_i = e_i^x \beta$ y e_i^ε sigue una distribución gamma de parámetros v , $E(e_i^\varepsilon) = 1$ y $\text{var}(e_i^\varepsilon) = 1/v$, $v > 0$. Lo anterior permite formular el modelo binomial negativo (Melgar y Ordaz, 2010):

$$P(y_i/x_i) = \begin{cases} p_i + (1 - p_i) \left(\frac{v}{v + \lambda_i} \right)^v & y_i = 0 \\ (1 - p_i) \frac{\Gamma(y_i + v)}{\Gamma(y_i + 1) \Gamma(v)} \left(\frac{v}{v + \lambda_i} \right)^v \left(\frac{\lambda_i}{v + \lambda_i} \right)^{\lambda_i} & y_i > 0 \end{cases}$$

Con el coeficiente de sobredispersión $(\sigma/v) > 0$, $E(y_i/x_i) = (1 - p_i) \lambda_i$ y $\text{var}(y_i/x_i) = \lambda_i (1 - p_i) (1 + \alpha \lambda_i p_i + \lambda_i p_i)$, donde nuevamente se observa la no equidispersión, a menos que $\alpha \rightarrow 0$ y p_i

= 0 simultáneamente. Si sólo $\alpha \rightarrow 0$ el modelo se reduce a un modelo de Poisson inflado por cero y si $p_i = 0$ quedaría el modelo binomial negativo tradicional (Melgar y Ordaz, 2010).

La parte de regresión logística para el componente presencia-ausencia del modelo binomial negativo inflado por ceros es:

$$h_1(p(x_i)) = \text{logit}(p(x_i)) = \log\left(\frac{p(x_i)}{1 - p(x_i)}\right) = x_i^T \beta$$

En tanto que el componente de conteos positivos:

$$h_2(\lambda(z_{ij})) = \log(z_{ij}) = z_{ij}^T \gamma$$

Donde β y γ son parámetros desconocidos y h_1 y h_2 son las funciones de enlace logit y logarítmica, respectivamente.

Las comparaciones entre modelos alternativos han utilizado el estadístico de Vuong, como alternativa al criterio de información de Akaike (AIC) y en un enfoque basado en incrustar modelos alternativos en un modelo artificial compuesto (Ridout *et al.* 1998; Seoane *et al.*, 2014). La prueba de Vuong permite hacer comparaciones entre el modelo binomial negativo y el modelo binomial negativo inflado por ceros. Si $Z > 1.96$ implica que hay diferencias entre los modelos y favorece el modelo cero inflado, si $Z < -1.96$ indica diferencias entre los modelos pero favorece el modelo tradicional (Vives, 2002; Montero-Granados *et al.*, 2005).

Modelos de selección y el criterio de información de Akaike

Es común para los ecólogos elegir factores y procesos biológicos que mejor expliquen sus datos con el uso del enfoque de regresión múltiple por pasos. Sin embargo, el sesgo en la estimación de los parámetros, las inconsistencias entre los algoritmos de selección de modelos (Whittingham *et al.*, 2006 citado por Richards, 2008), así como las inferencias de procesos no observados que se requieren realizar a partir de patrones observados, han conducido a muchos investigadores de la ecología a adoptar una técnica alternativa de selección de modelos que ofrece la posibilidad de hacer inferencias de un conjunto de múltiples hipótesis que compiten y dar peso al soporte relativo de cada uno; esta técnica es conocida como modelos de selección (Johnson & Omland, 2004).

Los modelos de selección utilizan la máxima verosimilitud para comparar modelos como una medida de aptitud y penalizan los modelos más complejos. Se han consolidado como

alternativa a las pruebas de hipótesis convencionales. En su forma más simple es un proceso de estimación de parámetros (maximum likelihood ratio estimation), compara estimadores puntuales para los parámetros de un modelo; en forma alternativa, permite identificar y seleccionar modelos entre un conjunto de modelos alternativos. Para decidir cuál de los modelos candidatos explican mejor los datos hay diferentes posibilidades: 1) comparar las verosimilitudes de dos modelos con la prueba de razón de verosimilitud (likelihood ratio test); 2) usar criterios de información como el criterio de información de Akaike y Bayesiano (AIC y BIC) que resumen que tan bien se ajusta cada modelo a los datos (maximum likelihood), con penalización con base en el principio de parsimonia (Gómez-Aparicio *et al.*, 2013).

El criterio de información de Akaike es uno de los más comúnmente usado, el cual es una estimación de la información esperada de Kullback-Leibler perdida mediante el uso de un modelo para aproximar el proceso que generó los datos observados y se calcula como sigue (Johnson & Omland, 2004):

$$AIC = -2\ln(L) + 2p$$

Donde L es la estimación de máxima verosimilitud del parámetro, p es el número total de parámetros estimados en el modelo.

En ocasiones, la diferencia del valor del peso de AIC de múltiples modelos es menor a 2; esto sugiere una fuerte competencia por la posición del mejor modelo y dificulta la elección de uno sobre otro (Johnson & Omland, 2004; Symonds & Moussalli, 2011). El modelo promedio proporciona una forma de resolver este problema; los parámetros que proporciona son robustos ya que reducen el sesgo del modelo de selección y la incertidumbre para el modelo de selección (Johnson & Omland, 2004).

El primer paso del modelo de selección consiste en establecer un conjunto razonable de hipótesis alternativas (Johnson & Omland, 2004), esto es, un conjunto de modelos que predicen los resultados probablemente consistentes con los datos recopilados (Richards, 2008). El segundo paso consiste en decidir sobre la función que define la relación entre la variable dependiente y la variable de respuesta en términos de operadores y parámetros matemáticos. El tercero define la estructura de error del modelo. Cuando existe un claro

soporte para un modelo, los parámetros estimados de máxima verosimilitud o las predicciones del modelo pueden ser usados (Johnson & Omland, 2004).

Para definir cuál modelo está bien soportado por los datos se realizan un conjunto de cálculos basados en el AIC. Cada modelo es ajustado a los datos y se registra su AIC, se calcula la diferencia en estos registros entre cada modelo y el mejor modelo:

$$\Delta_i = AIC_i - AIC_{\min}$$

La verosimilitud de un modelo, g_i , dados los datos, es calculado como:

$$L(g_i|y) = \exp(-1/2\Delta_i)$$

Los valores del modelo probable pueden normalizarse a través de todos los R modelos de modo que sumen 1.

$$W_i = \frac{\exp(-1/2\Delta_i)}{\sum_{j=1}^R \exp(-1/2\Delta_j)}$$

Este valor, referido como el peso de Akaike, proporciona un peso relativo de evidencia de cada modelo. El peso de Akaike puede ser interpretado como la probabilidad que el modelo i es el mejor modelo para los datos observados dado el conjunto de modelos candidato, proveen también una forma de estimar la importancia relativa de una variable predictora.

Como se señaló anteriormente, cuando existe un soporte casi equivalente en los datos observados para los diversos modelos (AIC casi iguales) se usa el modelo promedio, lo cual implica el cálculo de un promedio ponderado de los parámetros estimados:

$$\hat{\theta} = \sum_{i=1}^R w_i \hat{\theta}_i$$

Donde $\hat{\theta}_i$ es el estimado de $\hat{\theta}$ del i ésimo modelo; la varianza de estos estimadores también es calculada:

$$\text{var}(\hat{\theta}) = \sum_{i=1}^R w_i [\text{var}(\hat{\theta}_i | g_i) + (\hat{\theta}_i - \hat{\theta})^2]$$

donde $\text{var}(\hat{\theta}_i | g_i)$ es el estimado de la varianza de θ del i ésimo modelo. Este estimador de varianza puede ser usado para evaluar la precisión del estimado sobre el conjunto de modelos considerados (Johnson & Omland, 2004).

Existe otro criterio denominado criterio de información Bayesiano (BIC), aunque el término de penalización es mayor en el BIC en comparación con el AIC (Alcaide, 2015) el criterio de

información de Akaike logra la eficiencia asintótica el cual es esencialmente el error de predicción minimizado (Aho *et al.*, 2004). En ambos criterios, el mejor modelo es el que presenta el menor valor.

BIBLIOGRAFÍA

- Agresti, A. 2002. *Categorical data analysis* (Vol. 482). John Wiley & Sons. 710 p.
- Agresti, A. 2007. *An introduction to categorical data analysis*. Second edition. John Wiley. 372 p.
- Aguirre F., D. 2004. *Demografía y genética de poblaciones de *Zamia loddigesii* Miq. (Zamiaceae) en el Centro de Veracruz, México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Veracruzana. Xalapa, Ver. 69 p.
- Aho, K., D. Derryberry and T. Peterson. 2014. Model selection for ecologists: the worldviews of AIC and BIC. *Ecology* 95(3): 631-636.
- Alcaide D., M. 2015. *Modelo de regresión binominal negativa*. Facultad de matemáticas. Universidad de Sevilla. 59 p.
- Alonso-Castro, A.J., I.F. Domínguez-Avilés y A. García-Carranca. 2009. *Magnolia dealbata* Zucc ejerce efectos cito-tóxicos sobre líneas celulares humanas de cáncer de mama. XIII Congreso Nacional de Biotecnología y Bioingeniería - VII Simposio Internacional de Producción de Alcoholes y Levaduras. 21-26 de Junio. Acapulco, Gro.
- Álvarez-Yépez, J.C., M. Dovčiak and A. Búrquez. 2011. Persistence of a rare ancient cycad: effects of environment and demography. *Biological Conservation* 144(1): 122-130.
- Aparicio, J., Ma.A. Martínez-Mayoral y J. Morales. 2013. *Modelos lineales aplicados en R*. Departamento de estadística, Matemáticas e Informática; Centro de Investigación Operaciones; Universidad Miguel Hernández. 215 p.
- Blanco, J.A. 2013. Modelos ecológicos: descripción, explicación y predicción. *Ecosistemas* 22(3):1-5.
- Bolmgren, K. and P.D. Cowan 2008. Time-size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos* 117(3): 424-429.
- Callaway, D.J. 1994. *The world of magnolias*. Timber Press Portland, OR.

- Cartujano, S., S. Zamudio, O. Alcántara e I. Luna. 2002. El bosque mesófilo de montaña en el municipio de Landa de Matamoros, Querétaro, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* (70).
- Cicuzza, D., A. Newton and S. Oldfield. 2007. The red list of Magnoliaceae. *Royal Horticultural Society*. 52 p.
- Corral-Aguirre, J. and L.R. Sánchez-Velásquez. 2006. Seed ecology and germination treatments in *Magnolia dealbata*: an endangered species. *Flora* 201: 227-232.
- Del Castillo, R. and A. Blanco-Macías. 2007. Secondary succession under a slash-and-burn regime in a tropical montane cloud forest: soil and vegetation characteristics. In: Newton, A.C. (ed). Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes: the forests of montane Mexico and temperate South America. CABI, Wallingford, Oxfordshire, UK: 158-180.
- Dobbie, M.J. and A.H. Welsh. 2001. Modelling correlated zero-inflated count data. *Australian and New Zealand Journal of Statistics* 43(4): 431-444.
- Domínguez, F., M. Chávez, Ma.L. Garduño-Ramírez, V.M. Chávez-Ávila, M. Mata and F. Cruz-Sosa. 2009. Production of honokiol and magnolol in suspension cultures of *Magnolia dealbata* Zucc. *Natural Product Communications* 4(7): 939-943.
- Domínguez Y., R. 2012. Estudio etnobiológico de *Magnolia dealbata* Zucc., en San Juan Juquila Vijanos, Oaxaca. Tesis Profesional. Universidad de la Sierra Juárez. Ixtlán de Juárez, Oax. 73 p.
- Du, G. and W. Qi. 2010. Trade-offs between flowering time, plant height, and seed size within and across 11 communities of a QingHai-Tibetan flora. *Plant Ecology* 209(2): 321-333.
- Fernández Otárola, M., M. Sazima, V.N. Solferini. 2013. Tree size and its relationship with flowering phenology and reproductive output in Wild Nutmeg trees. *Ecology and Evolution* 3(10): 3536-3544.
- Fernández-Peralta, A.D., R. Rodríguez-Luna, R. Razo-Zárate, A. Suárez-Islas, J. Fonseca-González y J. Juárez-Muñoz. 2013. Tratamientos pre-germinativos en semilla de *Magnolia dealbata* Zucc., en Ahila, Pahuatlán, Puebla. Sociedad Mexicana de Recursos Forestales, A.C. XI Congreso Mexicano sobre Recursos Forestales. 01-04 de octubre, Saltillo, Coahuila.

- Figlar, R.B. and H.P. Nooteboom. 2004. Notes on Magnoliaceae IV. *BLUMEA* 49(1): 87-100.
- Fisher, B.L., H.F. Howe, and J.S. Wright. 1991. Survival and growth of *Virola surinamensis* yearlings: water augmentation in gap and understory. *Oecologia* 86(2): 292-297.
- Flores-Estévez, N., S.G. Vásquez-Morales, T. Cano-Medina, L.R. Sánchez-Velásquez, J.C. Noa-Carrazana and F. Díez-Fleischer. 2013. Insecticidal activity of raw ethanolic extracts from *Magnolia dealbata* Zucc on a tephritid pest. *Journal of Environmental Science and Health, Part B* 48(7): 582-586.
- Gertsev, V. and V. Gertseva. 2004. Classification of mathematical models in ecology. *Ecological Modelling* 178(3): 329-334.
- Gilbert, B., S.J. Wright, H.C. Muller-Landau, K. Kitajima and A. Hernández. 2006. Life history trade-offs in tropical foresta and lianas. *Ecological Society of América* 87(5): 1281-1288.
- Gómez-Aparicio, L., J.M. Ávila y L. Cayuela. 2013. Métodos de máxima verosimilitud en ecología y su aplicación en modelos de vecindad. *Ecosistemas* 22(3): 12-20
- Grimm, V. 1994. Mathematical models and understanding in ecology. *Ecological modelling* 75/76: 641-651.
- Guan, B.T., S.T. Lin, Y.H. Lin and Y.S. Wu. 2008. Growth efficiency–survivorship relationship and effects of spacing on relative diameter growth rate of Japanese cedars. *Forest Ecology and Management* 255(5-6): 1713-1723.
- Gutiérrez, L. and A.P. Vovides. 1997. An in situ study of *Magnolia dealbata* Zucc. in Veracruz State: an endangered endemic tree of Mexico. *Biodiversity and Conservation* 6(1): 89-97.
- Gutiérrez, L. 1993. Estudio biológico de una especie forestal endémica (*Magnolia dealbata* Zucc.). Tesis de maestría. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. N.L. 92 p.
- Guzmán-Trampe S., D. Lemus and S. Sánchez. 2015. Evaluating the capacity of microorganisms associated to *Magnolia dealbata* Zucc. for biological active compounds production. Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Harper, J.L. 1980. Plant demography and ecological theory. *Oikos*: 244-253.

- Hu, M.C., M. Pavlicova and E.V. Nunes. 2011. Zero-inflated and hurdle models of count data with extra zeros: examples from an HIV-risk reduction intervention trial. *The American Journal of Drug and Alcohol Abuse* 37(5): 367-375.
- Johnson, J.B. and K.S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution* 19(2): 101-108.
- López-González, E. and M. Ruiz-Soler. 2011. Análisis de datos con el Modelo Lineal Generalizado. Una aplicación con R. *Revista Española de Pedagogía* 248: 59-80.
- Marler, T.E. and J.H. Lawrence. 2012. Demography of *Cycas micronesica* on Guam following introduction of the armoured scale *Aulacaspis yasumatsui*. *Journal of Tropical Ecology* 28(3): 233-242.
- Martínez, A.L., F. Domínguez, S. Orozco, M. Chávez, H. Salgado, M. González, M.E. González-Trujano. 2006. Neuropharmacological effects of an ethanol extract of the *Magnolia dealbata* Zucc. leaves in mice. *Journal of Ethnopharmacology* 106: 250-255
- Martínez M., M.A. y J. Morales S. 2001. Modelos lineales generalizados. Departamento de Estadística y Matemáticas aplicada, Centro de Investigaciones Operativas, Universidad Miguel Hernández. España. 237 p.
- Mata-Rosas, M., Á. Jiménez-Rodríguez and V.M. Chávez-Ávila. 2006. Somatic embryogenesis and organogenesis in *Magnolia dealbata* Zucc. (Magnoliaceae), an endangered, endemic Mexican species. *HortScience* 41(5): 1325-1329.
- McIntosh, A.C.S., A.N. Gray and S.L. Garman. 2012. Estimating canopy cover from standard forest inventory measurements in western Oregon. *Forest Science* 58(2): 154-167.
- Medina Jiménez, K. 2010. Análisis diferencial de cDNAs obtenidos a partir de mRNAs de *Magnolia dealbata* Zucc. expuestas a herbivoría. Tesis trabajo de experiencia recepcional. Facultad de Biología, Universidad Veracruzana. Xalapa, Ver.
- Melgar H., Ma.C. y J.A. Ordaz S. 2010. Aplicación de los modelos inflados de ceros en el análisis de la siniestralidad y el componente de culpabilidad en el seguro de automóviles. *Revista de Administración, Finanzas y Economía (Journal of Management, Finance and Economics)* 4(1): 44-63

Monteoliva, S. and R. Marlats. 2007. Efecto del sitio, clon y edad sobre el crecimiento y la calidad de madera en sauces de corta rotación. *Revista Investigación Agraria, Sistema y Recursos Forestales* 16(1): 15-24.

Montero Granados, R., J. Jiménez Aguilera. 2005. Estimación de un índice de necesidad sanitaria regional en España mediante modelos de regresión de recuento con filtro. Serie Documentos de Trabajo de Economía Aplicada. Documento de trabajo No. 04/2005. Departamento de Economía Aplicada, Universidad de Granada. España. 18 p.

Munguía-Rosas, M.A., J. Ollerton, V. Parra-Tabla and A. De-Nova. 2011. Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured. *Ecology Letters* 14(5): 511-521.

SEMARNAT. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Publicada el 30 de diciembre de 2010 en el Diario Oficial de la Federación.

Ollerton, J. and A. Lack. 1998. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in shape *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology* 139(1): 35-47.

Pérez, A.J.; F. Arroyo; D.A. Neill and J.A. Vázquez-García. 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(4): 267-276.

Pérez Ríos, Ma.A. 2006. Remoción y lluvia de semillas en etapas sucesionales de bosque de niebla, Sierra Norte, Oaxaca. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. 93 p.

Ramírez-Bamonde, E., L.R. Sánchez-Velásquez and A. Andrade-Torres. 2005. Seedling survival and growth of three species of mountain cloud forest in Mexico, under different canopy treatments. *New Forests* 30(1): 95-101.

Reyes de la Cruz, A., G. López Ocaña, H. Hernández Trejo. 2002. Evaluación preliminar de los efectos de la inundación y la herbivoría sobre plántulas de mangle Assessment of flooding effects and herbivory on mangrove seedlings. *Universidad y Ciencia* 36(18): 135-139.

- Richards, S. A. 2008. Dealing with overdispersed count data in applied ecology. *Journal of Applied Ecology* 45(1): 218-227.
- Ridout, M., C.G.B. Demétrio and J. Hinde. 1998. Models for count data with many zeros. Proceedings of the XIXth International Biometric Conference. Cape Town. 13 p.
- Rivers, M., E. Beech, L. Murphy and S. Oldfield. 2016. The Red List of Magnoliaceae (Revised and Extended). Botanic Gardens Conservation International. Richmond, UK. 60 p.
- Salinas-Rodríguez, A., B. Manrique-Espinoza, S.G. Sosa-Rubí. 2009. Análisis estadístico para datos de conteo: aplicaciones para el uso de los servicios de salud. *Salud Pública de México* 51(5): 397-406.
- Sánchez-Velásquez, L.R. and M.R. Pineda-López. 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. and M.R. Pineda-López. 2010. Comparative demographic analysis in contrasting environments of *Magnolia dealbata*: an endangered species from Mexico. *Population Ecology* 52(1): 203-210.
- Sánchez-Velásquez, L.R., M.R. Pineda-López, S.G. Vásquez-Morales and M.L. Avendaño-Yáñez. 2016. Ecology and conservation of endangered species: the case of magnolias. In: Quinn, M. Endangered species. Pp. 63-84.
- Sarukhan, J., D. Piñero and M. Martínez-Ramos. 1985. Plant demography: a community-level interpretation. *Studies on Plant Demography*: 17-31.
- Seiwa, K. and K. Kiwazawa. 2001. Close relationship between leaf life span and seedling relative growth rate in temperate hardwood species. *Ecological Research* 26: 173-180.
- Seoane, J., C.P. Carmona, R. Tarjuelo y A. Planillo. 2014. Análisis bioestadístico con modelos de regresión en R. Disponible en: http://www.uam.es/personal_pdi/ciencias/jspinill/CFCUAM2014/Zero_truncated-Zero_Inflated-CFCUAM2014.html. Consultado el 13 de noviembre de 2017
- Setsuko, S., I. Tamaki, K. Ishida and N. Tomaru. 2008. Relationships between flowering phenology and female reproductive success in the Japanese tree species *Magnolia stellata*. *Botany* 86(3): 248-258.

- Silvertown, J.W. and D. Charlesworth. 1982. Introduction to plant population ecology. Longman London and New York. 209 p.
- Silvertown, J.W., and J. Lovett-Doust. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Science Ltd. Boston, Massachusetts, USA.
- Sletvold, N. 2005. Density-dependent growth and survival in a natural population of the facultative biennial *Digitalis purpurea*. *Journal of Ecology* 93(4): 727-736.
- Symonds, M.R.E. and A. Moussalli. 2011. A Brief Guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 65: 13-21.
- Smith, T.M., y Smith, R.L. 2007. Ecología. 6ª edición. Ed. Pearson. Madrid. 776 p.
- Sun, S. and L.E. Frelich. 2011. Flowering phenology and height growth pattern are associated with maximum plant height, relative growth rate and stem tissue mass density in herbaceous grassland species. *Journal of Ecology* 99: 991-1000.
- Valdez-Tamez, V., R. Foroughbakhch-Pournavab y G. Alanís-F. 2003. Distribución relictual del bosque mesófilo de montaña en el noreste de México. *Ciencia UANL* 6(3):360-365.
- Vásquez-Morales, S.G., L.R. Sánchez-Velásquez y M.R. Pineda-López. 2010. Las semillas de la magnolia. *La Ciencia y el Hombre*. Revista de Divulgación Científica y Tecnológica de la Universidad Veracruzana. Septiembre-diciembre. XXIII(3): 37-40.
- Vázquez-García, J.A., D.A. Neill, M. Asanza y L. Recalde. 2015b. *Magnolia vargasiana* (Magnoliaceae), a new Andean species and a key Ecuadorian species of subsection *Talauma*, with notes on its pollination biology. *Phytotaxa* 217: 26-34.
- Vázquez-García, J.A., M. Á. Muñoz-Castro, F. Arroyo, Á. J. Pérez, M. Serna, R. Cuevas-Guzmán, R. Domínguez-Yescas, E. De Castro-Arce and C. M. Gurrola-Díaz. 2013. Novelty in neotropical *Magnolia* and an addendum proposal to the IUCN Red List of Magnoliaceae. In: Salcedo-Pérez E., E. Hernández-Álvarez, J. A. Vázquez-García, T. Escoto-García y N. Díaz-Echavarría N. (eds.). Recursos forestales en el occidente de México. Vol. 4, Tomo II. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, México. pp. 461-496.

- Vázquez-García, J.A., R. Domínguez-Yescas, C. Velazco-Macías, V. Shalisko and R.E. Merino-Santi. 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.
- Vázquez-García, J.A., D.A. Neill, A.J. Pérez-C., F. Arroyo, M.P. Núñez-V., M. Serna, E. de Castro A., R. Domínguez-Y., M. E. Vélez-P., M.A. Pérez-F., M.A. Muñiz-C. & A. Sánchez-G. 2014. Magnoliaceae en el Trópico: Riqueza, Endemismo y Estado de Conservación. XI Congreso Latinoamericano de Botánica, 19-24 de octubre de 2014. San Salvador Bahía, Brasil.
- Vázquez-García, J.A., R. Domínguez-Yescas, R. Pedraza-Ruiz, A. Sánchez-González y M.A. Muñiz-Castro. 2015a. *Magnolia rzewdoskiana* (Magnoliaceae), una especie nueva de la sección Macrophylla de la parte central de la Sierra Madre Oriental de México. *Acta Botánica Mexicana* 112: 19-36.
- Vázquez-García, J. A., M.A. Pérez-Farrera, H. Gómez-Domínguez, M.A. Muñiz-Castro, and E. Sahagún-Godínez. 2017. *Magnolia montebelloensis*, a new species in section Magnolia from Lagunas de Montebello National Park, Chiapas, México, with a key to Magnoliaceae of Chiapas. *Phytotaxa* 328(2): 101-114.
- Velasco V., Ma.L. 2008. Un modelo de regresión de Poisson inflado con ceros para analizar datos de un experimento de fungicidas en tomate. Tesis de maestría. Facultad de Estadística e Informática, Universidad Veracruzana. Xalapa, Ver. 54 p.
- Velazco-Macias, C.G., R. Forougbakhch-Pounavab, G.J. Alanís-Flores y M.A. Alvarado-Velázquez. 2008. *Magnolia dealbata* en Nuevo León, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 459-463.
- Vives B., J. 2002. El diagnóstico de la sobredispersión en análisis de modelos de datos de recuento. Departamento de Psicobiología i Metodología de les Ciénces de la Salut. Tesis doctoral. Facultad de Psicología, Universidad Autónoma de Barcelona. 94 p.
- Vovides, A.P. and C.G. Iglesias. 1996. Seed germination of *Magnolia dealbata* Zucc. (Magnoliaceae), an endangered species from Mexico. *HortScience* 31(5): 877-877.

Wyckoff, P.H. and J.S. Clark. 2002. The relationship between growth and mortality for seven co-occurring tree species in the southern Appalachian Mountains. *Journal of Ecology* 90(4): 604-615.

Zhang, X., Y. Lei, D. Cai and F. Liu. 2012. Predicting tree recruitment with negative binomial mixture models. *Forest Ecology and Management* 270: 209-215.

CAPÍTULO II

ASPECTOS DEMOGRÁFICOS DE *Magnolia dealbata* ZUCC., EN EL RINCÓN, SIERRA NORTE, OAXACA

1. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales húmedos son una de las comunidades más antiguas, exuberantes y de mayor complejidad ecológica (Laurance, 1999; Dirzo y Raben, 2003 citados por Koleff *et al.*, 2012); cubren el 10% de la superficie terrestre entre América (55%), Asia (33.8%) y África (11.2%), con alrededor de 11 millones de km² (Cayuela y Granzow-de la Cerda, 2012). Albergan entre la mitad y dos tercios de las especies del planeta (Laurance, 1999; Dirzo y Raben, 2003 citados por Koleff *et al.*, 2012; Cayuela y Granzow-de la Cerda, 2012). La dimensión que ocupa en el Neotrópico le confiere un gran interés para el estudio de la diversidad y conservación (Cayuela y Granzow-de la Cerda, 2012).

Actualmente, estos ecosistemas se encuentran bajo gran amenaza por la conversión del hábitat y sobreexplotación (Cayuela y Granzow-de la Cerda, 2012). En México, los bosques de niebla, conocidos también como bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 2006), son los más amenazados por el cambio de uso de suelo, por los efectos de cambio climático, el forrajeo del ganado dentro de los bosques y en algunos años específicos por los incendios forestales (Sánchez-Velásquez *et al.*, 2008; González-Espinosa *et al.*, 2012); alrededor del 50% de su cobertura original ha sido reemplazada (González-Espinosa *et al.*, 2012). Debido a la tasa de desaparición de estos bosques es importante, entre otros aspectos, entender el estado o dinámica de las poblaciones vegetales para conocer su grado de conservación, valor de riesgo de extinción y establecer medidas para su conservación y manejo (Horvitz & Schemske, 1995; Palacios-Wassenaar *et al.*, 2016).

Los estudios demográficos se han convertido en la herramienta ideal para conocer el estado, patrones y tendencias de las poblaciones (Horvitz & Schemske, 1995; Jordano *et al.*, 2004; Camargo-Ricalde *et al.*, 2004; Pérez, 2004; Roldán, 2004; Godínez-Álvarez *et al.*, 2005; Mendoza, 2006 citados por Godínez *et al.*, 2008; Palacios-Wassenaar *et al.*, 2016), así como para analizar los sistemas reproductivos, variación morfológica y diversidad genética de poblaciones de especies particulares de plantas (Casas *et al.*, 1997, 1999a, 1999b; Cruz y Casas, 2002; Otero-Arnaiz *et al.*, 2003, citados por Godínez *et al.*, 2008); el crecimiento individual en una población, su biomasa aérea (King, 1991), para conocer el impacto de los disturbios (Vásquez-Morales *et al.*, 2017), implementación de estrategias de conservación *in situ*, aprovechamiento racional de los recursos bióticos, restauración y rehabilitación, reintroducción de especies (Sánchez-Velásquez *et al.*, 2008), entre otros aspectos.

Los estudios demográficos en plantas se han ampliado considerablemente después de 1980 (Esparza-Olguín *et al.*, 2002). A pesar de esto, la cantidad de información generada aún es poca (Horvitz & Schemske, 1995). En los bosques tropicales de México, este tipo de estudios es aún más escasa (Álvarez-Buylla *et al.*, 1992, 1996; Hernández-Apolinar *et al.*, 2006; Sánchez-Velásquez *et al.*, 2016). Los trabajos que hoy en día existen sobre demografía se han conducido mayormente en especies herbáceas (Salguero-Gómez *et al.*, 2016), pero poco se sabe sobre la demografía de las especies de plantas longevas como los árboles y arbustos por la dificultad de tratar individuos grandes y de lento crecimiento (Esparza-Olguín *et al.*, 2002, Salguero-Gómez *et al.*, 2016).

Para la familia Magnoliacea en México, pese a su gran diversidad (ca. 40 spp.), los estudios sobre aspectos demográficos son aún pocos (Sánchez-Velásquez *et al.*, 2016). Para *M. vovidesii*: Gutiérrez (1993) abordó su estructura poblacional, incremento, germinación, mortalidad y vida floral; Ramírez-Bamonde *et al.* (2005) reportan para esta especie su crecimiento y supervivencia bajo diferentes doseles; Corral-Aguirre y Sánchez-Velásquez (2006) estudiaron la remoción y supervivencia de semillas; Sánchez-Velásquez & Pineda-López (2006, 2010) su estructura poblacional, tasa de crecimiento, producción de infrutescencia en condiciones contrastantes y efecto de exclusión de ganado en la dinámica poblacional. Para *M. schiedeana*: Dieringer & Espinosa (1994) han estudiado su ecología reproductiva; Vásquez-Morales y Sánchez-Velásquez (2011) analizaron su supervivencia a diferentes profundidades y remoción de semillas; Vásquez-Morales (2015) estudió su estructura y tasa de crecimiento poblacional; Vásquez-Morales *et al.* (2017) el efecto de disturbio antropogénico sobre los atributos demográficos. Para *M. dealbata*: Pérez (2006) analizó la remoción de semillas y Domínguez (2012) su densidad, estructura y daños a los individuos en condiciones contrastantes.

Pérez (2006) reporta que las semillas de *M. dealbata* sufrieron una mayor remoción en bosques incipientes y viejos comparados con bosques de etapa intermedia y fue mayor en invierno que en verano. Domínguez (2012) halló un mayor número de individuos dañados en sitios perturbados; los más afectados fueron los individuos <1.5 cm de DAP, aunque en su mayoría fue de tipo natural. Hubo diferencias significativas en la densidad entre el sitio conservado y el perturbado; fue mayor en el sitio conservado. Estos estudios son muy importantes, sin embargo, el campo de la demografía es amplia y por lo tanto las líneas de

investigación son también amplias, por ejemplo: dinámica de población, factores de riesgo (como el disturbio por cuestiones naturales y antropogénicas, cambio climático), sus efectos en los atributos demográficos (tasa de crecimiento, reclutamiento, supervivencia, fecundidad, estructura poblacional), aprovechamiento de partes reproductivas y/o vegetativas, entre otros.

En este sentido, en el presente trabajo se decidió abordar los siguientes aspectos demográficos: estructura poblacional, fecundidad, tasa relativa de crecimiento y supervivencia en áreas donde se presentaron tres situaciones ambientales. En uno de los sitios de muestreo, el 9 de marzo de 2016, fuertes rachas de viento provocaron el derribo de la mayoría de los árboles, previo al primer muestreo, en tanto que en una fracción de otros dos sitios, a principios de 2017, hubo aprovechamiento forestal selectivo de *Pinus chiapensis* (además, en uno de ellos ocurre constante remoción de herbáceas por ubicarse a orilla de carretera, como parte de las actividades de mantenimiento de esta). Estas condiciones generaron una buena oportunidad para el estudio del comportamiento demográfico de esta especie en situaciones contrastantes de disturbio.

Las preguntas que se realizaron para este trabajo fueron: 1) ¿Cuál es la estructura poblacional de *M. dealbata*?; 2) ¿Es diferente la estructura de edades entre sitios?; 3) ¿Existe un patrón o tendencia entre el disturbio, el sitio y la categoría de tamaño con relación a los atributos demográficos, particularmente, la tasa de fecundidad, tasa relativa de crecimiento y supervivencia de *M. dealbata*?; 4) ¿Hay algún modelo que explique la fecundidad, la tasa de crecimiento y la supervivencia de *M. dealbata*?

2. OBJETIVOS

Objetivo general

- Contribuir al conocimiento de la demografía de *Magnolia dealbata* Zucc., en la región de El Rincón, Sierra Norte, Oaxaca bajo condiciones de disturbio natural y antropogénico.

Objetivos específicos

- Determinar la estructura poblacional de *Magnolia dealbata* y la variación entre sitios.
- Determinar la relación que guardan el sitio, disturbio natural, disturbio antropogénico y tamaño de plantas con la fecundidad.
- Determinar la relación entre el sitio, disturbio natural, disturbio antropogénico y tamaño de planta con la tasa relativa de crecimiento.
- Determinar la relación del sitio, disturbio natural, disturbio antropogénico y tamaño de planta con la supervivencia.

3. METODOLOGÍA

Especie de estudio

Magnolia dealbata Zucc., es conocida comúnmente en la región de El Rincón, Sierra Norte, Oax., como Yaj sa'a o yaj saa, y en menor grado como yoloxóchitl y cempasúchil. Es una especie de la familia Magnoliaceae, subgénero *Magnolia*, sección *Macrophylla*. Se distribuye en los bosques mesófilos de montaña en altitudes de entre 1600-1900 m (Vázquez-García *et al.*, 2015a, 2016), aunque en El Rincón su área de distribución registrada es a partir de los 1450 m. Se asocia con *Magnolia oaxacensis*, *Pinus chiapensis*, *Quercus laurina*, *Quercus* spp., *Liquidambar styraciflua* y *Clethra* sp., sus poblaciones se confinan en el norte del estado de Oaxaca (Vázquez-García *et al.*, 2015a, 2016).

Magnolia dealbata es un árbol caducifolio de 15-21 m de altura; su corteza externa es de color café parduzca, con cicatrices de las hojas y de las brácteas que envuelven los nuevos brotes; las ramillas jóvenes glaucas con una fina pubescencia (Vázquez-García *et al.*, 2015a; Vázquez-García *et al.*, 2016). Hojas ovadas u oblongas de 38-56(-70) x 15-25(-27) cm, la base de la hoja es cordada y el ápice agudo, margen entero, el haz de color verde y

el envés glauco con una fina pubescencia, nervadura central muy prominente en el envés, peciolo de 5-5.8 cm de largo, estípulas unidas en la parte ventral del peciolo (Hernández, 1980; Vázquez-García *et al.*, 2015a; Vázquez-García *et al.*, 2016).

De acuerdo con lo registrado en este trabajo, *M. dealbata* comienza a florecer a partir de los 2.2 cm de DAP. Su flor es de 30-46 cm de diámetro, presenta tres sépalos de color verde cremoso compacto y cerrado, oblongo-elípticos de 12-13 cm de largo por 3-4 cm de ancho, ápice agudo, base atenuada; 6 pétalos blanco cremosos de 15-24 x 8(-10) cm, ovados a oblongos, gineceo oblongoide, densamente cubierto por los estilos cilíndricos, de color blanco crema, con ápice redondeado a truncado, densos, estambres de 420-430 (Domínguez, 2012; Vázquez-García *et al.*, 2015a; Vázquez-García *et al.*, 2016). Datos obtenidos en campo, muestran que los sépalos pueden tener un ancho de 4.5 cm, mientras que los pétalos llegan a tener un ancho a partir de 5.1 cm. En tres flores colectadas se contó un total de 330, 440 y 620 estambres.

El fruto es un polifolículo de 8-15 x 4.5-6(-8) cm (Hernández, 1980; Vázquez-García *et al.*, 2015a). En 56 frutos colectados se observó una variación de 7-10 cm de largo x 4-6 cm de ancho (Anexo 3). La forma del fruto es ovoide-oblongoide-subcónica, los carpelos de 80-105, con la pared interna densamente pubescentes, pico de los carpelos prominentes, margen dorsal de la valva angosta. Contiene dos semillas por folículo (Hernández, 1980; Vázquez-García *et al.*, 2015a). Las semillas son grandes de 9-11 x 7.1 mm, cubiertas por una sarcotesta rojiza (Pérez, 2006).

Este taxón se considera como una especie de etapa sucesional intermedia, por ser tolerante a la sombra (Pérez, 2006; del Castillo y Blanco, 2007), aunque Domínguez (2012) la considera como de etapa sucesional temprana por hallar una mayor densidad en ambiente perturbado que en ambiente conservado. Tiene la facilidad producir rebrotes después de ser cortado o dañado. Cuando menos en el municipio de Juquila Vijanos, esta especie no se encuentra en peligro de extinción (Domínguez, 2012).



Figura 1. *Magnolia dealbata*: a) árbol, b) plántula, c) fruto, d) semillas, e) flor, f) tronco.

Área de estudio

El estudio se desarrolló en los municipios de San Juan Yaeé y Santiago Lalopa, ubicados en la subregión conocida como El Rincón, Sierra Norte, Oaxaca; entre los paralelos

17°22'11" y 17°26'55" de latitud Norte y 96°13'56" y 96°18'09" de longitud Oeste (Figura 2). La altitud varía entre 1000 y 2000 m, aunque el estudio se desarrolló en zonas superiores a los 1600 m (Cuadro 2).

El clima es semicálido húmedo con lluvias en verano y semicálido húmedo con lluvias todo el año (INEGI, 2009). La precipitación total promedio anual es de 2591.8 mm, con una temperatura promedio anual de 18.5°C (SMN, 2010). La topografía es usualmente accidentada, los suelos se sustentan sobre un lecho de esquistos del mesozoico, el régimen de humedad del suelo es údico; los suelos de las áreas boscosas son clasificados como inceptisoles y en los campos de cultivo como entisoles; son suelos ácidos, ricos en carbono orgánico y nitrógeno total, con altos niveles de aluminio intercambiable pero con baja concentración e intercambio de bases catiónicas y fósforo disponible para las plantas (Bautista-Cruz y del Castillo, 2005). Los valores de pH promedio registrados oscilan de 3.5 en el bosque mesófilo de montaña a 5.25 en áreas de cultivo de maíz y café (Piñón, 2009).

El área está cubierta por bosque mesófilo de montaña en diferentes estados sucesionales. Entre las especies sobresalientes se encuentran: en el estrato medio y superior *Pinus chiapensis*, *Quercus* spp., *Liquidambar styraciflua*, *Hedyosmum mexicanum*, *Clethra mexicana*, *Clusia* sp.; en el estrato herbáceo se puede encontrar especies de las familias *Arecaceae* (*Chamaedorea* sp.), *Asteraceae*, *Melastomataceae* (*Myconia* sp.), *Phytolacaceae*, *Poaceae*, *Rubiaceae* y *Smilacaceae* (Pérez, 2006; del Castillo & Blanco-Macías, 2007), entre otras. Algunas zonas, aunque en muy baja intensidad presentan disturbios frecuentes, ya sea por causas naturales o antropogénicas.

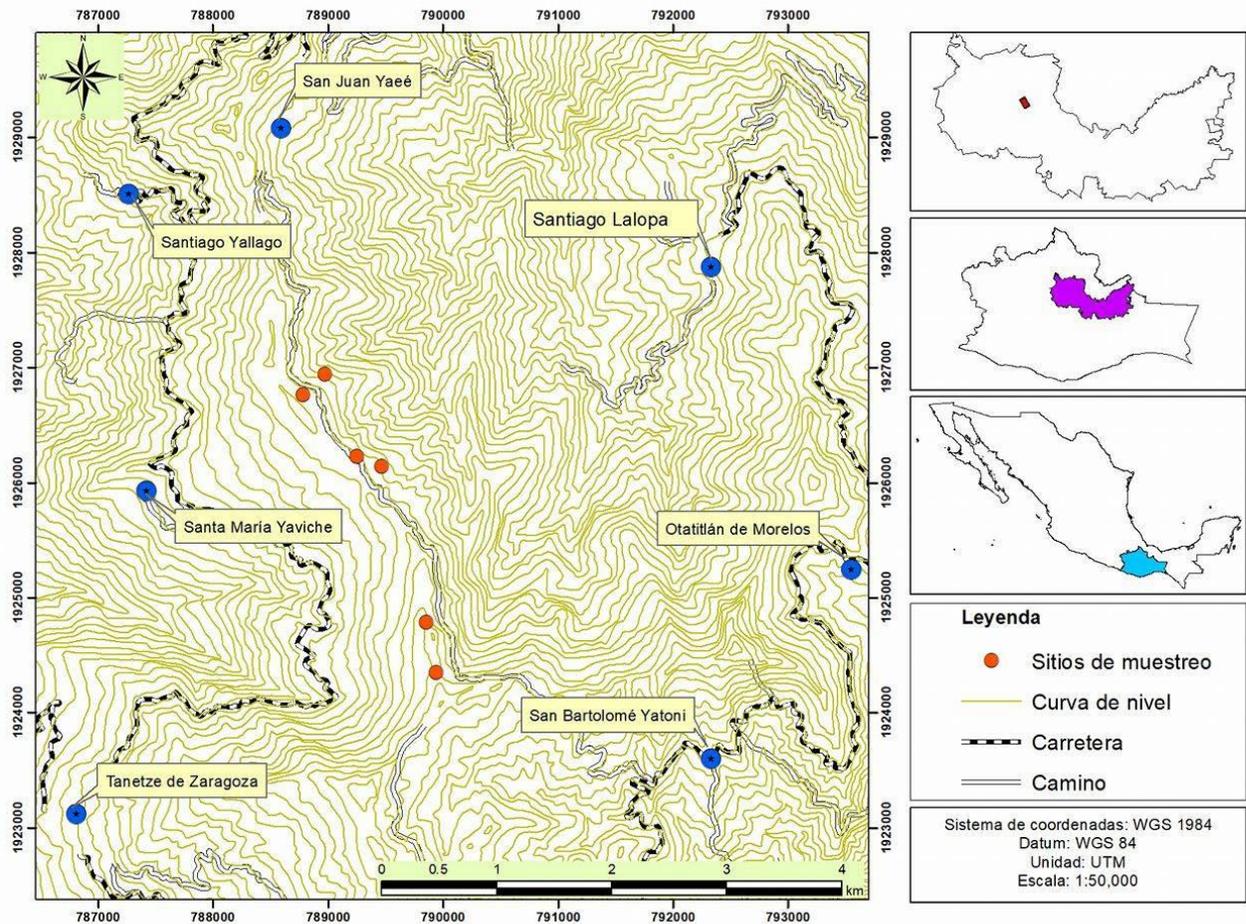


Figura 2. Macro y microlocalización de los sitios de muestreo de *Magnolia dealbata* en El Rincón, Sierra Norte, Oaxaca.

El disturbio natural se debe básicamente por la caída de árboles viejos y secos o por acciones del viento. Esto último fue evidente en un sitio de muestreo ubicado en la cima de la montaña identificado como sitio 5, donde, el 9 de marzo de 2016, ocurrieron fuertes vientos que derribaron la mayor parte de la vegetación arbórea y arbustiva, previo a la primera evaluación (Figura 3). El disturbio antropogénica se debe principalmente por la obtención de madera (de *Pinus chiapensis*) para su uso en la construcción (Piñón, 2009), además de extracción de leña principalmente de encino (*Quercus* spp., obs. pers.). Para la segunda evaluación (2017), en una fracción de los sitios 1 y 4 se observó aprovechamiento selectivo de *P. chiapensis* sin haberse realizado aún la limpieza de los residuos de aprovechamiento. El sitio 1 se ubicó a orilla de carretera, donde el disturbio antropogénico

es evidente por la constante roza y el aprovechamiento de la flor de magnolia también es más común.



Figura 3. Condiciones observadas en el sitio 5 previo al primer muestreo (2016).

Métodos de campo

Previo consentimiento de las autoridades de las comunidades de Santa María Lachichina, San Juan Yaeé, Santiago Lalopa, Otatitlán de Morelos y San Bartolomé Yatoni, se realizaron aproximadamente 20 encuestas en cada comunidad a la población adulta (preferentemente mayores de 30 años) que labora en el campo (Anexo 1). Esto fue para conocer el nombre de los parajes donde se ubica la especie de interés y otros aspectos relacionados con su fenología y usos (Anexo 2). Este sector de la población se consideró como la que mejor información podía proporcionar.

Con la información recabada en las encuestas y con el apoyo de un guía de cada una de las comunidades se realizaron recorridos de prospección para identificar las áreas de distribución de *M. dealbata*. Se georreferenciaron los individuos hallados para posteriormente poder mapearlos. Una vez elaborada la cartografía se localizaron las zonas de mayor densidad y se establecieron los sitios de muestreo. Se hallaron un total de seis puntos de mayor densidad en los cuales se delimitaron los sitios hasta donde la distribución comenzó a ser más dispersa, procurando obtener una muestra lo suficientemente grande para lograr mayor fiabilidad en los análisis y evitar hacer estimaciones a partir de pocos individuos (Picó, 2002). Los sitios fueron de forma rectangular, de dimensiones variables (Cuadro 2) en función de la densidad; en las áreas de menor densidad se incrementó la

superficie de muestreo a fin de obtener muestras de similar número de árboles en todos los sitios.

Cuadro 2. Caracterización de los sitios de muestreo con presencia de *Magnolia dealbata* en El Rincón, Sierra Norte, Oax.

Sitio	Paraje	Altitud (msnm)	Exposición	Área (m ²)	Disturbio 2016	Disturbio 2017
1	Lhachi gubi	1710	NE	10400	DA*	DA*
2	Monte Cristo	1760	NNE	4245	SD**	SD**
3	Xubu dinaj	1620	N	10685	SD**	SD**
4	Lhachi gubi	1680	N	2760	SD**	DA*
5	Las tres cruces	1890	W	4275	DN***	DN***
6	Las tres cruces	1910	NW y N	3220	SD**	SD**

*Disturbio antropogénico; **Sin disturbio; ***Disturbio natural

En cada sitio se realizó un censo en 2016 y otro en 2017 durante el periodo de febrero-abril, dentro del cual ocurre la floración y así poder conocer la producción de flores y con esto inferir la fecundidad, dada la relación positiva entre estas variables (Elzinga *et al.*, 2001, citado por Godínez-Álvarez *et al.*, 2008). En cada sitio de muestreo cada año se registró, para los individuos ≥ 1.5 m de altura, el diámetro a la altura del pecho (DAP); para los que presentaron bifurcaciones antes de 1.3 m y fueron ≥ 1.5 m de altura se consideró la media cuadrática, definida como la raíz cuadrada de la suma de los cuadrados del DAP de cada rebrote. Se usó la media cuadrática por ser una medida convencional en el ámbito forestal (Curtis & Marshall, 2000). Se marcó la altura de medición mediante un corte horizontal de la corteza para su posterior remediación y se contó el número de flores. Para los individuos < 1.5 m se registró su altura total; los que presentaron dos o más rebrotes se consideró únicamente la altura del más alto. Para todos los ejemplares se registró su ubicación geográfica en coordenadas UTM con una precisión de aproximadamente 3 m, se les colocó también una etiqueta con láminas de aluminio.

Para los fines de este estudio se clasificó el disturbio en tres niveles de acuerdo con la intensidad de los efectos sobre la vegetación. Así, se definieron como sitios sin disturbio o conservados a aquellos que no mostraron evidencia de daño reciente a la vegetación o el grado de intervención es mínimo casi imperceptible (intensidad de disturbio baja); con disturbio intenso a la condición observada en el sitio 5, donde el disturbio natural derribó la mayoría de los árboles y, con disturbio intermedio a los sitios que mostraron afectaciones

evidentes por actividades humanas como extracción de madera o flores y cuya intensidad de disturbio no fue tan alta como la observada en el sitio afectado por disturbio natural.

Análisis de datos

Densidad y estructura poblacional

La densidad definida como el número de individuos por unidad de superficie, se estimó para cada sitio de muestreo y años de estudio con el número de individuos por cada mil metros cuadrados. La población registrada se clasificó en cinco categorías de tamaño en función de la variación de tamaños obtenidos en campo y con base en la clasificación de Sánchez-Velásquez y Pineda-López (2006): 1) <1.50 m de altura; 2) >0 - <5 cm de DAP; 3) 5 - <10 cm de DAP; 4) 10 - <15 cm de DAP; 5) ≥ 15 cm de DAP.

Se determinó la diferencia entre años (2016 y 2017); categoría de tamaño (cinco categorías); disturbio y, sitio en la densidad poblacional de *Magnolia dealbata* a través de análisis de varianza. El disturbio se codificó de la siguiente manera en función de su intensidad: sin disturbio o conservado=-1, con disturbio antropogénico o intensidad media=0 y con disturbio natural o intensidad alta=1) Se realizaron pruebas post hoc de Tukey con un intervalo de confianza del 95% para conocer entre que medias específicas es significativa la diferencia. La prueba compara los pares de medias (Ochoa, 2001).

Mediante el coeficiente de Gini se determinó el grado de heterogeneidad en la densidad entre sitios por año. Este coeficiente toma valores entre 0 y 1, donde 0 es la homogeneidad plena y 1 es la heterogeneidad total. El cálculo del coeficiente se estima con la fórmula de Brow (Arbeletche y Carballo, 2008):

$$G = \left| 1 - \sum_{k=0}^{k=n-1} (X_{k+1} - X_k)(Y_{k+1} + Y_k) \right| \quad \text{donde}$$

G es el coeficiente de Gini; X es la proporción acumulada de las poblaciones y, Y es la proporción acumulada de densidad.

Fecundidad

Mediante análisis multivariado se analizó la relación entre el número de flores por individuo (variable dependiente) como un estimador de la fecundidad con el sitio, tiempo, disturbio, tamaño y las diferentes combinaciones de éstos como variables independientes. El tiempo

fue definido por los periodos de evaluación: 2016 y 2017. El disturbio y tamaño se consideró su componente lineal y cuadrático. El disturbio se codificó de la siguiente manera en función de su intensidad: sin disturbio o conservado=-1, con disturbio antropogénico o intensidad media=0 y con disturbio natural o intensidad alta=1) y su componente cuadrático como 1, -2 y 1, respectivamente. El componente cuadrático del tamaño se definió como: $(\bar{X}-X_i)^2$, donde X_i es la altura de las plántulas y DAP para los individuos restantes y \bar{X} es el promedio en altura y DAP, respectivamente.

Cuadro 3. Modelos candidatos de tipo binomial negativo y binomial negativo inflado con ceros empleados.

Modelo	Variables del modelo
M1	Sitio + Tamaño_L ¹ + Año
M2	Sitio
M3	Sitio + Disturbio_Q ²
M4	Sitio + Año
M5	Sitio + Año + Sitio*Año
M6	Sitio + Tamaño_L
M7	Sitio + Tamaño_L + Sitio*Tamaño_L
M8	Sitio + Tamaño_Q
M9	Sitio + Tamaño_Q + Sitio*Tamaño_Q
M10	Sitio + Tamaño_L + Tamaño_Q + Año
M11	Disturbio_L
M12	Disturbio_L + Año
M13	Disturbio_L + Año + DisturbioL*Año
M14	Disturbio_L + Tamaño_L
M15	Disturbio_L + Tamaño_L + DisturbioL*Tamaño_L
M16	Disturbio_L + Tamaño_Q
M17	Disturbio_L + Tamaño_Q + DisturbioL*Tamaño_Q
M18	Disturbio_L + Año + Tamaño_L
M19	Año
M20	Año + Tamaño_L
M21	Año + Tamaño_L + Año*Tamaño_L
M22	Año + Tamaño_Q
M23	Año + Tamaño_Q + Año* Tamaño_Q
M24	Tamaño_L
M25	Tamaño_Q

L¹ componente lineal; Q² componente cuadrático

Al ser el número de flores una variable discreta, con sobredispersión de los datos y un exceso de ceros, se generaron modelos con distribución discreta de tipo binomial negativo inflado por ceros (Alcaide, 2015). También se analizaron modelos binomial negativo para comparar y determinar si efectivamente el modelo binomial negativo inflado por ceros era mejor. De los modelos creados con las diferentes combinaciones e interacciones de las variables consideradas, 25 fueron los que se ajustaron a los tipos binomial negativo inflado con ceros y binomial negativo tradicional. Para determinar el modelo de mejor ajuste se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC). Posteriormente, a través del estadístico de Vuong se determinó el tipo de modelo de mejor predicción (Vives, 2002; Montero-Granados *et al.*, 2005).

Aun cuando los modelos son elegidos cuidadosamente, después de ajustarlos a los datos los resultados pueden ser insatisfactorios (Alcaide, 2015). La distribución de los residuos de Pearson con los valores ajustados es un instrumento útil (Peter & Smyth), por lo que se graficaron los residuos de Pearson del modelo de mejor ajuste para conocer su distribución. Si se distribuyen alrededor de cero quiere decir que el modelo se ajusta a los datos, en caso contrario, significa que no se ajusta (Seoane *et al.*, 2014).

Los análisis se realizaron en el programa RStudio versión 3.4.4 con el uso de los paquetes: MASS para los modelos binomial negativo y pscl para los modelos binomial negativo inflado con ceros (www.rstudio.com).

Tasa relativa de crecimiento

La tasa relativa de crecimiento (TRC) es el incremento en biomasa o tamaño por unidad de biomasa o tamaño en un tiempo determinado (Villar *et al.*, 2008; Guan *et al.*, 2008). La TRC ha sido el método más común para medir y comparar el potencial de crecimiento intrínseco de las especies (Hunt & Cornelissen *et al.*, 1997; Turnbull *et al.*, 2008). La TRC es un comparativo del crecimiento de un organismo independiente de la escala del organismo (Hunt & Cornelissen *et al.*, 1997). Por lo anterior, de manera similar a como se analizó la fecundidad se exploró la relación de la TRC individual con el sitio, disturbio y el tamaño, estos dos últimos en su componente lineal y cuadrático, así como la suma de las diferentes combinaciones de las variables y de sus interacciones para determinar el mejor modelo que explique la TRC. El componente cuadrático del disturbio y tamaño fue definido como en la sección anterior. Se generaron modelos de tipo lineal con las diferentes combinaciones e

interacciones de las variables referidas. Un total de 18 modelos tuvieron un buen ajuste (Cuadro 4) y a partir de ellos se eligió el mejor con base en el valor de AIC.

Previo a la generación de los modelos se determinó la tasa relativa de crecimiento en altura (TRC_H) para cada uno de los individuos <1.5 m de altura y la tasa relativa de crecimiento en diámetro a la altura de pecho (TRC_{DAP}) para cada uno de los individuos ≥1.5 m de altura a través de la fórmula (Cornelissen *et al.*, 1996):

$$TRC = \frac{\ln X_2 - \ln X_1}{t_2 - t_1},$$

Donde X es la altura para las plántulas (<1.5 m) y el DAP para los demás individuos, t es fecha de la primera (1) y segunda (2) evaluación.

Cuadro 4. Modelos candidatos de tipo lineal empleados para la TRC.

Modelo	Variables del modelo
M1	Sitio
M2	Sitio + Altura_Q
M3	Sitio + Altura_L
M4	Sitio + Altura_L + Altura_Q
M5	Sitio + Disturbio_L
M6	Sitio + Disturbio_L + Altura_L
M7	Sitio + Disturbio_L + Altura_Q
M8	Sitio + Disturbio_L + Altura_L + Altura_Q
M9	Disturbio_L + Altura_L
M10	Disturbio_L + Altura_Q
M11	Disturbio + Altura_L + Altura_Q
M12	Altura_L
M13	Altura_L + Altura_Q
M14	Altura_Q
M15	Sitio + Altura_Q + Sitio*Altura_Q
M16	Sitio + Altura_L + Sitio*Altura_L
M17	Disturbio_L + Altura_L + Disturbio_L*Altura_L
M18	Disturbio_L + Altura_Q + Disturbio_L*Altura_Q

L¹ Componente lineal; Q² componente cuadrático

Los análisis se realizaron con el paquete básico de RStudio versión 3.4.4.

Supervivencia

La supervivencia de las especies forestales es crucial para su manejo (Uriarte *et al.*, 2004; Potvin & Gotelli, 2008). En este sentido se analizó la relación de la supervivencia de cada

individuo con el sitio, disturbio y altura (las dos últimas en su componente lineal y cuadrático). El disturbio quedó codificado como se refirió en el análisis de fecundidad. El componente cuadrático de la altura se definió como: $(\bar{H}-H_i)^2$, donde H_i es la altura individual y \bar{H} es el promedio de las alturas. Los modelos desarrollados fueron de tipo binomial. Se realizaron regresiones de tipo logístico.

La regresión logística es la forma más común para analizar datos binarios. Donde la distribución de Y es especificada por $g(Y=1)=\pi_i$ la probabilidad de sucesos y $g(Y=0)=1-\pi_i$ la probabilidad de falla. El modelo de regresión logístico utiliza la función de enlace logit, la cual está definida como (Agresti, 2007):

$$\text{logit}(\pi_i) = \log\left(\frac{\pi_i}{1-\pi_i}\right) = \sum_{j=1}^p \beta_j X_{ij}$$

Esta función de enlace es apropiada cuando π_i se encuentra entre 0 y 1 como una probabilidad (Agresti, 2007). Los coeficientes del modelo β_1, \dots, β_p son estimados por el método de máxima verosimilitud.

Cuadro 5. Modelos candidatos de tipo binomial usados para la supervivencia.

Modelo	Variabes del modelo
M1	Sitio + Disturbio_L
M2	Sitio + Disturbio_Q
M3	Sitio + Altura_L
M4	Sitio + Altura_Q
M5	Sitio + Altura_L + Sitio*Altura_L
M6	Sitio + HQ + Sitio*HQ
M7	Sitio + Disturbio+ Altura_L
M8	Disturbio + Altura_L
M9	Disturbio + Altura_L + Disturbio* Altura_L
M10	Disturbio + Altura_L + Altura_Q
M11	Disturbio_Q
M12	Disturbio_L
M13	Disturbio_L + Altura_Q
M14	Altura_L
M15	Altura_L + Altura_Q
M16	Sitio + Disturbio + Altura_L + Altura_Q

L¹ Componente lineal; Q² componente cuadrático

En los análisis se omitió el sitio 5 donde se registró el disturbio intenso al no haber registrado mortalidad para evitar sesgos. Esta situación se debió básicamente a que en principio se

tuvieron muchos datos perdidos por la alta regeneración en respuesta a la apertura del dosel, lo cual dificultó hallar las plantas registradas en el primer periodo. Sólo fue posible encontrar plantas vivas, aunque esto no indica que no exista mortalidad. La decisión de omitir el sitio fue porque el modelo de regresión logístico utiliza el logaritmo y cero no tiene logaritmo. De los modelos creados con las combinaciones posibles e interacciones de las variables independientes consideradas, solo 13 se ajustaron (Cuadro 5). Se determinó el mejor modelo de estos 13 con base en el valor de AIC.

Se trazó también la curva ROC (característica operativa del receptor, por sus siglas en inglés) y se calculó el AUC (área bajo la curva, por sus siglas en inglés) como medida de la capacidad predictiva típica para un clasificador binario (Alice, 2015). La curva ROC permite determinar el punto en que se alcanza la sensibilidad y la especificidad más alta (Cerde y Cifuentes, 2012). La sensibilidad es la probabilidad de clasificar adecuadamente un individuo sobreviviente, lo que se le conoce como verdadero positivo. La especificidad es la probabilidad de clasificar como sobreviviente a un individuo muerto, a esto se le conoce como falso positivo (Cerde y Cifuentes, 2012). Entre más cerca de la coordenada (0,1) del espacio ROC se encuentre la curva, mejor será la predicción y entre más cerca de la diagonal se encuentre, la predicción tiende a ser totalmente aleatoria (Concejero, 2004).

El indicador más utilizado para la curva ROC es el AUC (Concejero, 2004). El AUC indica que tan bueno es el modelo para distinguir los sobrevivientes de los muertos a lo largo de puntos de corte posibles definidos por la curva ROC. No existe un consenso en un valor de AUC que permita considerar un modelo como capaz de discriminar. Sin embargo, un valor cercano a 1 indica que el ajuste del modelo es bastante bueno y un valor cercano a 0.5 indica que el ajuste es más inadecuado (Cerde y Cifuentes, 2012).

Los análisis se realizaron con el paquete básico del software RStudio versión 3.4.4. Para el análisis de la curva ROC se utilizó el paquete ROCR.

4. RESULTADOS

Densidad

La densidad poblacional registrada fue significativamente diferente entre los dos periodos de evaluación ($F=4.757$, $p<0.05$). La densidad en 2017 fue mayor en todos los sitios comparado con 2016. El mayor incremento se registró en el sitio con disturbio alto (sitio 5); los sitios más conservados presentaron un incremento intermedio; los sitios con disturbio intermedio registraron los menores incrementos (Cuadro 7). La densidad entre sitios fue más heterogénea en 2016 (coeficiente de Gini= 0.44) que en 2017 (coeficiente de Gini=0.26)

Las categorías de tamaño mostraron diferencias significativas en la densidad cuando se analizaron los dos años en conjunto ($F=23.65$, $p<0.001$). La categoría donde agrupa los individuos <1.5 m de altura se diferenció significativamente del resto de las categorías (Tukey, $p<0.001$). Al analizarse por separado, en la categoría donde se agrupan las plántulas (<1.5 m de altura) se diferenció significativamente del resto (Tukey, $p<0.05$) en los dos periodo.

Cuadro 6. Análisis de tabla de varianza en la densidad poblacional de *M. dealbata*.

Variable	g.l.	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	Valor de F	Significancia
Año	1	1174.5	1174.5	4.757	3.46E-02*
Cat_tamaño	4	23356.2	5839.0	23.650	6.21E-11***
Disturbio 1	1	138.2	138.2	0.560	4.57E-01
Disturbio 2	1	22.3	22.3	0.090	7.65E-01
Sitio	3	3220.7	1073.6	4.348	8.56E-02**

Cuadro 7. Densidad media de plantas de *M. dealbata* por sitio en los dos periodos de evaluación.

Sitio	2016	2017
	Plantas/1000 m ²	Plantas/1000 m ²
1	9.90	15.10
2	33.69	93.29
3	30.60	67.48
4	113.77	153.62
5	8.42	87.89
6	64.60	108.07

Entre sitios hubo diferencias significativas en la densidad cuando se analizaron los dos años en conjunto ($F=4.348$, $p<0.01$). Se hallaron diferencias significativas entre los sitios con disturbio intermedio (1 y 4) (Tukey, $p<0.01$). Sin embargo, cuando se analizó la densidad por año, tanto para el primero como para el segundo no hubo diferencias significativas entre sitios. Los niveles de disturbio tampoco mostraron diferencias significativas en la densidad.

Estructura poblacional

En los dos periodos de estudio en los diversos sitios, la estructura de tamaños mostró una tendencia a disminuir el número de individuos al incrementar el tamaño, la cual se le conoce como curva de tipo J invertida (Figura 4). Dos de los tres sitios más conservados (3 y 6) mostraron una clara tendencia del tipo J invertida en los dos periodos de evaluación. Los sitios con disturbio intermedio y uno sin disturbio, aunque también mostraron una tendencia a disminuir el número de individuos al incrementar el tamaño la tendencia fue cercano a una recta más que a una J invertida.

El sitio con disturbio intenso (5) en el primer año se registró un número bajo de individuos y fue más o menos similar para las diferentes categorías por lo que no se puede observar una tendencia de la curva. Lo anterior se atribuye básicamente al disturbio, el cual derribó la mayoría de los árboles y arbustos, los que a su vez, al caer sobre las plantas de menor porte les provocaron graves daños e incluso la muerte. Los árboles juveniles y adultos, aún tras sufrir daño alguno, ante la capacidad de la especie de emitir rebrotes, muchos sobrevivieron. Para el segundo periodo, ante el alto reclutamiento toma la forma J invertida.

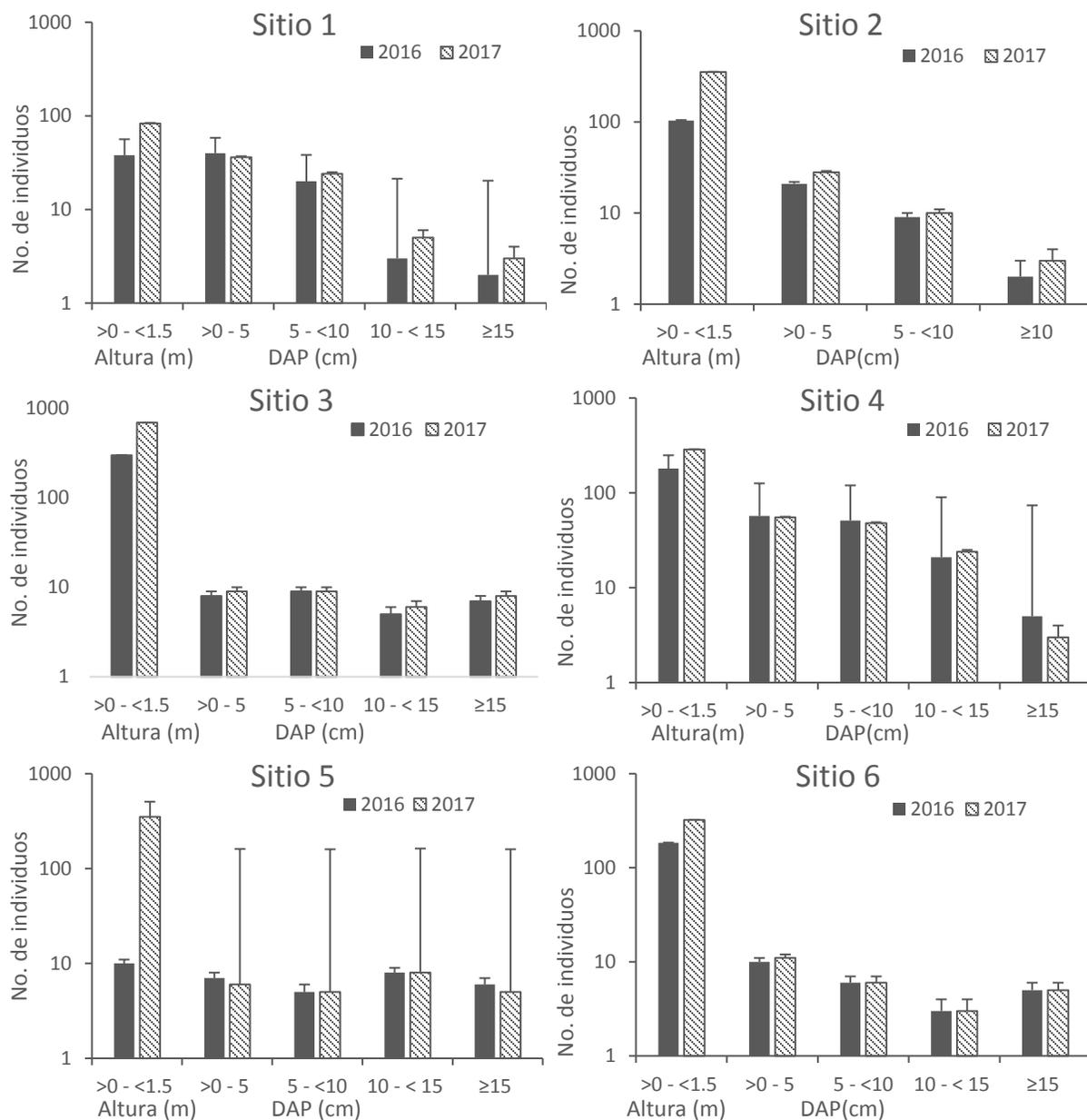


Figura 4. Número de individuos en escala logarítmica clasificadas por categoría de tamaños por sitio de muestreo y su desviación estándar. A la derecha se encuentran los sitios sin disturbio (sitio 2, 3 y 6) y a la izquierda los sitios con disturbio antropogénico (sitios 1 y 4) y natural (sitio 5).

Fecundidad

En los dos años de muestreo en los seis sitios establecidos, el registro de individuos no reproductivos (0) fue superior a los individuos reproductivos (≥ 1) (Figura 5). En todos los sitios, la mayoría de los individuos fecundos presentaron una baja producción de flores.

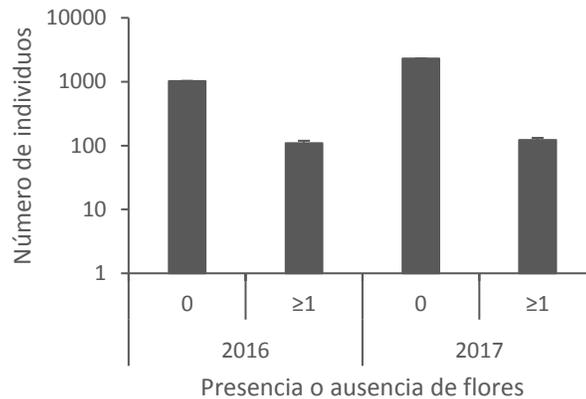


Figura 5. Número de individuos fecundos (≥ 1 flores) y no fecundos (0 flores) de los seis sitios de muestreo en conjunto en escala logarítmica para los periodos de evaluación 2016 y 2017.

En el análisis de los modelos candidatos, el de mejor ajuste con base en el valor de AIC fue el M1 definido por la suma de las variables sitio, tamaño en su componente lineal y año (Cuadro 8). El disturbio no mostró efecto sobre la fecundidad. El modelo se sometió a la prueba de Vuong para determinar si en efecto el modelo inflado por ceros es mejor al modelo binomial negativo. La prueba de Vuong probó un mejor ajuste del modelo binomial negativo inflado por ceros sobre el modelo binomial negativo tradicional ($Z=8.28$, $p<0.001$).

El modelo inflado por ceros se analiza en dos partes: la parte cero inflado (binomial) y la parte de conteo (binomial negativo). Los valores de los parámetros estimados, el error estándar y la significancia del modelo de mejor ajuste se presentan en la Cuadro 9.

En el análisis de la parte binomial del modelo, el registro de árboles no reproductivos por cuestiones ajenas a la propia naturaleza del individuo (falsos ceros, ceros extra o no estructurales obtenidos por haber muestreado antes o después de la floración, haber cometido un error en el muestreo como no haber detectado la presencia de la flor, entre otros motivos) se relacionó significativamente con el sitio y en el tamaño. Los sitios 1, 2 y 4 mostraron relaciones positivas significativas con la fecundidad ($p<0.05$). Esto sugiere que en estos sitios es más probable que se hayan registrado árboles no reproductivos producto

de algún error de muestreo. El tamaño en su componente lineal mostró una relación negativa altamente significativa ($p < 0.001$), esto es, la probabilidad de registrar árboles no reproductivos por errores de muestreo disminuye en la medida en que aumenta el tamaño del árbol (Cuadro 9).

Cuadro 8. Valores de AIC de los modelos candidatos para la fecundidad (modelo binomial negativo cero inflado, ZINB).

Modelo	AIC ZINB	Modelo	AIC ZINB
M1	1719.366	M14	1811.365
M2	2847.341	M15	1818.062
M3	2849.335	M16	2209.872
M4	2824.179	M17	2203.349
M5	2799.518	M18	1805.332
M6	1725.397	M19	2971.371
M7	1731.113	M20	1815.910
M8	2122.277	M21	1818.564
M9	2106.669	M22	2019.119
M10	1722.207	M23	1973.077
M11	2988.872	M24	1824.382
M12	2976.473	M25	2234.223
M13	2935.086		

En la parte de conteo del modelo, el sitio, el tamaño en su componente lineal y el año revelaron una relación significativa en el número de flores producidos por individuo (Cuadro 9). Tres de los sitios mostraron relaciones significativas ($p < 0.01$). En los sitios 3 y 4 la probabilidad de registrar una alta producción de flores por individuo es baja. En contraparte, el sitio 6 la probabilidad de registrar una mayor producción de flores es alta. La probabilidad de registrar una alta producción de flores aumenta en la medida que incrementa el tamaño de un individuo ($p < 0.001$). En el año 2017 la probabilidad de registrar una alta fecundidad fue mayor sobre el 2016 ($p < 0.05$).

En la primera evaluación la producción promedio por planta fue de cinco flores, mientras en la segunda evaluación el valor promedio fue de ocho flores por individuo. El incremento en el promedio puede deberse a que en el segundo año en la mayoría de los sitios incrementó el número de individuos con producción de flores (Cuadro 10).

Cuadro 9. Parámetros estimados, error estándar (EE) y significancia del modelo binomial negativo inflado con ceros de mejor ajuste.

Parámetro	Estimación	EE	Significancia
<i>Conteo (binomial negativo)</i>			
Intercepto	0.276	0.222	2.15E-01
Sitio2	0.070	0.304	8.17E-01
Sitio3	-0.753	0.250	2.60E-03**
Sitio4	-1.111	0.202	4.00E-08***
Sitio5	0.232	0.242	3.37E-01
Sitio6	0.788	0.265	2.98E-03**
Tamaño L ¹	0.111	0.017	4.92E-11***
Año 2017	0.302	0.143	3.49E-02*
<i>Cero inflado (binomial)</i>			
Intercepto	5.513	0.837	4.48E-11***
Sitio2	2.112	0.889	1.75E-02*
Sitio3	0.109	0.877	9.01E-01
Sitio4	2.320	0.706	1.02E-03**
Sitio5	-1.097	0.855	1.99E-01
Sitio6	1.285	1.003	2.00E-01
Tamaño L	-1.192	0.183	7.40E-11***
Año	-0.919	0.528	8.19E-02

Valor de P ***0.001 **0.01 *0.05; L¹ componente lineal

Cuadro 10. Número de individuos fecundos y producción de flores promedio por sitio por año registrado en los individuos fecundos.

Sitio	No. individuos	Flores 2016	No. individuos	Flores 2017
1	25	5.6	31	4.8
2	7	3.6	9	9.4
3	15	3.4	19	7.1
4	34	3.4	34	2.9
5	15	5.9	15	17.5
6	13	11.0	14	18.3

Al analizar los residuos de Pearson, se observó que estos se distribuyen alrededor de cero. Esto significa que el modelo sí se ajustó a los datos (Figura 6).

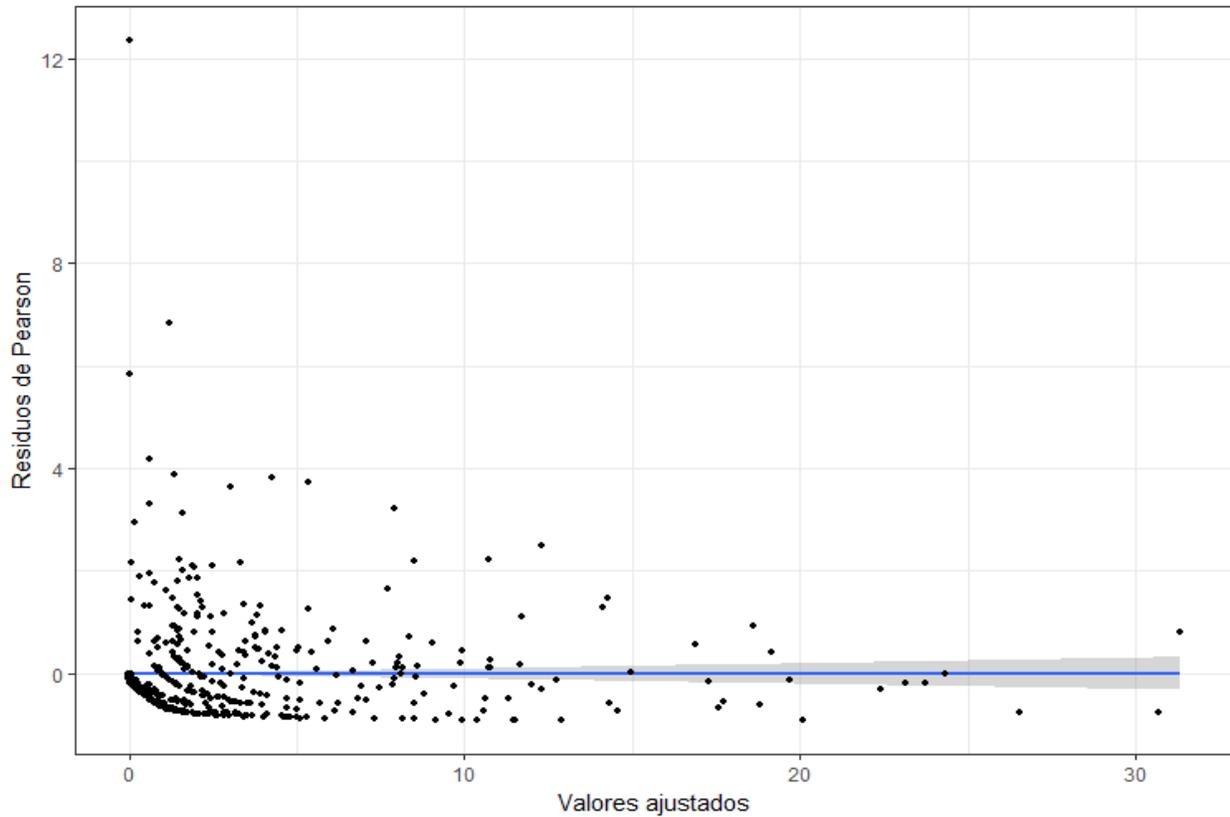


Figura 6. Diagrama de residuos de Pearson frente a los valores ajustados con la línea de regresión al 95% de confianza.

Tasa relativa de crecimiento

En el análisis de regresión, de los 18 modelos candidatos de tipo lineal que pudieran explicar la TRC, de acuerdo con el valor de AIC, el modelo M8 definido por las variables sitio, disturbio y tamaño en sus componentes lineal y cuadrático (Cuadro 12) fue el de mejor ajuste (Cuadro 11).

Cuadro 11. Valores de AIC de los modelos candidatos para la TRC.

Modelo	AIC	Modelo	AIC
M1	-11547.18	M10	-11493.41
M2	-11559.03	M11	-11587.73
M3	-11587.19	M12	-11540.49
M4	-11608.92	M13	-11585.60
M5	-11547.10	M14	-11494.07
M6	-11588.53	M15	-11561.50
M7	-11559.73	M16	-11587.72
M8	-11609.97	M17	-11541.23
M9	-11543.23	M18	-11490.10

Se hallaron diferencias significativas en la TRC entre sitios y alturas en sus componentes lineal y cuadrático ($p < 0.001$). Hubo efecto de sitio en la TRC. La relación del sitio con la TRC fue positiva y significativa ($p < 0.001$), excepto el sitio donde el impacto por disturbio fue alto (sitio 5). El nivel de disturbio tampoco mostró relación significativa con la TRC. La altura en su componente cuadrático se relacionó positivamente, mientras en su componente lineal se relacionó negativamente, es decir, TRC disminuyó significativamente al aumentar el tamaño de la planta (Cuadro 12).

Cuadro 12. Coeficientes, error estándar (EE) y significancia del modelo ajustado para la tasa relativa de crecimiento como variable de respuesta.

Parámetro	Estimación	EE	Significancia
Intercepto	1.37E-04	2.47E-04	4.27E-02*
Sitio 2	2.60E-04	1.18E-04	3.01E-02*
Sitio 3	5.85E-04	1.07E-04	5.91E-07***
Sitio 4	4.58E-04	1.03E-04	1.72E-05***
Sitio 5	-1.88E-04	5.22E-04	7.66E-01
Sitio 6	4.71E-04	1.13E-04	2.93E-04***
Disturbio	7.78E-04	3.73E-04	8.20E-02
Altura_L ¹	-1.45E-04	1.98E-05	6.27E-13***
Altura_Q ²	1.38E-05	2.85E-06	1.44E-06***
AIC	-11609.97		

L¹ componente lineal; Q² componente cuadrático; valor de P ***0.001, **0.01, *0.05

Se realizó también una prueba de Tukey para determinar las diferencias entre sitios. Hubo diferencias significativas del sitio 1 con los demás sitios, al igual que el sitio 2 de los sitios 3 y 6, así como el sitio 3 del 4 ($p < 0.05$).

Supervivencia

De los 13 modelos de regresión logística candidatos, el de mejor ajuste fue el modelo M6 definido por las variables sitio y altura como variable continua al presentar el menor valor de AIC (Cuadro 13). Los resultados del modelo mostraron relaciones significativas entre los sitios y altura en la supervivencia ($p < 0.05$; Cuadro 14). Los sitios con disturbio intermedio (1 y 4) fueron los que mostraron relaciones positivas significativas con la supervivencia. Por su parte, la altura mostró una relación positiva con la supervivencia, esto es, a mayor altura la capacidad de supervivencia de las plantas tiende a incrementarse.

Cuadro 13. Valores de AIC de los modelos candidatos para supervivencia.

Modelo	AIC	Modelo	AIC
M1	453.535	M8	451.179
M2	458.948	M9	449.071
M3	445.783	M10	447.701
M4	454.106	M11	446.089
M5	445.127	M12	449.952
M6	442.130	M13	453.952
M7	447.179		

Cuadro 14. Coeficientes, error estándar (EE) y significancia del modelo ajustado para la supervivencia como variable de respuesta.

Parámetro	Estimación	EE	Significancia
Intercepto	1.9873	0.4810	3.61E-05***
Sitio 2	0.1066	0.5457	8.45E-01
Sitio 3	0.4869	0.5154	3.45E-01
Sitio 4	1.4311	0.6044	1.79E-02*
Sitio 6	0.3884	0.5417	4.73E-01
Altura	0.2891	0.1169	1.34E-02*
AIC	444.132		

Cat._tam. L¹: categoría de tamaño en su componente lineal; valor de P ***0.001 *0.05

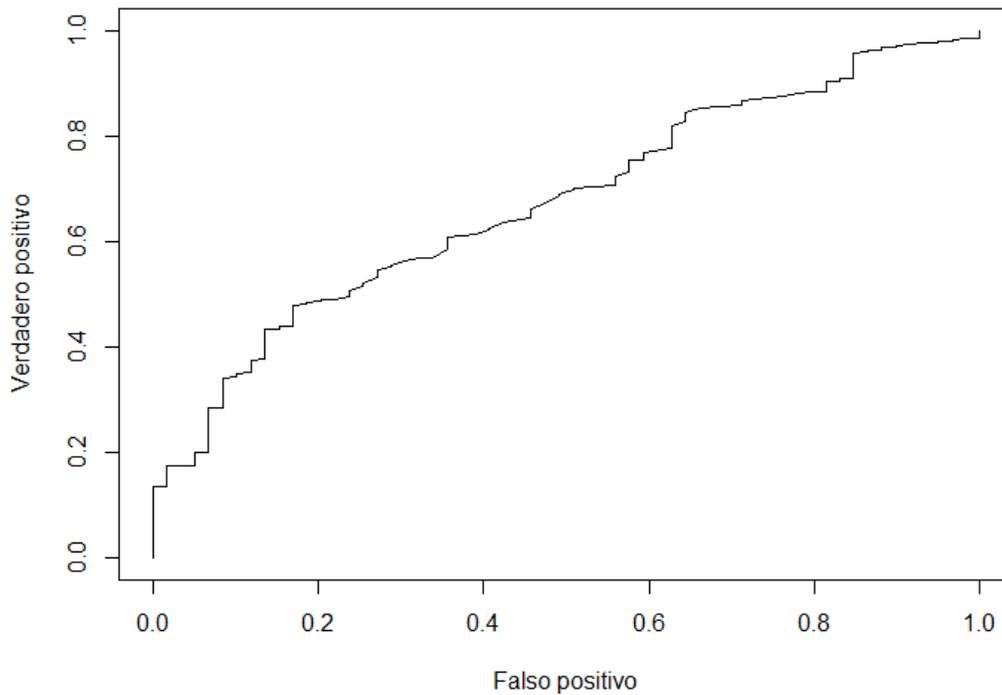


Figura 7. Curva ROC para el modelo de mejor ajuste de la supervivencia.

La curva ROC se encuentra por encima de la diagonal (Figura 7), esto implica que las variables utilizadas sí contribuyen a explicar el modelo. Sin embargo el valor del área bajo la curva (AUC) fue de 0.67, por lo tanto se puede decir que el ajuste del modelo fue regular.

5. DISCUSIÓN

Densidad poblacional

La densidad de *Magnolia dealbata* fue muy variable entre periodos, categoría de tamaños y entre sitios. Esta condición se ha registrado en *M. vovidesii* (antes *M. dealbata*) (Gutiérrez, 1993; Sánchez-Velásquez y Pineda-López, 2006). Domínguez (2012) ya había reportado estas diferencias en *M. dealbata* entre los sitios de estudio. Los autores atribuyen estas diferencias a condiciones ecológicas contrastantes.

La diferencia en densidad entre sitios de muestreo como entre años puede deberse a factores como el efecto del microhábitat (Gutiérrez y Vovides, 1997). Por ejemplo, algunos están expuestos a mayor insolación y/o mayor exposición a vientos. Las diferencias entre años puede deberse también a fluctuaciones interanuales en la producción de semillas, presencia de depredadores y dispersores de semillas (Ordoñez, 2004), la relación entre la tasa de reclutamiento y la tasa de supervivencia (Félix, 2012).

En 2016, pese a que el disturbio no mostró diferencias significativas en la densidad. El sitio con disturbio intermedio frecuente y el sitio con disturbio intenso (1 y 5, respectivamente) registraron las densidades poblacionales más bajas en el primer periodo. Como lo observado en el presente trabajo, los disturbios intensos, es común que cuando apenas ocurren la densidad absoluta tiende a disminuir (Ramírez-Marcial *et al.*, 2001), a mayor intensidad menor densidad. Sin embargo, en el segundo periodo, en el sitio con disturbio intenso la densidad incrementó casi 10 veces por un alto reclutamiento mientras el sitio con disturbio intermedio, pese a que incrementó en un 60% aproximadamente la densidad, fue el sitio con menor densidad.

Lo anterior podría indicar que el disturbio frecuente mantiene una baja densidad poblacional mientras el disturbio intenso favorece el reclutamiento. Esta respuesta lo han mostrado diversas especies tropicales tolerantes a la sombra gracias a su plasticidad fotosintética

(Chazdon *et al.*, 1996 citado por Moreno, 1998), ocurre también cuando las semillas son fotobásticas positivas. En un estudio después de un ciclón en un bosque tropical, se obtuvo un reclutamiento de tres veces mayor en el segundo año comparado con el primero (Franklin & Rey, 2016).

Estructura poblacional

La estructura poblacional por clase de tamaños registrada para *M. dealbata* en todos los sitios de muestreo en los dos años mostró una tendencia a disminuir en la medida en que incrementa el tamaño, salvo en el primer año en el sitio con alto disturbio. Dos de los tres sitios más conservados (2 y 6) mostraron una tendencia del tipo J invertida, mientras los sitios con disturbio intermedio (1 y 4) y un sitio conservado (2) la tendencia fue cercano a una recta (Figura 4).

La estructura tipo J invertida es típica para muchas poblaciones de árboles y especies tolerantes a la sombra (Sánchez-Velásquez y Pineda-López, 2006), las cuales tienen la posibilidad de crecer lentamente bajo dosel (May, 2001; Wright *et al.*, 2003; Sánchez-Velásquez y Pineda-López, 2006). Tal es el caso de *Haenianthus salicifolius*, *Magnolia pallescens* (May, 2001), *Resinanthus aromaticus* (Wright *et al.*, 2003), *Ceratozamia matudai* (Pérez-Farrera & Vovides, 2004), *Magnolia vovidesii* (antes *M. dealbata*, Sánchez-Velásquez y Pineda-López, 2006), *Dioon spinulosum* (Salomé), *Parajubeae torallyi* (Thompson *et al.*, 2009), *Ceratozamia mexicana* (Rivera-Fernández, 2012), *Magnolia hookeri*, *Dipterocarpus retusus*, *Artocarpus chaplasha* y *Vatica lanceaefolia* (Sarkar & Devi, 2014), *M. mexicana* (Sánchez *et al.*, 2017). La estructura tipo J invertida es un indicador de una población en regeneración natural (Pérez-Farrera & Vovides, 2004).

La línea recta o una tendencia similar también es común para diversas especies vegetales (Smith y Smith, 2007), por lo que la continuidad de las poblaciones tampoco parecen estar comprometidas por el disturbio intermedio. Ambas tendencias sugieren que la población se encuentra en regeneración. En el sitio con disturbio intenso, en el primer periodo de evaluación no se observó una tendencia, lo cual sugiere que disturbios intensos pueden mermar la población. En 2017, la alta densidad de plántulas en el sitio con disturbio alto puede sugerir que mientras el fenómeno no se repita demasiado pronto la especie tiene la posibilidad de regenerarse.

Magnolia dealbata, aún dentro de la misma población su densidad y estructura difieren. En primer lugar, esto puede deberse a factores ambientales como el disturbio; en segundo lugar, la diferencia entre los sitios conservados puede deberse a otras cuestiones como la presencia o ausencia de depredadores de semillas muy locales, condiciones del hábitat (Getzin *et al.* 2006 citado por Huanca-Nunez, 2017) así como a factores intrínsecos de la especie, las diferencias en la capacidad de reclutamiento y tasa de supervivencia (Félix, 2012). En algunas especies estudiadas cuya estructura difirió entre sitios se ha atribuido a diversos factores como al tipo de suelo y estructura de la vegetación como en *Castella tortuosa* (Godínez-Álvarez *et al.*, 2008) y a la cobertura doselar (intensidad lumínica) en *Parajubeae torallyi* (Thompson *et al.*, 2009). Este comportamiento tiene serias implicaciones en el desarrollo de proyectos de conservación, ya que dificulta el establecimiento de un mecanismo de trabajo.

Fecundidad

El modelo binomial negativo inflado con ceros (ZINB) ha sido empleado en diversas disciplinas como la medicina (Yau *et al.*, 2003; Lewsey & Thomson, 2004; Mwalili *et al.*, 2007; Campus *et al.*, 2008; Hu *et al.*, 2011), pesca (Minami *et al.*, 2007), ciencias sociales (Pron, 2007; Jean *et al.*, 2015), agronomía (Yesilova *et al.*, 2010; Paiva *et al.*, 2016), ecología (Zhang *et al.*, 2012), ingeniería (Lee *et al.*, 2002). Ha mostrado un mejor modelado de datos con exceso de ceros comparado con los modelos Poisson inflado con ceros (Ridout *et al.*, 2001; Lewsey & Thomson, 2004; Hu *et al.*, 2011), con el binomial negativo, Poisson y Poisson inflado con ceros (Pron, 2007), binomial negativo y Hurdle (Zhang *et al.*, 2012), hurdle (Yesilova *et al.*, 2010). Los enfoques estadísticos tradicionales no logran modelar los datos con exceso de ceros (Campus *et al.*, 2009). En el presente trabajo, el modelo binomial negativo inflado con ceros también mostró un mejor ajuste sobre el modelo binomial negativo al ser comparado mediante la prueba de Vuong.

El análisis de la parte binomial del modelo binomial negativo inflado con ceros indica que la posibilidad de registrar individuos no reproductivos por errores de muestreo en parte se debe a los efectos de sitio. Esta probabilidad de igual forma es mayor en individuos pequeños y menor en los más grandes. Otro error no estructural posible es la variación en la fenología de floración (Primack, 1980; Dieringer, 1991; citado por Fernández *et al.* 2013; Ollerton y Lack 1998) y que por lo tanto no haya coincidido el momento de floración con el momento

de la visita en campo, por lo que se pudo haber registrado un individuo reproductivo como no reproductivo.

El análisis de la parte de conteo del modelo mostró que los sitios son diferentes y que ejercen un efecto significativo en la cantidad de flores producidas. El efecto de sitio sobre algunos parámetros demográficos se ha registrado en diversas especies vegetales, como en *Actaea spicata*, (Dahlgren *et al.*, 2007) y *Castela tortuosa* (Godínez-Álvarez *et al.*, 2008), por mencionar algunas.

La producción de flores de *Magnolia dealbata* aumenta con el tamaño de los árboles. Esto se debe en parte a que las plantas mientras se encuentran en desarrollo requieren distribuir sus recursos limitados para el crecimiento, mantenimiento y reproducción; mientras los individuos de mayor talla cuando han alcanzado el tamaño casi máximo, el crecimiento vegetativo disminuye (Johnson, 1993 citado por Fenner, 1998; Muller-Landau *et al.*, 2006 citado por Fernández *et al.*, 2013). Además, los individuos más grandes también capturan más recursos que los más pequeños (Sánchez-Velásquez y Pineda-López, 2006).. Por lo tanto, las plantas adultas pueden asignar más recursos para el desarrollo de estructuras reproductivas (Fernández *et al.*, 2013). La relación se puede atribuir también a que las flores de *M. dealbata* son terminales y entre más grandes sean los árboles presentan mayor número de ramas con lo cual aumenta la posibilidad de contar con mayor cantidad de flores.

En *M. dealbata* la producción de flor se registró a partir de los 2.2 cm de DAP. Aunado a lo anterior, puede ser de igual manera una respuesta fisiológica a una señal ambiental muy específica o como una respuesta fotoperiódica (Fenner, 1998). Se ha visto por ejemplo en *Magnolia stellata*, los individuos más grandes ubicados en sitios bien iluminados tienden a tener más flores y florecen por periodos más prolongados (Setsuko *et al.*, 2008).

En estudios desarrollados por Schmitt (1983) en *Linanthus androsaceus*; Aarssen & Jordan (2001) con diversas herbáceas anuales y bianuales; Dieringer (1991) con *Agalinis strictifolia*; Torimaru & Tomaru (2006) con *Ilex leucoglada*; Fernández *et al.* (2013) con *Virola bicuhiba* y *V. gardneri* se ha reportado la relación positiva entre el tamaño de la planta con la producción de flores. Sánchez-Velásquez y Pineda-López (2006) reportan el incremento en la producción de infrutescencia en la medida que aumenta el DAP de *M. vovidesii*; dada la relación positiva de la producción de flores con el de frutos o infrutescencia se puede decir que *M. vovidesii* muestra una relación positiva entre el tamaño y la producción de flores.

En el segundo año de evaluación, la fecundidad en los diversos sitios fue mayor que el primero. Esto puede deberse por las variaciones climáticas como el efecto de la temperatura, la irradiancia (Chapma *et al*, 2018), precipitación, entre otros. De acuerdo con el Servicio Meteorológico Nacional, 2017 fue un año más seco que 2016 (SMN, 2018).

En el modelo propuesto, el grado de disturbio no mostró relación alguna con la producción de flores, aunque eso no descarta la posibilidad de que exista. Estudios por periodos más largos podrán proporcionar una mejor estimación del papel del disturbio en los diversos atributos estudiados aquí. Las diferencias en la producción de flores en otras especies como *M. vovidesii* en condiciones contrastantes registradas por Gutiérrez (1993) puede sugerir efecto del disturbio. Es importante también el conocer el efecto de diversos factores ambientales en el tiempo e intensidad de la fecundidad, ya que estos son limitantes en forma indirecta (Dahlgren *et al.*, 2007).

Tasa relativa de crecimiento

El disturbio no mostró evidencia de que ejerza algún efecto sobre la TRC. La poca interacción entre la TRC y la cantidad de luz se tiene registrado en diversas especies herbáceas de clima templado (Hunt & Cornelissen 1997), pero discrepa de lo que se ha observado en especies leñosas tropicales, donde la disponibilidad de luz propicia el crecimiento y supervivencia comparado con los que crecen en el sotobosque (Denslow *et al.*, 1990; Rincón & Huante, 1993; Poorter, 1999; Hayashida-Oliver *et al.*, 2001). Rincón & Huante (1993) observaron que las especies heliófitas (*Apoplanesia paniculata* y *Heliocarpus palidus*) como las especies tolerantes a la sombra (*Amphiterigium adstringens*, *Caesalpinia platyloba* y *C. eriostachys*), en condiciones de alta luminosidad, tuvieron una mayor TRC que en condiciones de baja luminosidad. Este fenómeno se ha registrado en *Miconia* spp., *Piper* spp. (Denslow 1990), diversas especies arbóreas de África occidental (Veenendaal *et al.* 1996, citado por Poorter, 1999), plántulas de *Bertholletia excelsa* (Zuidema *et al.*, 1999), *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata* (Hayashida-Oliver *et al.*, 2001). Por lo tanto, muy probablemente que el hecho que no haya incrementado la TRC con el incremento del nivel de disturbio se deba a la influencia de otros factores no considerados en este estudio.

En aproximadamente 13% de la población ≥ 1.5 m de altura no registró incremento (*stasis*) en DAP, en 28% se registró un crecimiento retrogresivo y en 59% se registró un crecimiento progresivo. El crecimiento retrogresivo o contracción es posible gracias a la plasticidad

fenotípica de los vegetales (Salguero & Casper, 2010). Este fenómeno de contracción puede: afectar la aptitud de la planta al ser el tamaño su mejor predictor; permitir a la planta una mayor longevidad; ser un costo indirecto de la reproducción, o reflejar una disminución del rendimiento de la planta durante la senescencia (Salguero & Casper, 2010). El proceso de contracción en las especies vegetales tiende a correlacionarse en forma negativa con los rasgos reproductivos (Salguero-Gómez *et al.*, 2016).

Aunque la TRC se relacionó negativamente con la altura, esta varió ampliamente en todas las alturas como entre sitios. Algunos valores de TRC negativos en parte pudo deberse a los daños por el aprovechamiento forestal selectivo o a la competencia entre árboles adultos, puede ser también un costo indirecto de la reproducción como lo señalan Salguero & Casper (2010) o simplemente a variaciones aleatorias (Guan *et al.*, 2008). La TRC puede variar en función de las condiciones del ambiente, o debido a factores genéticos (Castro-Díez *et al.*, 1998; Villar *et al.*, 2008). Dada la relación negativa entre el tamaño y la TRC y la relación positiva entre el tamaño y la supervivencia, es posible estimar la aptitud relativa en una población como señala Aarssen & Jordan (2001).

Por otra parte, la teoría de la historia de vida nos ha hecho ver la relación negativa del tamaño con el crecimiento, un mayor crecimiento en los primeros estadios de la planta donde incluso puede mostrar una dinámica exponencial y disminuye en la medida en que maduran (Hunt & Cornelissen *et al.*, 1997; Zuidema *et al.*, 1999; Turnbull *et al.*, 2008; Villar *et al.*, 2008; Poorter, 2008; Rees *et al.*, 2008). En el presente estudio se encontró también esta relación inversa, a mayor altura la TRC tendió a disminuir. Esta relación se debe básicamente a que, las plantas, cuando son pequeñas tienden a asignar los recursos limitados para el crecimiento y supervivencia, mientras que a mayor tamaño la utilización de los recursos se comienzan a diversificar para destinarlos a otros procesos como la reproducción (Silvertown & Charlesworth, 1982). Así también, el crecimiento en una unidad de TRC en un individuo de mayor tamaño demanda una mayor cantidad de recursos que un individuo de menor tamaño al producir una mayor cantidad de biomasa. En un estudio con 240 especies tropicales se registró lo contrario, un aumento en el crecimiento con el incremento en la altura máxima, lo cual se atribuye a un mayor acceso de luz (Poorter *et al.*, 2008). Thomas (1996), King *et al.*, (2006) encontraron las mismas tendencias, mayor

crecimiento a mayor altura máxima. Las tendencias entre sitios en *M. dealbata* fueron variables pero con tendencia a disminuir con el incremento en tamaño.

La disponibilidad de recursos limitados en las plantas propicia una relación entre los procesos fenológicos y los rasgos funcionales (Silvertown & Charlesworth, 1982) y constituye un costo al asignar recursos de ciertos procesos como el crecimiento o supervivencia para promover otros como la reproducción (Roff, 2002 citado por Du & Qi, 2010). En este sentido puede ser un costo de la fecundidad de *M. dealbata* el que se haya registrado una disminución de su TRC en la medida en que incrementa su fecundidad.

Supervivencia

En las especies vegetales, típicamente la mayor tasa de mortalidad ocurre en los tamaños pequeños (Uriarte *et al.*, 2004) y tiende a disminuir con el tamaño (Poorter, 2008). Esta tendencia ha sido reportada para especies de clima templado (Seiwa, 2007), así como para diversas especies tropicales (Korning y Balslev, 1994 citados por Poorter, 2008; Poorter, 2008), aunque para algunas esta tendencia sólo se ha registrado en individuos pequeños, mientras en individuos grandes el comportamiento ha sido variable (Muller-Landau *et al.*, 2006). De acuerdo con el modelo de mejor ajuste del presente estudio, la mortalidad en *Magnolia dealbata* se redujo al incrementar el tamaño.

Uriarte *et al.* (2004) señalan que empíricamente es difícil determinar si la mortalidad se debe al tamaño o a la mayor densidad cuando son pequeños; aunque otros estudios de herbáceas y algunos árboles sugieren la probabilidad que sea la composición genética la que influye en la variación en supervivencia como en crecimiento, sumado a factores históricos como daño físico, liberación por hacinamiento. Los resultados obtenidos indican que el tamaño influye en la mortalidad de *M. dealbata*, aunque también intervienen otros factores no considerados en el modelo de mejor ajuste. Lo anterior se reflejó en el valor del área bajo la curva (AUC) mostrando una no muy buena capacidad de predicción.

Al parecer la densidad conespecífica juega un papel importante en la supervivencia de diversas especies, las especies raras son las que sufren más por la presencia de vecinos conespecíficos (Comita *et al.*, 2010). En un estudio sobre Myristicaceae se registró que la densidad de plántulas conespecíficas tuvo un efecto más negativo en la supervivencia que la densidad de plántulas heteroespecíficas y se extendió más en especies raras que en

especies comunes. La mortalidad de plántulas se combinó más fuerte con la abundancia a nivel de paisaje de árboles grandes conespecíficos en especies comunes y la densidad local de plántulas conespecíficas en especies raras (Queenborough *et al.*, 2007). La especie objeto de estudio no parece mostrar relación alguna entre la densidad poblacional y la supervivencia.

Generalmente la presencia de claros también tiende a influir en la mortalidad y crecimiento de las plantas, aunque depende: de los árboles vecinos taxonómicamente idénticos; de las estrategias de crecimiento de los árboles para colonizar claros; de la habilidad diferencial de árboles adultos para recuperarse de daños y, de la habilidad de las especies para tomar ventaja competitiva como respuesta al daño en los vecinos adultos (Uriarte *et al.*, 2004). En el estudio de Uriarte *et al.* (2004) no encontraron relación directa del disturbio de intensidad media con la probabilidad máxima de supervivencia, pero sí afectó el hacinamiento de los vecinos. En estudios sobre *M. vovidesii* se observó una mejor respuesta de supervivencia bajo el dosel de otras especies que en área abierta (Ramírez-Bamonde *et al.*, 2005, Sánchez-Velásquez & Pineda-López, 2006). El reclutamiento de *M. dealbata* bajo el dosel responde de manera rápida en el crecimiento. Esto refuerza lo planteado por Pérez (2006) y del Castillo y Blanco (2007) quienes señalan que *M. dealbata* es de estados sucesionales intermedios, e incluso podría ser de estados avanzados, contrario a lo señalado por Domínguez (2012) que es una especie de estados sucesionales tempranos.

En el estudio de Kobe & Vriesendorp (2011) la mortalidad de plántulas de árboles tropicales se relacionó positivamente con el sombreado y la densidad local específica. La mortalidad dependiente de la densidad por vecinos se relacionó negativamente con la abundancia de especies en la comunidad. Sus resultados sugieren que las diferencias de especies en la mortalidad dependiente de la densidad están más fuertemente relacionadas con los rasgos de la historia de vida basados fisiológicamente que las retroalimentaciones bióticas relacionadas con la abundancia de la comunidad. En otro estudio, al explicar la tolerancia a la sombra, se halló relación negativa significativa entre la supervivencia de plántulas y el área basal, pero no la densidad (Comita *et al.*, 2010).

En *M. dealbata*, el disturbio no mostró relación significativa con la supervivencia. Esto puede deberse en parte a la capacidad de la especie de producir rebrotes tras sufrir algún tipo de daño, su baja sensibilidad a los daños, pues puede sobrevivir estando quebrado o con pocas

raíces; lo mismo ocurre para otras magnolias como *M. obovata*, *M. splendens*, *M. tomentosa* y *M. mexicana* (Sánchez-Velásquez *et al.*, 2016). Además, en el sitio de mayor disturbio no se pudo determinar el efecto de la supervivencia tras no haber registrado mortalidad debido a datos perdidos.

6. CONCLUSIONES

Con el presente trabajo se pudo determinar que, a nivel local como entre tamaños, *Magnolia dealbata* presenta variaciones en su densidad, estructura, fecundidad, tasa relativa de crecimiento y supervivencia. Esto sugiere que aun dentro de la misma región la dinámica de la especie no es la misma. Esta clase de información es clave para el planteamiento de proyectos de conservación y/o aprovechamiento de la especie bajo un esquema de ecología de paisaje.

La estructura poblacional de *M. dealbata* en los sitios más conservados tiene la forma de una J invertida mientras en los sitios con disturbio intermedio se asemeja más a una línea recta decreciente. Aunque la especie tiene la capacidad de producir rebrotes tras sufrir daño alguno, el disturbio intenso y recurrente puede mermar la población al grado de poner en peligro las poblaciones.

La fecundidad como supervivencia tiende a incrementar en la medida en que incrementa el tamaño de los individuos. Existe un efecto de sitio en la fecundidad como en la sobrevivencia. En ambos casos, el efecto del disturbio no fue relevante.

La tasa relativa de crecimiento (TRC) disminuye con el incremento en altura. En los sitios conservados se registró una mayor TRC en individuos ≥ 1.5 m de altura.

En los diferentes modelos generados, las variables sitio y tamaño fueron las que mejor explicaron la fecundidad, TRC y supervivencia. Solo en la TRC el disturbio estuvo correlacionado positivamente, aunque no en forma significativa.

La sobrevivencia de *M. dealbata* no se logró explicar con las variables; tamaño de la planta, niveles de disturbio y el sitio. Por lo tanto es necesario el desarrollo de estudios complementarios que puedan considerar otras variables como luminosidad, competencia, entre otros.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Aarssen, L.W. and C. Jordan. 2001. Between-species patterns of covariation in plant size, seed size and fecundity in monocarpic herbs. *Ecoscience* 8(4): 471-477.
- Agresti, A. 2007. An introduction to categorical data analysis. Second edition. John Wiley. 372 p.
- Alcaide D., M. 2015. Modelo de regresión binominal negativa. Facultad de matemáticas. Universidad de Sevilla. 59 p.
- Alice, M. 2015. How to perform a logistic regression in R. DataScience. Disponible en: <https://datascienceplus.com/perform-logistic-regression-in-r/>. Consultado el 04 de marzo de 2018
- Alvarez-Buylla, E.R. and Martínez-Ramos, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree-an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80: 275-290.
- Alvarez-Buylla, E.R., A. Chaos and A.A. Garay. 1996. Demographic genetics of a pioneer tropical tree species: patch dynamics, seed dispersal, and seed banks. *Evolution* 50(3): 1155-1166.
- Arbeletche, P. y Carballo, C. 2008. La expansión agrícola en Uruguay: algunas de sus principales consecuencias. *Revista de desarrollo rural y cooperativismo agrario* 12: 7-20.
- Bautista-Cruz, A. and del Castillo, R.F. 2005. Soil changes during secondary succession in a tropical montane cloud forest area. *Soil Science Society of America Journal* 69(3): 906-914.
- Bolmgren, K. and P.D. Cowan. 2008. Time-size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos* 117(3): 424-429.
- Camargo-Ricalde, S.L., S.S. Dhillon and V. García-García. 2004. Phenology, and seed production and germination of seven endemic *Mimosa* species (Fabaceae-Mimosoideae) of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 58(4): 423-437.

Campus, G., G. Solinas, L. Strohmer, M.G. Cagetti, A. Senna, L. Minelli, S. Majori, M.T. Montagna, D. Reali, P. Castiglia and the Collaborating Study Group. 2009. National pathfinder survey on children's oral health in Italy: pattern and severity of caries disease in 4-year-olds. *Caries research* 43(2): 155-162.

Castro-Diez, P., J. Puyravaud, J.H.C. Cornelissen and P. Villar-Salvador. 1998. Stem anatomy and relative growth rate in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* 116(1): 57-66.

Cayuela, L. e I. Granzow-de la Cerda. 2012. Biodiversidad y conservación de bosques neotropicales. *Ecosistemas* 21(1-2):1-5.

Cerda, J. y L. Cifuentes. 2011. Uso de curvas ROC en investigación clínica. Aspectos teórico-prácticos. *Revista chilena de infectología* 29(2): 138-141.

Comita, L.S., H.C. Muller-Landau, S. Aguilar and S.P. Hubbell. 2010. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science* 329(5989): 330-332.

Concejero Cerezo, P. 2004. Comparación de modelos de curvas ROC para la evaluación de procedimientos estadísticos de predicción en investigación de mercados. Departamento de Metodología de las Ciencias del Comportamiento. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid. Pp.127-186.

Cornelissen, J.H.C., P.C. Diez and R. Hunt. 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology* 84: 755-765.

Corral-Aguirre, J. and L.R. Sánchez-Velásquez. 2006. Seed ecology and germination treatments in *Magnolia dealbata*: an endangered species. *Flora* 201: 227-232.

Curtis, R.O., and Marshall, D.D. 2000. Why quadratic mean diameter? *Western Journal of Applied Forestry* 15(3): 137-139.

Dahlgren, J.P., H. Zeipel and J. Ehrlén. 2007. Variation in vegetative and flowering phenology in a forest herb caused by environmental heterogeneity. *American Journal of Botany* 94(9): 1570-1576.

Del Castillo, R. and A. Blanco-Macías. 2007. Secondary succession under a slash-and-burn regime in a tropical montane cloud forest: soil and vegetation characteristics. In: Newton,

A.C. (ed). Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes: the forests of montane Mexico and temperate South America. CABI, Wallingford, Oxfordshire, UK. Pp. 158-180.

Denslow, J.S., J.C. Schultz, P.M. Vitousek and B.R. Strain. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology* 71(1): 165-179.

Dieringer, G. 1991. Variation in individual flowering time and reproductive success of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 78(4): 497-503.

Domínguez Y., R. 2012. Estudio etnobiológico de *Magnolia dealbata* Zucc., en San Juan Juquila Vijanos, Oaxaca. Tesis Profesional. Universidad de la Sierra Juárez. Ixtlán de Juárez, Oax. 73 p.

Du, G. and W. Qi. 2010. Trade-offs between flowering time, plant height, and seed size within and across 11 communities of a Qinghai-Tibetan flora. *Plant Ecology* 209(2): 321-333.

Esparza-Olguín, L., T. Valverde and E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103: 349-359.

Félix Burruel, R.E. 2012. Variaciones temporales y espaciales en las tasas de reclutamiento y mortalidad de cardón (*Pachycereus pringlei*). Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Científicas y de Educación Superior de Ensenada, B.C. 98 p.

Fenner, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1(1): 78-91.

Fernández O., M., M. Sazima and V.N. Solferini. 2013. Tree size and its relationship with flowering phenology and reproductive output in Wild Nutmeg trees. *Ecology and Evolution* 3(10): 3536-3544.

Fernández-Peralta, A.D., R. Rodríguez-Luna, R. Razo-Zárte, A. Suárez-Islas, J. Fonseca-González y J. Juárez-Muñoz. 2013. Tratamientos pre-germinativos en semilla de *Magnolia dealbata* Zucc., en Ahila, Pahuatlán, Puebla. Sociedad Mexicana de Recursos Forestales, A.C. XI Congreso Mexicano sobre Recursos Forestales. 01-04 de octubre, Saltillo, Coah. Pág. 391.

- Franklin, J. and S. J. Rey. 2016. Heterogeneous tree recruitment following disturbance in insular tropical forest, Kingdom of Tonga. *Journal of Tropical Ecology* 32(6): 536-542.
- Godínez-Álvarez, H., M. Jiménez, M. Mendoza, F. Pérez, P. Roldán, L. Ríos-Casanova y R. Lira. 2008. Densidad, estructura poblacional, reproducción y supervivencia de cuatro especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán, México. *Revista mexicana de biodiversidad* 79(2): 393-403.
- González-Espinosa, M., J.A. Meave, N. Ramírez-Marcial, Toledo-Aceves, T., Lorea-Hernández, F. e Ibarra-Márquez, G. 2012. Los bosques de niebla de México: conservación y restauración de su componente arbóreo. *Revista Ecosistemas* 21(1-2).
- Guan, B.T., S.T. Lin, Y.H. Lin and Y.S. Wu. 2008. Growth efficiency–survivorship relationship and effects of spacing on relative diameter growth rate of Japanese cedars. *Forest Ecology and Management* 255(5-6): 1713-1723.
- Gutiérrez, L. 1993. Estudio biológico de una especie forestal endémica (*Magnolia dealbata* Zucc.). Tesis de maestría. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, N.L. 92 p.
- Gutierrez, L. and A.P. Vovides. 1997. An in situ study of *Magnolia dealbata* Zucc. in Veracruz State: an endangered endemic tree of Mexico. *Biodiversity and Conservation* 6(1): 89-97.
- Hayashida-Oliver, Y., R.G. Boot y L. Poorter. 2001. Influencia de la disponibilidad de agua y luz en el crecimiento y la morfología de plantines de *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata* y *Bertholletia excelsa*. *Ecología en Bolivia* 35: 51-60.
- Hernández-Cerda, Ma.E. 1980. Flora de Veracruz: Magnoliaceae. Fascículo 14. Xalapa, Ver. 16 p.
- Hernández-Apolinar, M., T. Valverde and S. Purata. 2006. Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in southern Mexico: an evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management* 223(1-3): 139-151.
- Horvitz, C.C. and D.W. Schemske. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65(2): 155-192.

Hu, M.C., M. Pavlicova and E.V. Nunes. 2011. Zero-inflated and hurdle models of count data with extra zeros: examples from an HIV-risk reduction intervention trial. *The American Journal of Drug and Alcohol Abuse* 37(5): 367-375.

Huanca-Nunez, N. 2017. Variation in density dependent seedling survival across forests of different successional age and hunting protection status. Master of Science Thesis. University of Nebraska. Lincoln, Nebraska. 41 p.

Hunt, R. and J.H.C. Cornelissen. 1997. Components of relative growth rate and their interrelations in 59 temperate plant species. *The New Phytologist* 135(3): 395-417.

INEGI. 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. San Juan Yaeé/Santiago Lalopa/Villa Talea de Castro. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Disponible en: www.inegi.gob.mx. Consultado el 06 de marzo de 2016 en:

Jaen Cortés, C.I., S. Rivera Aragón, E.F. Amorin de Castro y L. Rivera Rivera. 2015. Violencia de Pareja en Mujeres: Prevalencia y Factores Asociados. *Acta de Investigación Psicológica* 5(3): 2224-2239.

Jordano, P., R. Zamora, T. Marañón y J. Arroyo. 2002. Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. *Ecosistemas* XI(1).

King, D.A., S.J. Davies and M.N. Nur Sapardi. 2006. Growth and mortality are related to adult tree size in a Malaysian mixed dipterocarp forest. *Forest Ecology and Management* 223:152–158.

King, D.A. 1991. Correlations between biomass allocation, relative growth rate and light environment in tropical forest saplings. *Functional ecology* 5(4): 485-492.

Kobe, R.K. and C. F. Vriesendorp. 2011. Conspecific density dependence in seedlings varies with species shade tolerance in a wet tropical forest. *Ecology letters* 14(5): 503-510.

Koleff, P., T. Urquiza-Haas y B. Contreras. 2012. Prioridades de conservación de los bosques tropicales en México: reflexiones sobre su estado de conservación y manejo. *Ecosistemas* 21(1-2): 6-20.

Lee, J., and F. Mannering. 2002. Impact of roadside features on the frequency and severity of run-off-roadway accidents: an empirical analysis. *Accident Analysis & Prevention* 34(2): 149-161.

Lewsey J.D. and W.M. Thomson. 2004. The utility of the zero-inflated Poisson and zero-inflated negative binomial models: a case study of cross-sectional and longitudinal DMF data examining the effect of socio-economic status. *Community Dent Oral Epidemiol* 32: 183–189

May, T. 2001. Estructura poblacional y reproducción natural de diez especies de un bosque nublado en República Dominicana. *Revista Forestal Centroamericana (CATIE)* 35: 45-49.

Minami, M., C.E. Lennert-Cody, W. Gao and M. Román-Verdesoto. 2007. Modeling shark bycatch: The zero-inflated negative binomial regression model with smoothing. *Fisheries Research* 84(2): 210-221.

Montero Granados, R. y J. Jiménez Aguilera. 2005. Estimación de un índice de necesidad sanitaria regional en España mediante modelos de regresión de recuento con filtro. Serie Documentos de Trabajo de Economía Aplicada. Documento de trabajo No. 04/2005. Departamento de Economía Aplicada, Universidad de Granada, España. 18 p.

Moreno Hurtado, F.H. 1998. Adaptación de once especies arbóreas de los bosques altoandinos a condiciones contrastantes de luz. Trabajo de Investigación. Departamento de Ciencias Forestales, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia. Medellín, Colombia. 62 p.

Muller-Landau, H.C., R.S. Condit, J. Chave, S.C. Thomas, S.A. Bohlman, S. Bunyavejchewin *et al.* 2006. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology letters* 9(5): 575-588.

Mwalili, S.M., E. Lesaffre and D. Declerck. 2008. The zero-inflated negative binomial regression model with correction for misclassification: an example in caries research. *Statistical methods in medical research* 17(2): 123-139.

Ollerton, J. and A. Lack. 1998. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in shape *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology* 139(1): 35-47.

Ordóñez García, J.L. 2004. Análisis y modelización del reclutamiento de *Pinus nigra* en zonas afectadas por grandes incendios. Tesis doctoral. Centre de Recerca Ecològica i

Aplicacions Forestals. Unitat d'Ecologia. Barcelona, Facultat de Ciències, Universitat Autònoma de Barcelona. Pp. 55-76.

Paiva de Almeida, E., V. Janeiro, T. Aparecida Guedes, F. Mulati, J.W. Pedroza Carneiro and W.M. Carvalho Nunes. 2016. Modeling citrus huanglongbing data using a zero-inflated negative binomial distribution.

Palacios-Wassenaar, O., G. Castillo-Campos and S.M. Vásquez-Torres. 2016. Análisis de la estructura poblacional como indicador rápido del estado de conservación de especies arbóreas amenazadas. El caso de *Resinanthus aromaticus* en el centro de Veracruz, México. *Botanical Sciences* 94(2): 241-252.

Pérez Ríos, Ma.A. 2006. Remoción y lluvia de semillas en etapas sucesionales de bosque de niebla, Sierra Norte, Oaxaca. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, Oax. 93 p.

Pérez Farrera, M.A. and A.P. Vovides. 2004. Spatial distribution, population structure, and fecundity of *Ceratozamia matudai* lundell (Zamiaceae) in El triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. *The Botanical Review* 70(2): 299-311.

Picó, F. 2002. Desarrollo, análisis e interpretación de los modelos demográficos matriciales para la Biología de la Conservación. *Revista Ecosistemas* 11(3).

Piñón Pensamiento, E. 2009. Potenciales de micorrización en suelos de bosque mesófilo de montaña con diferentes historias de uso. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional del Instituto Politécnico Nacional – Unidad Oaxaca, Oax. 74 p.

Ochoa, G.M. 2001. Autoestima y percepción del clima escolar en niños con problemas de integración social en el aula. *Revista de psicología general y aplicada: Revista de la Federación Española de Asociaciones de Psicología* 54(2): 297-311.

Peter, P.K. and Smith, G.K. 1995. Randomized quantile residuals. Naval Postgraduate School. Monterey, CA.

Poorter, L., S.J. Wright, D.D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra-Manríquez, K. Harms, J.C. Licona, M. Martínez-Ramos, S.J. Mazer, H.C. Muller-Landau, M. Peña-Claros, C.O. Webb and I.J.

- Wright. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89(7): 1908–1920.
- Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13(3): 396-410.
- Potvin, C. and N.J. Gotelli. 2008. Biodiversity enhances individual performance but does not affect survivorship in tropical trees. *Ecology letters* 11(3): 217-223.
- Primack, R.B. 1987. Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Annual review of ecology and systematics* 18(1): 409-430.
- Pron, J. 2007. Análisis del desempeño universitario utilizando modelos para variables enteras. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de la Plata. Argentina. 44 p.
- Queenborough, S.A., D.F. Burslem, N.C. Garwood and R. Valencia. 2007. Neighborhood and community interactions determine the spatial pattern of tropical tree seedling survival. *Ecology* 88(9): 2248-2258.
- Ramírez-Bamonde, E., L. Sánchez-Velásquez and A. Andrade-Torres. 2005. Seedling survival and growth of three species of mountain cloud forest in Mexico, under different canopy treatments. *New Forests* 30(1): 95-101.
- Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa and G. Williams-Linera. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, Mexico. *Forest ecology and management* 154(1-2): 311-326.
- Ridout, M.; J. Hinde and C.G.B. Demétrio. 2001. A score test for testing a zero-inflated Poisson regression model against zero-inflated negative binomial alternatives. *Biometrics* 57: 219-223.
- Rincón, E. and P. Huante. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees* 7(4): 202-207.
- Rivera-Fernández, A., P. Octavio-Aguilar, N.G. Sánchez-Coello, L.R. Sánchez-Velásquez, S.M. Vázquez-Torres y L.G. Iglesias-Andreu. 2012. Estructura poblacional y distribución espacial de *Ceratozamia mexicana* Brongn., (Zamiaceae) en un ambiente conservado y en uno perturbado. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 15(2): 110-117.

- Roldán M.P. 2004. Patrones demográficos de *Prosopis laevigata* en un ambiente fragmentado del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 40 p.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1ra. Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 504 p.
- Salguero-Gómez, R. and B.B. Casper. 2010. Keeping plant shrinkage in the demographic loop. *Journal of Ecology* 98(2): 312-323.
- Sánchez Cuahua, R., H.D. Jimeno Sevilla y A.C. Elizondo Salas. 2017. El Yoloxóchitl (*Magnolia mexicana* D.C.), en la Sierra de Zongolica, Ver.: estudio poblacional y conocimiento tradicional. IV Congreso Mexicano de Ecología. 30 de julio-4 de agosto. León, Gto.
- Sánchez-Velásquez, L.R. and M.R. Pineda-López. 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. and M.R. Pineda-López. 2010. Comparative demographic analysis in contrasting environments of *Magnolia dealbata*: an endangered species from Mexico. *Population ecology* 52(1): 203-210.
- Sánchez-Velásquez, L.R., M.R. Pineda-López, S.G. Vásquez-Morales and Ma.L. Avendaño-Yáñez. 2016. Ecology and conservation of endangered species: the case of magnolias. In: Quinn, M. Endangered species: Threats, Conservation and Future Research. Nova Science Publishers, Inc. Pp. 63-84.
- Sarkar, M. and A. Devi. 2014. Assessment of diversity, population structure and regeneration status of tree species in Hollongapar Gibbon Wildlife Sanctuary, Assam, Northeast India. *Tropical Plant Research* 1(2): 26-36.
- Sarukhan, J., D. Piñero and M. Martínez-Ramos. 1985. Plant demography: a community-level interpretation. In: J.L. Harper. Studies on Plant Demography. Academic Press Inc. Pp. 17-31.
- Schmitt, J. 1983. Individual flowering phenology, plant size, and reproductive success in *Linanthus androsaceus*, a California annual. *Oecologia* 59(1): 135-140.

- Seiwa, K. 2007. Trade-offs between seedling growth and survival in deciduous broadleaved trees in a temperate forest. *Annals of Botany* 99(3): 537-544.
- Setsuko, S., I. Tamaki, K. Ishida and N. Tomaru. 2008. Relationships between flowering phenology and female reproductive success in the Japanese tree species *Magnolia stellata*. *Botany* 86(3): 248-258.
- Silvertown, J.W. and D. Charlesworth. 1982. Introduction to plant population ecology. Longman London and New York. 209 p.
- SNM (Servicio Meteorológico Nacional). 2010. Normales climatológicas 1951-2010: Estación climatológica 20183 San Juan Yaeé. Disponible en: <http://smn.cna.gob.mx/es/informacion-climatologica-ver-estado?estado=oax>. Consultado el 23 de agosto de 2016
- SMN (Servicio Meteorológico Nacional). 2018. Monitor de sequía en México. Disponible en: <http://smn.cna.gob.mx/es/climatologia/monitor-de-sequia/monitor-de-sequia-en-mexico>. Consultado el 07 de junio de 2018.
- Sun, S. and L.E. Frelich. 2011. Flowering phenology and height growth pattern are associated with maximum plant height, relative growth rate and stem tissue mass density in herbaceous grassland species. *Journal of Ecology* 99: 991-1000.
- Thomas, S.C. 1996. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American journal of Botany* 83(5): 556-566.
- Thompson, B., L. Natali, R. Moraes y W. Baudoin. 2009. Estructura poblacional de la palmera endémica *Parajubaea torallyi* (Mart.) Burret en zonas aprovechadas del Área Natural de Manejo Integrado El Palmar (Chuquisaca, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 44(1): 17-35.
- Torimaru, T. and N. Tomaru. 2006. Relationships between flowering phenology, plant size, and female reproductive output in a dioecious shrub, *Ilex leucoclada* (Aquifoliaceae). *Botany* 84(12): 1860-1869.
- Turnbull, L.A., C. Paul-Victor, B. Schmid and D.W. Purves. 2008. Growth rates, seed size, and physiology: do small-seeded species really grow faster. *Ecology* 89(5): 1352-1363.

Uriarte, M., C.D. Canham, J. Thompson and J.K. Zimmerman. 2004. A neighborhood analysis of tree growth and survival in a hurricane-driven tropical forest. *Ecological Monographs* 74(4): 591-614.

Vásquez Morales, S.G. 2015. Demografía, cambio climático y bioprospección: una aproximación integral para la conservación de *Magnolia schiedeana* Schltl. Tesis Doctoral. Instituto de Biotecnología y Ecología Aplicada, Universidad Veracruzana. Xalapa, Ver. 107 p.

Vásquez-Morales, S.G., L.R. Sánchez-Velásquez, M.R. Pineda-López, F. Díaz-Fleischer, N. Flores-Estévez and H. Viveros-Viveros. 2017. Moderate anthropogenic disturbance does not affect the demography of *Magnolia schiedeana*, an endangered species from Mexico. *Flora* 234: 77-83.

Vásquez-Morales, S.G. and L.R. Sánchez-Velásquez. 2011. Seed ecology and pre-germinative treatments in *Magnolia schiedeana* Schlecht, an endangered species from Mexico. *Journal of Food, Agriculture & Environment* 9(1): 604-608.

Vázquez-García, J.A., R. Domínguez-Yescas, R. Pedraza-Ruiz, A. Sánchez-González y M.A. Muñiz-Castro. 2015a. *Magnolia rzewdoskiana* (Magnoliaceae), una especie nueva de la sección Macrophylla de la parte central de la Sierra Madre Oriental de México. *Acta Botánica Mexicana* 112: 19-36.

Vázquez-García, J.A., R. Domínguez-Yescas, C. Velazco-Macías, V. Shalisko and R.E. Merino-Santi. 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.

Villar, R., J. Ruiz-Robledo, J.L. Quero, H. Poorter, F. Valladares y T. Marañón. 2008. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: Valladares, F. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante (Segunda edición). Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, S.A., Madrid. Pp. 191-227.

Vives Brosa, J. 2002. El diagnóstico de la sobredispersión en análisis de modelos de datos de recuento. Departamento de Psicobiología i Metodología de les Ciències de la Salut. Tesis doctoral. Facultat de Psicologia, Universitat Autònoma de Barcelona. 94 p.

Wright, S.J., H.C. Muller-Landau, R. Condit and S.P. Hubbell. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84(12): 3174-3185.

Yau, K.K., K. Wang, and A.H. Lee. 2003. Zero-inflated negative binomial mixed regression modeling of over-dispersed count data with extra zeros. *Biometrical Journal* 45(4): 437-452.

Yesilova, A., Y. Kaya, B. Kaki and I. Kasap. 2010. Analysis of plant protection studies with excess zeros using zero-inflated and negative binomial hurdle models. *Gazi University Journal of Science* 23(2): 131-136.

Zhang, X., Y. Lei, D. Cai and F. Liu. 2012. Predicting tree recruitment with negative binomial mixture models. *Forest Ecology and Management* 270: 209-215.

Zuidema, P.A., W. Dijkman y J. van Rijsoort. 1999. Crecimiento de plantines de *Bertholletia excelsa* HBK en función de su tamaño y la disponibilidad de luz. *Ecología en Bolivia* 33: 23-35.

8. ANEXOS

Anexo 1. Formato de entrevista a los pobladores.

Comunidad: _____

Sexo: H M Edad: _____

1. ¿Con que nombre la conoce? _____
2. ¿Sabe dónde hay árboles de Yaj sa'a? _____
¿En dónde se da más? _____
3. ¿por qué crece más allí? (si refieren la altura, ¿Qué tiene que ver? _____

4. ¿cuáles son los lugares más bajos y altos en que se ha encontrado? Nombre de paraje _____

5. ¿Sabe a qué edad comienza a dar flores la planta? _____
6. ¿Cuándo da sus flores? _____ ¿Ha cambiado? _____
¿Qué tanto? _____
7. ¿Cuándo da sus frutos o semillas? _____
8. ¿Sabe usted si algún animal se come o se lleva las semillas? _____
¿Se come o se lleva todas o solo algunas? _____
9. ¿Hay más árboles de yaj sa'a ahora o antes? _____ ¿A qué cree que se deba?

10. ¿Dónde ha visto que esto sucede? _____
11. ¿La gente de la comunidad trabaja en los terrenos donde hay esta planta (cultivan, tienen ganado o aprovechan el bosque? _____
12. ¿Qué tamaño alcanzan los árboles? _____
13. ¿Qué partes de la planta se tiende a usar en la comunidad? ¿Qué usos le dan? _____

14. ¿Se usa más ahora o antes? _____
15. Para usted ¿es importante esta planta? ¿Por qué? _____

Anexo 2. Resultado de las entrevistas realizadas

Se entrevistó a un total de 99 personas en cinco comunidades: Santiago Lalopa, Otatitlán de Morelos, San Bartolomé Yatoni, San Juan Yaeé y Santa María Lachichina. El 66% fueron hombres y el 34% mujeres. El rango de edades comprende entre 19 y 87 años, aunque en su mayoría fueron mayores a los 35 años de edad. Producto de la entrevista se obtuvo lo siguiente:

En la región de El Rincón, Sierra Norte, Oaxaca, a *Magnolia dealbata* se conoce mayormente como yaj sa'a (para su pronunciación la j suena como la r francesa y el apóstrofo representa una oclusión glotal, se corta la voz con el cierre de la garganta) o Yaj saa, en menor medida como yoloxóchil, tempaxochil o cempasúchil. Su distribución se restringe a las partes altas de las montañas, propiciado principalmente por la humedad, la temperatura fría, así como el abono de los bosques. Otros atributos que asocian a la distribución de esta especie son: la vegetación, los árboles propician su desarrollo al crece entre ellos, aunque no se asocia bien con el ocote (*Pinus chiapensis*).

La mayoría consideró que yaj sa'a comienza a producir flores a partir de los ocho años de edad, aunque hubo quienes señalaron que puede estar ocurriendo desde los cinco años. El periodo de floración comprende los meses de febrero, marzo, se acentúa en abril y concluye en mayo. La mayoría señaló que no variado la temporada de floración. Una minoría refirió que el frío tiende a retrasar la floración de 15 días a un mes. La producción de frutos se da básicamente en los meses de mayo, junio, julio, agosto y septiembre. Existe un desconocimiento generalizado sobre la existencia de algún depredador de las semillas. Se cree que las aves, ardillas y ratones pueden ser los principales depredadores.

El 52% refirió que la población de magnolia ha disminuido, el 37% apuntó que se ha mantenido igual, el 4% consideró que ha aumentado, 4% manifestó su desconocimiento y los restantes mencionan que mientras en algunas partes disminuye, en otras aumenta. Las causas, para quienes señalaron una disminución en la población, atribuyen básicamente a: cambio de uso de suelo, disturbios, cambios en el clima con un aumento de temperatura y reducción de la precipitación e invasión del ocote.

Magnolia dealbata tiene un uso básicamente ornamental, para adornar las iglesias u hogares. Es muy apreciada por su olor y belleza. Es una planta única en la región, no se da en cualquier parte y tiene una población restringida.



Anexo 3. Relación entre el tamaño del fruto y número de semillas de *Magnolia dealbata*.

Adicional al trabajo reportado en los mismos años, durante el periodo de fructificación (septiembre y octubre de 2016), al azar se colectaron frutos de diferentes árboles con el fin de cuantificar el número de semillas por fruto. La colecta se llevó a cabo en áreas circundantes a los sitios de muestreo para evitar efecto en el reclutamiento dentro de las áreas de muestreo.

Los frutos presentaron una variación en su longitud entre 6 y 10 cm, su ancho osciló entre 3 y 5.8 cm, con un promedio de 8.4 y 4.8 respectivamente. Dada la variación en los tamaños de los frutos, se registró también una variación en el número de semillas por fruto. Los frutos con menor número de semillas registraron una producción de 21 semillas. En los frutos con mayor producción se registraron hasta 188 semillas. En promedio cada fruto produjo 98 semillas.

A través de regresión lineal se determinó la relación entre el largo y ancho del fruto con la cantidad de semillas producidas. Se encontró una baja relación entre el largo y ancho del fruto con el número de semillas. La longitud del fruto explica el 38% de la variación en el número de semillas. El ancho del fruto explica el 24.5% de esta variación.

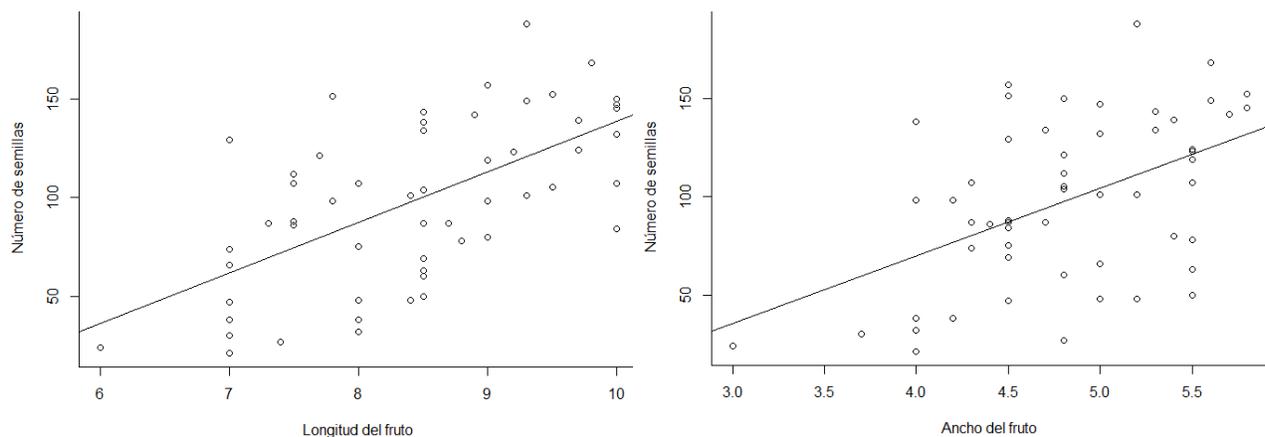


Figura 7. Correlación entre las dimensiones del fruto y el número de semillas con un nivel de confianza del 95%. a) $R=0.613$ [IC 95%: 0.417-0.754] ($p<0.001$), $y=-1.88E02+25.66*x$, b) $R=0.495$ [0.267-0.671] ($p<0.001$), $y=-67.92+34.45*x$.