

UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

Ecología poblacional de *Dalbergia calderonii* Standl e implicaciones para su conservación en el Neotrópico

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN **CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD
Y CONSERVACIÓN DE ECOSISTEMAS
TROPICALES**

PRESENTA

Manuel de Jesús Medina Amaya

Directora

Dra. Clara Luz Miceli Méndez

Instituto de Ciencias Biológicas

Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Co-Director

Dr. Sergio López Mendoza

Instituto de Ciencias Biológicas

Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Asesora

Dra. Laura Hernández Pinto

Asesor

Dr. Miguel Ángel Peralta Meixueiro

Instituto de Ciencias Biológicas

Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Agosto de 2025





UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

SECRETARÍA ACADÉMICA DIRECCIÓN DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas a 21 de agosto de 2025

Oficio No. SA/DIP/0950/2025

Asunto: Autorización de Impresión de Tesis

C. Manuel de Jesús Medina Amaya

CVU: 1157537

Candidato al Grado de Doctor en Ciencias en Biodiversidad y

Conservación de Ecosistemas Tropicales

Instituto de Ciencias Biológicas

UNICACH

Presente

Con fundamento en la opinión favorable emitida por escrito por la Comisión Revisora que analizó el trabajo terminal presentado por usted, denominado *Ecología poblacional de **Dalbergia calderonii** Standl e implicaciones para su conservación en el Neotrópico* y como Directora de tesis la Dra. Clara Luz Miceli Méndez (CVU: 288394) quien avala el cumplimiento de los criterios metodológicos y de contenido; esta Dirección a mi cargo autoriza la impresión del documento en cita, para la defensa oral del mismo, en el examen que habrá de sustentar para obtener el Grado de Doctor en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales.

Es imprescindible observar las características normativas que debe guardar el documento, así como entregar en esta Dirección una copia de la *Constancia de Entrega de Documento Recepcional* que expide el Centro Universitario de Información y Documentación (CUID) de esta Casa de estudios, en sustitución al ejemplar empastado.

Atentamente
"Por la Cultura de mi Raza"

Dra. Dulce Karol Ramírez López
DIRECTORA



C.c.p. Dra. Alma Gabriela Verdugo Valdez. Directora del Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH. Para su conocimiento.
Archivo/minutario.

EPL/DKRL/igp/gtr

2025, Año de la mujer indígena
Año de Rosario Castellanos

Ilustración: Noé Zenteno



Ciudad Universitaria, libramiento norte
poniente 1150, col. Lajas Maciel C.P. 29039.
Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México
investigacionyposgrado@unicach.mx

DEDICATORIA

A mis hijos Alejandro y Natalia

A mi esposa Kimberly

A mis padres y hermano Manuel Antonio, Angela del Carmen y Carlos Antonio

A mis sobrinos Noel y Dilan

Quienes son mi inspiración y apoyo

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

A la **Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH)**, por proporcionar el marco institucional necesario para el desarrollo de esta investigación.

A la **Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI)**, por el apoyo financiero y el respaldo otorgado a este proyecto de investigación.

A la **Universidad de El Salvador (UES)** y particularmente a la **Facultad Multidisciplinaria Paracentral (FMP)**, por facilitar los espacios académicos y recursos.

A la **Dra. Clara Luz Miceli Méndez**, directora de esta tesis, por su invaluable orientación académica, su dedicación constante y por compartir su experiencia y conocimiento.

Al **Dr. Sergio López Mendoza**, co-director de esta tesis, por su acompañamiento académico y sus importantes aportes académicos y metodológicos.

A los **Dra. Laura Hernández Pinto** y **Dr. Miguel Ángel Peralta Meixueiro**, asesores de esta tesis, por sus valiosas observaciones críticas y constructivas.

Al **Dr. Miguel Ángel Pérez Farrera**, por su generoso apoyo académico, su acompañamiento en el trabajo de campo y por compartir su experiencia investigativa.

Al **Dr. Octavio Rojas Soto**, por su invaluable orientación y compartir sus conocimientos durante mi estancia de investigación

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Expreso mis agradecimientos a la **Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas**, por brindarme la formación académica para cumplir mis objetivos académicos y profesionales

A la **Dra. Clara Luz Miceli Méndez**, directora de esta tesis, por su confianza y apoyo en todo momento de mi proceso de formación

Al **Dr. Sergio López**, co-director de esta tesis, por su valiosa orientación académica que contribuyó significativamente en mi formación

A los doctores **Miguel Ángel Peralta** y **Laura Hernández Pinto**, por sus importantes aportaciones para la realización de este trabajo

A los biólogos **Gaspar Moreno** y **Mauricio Martínez**, por su valiosa ayuda en las giras de campo

A los ingenieros **Alberto Aquino** y **Vladimir Baiza** técnicos del Ministerio de Medio Ambiente y Cambio Climático de El Salvador, por contribuir a las ideas iniciales que dieron paso a la presente investigación, también por su apoyo en las visitas de campo de reconocimiento y por facilitar la base de datos de registros de presencia para El Salvador de la especie objetivo del estudio

Contenido

Resumen.....	1
Introducción general.....	4
Capítulo 1.....	15
Geographical and ecological distribution analysis of <i>Dalbergia Calderonii</i> Standl. (Fabaceae): implications for the conservation of this critically endangered rosewood	15
Capítulo 2.....	37
Demographic assessment of vital rates in endangered tropical trees: a case of Resilience in <i>Dalbergia calderonii</i>	37
Capítulo 3.....	82
Ecología de <i>Dalbergia calderonii</i> una especie de interés forestal en el Neotrópico.	82
Discusión general	115
Conclusiones generales	120
Recomendaciones.....	121
Referencias.....	123

Resumen

Dalbergia calderonii, así como otras dalbergias, son árboles de importancia económica internacional por su madera de alta calidad utilizada para la elaboración de muebles finos. La creciente demanda de estas especies por su madera y las elevadas tasas de deforestación y fragmentación de los bosques secos tropicales ha llevado a muchas de éstas, incluyendo a *D. calderonii*, a ser catalogadas especies en peligro de extinción. *D. calderonii* es una especie poco estudiada con un conocimiento muy limitado de su ecología, por lo que, uno de los objetivos de este trabajo fue modelar la distribución potencial de *D. calderonii* e identificar sus áreas mejor conservadas. Se encontró que el modelo de distribución potencial para *D. calderonii* predice dos áreas geográficamente separadas, una en el sur de México y la otra en el norte de Centroamérica; por lo que se procedió a modelar las poblaciones independientes para comparar sus nichos ecológicos. Se transfirieron todos los modelos a los escenarios climáticos del pasado (ej. último interglaciar, último máximo glacial y holoceno medio) para comprender la historia biogeográfica reciente de la especie. Se encontró que el 65% de la distribución potencial de la especie comprende sitios con vegetación escasa y suelo desnudo; además, no se encontraron diferencias significativas entre los nichos de las poblaciones mexicanas y centroamericanas. Las transferencias a los escenarios pasados mostraron que la historia potencial de la distribución de la especie se había caracterizado por dinámicas de expansiones y contracciones que describen aislamientos geográficos comunes, pero que también incluyen etapas de distribuciones continuas.

Además, se evaluó la dinámica poblacional de *D. calderonii* utilizando un modelo de matriz de transición, con datos de campo de un año, analizando la supervivencia, la fecundidad y la permanencia en un fragmento de selva seca. Se observaron dos eventos reproductivos, registrando mayor actividad en el primero, respecto al segundo. Considerando esta variación se estimó la fecundidad, para cada uno de los eventos y se estructuraron dos matrices de transición, difiriendo únicamente en las entradas de fecundidad. Las simulaciones demográficas incluyeron modelos

anuales, promedio, periódicos y estocásticos. Los resultados indican crecimiento poblacional ($\lambda > 1$) en todos los modelos, pero λ disminuye drásticamente cuando la cantidad de individuos reproductivos descende. El análisis de elasticidad reveló que la estabilidad de la población depende en gran medida de los adultos II (AII) y los juveniles I (JI). *D. calderonii* tolera la fragmentación, con un crecimiento positivo bajo las condiciones actuales.

Finalmente se estudiaron los patrones fenológicos de *D. calderonii*. Encontrando que la fenología vegetativa mostró una estacionalidad significativa con emergencia foliar iniciando en abril, follaje completo entre mayo-junio, y caída de hojas ocurriendo de diciembre a enero, correlacionándose fuertemente con la precipitación ($\rho = 0.7$, $p < 0.01$) y la humedad ($\rho = 0.75$, $p < 0.01$). La fenología reproductiva presentó alta estacionalidad, con floración observada únicamente en 2023 durante marzo-abril, mientras que la fructificación se extendió de mayo a enero con pico de producción de frutos inmaduros de agosto a noviembre. La comunidad forestal donde se encuentra *D. calderonii* mostró alta diversidad tanto en componentes arbóreos (Shannon-Chao = 3.32, equitatividad = 0.95) como en el sotobosque, siendo Fabaceae la familia dominante. La estructura poblacional reveló una distribución diamétrica en forma de J invertida característica de regeneración natural, con la mayoría de los individuos concentrados en las clases diamétricas menores. La densidad de la madera se estimó en 0.97 g/cm^3 , con biomasa y contenido de carbono calculados en 83.06 Mg/ha^{-1} y $39.86 \text{ MgC/ha}^{-1}$ respectivamente.

Los resultados indican que los procesos de deforestación afectan considerablemente la distribución potencial de la especie y tomando en cuenta su distribución disyunta, se sugiere se prioricen ambas poblaciones para su conservación. Los resultados del análisis demográfico son alentadores y pareciera ser que las poblaciones por sí solas podrían recuperarse. Además, los patrones fenológicos descritos son una base para definir estrategias de propagación y enriquecimiento de las poblaciones. Sin embargo, la deforestación, la tala selectiva, los incendios y la ganadería son las principales amenazas para la continuidad de *D. calderonii*.

Palabras clave: *Dalbergia*, selva seca, distribución potencial, similitud de nicho, demografía, fenología

Introducción general

El presente trabajo pretende brindar una visión de la ecología de *D. calderonii* y las implicaciones para su conservación, bajo tres enfoques. El primero aborda los patrones espaciales y ambientales mediante el uso de modelos de distribución potencial, el segundo brinda la dinámica de una población bajo modelos demográficos matriciales y el último describe los patrones fenológicos y su relación con factores abióticos.

Capítulo I

El primer enfoque relacionado con los modelos de nicho ecológico y de distribución de especies (ENM/SDM), permite determinar sus nichos ecológicos y predecir las áreas potenciales de presencia de las especies (Hijmans & Graham, 2006; Phillips et al., 2006; Soberón, 2007; Elith et al., 2011). Estos métodos han surgido como una excelente alternativa metodológica para delimitar a las áreas potenciales de presencia de las especies (Mota-Vargas & Rojas-Soto, 2012).

Durante las últimas décadas, el Modelado de Nicho Ecológico (MNE) se ha fortalecido a partir del desarrollo de tecnologías informáticas enfocadas al desarrollo de algoritmos, software y paqueterías de acceso (Mota-Vargas et al., 2019). Un algoritmo muy utilizado es MaxEnt a través de un aprendizaje automático basado en la máxima entropía y predicción de distribuciones de especies examinando correlaciones especie-entorno con datos de presencia y sus covariables ambientales (Phillips et al., 2006).

Los ENM/SDM predicen las áreas potenciales de presencia de las especies y determinan sus nichos ecológicos, a partir de la correlación entre los registros de presencia asociados a características ambientales, partiendo de la reconstrucción de nichos ecológicos (ej, espacios ambientales), esto es posible mediante la correlación de los registros de presencia de una especie, con las condiciones ambientales asociadas a ellas, utilizando algoritmos matemáticos e informáticos (Hijmans & Graham, 2006; Phillips et al., 2006; Soberón, 2007; Elith et al., 2011). Es decir, los ENM/SDM permiten definir

dos aspectos: 1) el nicho ecológico, en un sentido *grinnelliano* (Soberón, 2007) y 2) la distribución potencial de una especie (Pulliam, 2000).

Es importante acotar que los SDM/ENM se desarrollan en dos espacios: 1) un espacio geográfico (bidimensional) que corresponde al SDM y 2) un espacio ecológico o ambiental que es multidimensional, refiriéndonos a los ENM (Figura 1) (Soberón et al., 2017). El primero se refiere a partes de la geografía del planeta donde se encuentran las condiciones ambientales para la presencia de una especie; es decir, a las distribuciones geográficas (Peterson & Soberón, 2012), en cambio el segundo, comprende el espacio ecológico “n” dimensional representado por las variables ambientales; y es en este espacio en el que se establece la correlación con los registros de presencia para la reconstrucción del nicho ecológico. La relación entre los SDM/ENM se establece a través de la “dualidad de Hutchinson” (Figura 1) y se entiende como la correspondencia existente entre los espacios geográficos y ambientales (Colwell & Rangel, 2009).

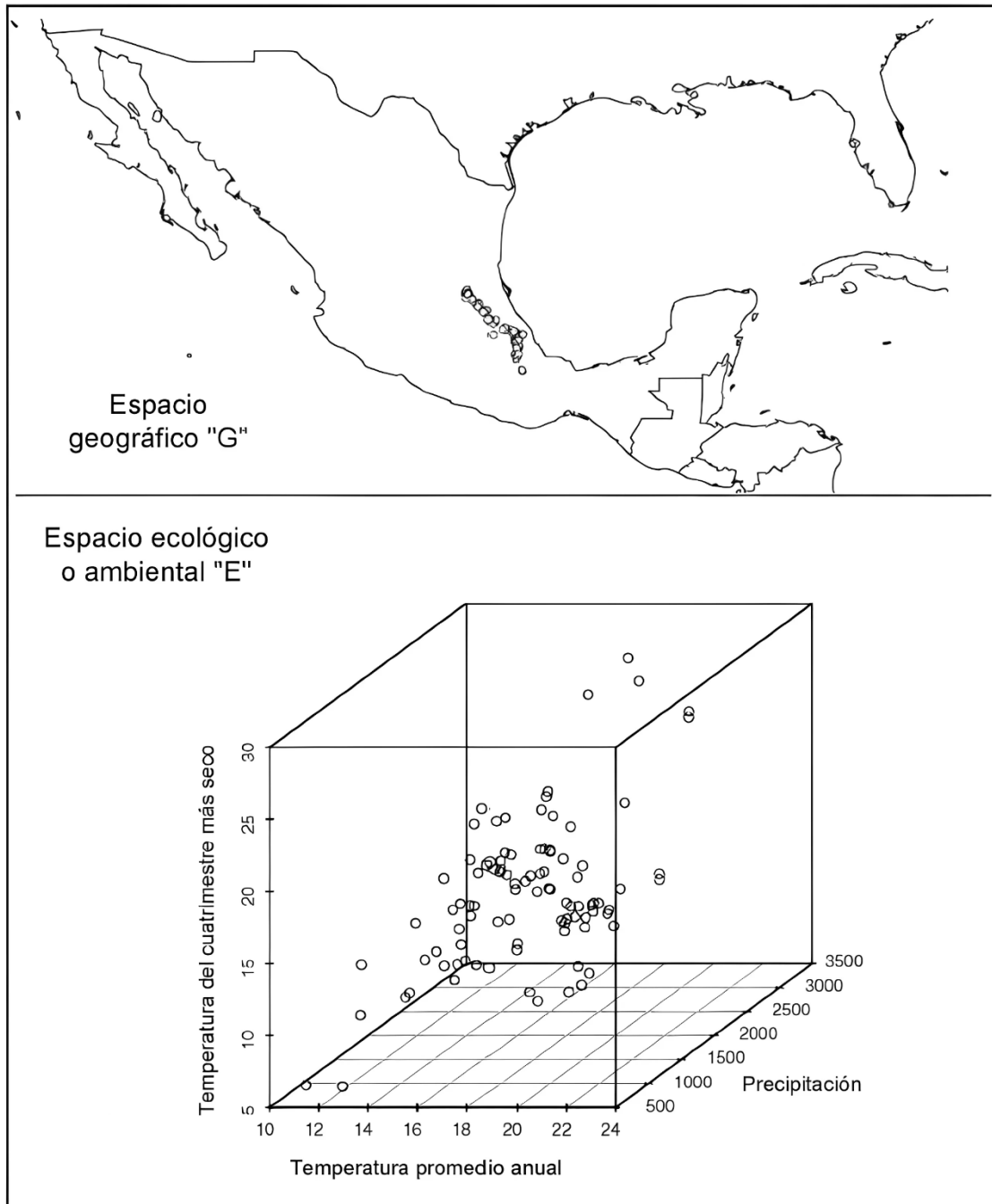


Figura 1. Representación de la dualidad de Hutchinson en donde se muestra cómo los puntos de registros de presencia de una especie en la geografía G (espacio bidimensional, panel superior) tienen una correspondencia con en el espacio ambiental E (multidimensional, panel inferior) que en este

caso es expresado en tres variables. Los registros corresponden a una perdiz llamada Chivizcoyo (*Dendrortyx barbatus*). Tomado de (Mota-Vargas et al., 2019).

Delimitar el área de distribución potencial de una especie implica tener conocimiento sobre su historia evolutiva y biogeográfica, sus interacciones bióticas y su capacidad de dispersión. Bajo el contexto de los SDM/ENM una definición interesante de área de distribución es “*el espacio geográfico que ha sido accesible a una especie y donde las condiciones e interacciones ecológicas a todas las escalas, favorecen la presencia de sus individuos*” (Mota-Vargas et al., 2019). Un aspecto importante en la modelación de los SDM/ENM mediante métodos correlativos, es que suele requerir vincular las características ambientales de las apariciones de especies conocidas con las condiciones asociadas al fondo ambiental en un área de calibración (AC) (Phillips et al., 2006; Anderson & Raza, 2010; Barve et al., 2011). El AC la podemos definir, como la región geográfica utilizada por los algoritmos dependientes del AC (por ejemplo, análisis de factores de nicho ecológico, modelos aditivos generalizados, algoritmo genético para la producción de conjuntos de reglas, modelos lineales generalizados, MaxEnt, *random forest*, *support vector machine*), para estimar las preferencias ambientales de las especies y permitir la predicción de su distribución geográfica potencial (Rojas-Soto et al., 2024).

El AC se asocia con frecuencia a un rendimiento preciso del modelo y a la predicción del potencial de distribución de las especies cuando se proyectan a nuevas regiones o condiciones (Barve et al., 2011; Acevedo et al., 2012; Owens et al., 2013). La selección apropiada del AC para desarrollar análisis ENM/SDM no es sencilla. Algunos estudios suelen tomar esta decisión sin una base biogeográfica significativa (Meyer & Thuiller, 2006; Barve et al., 2011). El tamaño del área de calibración es uno de los factores más críticos que afectan a la precisión de los modelos, superando la influencia de otros factores (Barve et al., 2011). Estos datos ponen de relieve la importancia de seleccionar zonas de calibración adecuadas para mejorar las predicciones de los modelos y garantizar aplicaciones más fiables de los mismos (Luna et al., 2024). Existen varios métodos para establecer

las AC y estos podrán ser de mucha utilidad y validez, sin embargo, un estudio reciente sugiere calibrar los modelos de nicho ecológico y distribución de especies a la luz de hipótesis explícitas a priori sobre la extensión de las áreas accesibles (M) como delimitación de la AC, que teóricamente incluye la capacidad de dispersión de la especie y sus barreras. En este sentido recomiendan utilizar entidades biogeográficas, además consideran que es un método sencillo de establecer y muy operativo (Rojas-Soto et al., 2024).

Otro requerimiento importante en los ENM/SDM son los datos medioambientales o climáticos (Peterson et al., 2011; Sillero et al., 2021). La selección adecuada de los datos ambientales es clave en el desarrollo de ENM/SDM (Ashcroft et al., 2011; Brodie et al., 2020; Sillero & Barbosa, 2021; Díaz-Vallejo et al., 2024), ya que la idoneidad estimada por el modelo debe reflejar la biología de la especie (Austin, 2002; Peterson & Nakazawa, 2008). Por ello, es crucial considerar el tipo, la calidad y la resolución espacial y temporal de las variables ambientales a utilizar (Peterson & Nakazawa, 2008; Ashcroft et al., 2011; Braunisch et al., 2013; Bradie & Leung, 2017; Booth, 2022).

Por tanto, la selección del mejor conjunto de variables se ha convertido en un tema de interés (Cobos et al., 2019; Sillero et al., 2021; Díaz-Vallejo et al., 2024), y esto ha llevado al uso de diversos métodos estadísticos para estimar las relaciones entre variables y optimizar el proceso de modelización, evitando al mismo tiempo la sobreestimación de parámetros (Dormann, 2007; Braunisch et al., 2013; Tracy et al., 2018; Cobos et al., 2019; Brodie et al., 2020; Schnase & Carroll, 2022). Los métodos de correlación se han utilizado ampliamente para crear conjuntos de variables independientes que identifican y sirven para descartar aquellas variables altamente correlacionadas (Hauke & Kossowski, 2011; De Winter et al., 2016). Sin embargo, el uso de otros métodos de selección de las variables como sería el análisis de Jackknife, un análisis de componentes principales (PCA), un análisis de factor de inflación de la varianza (VIF), permite identificar un conjunto adecuado de variables que conlleva a la mejora del rendimiento de los modelos (Cobos et al., 2019).

En cuanto a la aplicabilidad de los ENM/SDM, estos permiten generar conocimiento de la distribución geográfica, que es fundamental para apoyar los estudios evolutivos y ecológicos de las especies (Paglia et al., 2012). Por ejemplo, la evaluación de las especies respecto a las condiciones pasadas en las glaciaciones nos permite entender cómo se produjeron las contracciones en la distribución de las especies bajo condiciones climáticas adversas (Waltari et al., 2007), y la información generada por la modelación de la distribución de las especies pueden proporcionar información valiosa sobre las áreas de ocurrencia de la especie desde ese período hasta su ocupación de los territorios naturales en la actualidad (Bonaccorso et al., 2006; Fragnière et al., 2015; Ortiz-Rodríguez et al., 2018; de Mello et al., 2019).

Una aplicación muy utilizada de los ENM/SDM es evaluar los efectos del cambio climático mediante la utilización de modelos de proyección bajo distintos escenarios (Trisurat et al., 2011). También se utilizan para evaluar las implicaciones en el manejo silvícola (Adjonou et al., 2020; Martins et al., 2020), la filogeografía (Collevatti et al., 2012), los patrones de riqueza (Raes et al., 2009; Dubuis et al., 2011), la invasión potencial de especies exóticas (Gong et al., 2020; Fang et al., 2021; Jia et al., 2023), y asociar la idoneidad climática proyectada y tasa de crecimiento de la población (λ) (Ureta et al., 2018; Baer & Maron, 2019).

Capítulo II

El segundo enfoque del estudio comprende evaluar el comportamiento demográfico de una población de *D. calderonii*. Una forma para realizar esta tarea es utilizando los modelos de población, que son una herramienta importante para la conservación y representan aplicaciones de la teoría de la biología de poblaciones (Kaye & Pyke, 2003). Los modelos de población se utilizan para evaluar las tendencias de las poblaciones, establecer prioridades y valorar las opciones de gestión (Burgman et al., 1993). Los tipos de modelos poblacionales más utilizados en demografía vegetal son los modelos matriciales y más recientemente los modelos de proyección integral (Lefkovitch, 1965; Caswell, 2001; Ellner & Rees, 2006; Doak et al., 2021). Particularmente los modelos matriciales de proyección

son una herramienta muy potente para abordar cuestiones ecológicas y evolutivas (Salguero-Gómez & Plotkin, 2010), y además, podrían ser ampliamente eficaces para establecer objetivos de recuperación y evaluar propuestas de gestión de especies amenazadas (Schemske et al., 1994).

Un modelo matricial clasifica a los individuos de una población según un rango discreto de edades (Leslie, 1945), tamaños o etapas de desarrollo (Lefkovitch, 1965) o una mezcla de estas variables (Ehrlén et al., 2005; Jacquemyn et al., 2005), y son útiles cuando la edad de cada individuo es desconocida (ej. árboles) (Cochran & Ellner, 1992; Olmsted & Alvarez-Buylla, 1995; Zuidema, 2000; Van Mantgem & Stephenson, 2005).

La matriz de proyección cuantifica tres procesos fundamentales para cada una de las clases que, en conjunto, determinan el ciclo vital de la especie: (i) la probabilidad de supervivencia de sus individuos, (ii) su probabilidad de permanecer en la misma clase (estasis) o de pasar a otra (progresión a clases superiores o retrogresión a clases inferiores), y (iii) sus contribuciones con recién nacidos a la población (fecundidad) (Lefkovitch, 1965). Utilizando estos valores, los modelos matriciales permiten proyectar el crecimiento de la población (λ) (Lefkovitch, 1965; Caswell, 2001). La tasa de crecimiento de la población (λ), es un indicador importante de la viabilidad de la población y permite cuantificar si la población está en declive o está creciendo (Caswell, 2001).

Además de λ , un análisis derivado de la matriz de proyección es el análisis de elasticidad, que estima las contribuciones relativas de los distintos procesos demográficos (ej. Supervivencia, crecimiento o estasis y reproducción) a la tasa de crecimiento de la población (de Kroon et al., 1986; Caswell, 2001). La elasticidad puede utilizarse para determinar con precisión las partes de la historia vital de un organismo en las que debe centrarse el esfuerzo de gestión, o las que más contribuyen a la aptitud (Benton & Grant, 1999). También, mediante el análisis matricial es posible determinar la distribución de la estructura estable de la población y el valor reproductivo para cada categoría de tamaño. Estas estimaciones se pueden hacer gracias a las propiedades matemáticas de la matriz

construida y que representa las características demográficas de la población en estudio (Caswell, 2001).

Por otro lado, las poblaciones experimentan cierto grado de variación espaciotemporal en su comportamiento demográfico (Moloney, 1988; Mandujano et al., 2001; Jongejans & De Kroon, 2005; Hernández-Apolinar et al., 2006). La forma y el origen de esta variación es uno de los aspectos más significativos y paradójicamente uno de los menos comprendidos de la ecología de poblaciones (Jongejans & De Kroon, 2005; Salguero-Gómez & de Kroon, 2010; Crone et al., 2011). Considerando estos cambios espaciotemporales en el comportamiento demográfico, se han desarrollado matrices periódicas precisamente para modelar dicha variación demográfica (Caswell & Trevisan, 1994). Los modelos matriciales periódicos pueden utilizarse para incorporar la variación que muestra algún tipo de regularidad periódica (ya sea estacional o anual) y evaluar su efecto en la dinámica de las poblaciones (Skellam, 1966; Caswell & Trevisan, 1994; Caswell, 2001).

El reconocimiento de la importancia de esta heterogeneidad en el comportamiento de las poblaciones se ha traducido en diferentes estudios que evalúan dichas variaciones temporales, a través de modelos periódicos, que son una modificación del modelo matricial clásico (van Groenendael & Slim, 1988; Nault & Gagnon, 1993; Svensson et al., 1993; Lesica & Shelly, 1995; Sieg & King, 1995; Oostermeijer et al., 1996; Watkinson & Powell, 1997; Damman & Cain, 1998; Mandujano et al., 2001).

Otro abordaje interesante para incorporar la variabilidad demográfica de las poblaciones es mediante los modelos de entorno estocástico, los cuales, predicen la tasa de crecimiento de la población a largo plazo a partir de una secuencia de condiciones (matrices de transición anuales) generadas por un proceso estocástico (Tuljapurkar, 1989; Caswell, 2001; Kaye & Pyke, 2003; Smith et al., 2005; Antonovics et al., 2006). Los modelos estocásticos también se han aplicado con éxito para incorporar la variación espacial y/o temporal en diferentes poblaciones (Bierzychudek, 1982; Eriksson, 1994; Nakaoka, 1996; Mandujano et al., 2001; Rees & Ellner, 2009).

Capítulo III

El tercer componente estudiado de *D. calderonii*, fue evaluar los patrones fenológicos y su relación con las variables ambientales. La fenología es el estudio de fenómenos naturales recurrentes y su relación con el clima (Schwartz, 2003). El conocimiento fenológico contribuye al entendimiento de los patrones reproductivos y vegetativos de las plantas (Justiniano & Fredericksen, 2000; Mantovani et al., 2003). A través del estudio de la fenología, se tratan de establecer las posibles causas de su presencia con relación a factores bióticos y abióticos (Talora & Morellato, 2000; Vélchez & Rocha, 2004).

Algunos autores (e.g., Hamann, 2004; Elzinga et al., 2007), documentan que las plantas han desarrollado mecanismos de respuesta a señales ambientales que estimulan el desarrollo de las estructuras vegetativas y reproductivas. Entre los factores abióticos que pueden influir en la variación temporal de la fenología reproductiva de las especies, se ha enfatizado en las horas de brillo solar, la humedad relativa, la temperatura y la precipitación, siendo ésta última, la principal variable estudiada en la fenología tropical (Vélchez & Rocha, 2004).

La precipitación pluvial, ejerce una fuerte influencia sobre la fenología en los ecosistemas tropicales, pero su efecto tiene distinto grado de importancia en los bosques secos al igual que aquellos con alto contenido de humedad; además, es relevante cómo se distribuye la humedad en el año, lo cual genera comportamientos fenológicos diferenciados en los ecosistemas (Anaya & Valencia, 2013). También, la variación de la humedad atmosférica y del suelo que está asociada a la precipitación, son detonantes ambientales a los que responden los patrones de floración y fructificación de los árboles en las regiones tropicales (Hamann, 2004; Ochoa-Gaona et al., 2008).

Particularmente en los bosques neotropicales estacionales secos y húmedos, se observa una tendencia a la concentración de la riqueza y abundancia de la floración de las especies arbóreas en la época de estiaje o periodos de menor humedad (Janzen, 1967; Williams-Linera & Meave, 2002;

Cortés-Flores et al., 2019), y la producción de frutos, se espera que ocurra cuando se presentan las mejores condiciones de humedad en el suelo para las diásporas, lo cual propicia que las semillas germinen y crezcan lo suficiente en su parte subterránea y aérea lo cual, asegura la supervivencia durante la primera temporada seca del año (van Schaik et al., 1993; Hamann, 2004; Zimmerman et al., 2007).

Por tanto, comprender los patrones fenológicos puede contribuir a la solución de algunos problemas forestales, ya que sienta bases para entender la biología de la reproducción de las especies, la dinámica de las comunidades, las interacciones planta-animal y la evolución de la historia de vida de los animales que dependen de las plantas para su alimentación (Talora & Morellato, 2000; Vélchez & Rocha, 2004). Además, el conocimiento de las épocas de floración y fructificación es importante para la conservación de recursos genéticos y el manejo forestal de bosques primarios y secundarios pues marca los meses en los que ocurre, ayudando a la planificación de colectas de semilla y la detección de las mejores procedencias de germoplasma (Borchert, 1994; Poorter et al., 1996; Lowe et al., 2005; Herrera, 2009; Wright & Calderón, 2018).

La estadística circular es una poderosa herramienta que permite analizar variables que tienen una naturaleza cíclica y para las que la estadística lineal no es apropiada (ej. Fenología) (Mendoza, 2020). La estadística circular o direccional es la subdisciplina específica de la estadística que se ocupa del análisis de datos angulares (vectoriales), y con esta se pueden realizar distribuciones circulares y estadísticos de prueba de hipótesis (Zar, 1999; Morellato et al., 2010). Por ejemplo, la diferencia entre enero y diciembre es de solo un mes en una escala circular, mientras que, en una escala lineal, dicha diferencia sería de 12 meses (Mendoza, 2020). Por tanto, la naturaleza repetitiva de los incrementos temporales, como días, meses o años, se capta mediante la envoltura del círculo (Morellato et al., 2010).

En términos de aplicaciones de fenología vegetal, cualquier fecha de observación (mes, semana o día) puede convertirse en un ángulo, y la frecuencia de observaciones en ese ángulo o fecha

se traza (Morellato et al., 2010). Por ejemplo, Ting et al. (2008) aplicaron el álgebra vectorial circular para caracterizar los picos estacionales en la producción de fruta (fecha media, como un ángulo) y la duración de las temporadas de fructificación (como una desviación estándar circular), y correlaciones circulares para conectar la geografía y el clima con el momento de la producción de fruta.

Bajo este marco teórico, el objetivo general la investigación fue evaluar la distribución potencial, la dinámica población y los patrones fenológicos de *D. calderonii* para coadyuvar en su conservación.

Capítulo 1

Geographical and ecological distribution analysis of *Dalbergia Calderonii* Standl. (Fabaceae): implications for the conservation of this critically endangered rosewood



Geographical and ecological distribution analysis of *Dalbergia Calderonii* Standl. (Fabaceae): implications for the conservation of this critically endangered rosewood

Manuel Medina-Amaya¹ · Clara Luz Miceli-Méndez² · Miguel A. Pérez-Farrera^{3,4} · Sergio López^{3,4} · Octavio Rojas-Soto⁵

Received: 16 July 2024 / Accepted: 26 October 2024

© The Author(s), under exclusive license to Springer Nature B.V. 2024

Abstract

Dalbergia is economically essential for its high-quality rosewood wood in fine furniture. Thus, there is a high demand for wood, which has led to illegal logging. *Dalbergia calderonii* Standl. is associated with tropical deciduous forests, where there is a high rate of deforestation, leading to the decline of the species' natural populations. The knowledge of its potential areas of presence and associated environments can contribute to species conservation. Here, we modeled the potential distribution of *D. calderonii* and identified areas with remnants. We found that the potential distribution model for *D. calderonii* predicts two geographically separate areas, one in southern Mexico and the other in northern Central America; thus, we also modeled them as two independent populations and compared their ecological niches. We transferred all models into the Last Interglacial, the Last Glacial Maximum, and the mid-Holocene climatic scenarios to understand the species' recent biogeographic history. We found that 65% of the species' potential distribution comprises sites with sparse vegetation and bare soil; besides, we found no significant differences between the niches of the Mexican and Central American populations. The transferences to the past scenarios showed that the potential history of the species distribution had been characterized by dynamics of expansions and contractions describing commonly geographical isolations but also including stages of continuum distributions. We suggest that future conservation strategies prioritize both populations independently, based on their disjunct distribution.

Keywords Conservation · Niche similarity · Species distribution models · Past distribution

Introduction

The species of the genus *Dalbergia* L.f., also known as rosewoods, are widely distributed globally, with approximately 250, and centers of diversity in Central and South America,

Communicated by Courtney Siegert.

Sergio López sergio.lopez@unicach.mx
Octavio Rojas-Soto octavio.rojas@inecol.mx

¹ Programa de Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales. Instituto de Ciencias Biológicas, Libramiento Norte Poniente 1150, C.P. 29039 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México

² Laboratorio de Cultivo de Tejidos Vegetales, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte Poniente 1150, C.P. 29039 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, Ciencias Biológicas, Libramiento Norte Poniente 1150, México

³ Laboratorio de Ecología Evolutiva, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte Poniente 1150, C.P. 29039 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, Ciencias Biológicas, Libramiento Norte Poniente 1150, México

⁴ Herbario Eizi Matuda, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte Poniente 1150, C.P. 29039 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, Ciencias Biológicas, Libramiento Norte Poniente 1150, México

⁵ Red de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología, A.C. Carretera antigua a Coatepec 351, Col. El Haya, CP 91073 Xalapa, Veracruz, México



Africa, Madagascar, and Asia (Klitgaard and Lavin 2005). However, some studies have recorded 269 species worldwide (Wu et al. 2022). Despite the morphological variability and diverse habitat preferences of *Dalbergia* species, which makes it challenging to classify New and Old-World species into natural groups (Bentham 1860; Prain 1904; de Carvalho 1989), the group is suggested to be monophyletic and originated in America. However, there is no complete correlation between geography and phylogeny, but several long-distance dispersal events may be responsible for the pantropical distribution (Vatanparast et al. 2013; Rahaingoson et al. 2022). Recent studies have shed light on the evolutionary history and biogeography of the genus, providing valuable insights into its diversification and global distribution (Vatanparast et al. 2013; Rahaingoson et al. 2022; Sotuyo et al. 2022).

The *Dalbergia*'s wood, due to its density, fine texture, and bending behavior (Karlinasari et al. 2012) as well as its hardness and durability, make it suitable for carving, which is why it is used in cabinetmaking and production of fine furniture (Pittier 1922; Lewis et al. 2005; Jenkins et al. 2012a; Winfield et al. 2016) and musical instruments (De la Paz Pérez et al. 2002; Karlinasari et al. 2012; CervantesMaldonado 2016; Herrera-Castro et al. 2019); that is why they are a so-called precious wood species. It is also used in traditional medicine (Lee et al. 2013; Wang et al. 2014) and its applications in the pharmaceutical (Zhao et al. 2020) as an antimicrobial (Rutiaga-Quñones et al. 2010; Saha et al. 2013), antifungal (Rutiaga et al. 1995; Barragán-Huerta et al. 2004), antibiotic, antioxidant, and cytotoxic agents (Hamburger et al. 1987; Lianhe et al. 2011; Gutierrez and Baez 2013). In addition, *Dalbergia* species have been reported to establish symbiotic relationships with rhizobia for nitrogen fixation, playing an important role in ecosystems, improving soil fertility (Rasolomampianina et al. 2005) and even food industries applications (Gutiérrez-Zúñiga et al. 2014) are being explored.

The timber of *Dalbergia* species has been traded internationally for at least 300 years (Richter et al. 1996). Its value is so high that global seizures far exceed the combined seizures of ivory, rhino horn and big cats (Zhu 2020). Since 2010, there has been an increase in demand for many *Dalbergias* worldwide

(Treanor 2015); this market is fueled by the illegal harvest and trade of numerous species, with the majority coming from direct harvesting of natural populations (Jenkins et al. 2012a; Camino and Morales 2013; Cervantes-Maldonado 2016; Cervantes et al. 2019; Linares and Martínez-Salas 2020; Rahaingoson et al. 2022). Such severe overexploitation is affecting to its associated to ecosystems loss due to the expansion and growth in demand for tropical hardwoods, of which China is the main consumer (Zhu 2020; Pedraza-Ortega et al. 2022).

In Mexico, there are about 15–20 species (Sousa et al. 2001; Linares and Sousa 2007; Ricker et al. 2013; Villaseñor 2016; Cervantes et al. 2019), and in Central America, the genus comprises 14 species (Chamberlain et al. 2022) grouped in the clades *Dalbergia ecastaphyllum*, *D. glabra*,

D. granadillo and *D. glomerata*. The latter clade includes *D. calderonii*. (Sotuyo et al. 2022) a species of interest in the present study, whose type specimen was recorded in El Salvador in 1928 and subsequently in different years from 1994 to 2021; in Guatemala, there are records from 1942 to 2021, Honduras in 1975, and Mexico in 1950, 1974 and 2009 (Teisher 2024). According to Standley (1922), *D. calderonii* is typically found in neotropical seasonally dry forests (dry forest). A dry forest is defined as having a closed canopy, distinguishing it from a more open, grass-rich savanna. It occurs on fertile soils where the rainfall is less than ~ 1800 mm per year, with a period of 3 to 6 months receiving less than 100 mm per month, during which the vegetation is mostly deciduous (Murphy et al. 1986; Gentry 1995; Sanchez-Azofeifa et al. 2005). These forests are under threat due to land use changes such as agriculture, logging, urbanization, and livestock grazing (Miles et al. 2006; DíazGallegos et al. 2010; Rosete-Vergés et al. 2014), leading to high rates of deforestation. As a result, *D. calderonii* is now considered critically endangered by the IUCN (Linares and Martínez-Salas 2020) and is included in Appendix II of the Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (UNEP-WCMC (Comps.), 2021).

Ecological Niche and Species Distribution Models (ENM/SDM) allow the prediction of the potential areas of presence of species based on the correlation between

the species' presence records associated with environmental characteristics, starting from the reconstruction of ecological niches (i.e., environmental spaces) using mathematical and computer algorithms (Hijmans and Graham 2006; Phillips et al. 2006; Elith et al. 2011). MaxEnt is a maximum entropy-based machine learning algorithm that is widely used to model and predict species distributions by examining species-environment correlations based on occurrence data and their environmental covariates (Phillips et al. 2006). Diverse studies have demonstrated the use of ENM/SDM in plant conservation worldwide (e.g., Raes et al. 2009; Trisurat et al. 2011; Zhang et al. 2012). Due to the anthropogenic pressure to which tree species are subjected, it has been recommended to evaluate their diversity, modeling potential distribution, extinction risk, and estimating phylogenies particularly in the group of legumes, prioritizing some genera such as *Bauhinia* L., *Dalbergia* L.f., *Desmodium* Desv., *Mucuna* Adans., and *Vigna* Savi (Yahara et al. 2013).

Among the evaluation proposals is the use of SDM, which are considered key methods to evaluate the status and trends of species at a spatial level for a better comprehension of the plant habitats to enable more effective strategies to safeguard them (Margules and Pressey 2000; Watts et al. 2009; Trisurat et al. 2011; Zhang et al. 2012). Some research has been carried out in this sense, in Africa with *Dalbergia vacciniifolia* Vatke (Ngarega et al. 2022), in China with several species of *Dalbergia* (Y. Liu et al. 2019a; Yuheng et al. 2021) and in Nepal with *Dalbergia latifolia* Roxb. (Mahatara et al. 2021). However, in Mesoamerica, recent studies on *D. calderonii* are on phylogenetic systematics (e.g., Linares and Sousa 2007; Cervantes et al. 2019; Sotuyo et al. 2022), and little is known about its geographic and ecological distribution range and its past distribution patterns, fundamental aspects addressed using niche and species distribution models (ENM/SDM).

The main goals of this study were to describe the potential distribution of *D. calderonii* by identifying the climatic and edaphic variables that best fit the distribution models, to analyze if the two allopatric populations from Mexico and Central America possess similar environments, and to understand the dynamics of the species' past potential distribution. Finally, we

estimated the loss of suitable zones predicted by the models considering the deforestation by land use change.

Methods

Occurrence records

We compiled a set of records of *D. calderonii* from a large part of the Mesoamerican region, specifically in southern Mexico in the States of Oaxaca and Chiapas and Central America in Guatemala, El Salvador, and Honduras. Species occurrence data were obtained from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF.Org User 2022) (22 occurrence data). The Tropicos database of the Missouri Botanical Garden, the herbaria of Mexico (MEXU and CHIP), the herbaria of El Salvador (LAGU and MHES) (68 occurrence data), records of the project “Generación de Capacidades y Lineamientos Técnicos de Manejo para Elaborar Dictámenes de Extracción no Perjudicial Orientados a las Especies del Género *Dalbergia* en Guatemala, El Salvador y Honduras” (MARN 2020) (63 occurrence data) and records from fieldwork carried out from 2021 to 2022 (years) (148 occurrence data).

Of the 301 records compiled, misidentified and duplicate records were eliminated. To reduce spatial autocorrelation and improve the performance of the models (Boria et al. 2014), spatial filtering was applied when the distance between two or more records was less than 1 km and only one of the records was retained. Finally, 67 records were used to perform the modeling.

Environmental variables

Environmental variables were obtained from the CHELSA V2.1 project. (Karger et al. 2017), initially, the 19 available bioclimatic variables were taken, which have spatial information of temperatures and precipitation in digital format at a resolution of 30 s (~ 1 km² at the equator) and with a temporality of 29 years (1981–2010). Of these variables, four that combine temperature and precipitation information within the same layer (i.e., Bio8, Bio9, Bio18, and Bio19) were eliminated, as they potentially present spatial anomalies in the form of odd discontinuities between neighboring pixels for the study area (Booth 2022). Because soil is an important factor in the geographical distribution of plants (Linder et al. 2005;

Giraldo-Kalil et al. 2023), and because these variables have been recommended for adequate modeling (Velazco et al. 2017), we included 17 variables related to soil physical and chemical properties obtained from the SoilGrids v2.0 database of ISRIC-World Soil information encompassing 0–30 cm in depth (Hengl et al. 2014). In addition, we included Evapotranspiration potential (ET0) and Global Aridity Index (IA_ET0) (Trabucco and Zomer 2019); all variables had a resolution of 30 s.

The selection of the variables to characterize the ecological niche of the species followed different criteria to filter environmental variables, including a Jackknife, a principal component (PCA), a variance inflation factor (VIF) and finally, a Spearman correlation (Cobos et al. 2019). Those variables matching the criteria of the highest significance for Jackknife analysis and PCA, with a VIF value < 10 and a correlation value < 0.8 were selected. All these filter methods were applied as this allows the identification of an adequate set of variables that improves the performance of the models (Cobos et al. 2019). The final variables selected are summarized in Table 1.

Calibration area

Maxent is an algorithm that requires a calibration area to model species distribution since it requires a background to characterize the ecological niches from the presence records. The BAM diagram (Soberón and Peterson, 2005; Soberón, 2007) is a conceptual framework for interpreting the interactions between the three main factors that determine species distribution: biotic factors (B), abiotic factors (A), and the accessible area (M). In this context, the calibration area is represented by M and corresponds to those areas that the species has been able to access in a given historical period, which is compatible with the biogeographic history of the species (Soberón and Peterson, 2005; Barve et al. 2011). Based on the suggestions by Rojas-Soto et al. (2024) the delimitation of the calibration area was defined by selecting the areas coinciding with the records of presence with biogeographic units, which in this case were the biogeographic regions of the Neotropics (Morrone et al. 2022). Once the regions were selected, the areas were shortened by applying a spatial restriction or buffer of 100 km to the occurrences

Table 1 Climatic and edaphic variables used to generate the models of potential distribution and ecological niche of *D. calderonii*

Type of variables	Variable	Description
Climate	Bio4 *	Temperature seasonality (°C)
	Bio6 ±	Mean daily minimum air temperature of the coldest month (°C)
	Bio7 *	Annual range of air temperature (°C)
	Bio10 *	Mean daily mean air temperatures of the warmest quarter (°C)
	Bio14 ±*	Precipitation amount of the driest month (Kg m ⁻²)
	Bio15 ±*	Precipitation seasonality (Kg m ⁻²)
	Bio16 *	Mean monthly precipitation amount of the wettest quarter (Kg m ⁻²)
	Bio17 *	Mean monthly precipitation amount of the driest quarter (Kg m ⁻²)
	ET0 ±	Potential evapotranspiration (mm yr ⁻¹)
Edaphic	BDTICM ±	Absolute depth to bedrock (cm)
	BDRICM ±	Depth to bedrock (R horizon) up to 200 cm
	CECSOL ±	Cation exchange capacity of soil in cmolc/kg at depth 0.00 m
	ORCDRC ±	Soil organic carbon content (fine earth fraction) in g per kg at depth 0.00 m
	PHIKCL ±	Soil pH x 10 in KCl at depth 0.00 m
	SLTPPT ±	Silt content (2–50 micrometer) mass fraction in % at depth 0.00 m

Variables used in the general model and characterization of the niche; *variables used in the models projected into the past.

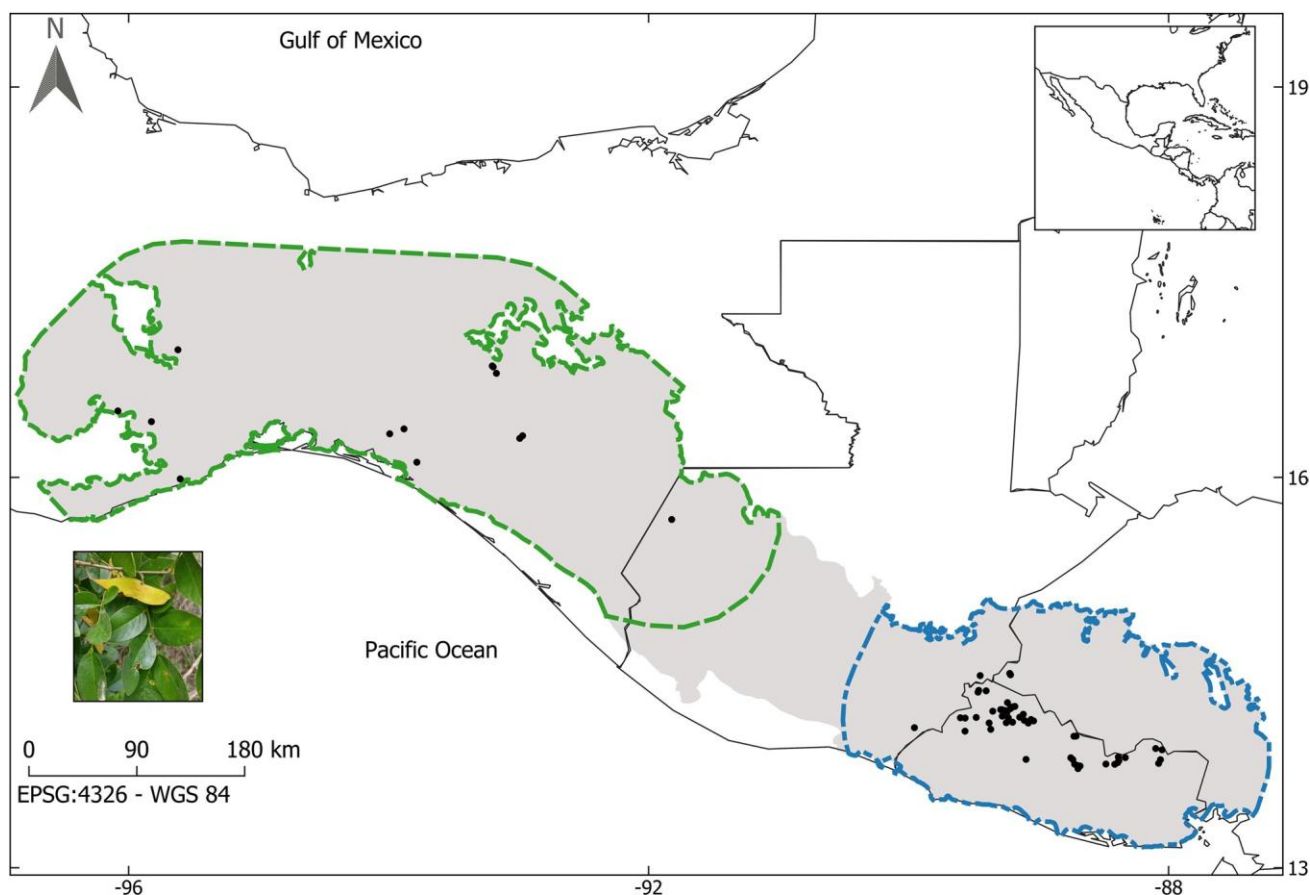


Fig. 1 Records of presence of *Dalbergia calderonii* (black dots), and model calibration areas representing the accessible areas (M) for the species' general model (gray polygon), and for the Mexican population model (green line) and Central American population model (blue line)

(Fig. 1). When the analysis of Mexico (Mmx) and Central America (Mca) populations were established (see below), two areas of accessibility were again created following the same procedure.

Species distribution models (SDM)

For the development of the distribution models of *D. calderonii* (general model) and its two population models (see below), we used the Maxent V3.4.1 algorithm (Phillips and Dudík 2008), which performs well with small sample sizes (Pearson et al. 2007). The modeling process was carried out with the package kuenm (Cobos et al. 2019), which allows testing different regularization values, which in this case were 17 values tested (from 0.1 to 1 incrementing every 0.1 and from 2 to 8 incrementing every 1) and only three types of relationships: linear, quadratic and their combination (l, q and lq) to reduce the complexity of the model.

The overall model was calibrated with 70% of the presence data and 30% for validation; 10 replicates were performed with a limit of 1000 iterations, and the Bootstrap type resampling method was used. The candidate models were evaluated based on the statistical significance of the partial ROC curve (Peterson et al. 2008), the omission rate ($< 0.05\%$) and the lowest value of the Akaike's information criterion (AIC) corrected for small sample sizes (Warren et al. 2010; Warren and Seifert 2011; Morales et al. 2017).

The final overall model was constructed from the median of the ten replicates based on the best combination of parameters evaluated. The resulting map in continuous format was converted to a binary map (presence/absence) using the probability value from the tenth percentile of the calibration data as a threshold. Pixels with probability values below the threshold were classified as absences, and pixels with

probability values above the threshold were classified as presences.

Considering that the general model predicted suitable environments in two geographically separate regions, two independent models were developed for each region. The first was for the Chiapas and Oaxaca occurrence records, defined as the Mexican population model (Mmx), and the second was for the El Salvador, Guatemala, and Honduras records, called the Central American population model (Mca). For this, exactly the same steps of the process used for the general model and described previously were followed, varying only the calibration areas (Fig. 1).

As part of the interest in the potential areas of the historical presence of the species (general model) and of each of the two populations (Mmx and Mca), transferences were made into the past. Due to the non-existence of edaphic and evapotranspiration (ET0) variables in the past, for this historical analysis, we used only the climatic variables from CHELSA (Karger et al. 2017) (Table 1). Each model's transferences were made to the mid-Holocene (MH ~ 8000 year; Fordham et al. 2017), Last Glacial Maximum (LGM ~ 21,000 years; Karger et al. 2021) and Last Interglacial (LIG ~ 130,000 year; Otto-Bliesner et al. 2006) all variables with 2.5 min resolution (~ 5 km), this resolution was chosen as it is the finest available for the LGM.

Estimated current loss of area of *D. calderonii*

Areas with sparse or absent vegetation in the potential area of presence of the species were estimated according to the general model; for this purpose, the Global Forest Cover (GFC) was used at a resolution of 30 m (Hansen et al. 2013). The GFC was cut using the map from the general model as a mask and then resampled with the bilinear interpolation method at a resolution of 250 m. The GFC values were recategorized following the classification proposed by Moncada et al. (2022) as detailed in Table 2. Considering the extent and the resolution according to the general model, areas with < 40% forest cover within the suitable area were considered sites where the species is unlikely to be found due to the sparse vegetation in these areas.

Comparison of niche between Mexican and Central American populations

To provide evidence from an environmental perspective on a potential differentiation between Mexican and Central American populations, we compared their use of environmental space using two different approaches. The first approach was a test of niche similarity (Broennimann et al. 2012; Di Cola et al. 2017) with Shoener's (D) and Hellinger's (H) indices. (Warren et al. 2008). Environmental variation was ordered using principal component analysis (PCA), and then the densities of presences of the two populations and the density of environmental conditions on the first two axes of the PCA were calculated with the kernel density function (Broennimann et al. 2012). The similarity between the niches of the two populations was assessed by assuming that the niche of the Mexican (Nmx) and the niche of the Central American (Nca) populations were more similar than a random model (Warren et al. 2008). For this

Table 2 Categories established for the reclassification of the CFG in the regions were predicted to be suitable by the general model.

Source: Adapted from (Moncada et al. 2022).

Category	Range %	Description
1	0–20	Dry bare soil area
2	20–40	Areas with sparse vegetation and bare soil
3	40–60	Areas with sparse vegetation
4	60–100	Area with dense vegetation

process, 1000 permutations were made, and the statistical significance of the niche overlap was assessed (Di Cola et al.

2017).

The second approach consisted of creating minimum volume ellipsoids (Farber and Kadmon 2003) to characterize the niches of the Mexican and the Central American populations. Environmental variables were converted to principal components (PC), and models were constructed based on the centroid and covariance matrix of the variables at a 95% significance level. The two niches were compared, and the null hypothesis that the two ellipsoids fitted to the actual observations overlapped at least as much as the random data type was tested. For this, we used an ellipsoid envelopes

test, in which we measured the overlap between the ellipsoids. We performed 1000 replicates with a 5% confidence limit. The analyses were performed using the routines implemented in the package *ellipsenm* (Cobos et al. 2022).

Results

Evaluation of the models

The response type “lq” and the regularization value of 0.2 performed best, so they were selected as the general model. The model performance parameters were AUC ratio = 1.7, omission rate = 0.0, and AICc = 1497. The performance values of the generated and selected models are summarized in Supplementary Material 1.

Contribution of environmental variables

Based on estimates of the relative contributions of environmental variables to the general model and the Jackknife test, precipitation of the driest month (Bio14) was the main variable for the *D. calderonii* distribution model (general model). It was followed in greatest contribution by the minimum temperature of the coldest month (Bio6), cation exchange capacity at depth 0.00 m (CECSOL). All four are the most important variables and absolute depth to bedrock (BDTICM). Considering the binary map, *D. calderonii* is associated with environments where the precipitation of the driest month ranges between 0 and 250 mm and a minimum temperature of the coldest month between 28 and 29.7 °C. For Mmx populations, the most important variables were Bio14, BDTICM and BDRICM. For Mca the most important variables were CECSOL, Bio14 and Bio15. Bio14 was consistently one of the most important variables in all models.

Model prediction

The general model predicted areas of potential presence in two discontinuous regions. The northernmost is located in southern Mexico, in the states of Oaxaca and Chiapas. From the eastern end of the South Coast, continuing in the Isthmus Plain and extending through the Sierra Sur, the Central Depression to the southern region of the Chiapas Highlands. The second area corresponds to the Central American Pacific, particularly in the central region of the Crystalline Highlands and to the east of the

Volcanic Highlands of Guatemala, continuing through the southern cordillera of Honduras, and almost the entire northern, central region and the western and eastern coasts of El Salvador (Fig. 2a).

The total suitable area of the overall model was estimated to be 57,797 pixels, of which according to Global Maps of Forest Cover (CFG) (Hansen et al. 2013) areas with sparse vegetation or bare soil comprise 37,568 pixels; that is, a reduction in the extent of the potential distribution of 65% (Fig. 2b). When we modeled each of the populations independently, in comparison to the general model that included all species' records (Fig. 2a), it is noteworthy that the predicted areas increase in Mexican population area (Fig. 2c) and, conversely, decrease in the Central America population (Fig. 2d). The Mmx population presented suitable areas mainly in the Pacific region of Oaxaca, Chiapas, and extending into a small region of Guatemala (Fig. 2c). In contrast, for the Mca population, suitable areas were predicted mainly in El Salvador, extending in small regions to the north into Honduras and to the west into Guatemala (Fig. 2d).

Environmental ranges between Mexico and Central America populations

In addition to the differences in the predictions of the geographic areas, the values of the environmental variables also differ between the populations of Mexico and Central America (Fig. 3). For example, it is observed that in the Mca population the ranges of the Bio6 and Bio14 variables are almost completely restricted to higher and lower values with respect to the Mmx population (Fig. 3a). For the variables Bio15 and ET0 the Mca population is restricted to the intermediate and upper ranges in relation to the ranges of the Mmx population (Fig. 3b). In the edaphic variables, the tendency is similar in CECSOL, ORCDRC, and SLTPPT which in the Mca population are limited to the lower values (CECSOL and ORCDRC) and higher in SLTPPT with respect to the Mmx population, the exception is the BDTICM variable that presents very similar ranges between the two populations (Fig. 3c, d).

Transferences into the past

Past transferences of the *D. calderonii* models show that its potential distribution has undergone changes. The general model for the Middle Holocene (MH)

Population transferences for Central America predict only suitable conditions for MH with very restricted and fragmented distribution in the southern regions of

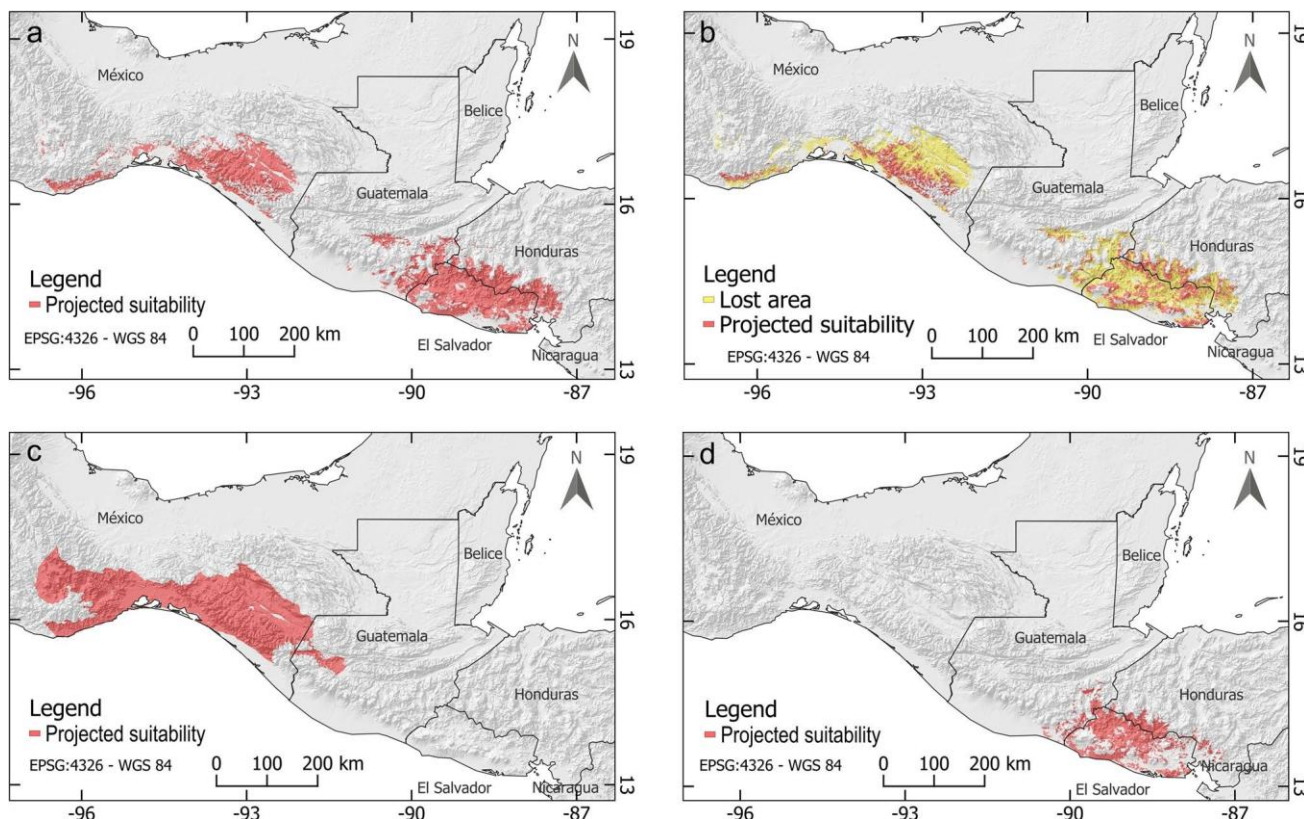


Fig. 2 Areas of potential distribution of *Dalbergia calderonii* (red areas): **a** general model; **b** general model eliminating areas with sparse vegetation and bare soil (yellow areas); **c** model of the Mexican population (Mmx); and **d** model of the Central American population (Mca)

shows that the geographic distribution was very similar to the present (Fig. 4a), but in the Last Glacial Maximum (LGM) period, the distribution was further south than its present distribution, being limited only to Central America, mainly in the Pacific region of Nicaragua (Fig. 4b). It is noteworthy that there were no current environmental combinations in the climate of the Interglacial period (LIG) since there are no predicted areas for that period.

The transferences made with the populations of Mexico for the MH show two suitable areas in southern Mexico and part of Central America (Fig. 4c). In the LGM period, the suitable areas in southern Mexico are again lost, occurring only in Central America (Fig. 4d). For the LIG period, the extent of its projected distribution in Central America was reduced, but suitable areas appear again in southern Mexico, it is also important to highlight the discontinuity of the distribution in this period (Fig. 4e).

Mexico, El Salvador, and Nicaragua (Fig. 4f). For LGM, the potential distribution was limited to a very small Pacific region of Costa Rica (Fig. 4g) and did not present suitable areas for LIG. Finally, a consensus model was generated by summing all transferences to the past to identify regions of climate stability where environmental suitability has been constant under different scenarios. These include Oaxaca (Mexico), El Salvador, and some neighboring regions of Guatemala and Honduras. But it is in Nicaragua where the species most frequently presented suitable regions (Fig. 4h).

Niche similarity

The niche similarity test between Nmx and Nca showed a value of 0.11 in Shoener's index and 0.27 in Hellinger's index, although in both cases was non-significant (p -value = 0.1), so there was no difference between the niches of the two populations (Fig. 5). On the other hand, the volume of the ellipsoidal ecological niche for Nmx was smaller (31.2 dimensionless units),

with respect to Nca (47.7 dimensionless units). The total overlap between the two niches was 0.25%; however, it was not possible to reject the null hypothesis that the niche of the Mexican population (Nmx) and the niche of the Central American population (Nca) are more similar than a random model (Fig. 6).

coincides with the vegetation reported for the species, namely deciduous forests. These forests are characterized by a long dry season lasting for 4–7 months, during which they receive less than 100 mm of monthly rainfall. This information is supported by several studies (Holdridge et al. 1971; Walter 1971; Murphy and Lugo 1986; Gentry 1995; Graham and

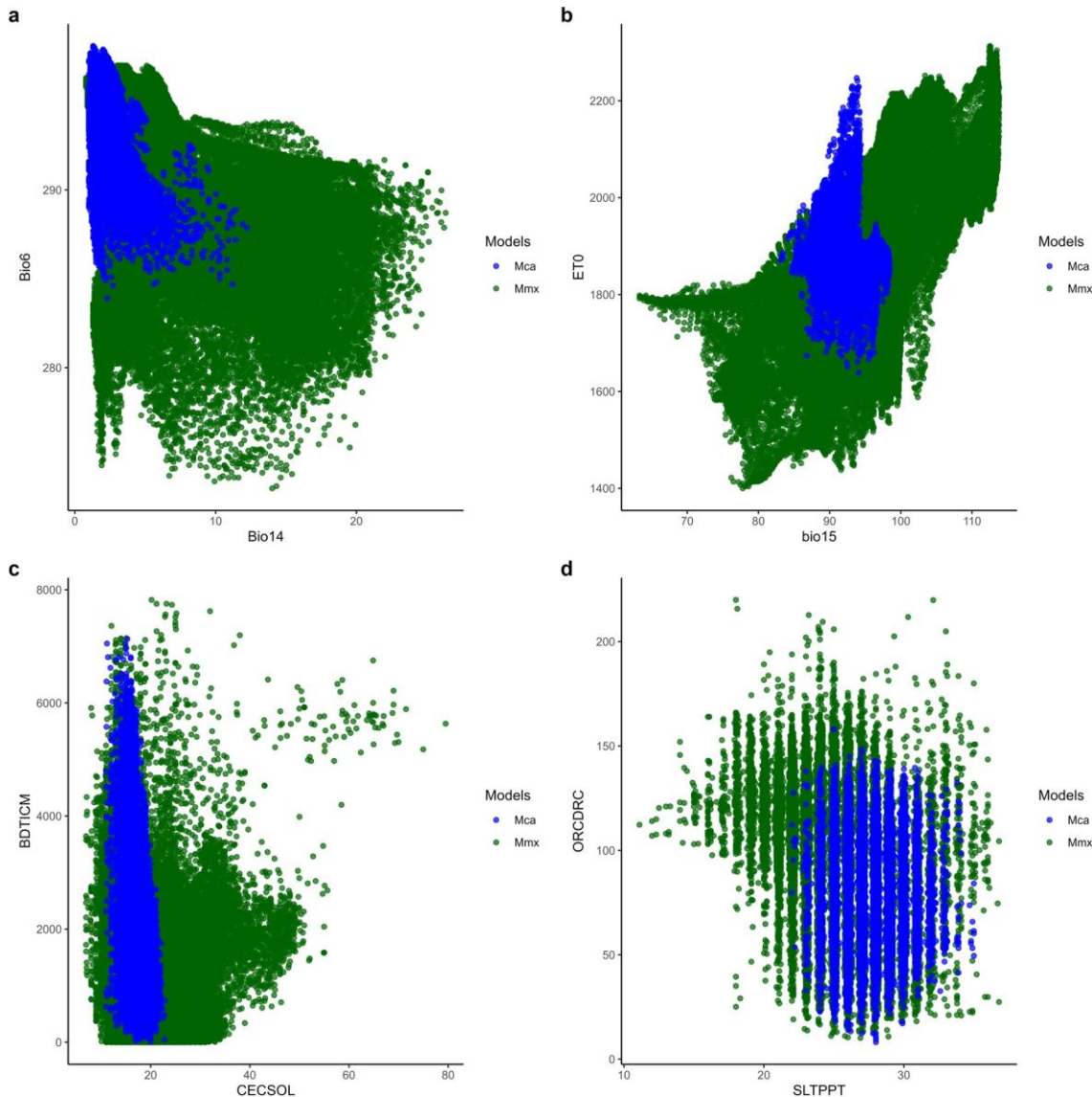


Fig. 3 Comparison of the ranges (two-dimensional environmental spaces) of the most important variables in the areas predicted by the models for the Mmx and Mca populations. Scatter plots correspond to the presence records of *D. Calderonii*

Discussion

Contribution of environmental variables

According to the general model, the most important factor in determining the potential distribution of *D. calderonii* is the precipitation amount of the driest month (Bio 14). The species prefers sites with precipitation levels of less than 250 mm, which

Dilcher 1995; Bandar et al. 2016).

Model prediction

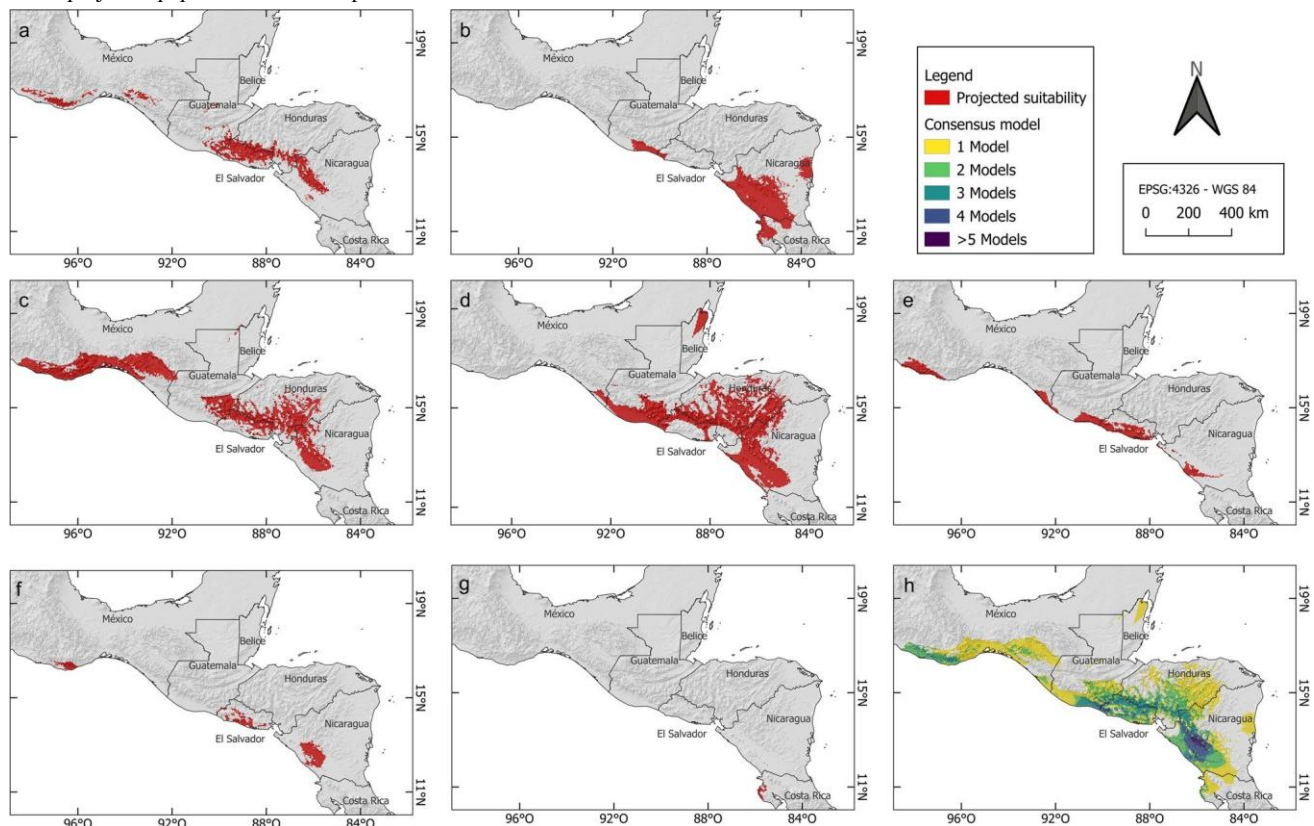
The general model's predicted area aligns with the information provided on *D. calderonii*'s distribution, which is associated with deciduous forests (Standley 1922). According to Bandar et al. (2016), who defined floristic groups based on the Neotropical dry forest's

floristic relationships, *D. calderonii* is related to the floristic groups of Mexico and Central America-North South America. Along with the Antilles and northern inter-Andean valleys, these groups form the northern upper clade.

Fig. 4 Changes in the potential distribution of *Dalbergia calderonii* and its projected populations from the present to different scenarios in

the past: **a** General model towards the Middle Holocene; **b** General model towards the Last Glacial Maximum; **c** Population of Mexico towards the Middle Holocene; **d** Population of Mexico towards the Last Glacial Maximum; **e** Population of Mexico towards the Last Interglacial; **f** Population of Central America towards the Middle Holocene; **g** Population of Central America towards the Last Glacial

Maximum; **h** Consensus among all models



The general model predicted two suitable sites, which are geographically separate. The variation in the rainfall regime between these two areas, which ranges from 1800 to 3500 mm annually, is the likely reason for this disjunction. It is worth noting that *D. calderonii* is typically found in deciduous forests where the precipitation ranges from 1000 to 2000 mm per year. This condition is probably the main factor responsible for the separation of the potential distribution of the species. Additionally, the models for the Mexican (Mmx) and Central American (Mca) populations predict potential distribution areas that are also geographically separated. This supports the idea that the two geographically isolated populations also possessed slight environmental variations, despite we found no significant differences. Another low but still possibility, is that there are no records in the intermediate region where some populations might

exist. Something to highlight is that, in comparison to the general model, when we modeled each of the populations independently, the predicted areas increases in Mexican population area and decreases in the Central America population. This apparent contradictory model outputs could be a consequence of the differences in the number of records used and the environmental variation included in each of the extent of the calibration areas (M) in each population. Where there is an evident inequity between them, being higher records in the Central America population and more diverse environments in the Mexican population.

It's important to note that 65% of *D. calderonii*'s potential distribution is located in areas classified as sparse vegetation or bare soil due to deforestation processes (Hansen et al. 2013). This has significantly reduced and fragmented its potential distribution (Díaz-Gallegos et al. 2010; RoseteVergés et al. 2014). Land-use change and population growth have been identified as the leading causes of forest species extinction (de Wasseige et al. 2013; Barbosa et al. 2019; Giamminola et al. 2020), and therefore, it's unlikely that the species will be able to continue in

suggest that changes in species ranges are associated with Quaternary climatic oscillations, including (Ramos et al. 2007; Novaes et al. 2010, 2013; Viana and Lovato 2010; Collevatti et al. 2012, 2014).

It is worth noting that while the general model suggested a discontinuous distribution of *D. calderonii* in the past, the projection from the Mmx model showed that the species had a continuous distribution during the Last Glacial Maximum (LGM) but that it fragmented in the Middle Holocene (MH). Some

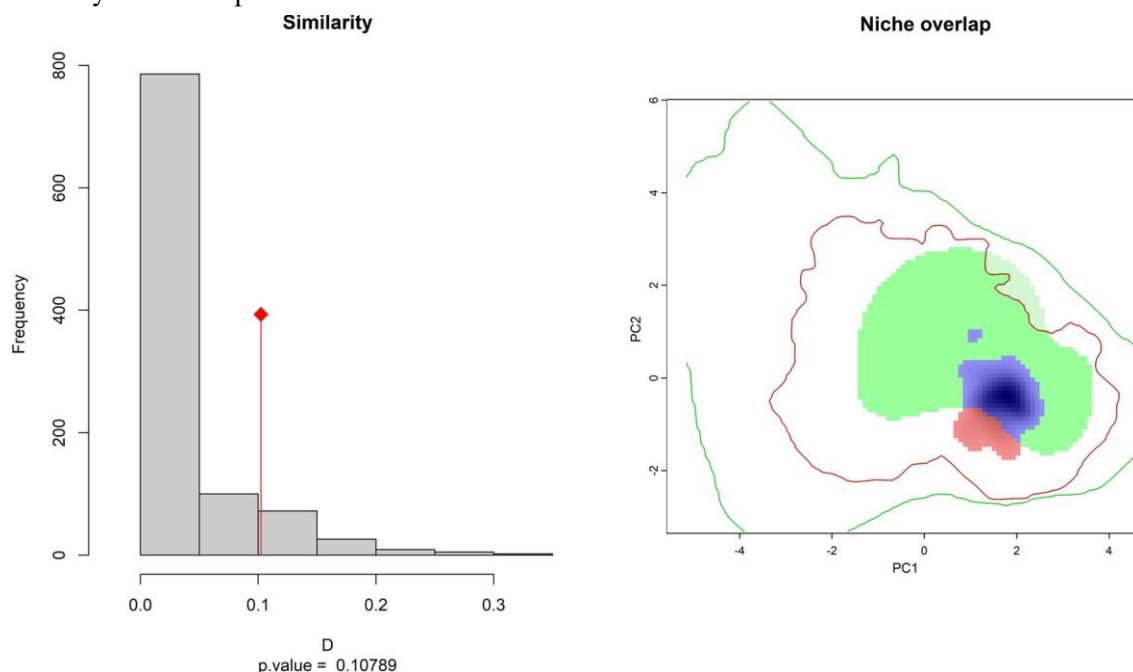


Fig. 5 Comparison of niche between Mexican and Central American populations. The histogram show niche similarity test falling outside the 95% confidence interval. Plot right is niche overlap for both population these highly fragmented and degraded areas. The problem is aggravated by the restricted potential distribution of *D. calderonii*, which makes it more sensitive to possible losses of local populations or of the entire species, since species with restricted distribution are more sensitive to the loss of their natural populations (Mahatara et al. 2021; Gómez-Díaz et al. 2024).

Transferences into the past

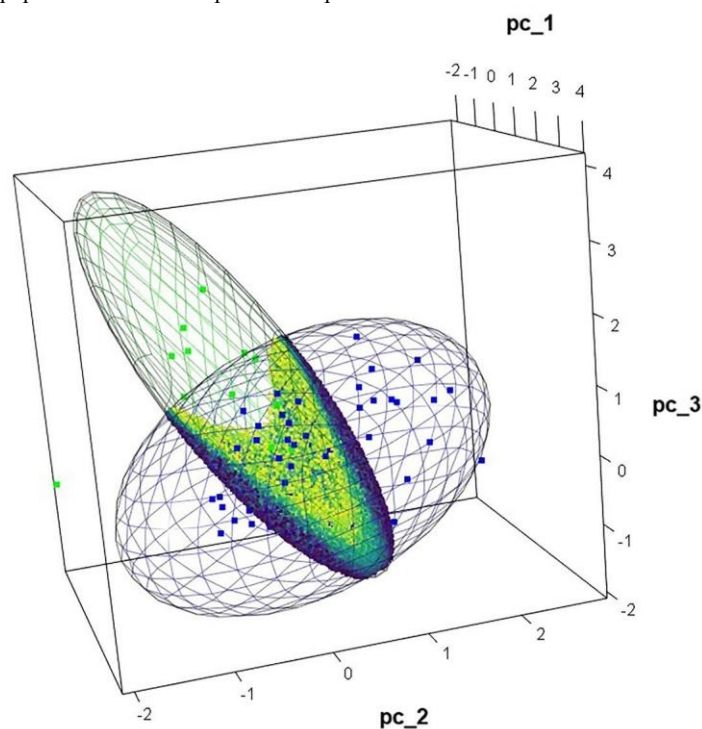
Transferences from the general model show that the potential distribution of the species has remained similar between the present and the MH (mid-Holocene) but shifted towards the south (Pacific of Nicaragua) during the LGM (Last Glacial Maximum). The LGM was a major climatic event that directly impacted the species' distribution. Several studies

studies suggest that changes in species ranges are linked to Quaternary climatic oscillations and are significant factors that drive strong phylogeographic structure and high genetic divergence among tree populations (Ramos et al. 2007, 2009; Novaes et al. 2010, 2013; Viana and Lovato 2010; Collevatti et al. 2012, 2014) This may partly explain the geographic separation of the potential distribution and the considerable niche difference between the two populations.

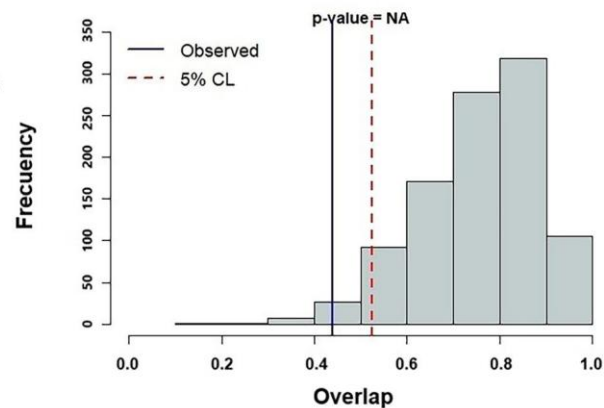
According to the consensus model based on past transferences of *D. calderonii*, the species had consistently suitable environments, mainly in the Pacific region of Nicaragua and occasionally in El Salvador, certain parts of Guatemala, Honduras, and southern Mexico (Oaxaca). The results indicate that during the projected periods, the species experienced

changes in its suitable areas, moving from southern Mexico to northern Costa Rica. Additionally, the projected distribution of the species has fragmented at least twice as evidenced by the Mmx model. Despite the results, we must consider that the lack of sufficient records in both populations (particularly in the Mexican population) and their absence in the intermediate area between both populations, could be limiting the

Fig. 6 Comparison of niche overlap using ellipsoid and principal component models. Left: green ellipsoid corresponds to the Mexican population and blue ellipsoid corresponds to the Central American



population. Right: Comparison of the observed values of overlap with the random niches of 1000 replicates. Solid blue line shows the observed value. Dashed red line shows the 5% confidence interval



adequate reconstruction of the species' ecological niche. This lack could be the result of natural or anthropogenic local extinctions that are obscuring the recovery of current and past distribution patterns during modelling and transfer exercises.

Niche overlap

When niches between the Mexican (Mmx) and Central American (Mca) populations were compared, they showed relatively low environmental values in the similarity test; however, this observed value was non-significant (i.e., it could be obtained also randomly). A similar result was obtained when the comparison was measured by niche overlap using ellipsoids. Although both tests were not significant, the differences observed when analyzing some variables independently could be linked to the varying environments they are exposed to, suggesting that the current geographic isolation between both populations can represent a primary differentiation stage that may lead to a divergence in physiological and ecological tolerances. Despite the fact we could not find statistical differences or similitude between the populations of *D. calderonii*, low niche similarity is common in closely related species; for instance, it has been found in five species of the family Myristicaceae (Shivaprakash et al. 2022) and in genera such as *Zaluzania* Comm. ex Gaertn. (Suárez-Mota and Villaseñor 2020) and *Damburneya* Raf.

(Giraldo-Kalil et al. 2023).

Other studies indicate that geographic differences contribute to the differentiation of niches between closely related species (Suárez-Mota and Villaseñor 2020; Shivaprakash et al. 2022; Giraldo-Kalil et al. 2023). This separation in geography and environment could also imply a genetic separation, as seen in *Dalbergia nigra* (Vell.) Allemão ex Benth., where three genetically different and latitudinally separated groups were identified across its geographic distribution (Ribeiro et al. 2011). Although genetic analyses were not included in this study, given the evident geographic isolation and slight differences in environment between the Mexican and Central American populations.

Determining the geographic and environmental range size of species is vitally important for developing better conservation and management strategies (Raes et al. 2009; Zhang et al. 2012; Yahara et al. 2013; de Mello et al. 2019; Liu et al. 2019a; Adjonou et al. 2020; Lima and Calado 2020; Mahatara et al. 2021; Ngarega et al. 2022). The result here exposes and provides critical information about *D. calderonii*'s conservation state and population trend; determining the size of a species' geographic and environmental range is vital for developing better conservation and management strategies.

In this sense, efforts should be oriented to preserving existing populations and reforestation programs in suitable areas where the species is not found due to deforestation.

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s11258-024-01473-y>.

Acknowledgements The first author thanks the Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) of Mexico as one of its scholarship recipients (CVU 1157537) and Engineers Alberto Aquino and Vladimir Baiza for their support in the preliminary field visits, Natural Protected Areas Management Technicians, MARN, El Salvador. This article contains part of the results from the thesis project for the Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales at the Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH). We also want to thank the journal's editorial team for helping us along the process and the anonymous reviewer, who made valuable comments and helped us improve the original manuscript.

Author contributions Conceptualization: M.M.A, O.R.S, S.L. Data curation: M.M.A. Formal analysis: M.M.A, O.R.S, S.L. Investigation: M.M.A, C.L.M.M, M.A.P.F, O.R.S, S.L. Methodology: M.M.A, M.A.P.F, O.R.S, S.L. Resources: M.M.A, C.L.M.M, M.A.P.F. Writing –original draft: M.M.A. Writing –review & editing: M.M.A, M.A.P.F, O.R.S, S.L, C.L.M.M.

Funding Funds supported this study to MMA from CONAHCyT and University of El Salvador.

Data availability No datasets were generated or analysed during the current study.

Declarations

Competing interests The authors declare no competing interests.

Ethical Approval No ethical statement is reported.

References

- Adjonou K, Abotsi KE, Segla KN, Rabiou H, Houetcheignon T, Sourou KNB, Johnson BN, Ouinsavi CAIN, Kokutse AD, Mahamane A, Kokou K (2020) Vulnerability of African rosewood (*Pterocarpus erinaceus*, Fabaceae) natural stands to climate change and implications for silviculture in West Africa. *Heliyon*. 16:6. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e04031>
- Bandar K, Delgado-Salinas A, Dexter K, Linares-Palomino R, Oliveira-Filho A, Darein P, Pullan M, Quintana C (2016) Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353(6306):1383–1387. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080>
- Barbosa ILBD, Oliveira HR, Terribile LC, Diniz-Filho JAF (2019) Geographical distribution of *Stryphnodendron adstringens* Mart. Coville (Fabaceae): modeling effects of climate change on past, present and future. *Revista Brasileira De Bot* 42(1):53–61. <https://doi.org/10.1007/s40415-019-00520-7>
- Barragán-Huerta BE, Peralta-Cruz J, González-Laredo RF, Karchesy J (2004) Neocandenatone, an isoflavan-cinnamylphenol quinone methide pigment from *Dalbergia congestiflora*. *Phytochemistry* 65(7):925–928. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2003.11.011>
- Barve N, Barve V, Jiménez-Valverde A, Lira-Noriega A, Maher SP, Peterson AT, Soberón J, Villalobos F (2011) The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecol Model* 222(11):1810–1819. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>
- Bentham G (1860) Synopsis of Dalbergieae, a tribe of leguminosae. *J Proc Linn Soc Lond Bot* 4:1–128
- Booth TH (2022) Checking bioclimatic variables that combine temperature and precipitation data before their use in species distribution models. *Austral Ecol* 47(7):1506–1514. <https://doi.org/10.1111/aec.13234>
- Boria RA, Olson LE, Goodman SM, Anderson RP (2014) Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecol Model* 275:73–77. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012>
- Broennimann O, Fitzpatrick MC, Pearman PB, Petitpierre B, Pellissier L, Yoccoz NG, Thuiller W, Fortin MJ, Randin C, Zimmermann NE, Graham CH, Guisan A (2012) Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Glob Ecol Biogeogr* 21(4):481–497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>
- Cervantes A, Linares J, Quintero E (2019) An updated checklist of the Mexican species of *Dalbergia* (Leguminosae) to aid in its conservation efforts. *Revista Mexicana De Biodiversidad*. 90. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2528>
- Cervantes-Maldonado A (2016) Conservación del granadillo en México, una carrera contra el tiempo. *CONABIO-Biodiversitas* 128:6–11
- Chamberlain S, Oldoni D, Waller J (2022) rgbif: interface to the global biodiversity information facility API. <https://doi.org/10.5281/zenodo.6023735>
- Cobos ME, Peterson AT, Barve N, Osorio-Olvera L (2019) Kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ* 7(2):e6281. <https://doi.org/10.7717/peerj.6281>
- Cobos M, Osorio-Olvera L, Soberón J, Peterson A, Barve V (2022) ellipsem: Ecological Niche's Characterizations Using Ellipsoids (0.3.4). <https://github.com/marloncobos/ellipsem>
- Collevatti RG, Terribile LC, Lima-Ribeiro MS, Nabout CJ, Oliveira G, Rangel TF, Rabelo SG, Diniz-Filho JAF (2012) A coupled phylogeographical and species distribution modelling approach recovers the demographical history of a neotropical seasonally dry forest tree species. *Mol Ecol* 21:5845–5863. <https://doi.org/10.1111/mec.12071>
- Collevatti RG, Estolano R, Lopez Ribeiro M, Goncalves Rabelo S, Lima EJ, Munhoz CBR (2014) High genetic diversity and contrasting fine-scale spatial genetic structure in four seasonally dry tropical forest tree species. *Plant Syst Evol* 300:1671–

1681. <https://doi.org/10.1007/s00606-014-0993-0>
- de Camino R, Morales JP (2013) Las plantaciones de teca en América Latina: Mitos y realidades. In Serie técnica / CATIE (Issue May)
- de Carvalho AMV (1989) Systematic studies of the genus *Dalbergia* Lf in Brazil. University of Reading, Department of Botany
- De la Paz Pérez O, Vélez Jiménez S, Serrano García A, Rochin García B, Velez JS, Serrano JA, G., B. R (2002) La madera de las guitarras de Paracho. Michoacán ContactoS 44:45–53. <https://www.yumpu.com/es/document/view/14813316/la-madera-de-las-guitarras-de-paracho-michoacan>
- de Mello LM, Lemos R, Marques A, Stefenon VM (2019) Ancient and current distributions of *Erythrina crista-galli* L. (Fabaceae) in South America. Floresta e Ambiente. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.114417>
- de Wasseige C, Flynn J, Louppe D, Hiol FH, Mayaux P (2013) Les forêts du bassin du Congo – État des Forêts
- Di Cola V, Broennimann O, Petitpierre B, Breiner FT, D'Amen M, Randin C, Engler R, Pottier J, Pio D, Dubuis A, Pellissier L, Mateo RG, Hordijk W, Salamin N, Guisan A (2017) Ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. Ecography 40(6):774–787. <https://doi.org/10.1111/ecog.02671>
- Díaz-Gallegos JR, Mas J-F, Velázquez A (2010) Trends of tropical deforestation in Southeast Mexico. Singap J Trop Geogr 31(2):180–196. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9493.2010.00396.x>
- Elith J, Phillips SJ, Hastie T, Dudík M, Chee YE, Yates CJ (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. Divers Distrib 17(1):43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Farber O, Kadmon R (2003) Assessment of alternative approaches for bioclimatic modeling with special emphasis on the mahalanobis distance. Ecol Model 160(1–2):115–130. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00327-7](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00327-7)
- Fordham DA, Saltré F, Haythorne S, Wigley TML, Otto-Bliesner BL, Chan KC, Brook BW (2017) PaleoView: a tool for generating continuous climate projections spanning the last 21 000 years at regional and global scales. Ecography 40(11):1348–1358. <https://doi.org/10.1111/ecog.03031>
- GBIF. Org User (2022) Occurrence Download. The Global Biodiversity Information Facility. <https://doi.org/10.15468/DL.DKY2R2>
- Gentry AH (1995) Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In Seas Dry Trop For. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511753398.007>
- Giamminola EM, Urtasun MM, Lamas CY, De Viana ML (2020) Will global change modify the distribution of the *Anadenanthera colubrina* (Fabales: Fabaceae) plant, a key species in dry tropical forest? In Rev Biol Trop (Int J Trop Biol) 68(2):517–527
- Giraldo-Kalil LJ, Pinilla-Buitrago GE, Lira-Noriega A, Lorea-Hernández F, Núñez-Farfán J (2023) Ecological niche comparison among closely related tree species of Lauraceae using climatic and edaphic data. Front Biogeogr 15(3):1–21. <https://doi.org/10.21425/F5FBG59528>
- Gómez-Díaz JA, Carvajal-Hernández CI, Dáttilo W (2024) Past, present and future in the geographical distribution of Mexican Tepezmaite cycads: genus *Ceratozamia*. PLoS ONE. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0284007>
- Graham A, Dilcher D (1995) The Cenozoic record of tropical dry forest in northern Latin America and the Southern United States. Seas Dry Trop For 7:124–145. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511753398.006>
- Gutierrez RMP, Baez EG (2013) Citotoxic activity of isoflavan-cinnamylphenols from *Dalbergia congestiflora* on HeLa cells. J Med Plants Res 7(40):2992–2998. <https://doi.org/10.5897/JMPR12.944>
- Gutiérrez-Zúñiga CG, Arriaga-Alba M, Ordaz-Pichardo C, GutiérrezMacías P, Barragán-Huerta BE (2014) Stability in candy products of neocandenate, a non-genotoxic purple pigment from *Dalbergia congestiflora* heartwood. Food Res Int 65(PB):263–271. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2014.03.048>

- Hamburger MO, Cordell GA, Tantivatana P, Ruangrunsi N (1987) Traditional medicinal plants of Thailand, VIII: isoflavonoids of *Dalbergia candenatensis*. J Nat Prod 50(4):696–699. <https://doi.org/10.1021/np50052a020>
- Hansen MC, Potapov PV, Moore R, Hancher M, Turubanova SA, Tyukavina A, Thau D, Stehman SV, Goetz SJ, Loveland TR, Kommareddy A, Egorov A, Chini L, Justice CO, Townshend JRG (2013) High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. Science 342(6160):850–853. <https://doi.org/10.1126/science.1244693>
- Hengl T, De Jesus JM, MacMillan RA, Batjes NH, Heuvelink GBM, Ribeiro E, Samuel-Rosa A, Kempen B, Leenaars JGB, Walsh MG, Gonzalez MR (2014) SoilGrids1km - Global soil information based on automated mapping. PLoS ONE. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105992>
- Herrera-Castro M, Quintanar-Isaias A, Orduña-Bustamante F, Olmedo Vera B, Jaramillo-Pérez AT (2019) Wood identification and acoustic analysis of three original aztec teponaztl musical instruments. Madera y Bosques 25(1):1–17. <https://doi.org/10.21829/myb.2019.2511690>
- Hijmans RJ, Graham CH (2006) The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. Glob Change Biol 12(12):2272–2281. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01256.x>
- Holdridge LR, Grenke WC, Hatheway WH, Liang T, Tosi JA (1971) Forest environments in tropical life zones: a pilot study. A Pilot Study, Forest Environments in Tropical Life Zones
- Jenkins A, Bridgland N, Hembery R, Malessa U, Hewitt J, Keong H, C (2012a) Background paper 1. Precious woods: exploitation of the finest timber. TRAFFIC. Chatman House Workshop. Tackling the Trade in Illegal Precious Woods
- Jenkins A, Bridgland N, Hembery R, Malessa U, Hewitt J, Keong H, C (2012b) Background paper 1. Precious woods: exploitation of the finest timber. TRAFFIC. Chatman House Workshop. Tackling the Trade in Illegal Precious Woods
- Karger DN, Conrad O, Böhner J, Kawohl T, Kreft H, Soria-Auza RW, Zimmermann NE, Linder HP, Kessler M (2017) Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. Sci Data 4:1–20. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- Karger DN, Nobis MP, Normand S, Graham CH, Niklaus E (2021) Precipitation data since the last glacial maximum. Clim Past. <https://doi.org/10.5194/cp-2021-30>
- Karlinasari L, Baihaqi H, Maddu A, Mardikanto TR (2012) The acoustical properties of Indonesian hardwood species. MAKARA Sci Ser. <https://doi.org/10.7454/mss.v16i2.1405>
- Klitgaard BB, Lavin M (2005) Tribe Dalbergieae sens. lat. Legumes World
- Lee DS, Li B, Keo S, Kim KS, Jeong GS, Oh H, Kim YC (2013) Inhibitory effect of 9-hydroxy-6,7-dimethoxydalbergiquinol from *Dalbergia odorifera* on the NF-κB-related neuroinflammatory response in lipopolysaccharide-stimulated mouse BV2 microglial cells is mediated by heme oxygenase-1. Int Immunopharmacol 17(3):828–835. <https://doi.org/10.1016/j.intimp.2013.08.024>
- Lewis GP, Schrire B, Mackinder B, Lock M (2005) Legumes of the World. Royal Botanic Gardens, Kew
- Lianhe Z, Li W, Xing H, Zhengxing C (2011) Antioxidant activities of seed extracts from *Dalbergia Odorifera* T. Chen. Afr J Biotechnol 10(55):11658–11667. <https://doi.org/10.5897/AJB11.1512>
- Lima VP, Calado DC (2020) Mapping the habitat suitability of *Andira humilis* mart. Ex benth. (fabaceae) as a means to detect its associated galling species in Brazil. Acta Scientiarum - Biol Sci 42:1–7. <https://doi.org/10.4025/actas.cibio.lsci.v42i1.48809>
- Linares J, Martínez-Salas E (2020) *Dalbergia calderonii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T145395156A145919385. <https://doi.org/https://dx.doi.org/https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-1.RLTS.T145395156A145919385.en>
- Linares J, Sousa SM (2007) Nuevas especies de *Dalbergia* (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae) en México y Centroamérica. Ceiba 48(1–2):61–82. <https://doi.org/10.5377/c.eiba.v48i1-2.439>
- Linder PH, Lovett J, Mutke JM, Barthlott W, Jürgens N, Rebelo T, Küper Linder W, Mutke J, Küper W (2005) A numerical reevaluation of the sub-Saharan phytochoria of mainland Africa. Biol Skr 55:229–252
- Liu Y, Huang P, Lin F, Yang W, Gaisberger H, Christopher K, Zheng Y (2019) MaxEnt modelling for predicting the potential distribution of a near threatened rosewood species (*Dalbergia cultrata* Graham ex Benth). Ecol Eng. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2019.101616>

2019. 105612

- Liu J, Coomes DA, Gibson L, Hu G, Liu J, Luo Y, Wu C, Yu M (2019a) Forest fragmentation in China and its effect on biodiversity. *Biol Rev* 94(5):1636–1657. <https://doi.org/10.1111/brv.12519>
- Mahatara D, Acharya AK, Dhakal BP, Sharma DK, Ulak S, Paudel P (2021) Maxent modelling for habitat suitability of vulnerable tree *Dalbergia latifolia* in Nepal. *Silva Fennica* 55(4):0–17. <https://doi.org/10.14214/sf.10441>
- Margules CR, Pressey RL (2000) Systematic conservation planning. *Nature* 405(6783):243–253. <https://doi.org/10.1038/35012251>
- MARN (2020) Generación De capacidades y lineamientos técnicos de manejo para elaborar dictámenes de extracción no perjudicial orientado a las especies del género *Dalbergia* en Guatemala. El Salvador y Nicaragua
- Miles L, Newton AC, DeFries RS, Ravilious C, May I, Blyth S, Kapos V, Gordon JE (2006) A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J Biogeogr* 33(3):491–505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>
- Moncada W, Willems B, Pereda A, Aldana C, Gonzales J (2022) Tendencia anual, anomalías y predicción del comportamiento de cobertura de vegetación con imágenes landsat y MOD13Q1, microcuenca apacheta, Región Ayacucho. *Revista De Teledetección* 59:73–86. <https://doi.org/10.4995/raet.2022.15672>
- Morales NS, Fernández IC, Baca-González V (2017) MaxEnt's parameter configuration and small samples: are we paying attention to recommendations? a systematic review. *PeerJ* 2017(3):1–16. <https://doi.org/10.7717/peerj.3093>
- Morrone JJ, Escalante T, Rodríguez-Tapia G, Carmona A, Arana M, Mercado-Gomez JD (2022) Biogeographic regionalization of the neotropical region: new map and shapefile. *Anais Da Acad Brasileira De Ciencias* 94(1):1–5. <https://doi.org/10.1590/0001-376520220211167>
- Murphy PG, Lugo AE (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annu Rev Ecol Syst* 17:67–88. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.000435>
- Ngarega BK, Gikonyo FN, Wanga VO, Karichu MJ, Masocha VF, Gichua MK, Gituru RW, Hu GW, Wang QF, Schneider H (2022) Threatened Fabaceae taxa in coastal East Africa: current and future modelled distributions and conservation priorities. *South Afr J Bot* 150:779–788. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2022.08.033>
- Novaes RML, De Lemos Filho JP, Ribeiro RA, Lovato MB (2010) Phylogeography of *Plathymenia reticulata* (Leguminosae) reveals patterns of recent range expansion towards northeastern Brazil and southern Cerrados in Eastern Tropical South America. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04530.x>
- Novaes RML, Acacio Ribeiro R, Lemos-Filho JP, Lovato MB (2013) Concordance between phylogeographical and biogeographical patterns in the Brazilian Cerrado: diversification of the endemic Tree *Dalbergia miscolobium* (Fabaceae). *PLoS One*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082198>
- Otto-Bliesner BL, Marshall SJ, Overpeck JT, Miller GH, Hu A (2006) Simulating arctic climate warmth and icefield retreat in the last interglaciation. *Sci* 311(5768):1751–1753. <https://doi.org/10.1126/science.1120808>
- Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M, Townsend Peterson A (2007) Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *J Biogeogr* 34(1):102–117. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>
- Pedraza-Ortega E, Catarino J, Martínez Salas L, E., Sotuyo S (2022) El Palo De rosa: la tala ilegal y su comercio. *Revista Digit Universitaria*. <https://doi.org/10.22201/cuaie.ed.16076079e.2022.23.4.6>
- Peterson AT, Papeş M, Soberón J (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecol Model* 213(1):63–72. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>
- Phillips SJ, Dudík M (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31(2):161–175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Model* 190(3–4):231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>

- Pittier H (1922) On the species of *Dalbergia* of Mexico and Central America. *J Wash Acad Sci* 12:54–64
- Prain D (1904) The species of *Dalbergia* of southeastern Asia. *Ann R Bot Gard* 10:1–114
- Raes N, Roos MC, Slik JWF, Van Loon EE, Steege H, Ter (2009) Botanical richness and endemism patterns of Borneo derived from species distribution models. *Ecography* 32(1):180–192. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05800.x>
- Rahaingoson FR, Oyeibanji O, Stull GW, Zhang R, Yi TS (2022) A dated phylogeny of the pantropical genus *Dalbergia* L.f. (Leguminosae: Papilionoideae) and its implications for historical biogeography. *Agronomy*. <https://doi.org/10.3390/agronomy12071612>
- Ramos ACS, Lemos-Filho JP, Ribeiro RA, Santos R, F., Lovato MB (2007) Phylogeography of the tree *Hymenaea stigonocarpa* (Fabaceae: Caesalpinioideae) and the influence of quaternary climate changes in the Brazilian Cerrado. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm221>
- Ramos ACS, De Lemos-Filho JP, Lovato MB (2009) Phylogeographical structure of the Neotropical Forest Tree *Hymenaea courbaril* (Leguminosae: Caesalpinioideae) and its relationship with the Vicariant *Hymenaea stigonocarpa* from Cerrado. 100(2):206–216. <https://doi.org/10.1093/jhered/esn092>
- Rasolomampianina R, Bailly X, Fetierson R, Rabevohitra R, Béna G, Ramaroson L, Raheirandimby M, Moulin L, De Lajudie P, Dreyfus B, Avarre JC (2005) Nitrogen-fixing nodules from rosewood legume trees (*Dalbergia* spp.) endemic to Madagascar host seven different genera belonging to α - and β -Proteobacteria. *Mol Ecol* 14(13):4135–4146. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02730.x>
- Ribeiro RA, Lemos-Filho JP, Ramos ACS, Lovato MB (2011) Phylogeography of the endangered rosewood *Dalbergia nigra* (Fabaceae): insights into the evolutionary history and conservation of the Brazilian Atlantic Forest. *Heredity* 106(1):46–57. <https://doi.org/10.1038/hdy.2010.64>
- Richter HG, Krause UJ, Muche C (1996) *Dalbergia Congestiflora* standl.: Wood structure and physico-chemical properties compared with other central American species of *Dalbergia*. *IAWA J* 17(3):327–341. <https://doi.org/10.1163/22941932-90001583>
- Ricker M, Hernández HM, Sousa M, Ochoterena H (2013) Tree and tree-like species of Mexico: Asteraceae, Leguminosae, and Rubiaceae. *Revista Mexicana De Biodiversidad* 84(2):439–470. <https://doi.org/10.7550/rmb.32013>
- Rojas-Soto O, Forero-Rodríguez JS, Galindo-Cruz A, Mota-Vargas C, Parra-Henao KD, Peña-Peniche A, Piña-Torres J, Rojas-Herrera K, Sánchez-Rodríguez JD, Toro-Cardona FA, TrinidadDominguez CD (2024) Calibration areas in ecological niche and species distribution modelling: unravelling approaches and concepts. *J Biogeogr*. <https://doi.org/10.1111/jbi.14834>
- Rosete-Vergés FA, Luis Pérez-Damián J, Villalobos-Delgado M, Navarro-Salas EN, Salinas-Chávez E, Remond-Noa R (2014) El avance de la deforestación en México 1976–2007. *Madera y Bosques* 20(1):21–35
- Rutiaga QJG, Windeisen E, Schumacher P (1995) Anti fungal activity of heartwood extracts from *Dalbergia granadillo* and *Enterolobium cyclocarpum*. *Holz Als Roh- Und Werkst* 53(5):308. <https://doi.org/10.1007/s0010700050096>
- Rutiaga-Quinones JG, Pedraza-Bucio FE, López-Albarrán P (2010) Componentes químicos principales de la madera de *Dalbergia granadillo* Pittier Y DE *Platymiscium lasiocarpum* Sandw. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales Y Del Ambiente* XVI. <https://doi.org/10.5154/r.rchsc.f.a.2010.04.023>
- Saha S, Shilpi JA, Mondal H, Hossain F (2013) Ethnomedicinal, phytochemical, and pharmacological profile of the genus *Dalbergia* L. (Fabaceae). *Phytopharmacology* 4(2):291–346
- Sánchez-Azofeifa GA, Quesada M, Rodríguez JP, Nassar JM, Stoner KE, Castillo A, Garvin T, Zent EL, Calvo-Alvarado JC, Kalacska MER, Fajardo L, Gamon JA, and Cuevas-Reyes P (2005) Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica* 37(4):477–485. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00066.x>
- Shivaprakash KN, Rajanna JM, Gunaga SV, Ravikanth G, Vasudeva R, Shaanker RU, Dayanandan S (2022) The flooded habitat adaptation, niche differentiation, and evolution of Myristicaceae trees in the western ghats biodiversity hotspot in India. *Biotropica*

- 54(6):1349–1362. <https://doi.org/10.1111/btp.13078>
- Soberón J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol Lett* 10(12):1115–1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>
- Soberón J, Peterson AT (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species'. *Distributional Areas Biodivers Inf* 2(10):3392–3396. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Sotuyo S, Pedraza-Ortega E, Martínez-Salas E, Linares J, Cabrera L (2022) Insights into phylogenetic divergence of *Dalbergia* (Leguminosae: Dalbergiaceae) from Mexico and Central America. *Front Ecol Evol*. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.910250>
- Sousa SM, Ricker M, Hernández HM (2001) Tree species of the family Leguminosae in Mexico. *Harv Papers Bot* 6(1):339–365
- Standley PC (1922) Trees and shrubs of Mexico. In *US Nat. Herb* (Vol. 23, Issue 2)
- Suárez-Mota ME, Villaseñor JL (2020) Ecological niche overlap among species of the genus *Zaluzania* (Asteraceae) from the dry regions of Mexico. *Plant Ecol Evol* 153(3):337–347. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2020.1663>
- Teisher SHJ (2024) Tropicos MO specimen data. Missouri Botanical Garden. Occurrence dataset. <https://doi.org/10.15468/hja69f>
- Trabucco A, Zomer RJ (2019) Global aridity index and potential evapotranspiration (ET0) climate database v2. CGIAR Consortium for Spatial Information (CGIAR-CSI), January, 10. https://figshare.com/articles/dataset/Global_Aridity_Index_and_Potential_Evapotranspiration_ET0_Climate_Database_v2/7504448/3
- Treanor NB (2015) Forest Trade and Finance December 2015 China's Hongmu Consumption Boom: Analysis of the Chinese Rosewood Trade and Links. *Forest Trends Report Series: Forest Trade and Finance*, December. <https://www.forest-trends.org/wp-content/uploads/imported/for173-china-rosewood-report-letter-16-0329-hr-no-crops-pdf.pdf>
- Trisurat Y, Shrestha RP, Alkemade R (2011) Land use, climate change and biodiversity modeling: Perspectives and applications. Information Science Reference, Hershey. <https://doi.org/10.4018/978-1-60960-619-0>
- UNEP-WCMC (Comps.) (2021) Checklist of CITES species. CITES Secretariat, Geneva, Switzerland and UNEP-WCMC, Cambridge, United Kingdom. https://checklist.cites.org/en/search/output/layout=alpha_betic_al&level_of_listing=0&show_synonyms=1&show_author=1&show_english=1&show_spanish=1&show_french=1&scientific_name=Dalbergia+calderoni&page=1&per_page=20
- Vatanparast M, Klitgård BB, Adema FACB, Pennington RT, Yahara T, Kajita T (2013) First molecular phylogeny of the pantropical genus *Dalbergia*: implications for infrageneric circumscription and biogeography. *South Afr J Bot* 89:143–149. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2013.07.001>
- Velazco SJE, Galvao F, Villalobos F, Júnior PDM (2017) Using worldwide edaphic data to model plant species niches: an assessment at a continental extent. *PLoS ONE* 12:1–24. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186025>
- Viana HA, Lovato MB (2010) Genetic diversity and structure of the critically endangered tree *Dimorphandra Wilsonii* and of the widespread in the Brazilian Cerrado *Dimorphandra mollis*: implications for conservation. *Biochem Syst Ecol* 38(1):49–56. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2009.12.038>
- Villaseñor JL (2016) Catálogo de las plantas vasculares nativas de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87(3):559–902. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Walter H (1971) Ecology of tropical and subtropical vegetation. Oliver and Boyd Edinburgh. vol 539
- Wang H, Mei WL, Zeng YB, Zuo WJ, Guo ZK, Chen LL, Zhong HM, Dai HF (2014) Phenolic compounds from *Dalbergia odorifera*. *Phytochem Lett* 9(1):168–173. <https://doi.org/10.1016/j.phytol.2014.06.008>
- Warren DL, Seifert SN (2011) Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecol Appl* 21(2):335–342. <https://doi.org/10.1890/1051-0761.2010.1171.1>

- Warren DL, Glor RE, Turelli M (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62(11):2868–2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
- Warren DL, Glor RE, Turelli M (2010) ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33(3):607–611. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x>
- Watts ME, Ball IR, Stewart RS, Klein CJ, Wilson K, Steinback C, Lourival R, Kircher L, Possingham HP (2009) Marxan with zones: software for optimal conservation based land- and seause zoning. *Environ Model Softw* 24(12):1513–1521. <https://doi.org/10.1016/j.envsof.2009.06.005>
- Winfield K, Scott M, Graysn C (2016) Global status of *Dalbergia* and *Pterocarpus* rosewood producing species in trade. Convention on International Trade in Endangered Species 17th Conference of Parties-Johannesburg
- Wu HY, Wong KH, Kong BLH, Siu TY, But GWC, Tsang SSK, Lau DTW, Shaw PC (2022) Comparative analysis of chloroplast genomes of *Dalbergia* species for identification and phylogenetic analysis. *Plants* 11(9):1–16. <https://doi.org/10.3390/plant11091109>
- Yahara T, Javadi F, Onoda Y, de Queiroz LP, Faith DP, Prado DE, Akasaka M, Kadoya T, Ishihama F, Davies S, Slik JWF, Yi T, Ma K, Bin C, Damaedi D, Pennington RT, Tuda M, Shimada M, Ito M, Egan AN, Buerki S, Raes N, Kajita T, Vatanparast M, Mimura M, Tachida H, Iwasa Y, Smith GF, Victor JE, Nkonki T (2013) Global legume diversity assessment: concepts, key indicators, and strategies. *Taxon* 62(2):249–266. <https://doi.org/10.12705/622.12>
- Yuheng C, Shuangfei LU, Lingfeng MAO (2021) Prediction of future changes in suitable distribution area for rare tree species of *Dalbergia*. *Journal of Zhejiang A&F University*, 38(4):837–845. <https://doi.org/10.11833/j.issn.2095-0756.20200522>
- Zhang MG, Zhou ZK, Chen WY, Slik JWF, Cannon CH, Raes N (2012) Using species distribution modeling to improve conservation and land use planning of Yunnan. *China Biol Conserv* 153:257–264. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.04.023>
- Zhao X, Wang C, Meng H, Yu Z, Yang M, Wei J (2020) *Dalbergia odorifera*: a review of its traditional uses, phytochemistry, pharmacology, and quality control. *J Ethnopharmacol* 248:112328. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2019.112328>
- Zhu AL (2020) China's rosewood boom: a cultural fix to capital overaccumulation. *Annals Am Association Geographers* 110(1):277–296. <https://doi.org/10.1080/24694452.2019.1613955>

Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Springer Nature or its licensor (e.g. a society or other partner) holds exclusive rights to this article under a publishing agreement with the author(s) or other rightsholder(s); author self-archiving of the accepted manuscript version of this article is solely governed by the terms of such publishing agreement and applicable law.

Capítulo 2

Demographic assessment of vital rates in endangered tropical trees: a case of Resilience in *Dalbergia calderonii*

Demographic assessment of vital rates in endangered tropical trees: a case of Resilience in *Dalbergia calderonii*.

Manuel Medina-Amaya^{a*}, Clara Luz Miceli-Méndez^b, Sergio López^{c,d}, Miguel A. Pérez-Farrera^{c,d}, María Gómez-Tolosa^{*e}.

^aPrograma de Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales, Instituto de Ciencias Biológicas, Libramiento Norte Poniente 1150, C.P. 29039, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. manuel.medinamy@e.unicach.mx

^bLaboratorio de Cultivo de Tejidos Vegetales, Instituto de Ciencias Biológicas, Libramiento Norte Poniente 1150, C.P. 29039, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. clara.miceli@unicach.mx

^cLaboratorio de Ecología Evolutiva, Instituto de Ciencias Biológicas, Libramiento Norte Poniente 1150, C.P. 29039, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. sergio.lopez@unicach.mx

^dHerbario Eizi Matuda, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte Poniente 1150, C.P. 29039, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. miguel.perez@unicach.mx

^eInstituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte Poniente 1150, C.P. 29039, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. marialourdes.gomez@unicach.mx

*Corresponding authors: manuel.medinamy@e.unicach.mx, ORCID: 0000-0003-4061-2098,

Cellphone: +503 6938 – 6565 and marialourdes.gomez@unicach.mx, ORCID: 0000-0001-7589-0480, Cellphone:

Abstract

Tropical ecosystems were originally continuous forests, but land-use changes have caused fragmentation, raising ecological concerns about impacts on forest species. Matrix demographic models are vital for analyzing population dynamics and guiding conservation, quantifying survival, growth, and fecundity. Using *Dalbergia calderonii* (Standl.) as a case study, we assess how these models clarify population responses to fragmentation.

High demand for *Dalbergia* timber has driven deforestation, reducing *Dalbergia* populations. While some Neotropical plants maintain stable growth under moderate disturbance, fragmentation and logging severely affect them. However, legumes like *Dalbergia* exhibit resilience, sustaining positive growth rates.

We evaluated *D. calderonii* dynamics using a transition matrix model and one-year field data, analyzing survival, fecundity, and permanence under fragmentation. Two reproductive events were observed, with higher activity in the first. Fertility estimates informed two transition matrices, differing only in fertility entries. Simulations included annual, average, periodic, and stochastic models.

Results indicate population growth ($\lambda > 1$) across models, but λ declines sharply with fewer reproductive individuals. Elasticity analysis revealed that stability depends heavily on adults II (AII) and juveniles I (JI). *D. calderonii* tolerates fragmentation, with growth expected under stable conditions, but deforestation, logging, and fires remain critical threats. Synthesis. Matrix models effectively analyze *D. calderonii* dynamics, identifying key growth drivers. Elasticity highlights the importance of adult and juvenile survival for conservation. Long-term sustainability requires mitigating fragmentation and logging, emphasizing the need to integrate demographic models into conservation strategies for endangered species in changing environments.

Keywords: Fragmentation, Matrix Models, Reproduction, Rosewood, Deciduous Forest.

Introduction

The tropics are renowned for their rich biodiversity and lush ecosystems (Barlow et al. 2018). Yet, this biodiversity is severely threatened, as numerous species risk extinction. The primary culprits are often human activities such as deforestation, habitat destruction, climate change, and illegal trade. Tropical dry forests are defined by a prolonged dry season (Murphy & Lugo, 1986; Sanchez-Azofeifa et al., 2013) and serve as vital sources of natural resources for local communities (Challenger, 1998). However, the dry forests of Mesoamerica have faced intensive exploitation (Janzen, 1988; Maass, 1995; Murphy & Lugo, 1995) due to human activities such as land use changes, grazing, urbanization, and logging, all of which contribute to deforestation and fragmentation (Miles et al., 2006; Díaz-Gallegos et al., 2010; Trejo, 2010; Rosete-Vergés et al., 2014).

Fragmentation significantly affects population and community dynamics (Laurance et al., 2002; Haddad et al., 2015). Also, species responses to fragmentation differ based on life history traits, such as dispersal ability and persistence (Ackerly & Cornwell, 2007; Violle et al., 2007; De Bello et al., 2013; Wilson et al., 2016; Zambrano et al., 2019), as well as their specific ecological requirements (Ibáñez et al., 2014; Zambrano et al., 2019). In addition to fragmentation, the dry forest mainly consists of secondary vegetation that has regrown after agricultural land was abandoned (Sánchez-Azofeifa & Portillo-Quintero, 2011), recovering forest density at varying rates (Kennard, 2002; Chazdon et al., 2007; Lebrija-Trejos et al., 2008; Aide et al., 2013).

Tropical forests harbor trees classified as high-quality timbers, among which are *Dalbergia* species, “granadillo”, “cocobolo” and “funero” are some Spanish names for the wood of *Dalbergia* species (Cervantes-Maldonado, 2016; Sotuyo et al., 2022). However, the overexploitation, illegal trafficking, deforestation, and habitat fragmentation of *Dalbergia*

species have heightened extinction risks for several species (Cervantes-Maldonado, 2016). Therefore, strict regulations aim to limit their international trade (CITES, 2024). Some studies have analyzed demographic processes in fragmented plant communities (Aguilar et al., 2006; Bruna et al., 2009) and shown that logging has drastically affected specific tree populations in these forests (Bye, 1995; Gullison et al., 1996; Hughes, 1998; Hersch-Martínez et al., 2004). In contrast, some species may experience positive growth, which could decrease if pressure increases (Zuidema & Zagt, 2000; Hernández-Apolinar et al., 2006).

D. calderonii is identified by presenting leaves of 9-14 cm; leaflets 3-7, inflorescences less than 4 cm, villous ovary, mature velutine, and yellowish fruits (Linares & Sousa, 2007; Cervantes et al., 2019). It is distributed in Mexico and Central America (Sotuyo et al., 2022), mainly in tropical and semi-deciduous forests (Cervantes et al., 2019; Sotuyo et al., 2022). These forests' conservation status is critical (Ceballos et al., 2010), mainly due to a high rate of deforestation caused by land use change, such as agriculture, logging, urbanization, and livestock grazing (Miles et al., 2006; Díaz-Gallegos et al., 2010; Rosete-Vergés et al., 2014). The impact of anthropogenic activities on the natural populations of *D. calderonii* (Standl.) has led to its classification as critically endangered, as designated by the IUCN (Linares & Martínez-Salas, 2020) and the Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES) (CITES, 2024). Additionally, *D. calderonii* is heliophilous and can be found in the subcanopy and open areas of the forests.

Studies in the Neotropics show that plant species in natural or moderately disturbed environments suggest stable to positive population growth rates (Aquino, 2006; Jiménez-Lobato & Valverde, 2006; Holm et al., 2008; Arango et al., 2010; Gamba-Triminiño et al., 2011; Isaza et al., 2016; García et al., 2017). However, habitat fragmentation and selective exploitation negatively affect population growth rates (Escalante et al., 2004; Isaza et al.,

2016, 2017). Nonetheless, some species, such as legumes, can maintain positive growth due to their adaptive capacity and resilience to anthropogenic pressure (Escalante et al., 2004; Martínez-Ballesté et al., 2005; Aquino, 2006; Jiménez-Lobato & Valverde, 2006).

In this context, demographic tools could help evaluate the vital rates for endangered species (Beissinger & Westphal, 1998; Norris & Mcculloch, 2003; Servanty et al., 2014; Geng et al., 2017; Strier & Ives, 2024). For that reason, demographic compensation and phenotypic plasticity in legumes may play a crucial role in alleviating the negative effects of fragmentation and harvesting, thereby enabling the persistence of their populations in disturbed environments. Based on sensitivity and elasticity analyses. We hypothesize that *D. calderonii* has a higher population growth rate than one ($\lambda > 1$). Therefore, this study aimed to evaluate the demographic dynamics of *D. calderonii*, a critically endangered species (Linares & Martínez-Salas, 2020), in a fragmented secondary forest. Furthermore, its timber is highly valued for its quality and hardness, making it a valuable resource (Pittier, 1922; Lewis et al., 2005; Jenkins et al., 2012; Cervantes-Maldonado, 2016).

Methods

Study area

El Salvador covers 26% of broadleaf vegetation, although its regions include young and highly fragmented secondary forests (Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales [MARN], 2018). The study was carried out in a fragment of this forest type in the Amatitan Abajo canton of the San Esteban Catarina district, San Vicente, El Salvador. The geographical coordinates are 13° 46' 50" N and 88° 41' 03" W; the altitudinal range is 200 to 310 m a.s.l. Figure 1. The average temperature fluctuates between 26 and 28 °C, and the average annual historical rainfall is 1,623 mm. During the study period conducted in 2022, 2,021 mm was recorded, while in 2023, 1,760 mm was recorded (MARN, n.d.).

The soils are classified as clayey Grumosols, and the original material is andesitic-basaltic effusive lava (Rico, 1974). Various authors have classified the vegetation in different ways: as semi-humid deciduous forest (Lauer, 1954), dry deciduous forest (Lötschert, 1955), subtropical humid forest (Holdridge et al., 1971), lowland deciduous forest (Flores, 1980) and closed tropical deciduous vegetation during the dry season in lowland areas (Ventura & Villacorta, 2000).

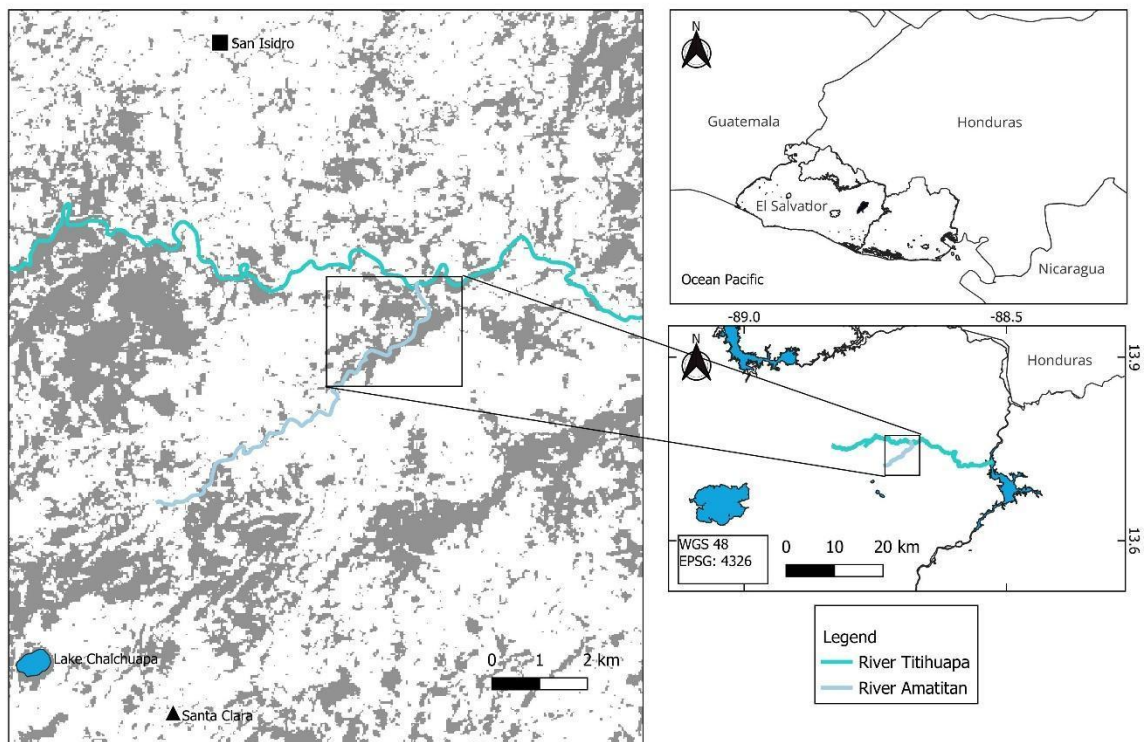


Figure 1. Location of the study area Department of San Vicente, District of San Esteban Catarina, El Salvador. Gray areas represent semi-deciduous forests.

Sampling unit

The study was conducted from May 2022 to December 2023 years. Ten transects of 0.3 hectares each were established to record adult individuals with a diameter at breast height (DBH, hereafter) equal to or greater than 5.6 cm ($n = 870$). Juvenile individuals were

recorded in twelve 25 m² plots (n=305), and for seedlings, five 4 m² plots were set up (n=657). The diameter at the base (DB, hereafter) was measured for juveniles and seedlings, and the DBH for adults. Measurements were taken in 2022, and all individuals were marked. These measurements were repeated the following year (2023). Also, dead individuals or the marks they left were counted to estimate specific survival from one year to the next.

Size categories

The life cycle of *D. calderonii* was divided into six stages (Table 1) according to the following criteria: seedlings were individuals with cotyledons or remnants of them and non-fibrous stems. Juveniles were characterized by having a lower DB than reproductive individuals (presence of fruits), with the lowest DBH. These were classified as Juvenile I, individuals with DB > 1.1 cm, and Juvenile II, those with DB between 1.1 and > 5.6 cm. Adults were categorized as individuals with the lowest recorded DBH (5.6 cm) and reproductive activity (presence of fruits). They were classified according to their DBH as adult I, 5.6-10 cm; adult II, between 10-21 cm; and adult III, > 21 cm. Rather than chronological age, developmental states were used as size categories because they are the main factors influencing demographic behavior (Kohyama, 1993; Condit et al., 1998).

Table 1. Size categories are defined to describe the population dynamics of *D. calderonii*.

No.	Size category	Abbreviation	Measure (cm; +DB, *DBH)	N (individuals/ha)
1	Seedling	PI	Presence of cotyledons	328,500
2	Juvenile I	JI	< 1.1 cm+	7,967
3	Juvenile II	JII	1.1 - 5.6 cm+	2,167
4	Adult I	AI	5.6 - 10 cm*	59
5	Adult II	AII	10 - 21 cm*	51
6	Adult III	AIII	> 21 cm*	34

Fertility inputs (F_x) were calculated according to the following formula:

$$F_x = \frac{N_{xr} S_x p_g}{N_x} \text{ (Ec.1)}$$

N_{xr} represents the number of individuals engaged in reproductive activity within category x . S_x indicates the number of seeds produced by individuals in that same category. P_g refers to the probability of germination for each category, while N_x is the total number of individuals in category x . The N_{xr} was determined by direct observation of the individuals bearing fruit. Two counts were made: one in the year 2022 ($N_{xr22} = 216$) and the second in 2023 ($N_{xr23} = 50$).

S_x was estimated by collecting and counting all the fruits on a main branch and the total number of primary branches. This data estimated the total number of fruits produced per tree. The estimates were made for three individuals in each adult category ($n = 9$). Subsequently, fruit production in each category was averaged and multiplied by the number of individuals who showed reproductive activity in 2022 and 2023, obtaining the total fruit production for each category of adults and each year. To determine P_g , a germination trial was conducted from February to March 2024 using a completely randomized split-plot arrangement. The main plots consisted of three light intensities 40%, 60%, and 80%. Seeds from each adult category, such as **AI**, **AII**, and **AIII**, were defined as treatments with four repetitions. Each repetition consisted of 24 experimental units, totaling 288 seeds for each size category and 864 seeds overall. Considering that the number of individuals engaged in reproductive activity varied considerably between the two measurement periods, F_x was estimated for 2022 as F_{x22} and 2023 as F_{x23} , with only the values of N_{xr} varying each year. These data contributed to the design of two transition matrices.

Transition matrix design

Lefkovich-type projection matrices were used to describe the demographic behavior of structured populations (Caswell, 2001). The matrix entries were obtained from individuals' survival, growth, and fecundity data in each size category. Each entry a_{ij} in the matrix represents an individual's average transition probability or contribution from category j to category i for one year (Table 2). Seedlings' development probabilities (G) were estimated as the proportion of individuals with fibrous stems in the second year (G_{ij}), indicating the ratio of seedlings moving from category i to the next category j . The criterion for the rest was the proportion of individuals that moved from one size class (DB and DBA) to another. The rates of individuals that survived (L) and remained in the same size category across the interval (L_{ij} , with $i = j$) formed the diagonal elements of the transition matrix. The rates at which individuals retrogression (R) to a previous size category across the interval (R_{ij} , where $i < j$) form the supra-diagonal elements of the transition matrix. By multiplying the matrix (A) by a vector representing the number of individuals in each category at time $t(N_t)$, we obtain a new vector in which each entry represents the number of individuals per category at that time $t + 1(n_{t+1})$:

$$An_t = n_{t+1} \quad (\text{Ec.2})$$

Table 2. Entries of a 6 X 6 structure projection matrix for *D. calderonii*.

Categories	PI	JI	JII	AI	AII	AIII
PI	L_{00}	R_{01}	R_{02}	F_{03}	F_{04}	F_{05}
JI	G_{10}	L_{11}	R_{12}	R_{13}	R_{14}	R_{15}
JII	G_{20}	G_{21}	L_{22}	R_{23}	R_{24}	R_{25}
AI	G_{30}	G_{31}	G_{32}	L_{33}	R_{34}	R_{35}
AII	G_{40}	G_{41}	G_{42}	G_{43}	L_{44}	R_{45}
AIII	G_{50}	G_{51}	G_{52}	G_{53}	G_{54}	L_{55}

Various authors point out that plant populations can vary in the number of individuals engaging in reproductive activity due to the cost of reproduction, understood as the loss of potential future reproductive success caused by current investments in reproduction (Reznick, 1985, 1992; Jönsson, 2000). The demographic consequences of resource investment in the reproductive process influence the mortality rate and frequency of future reproduction (Karlsson et al., 1990; Nicotra, 1999).

Several species have intraspecific variability in reproduction costs due to habitat differences (Obeso, 1993; Syrjanen & Lehtila, 1993; Biere, 1995; Hemborg & Karlsson, 1998). Resource availability and stress conditions can affect reproduction costs. Resource availability and stress conditions can affect reproduction costs (Reznick, 1985). For example, in *Lychnis flos-cuculi* (L.), investing in reproduction reduces the following year's fecundity at less fertile sites (Biere, 1995).

The effects may even be short-term, with a reduction in reproduction in the following season (Newell, 1991; Ashman, 1992). For example, Harper (1977) and Willson & Burley (1983) have shown that fruit production is correlated with lower vegetative growth or fruiting in the following year or years. In *Dalbergia nigra* (Vell.) Allemão ex Benth., variations in reproductive activity have been observed between consecutive years (Silva et al., 2022). We create a transition matrix (A_{22}) with the transition probabilities and the (F_{x22}).

To analyze the fertility changes in *D. calderonii* population dynamics, we created a second matrix (A_{23}) using the F_{x23} values and the same transition values. An average matrix (A_p) was also constructed, in which the transition values of each matrix (A_{22}) and (A_{23}) were averaged.

The matrix A 's mathematical properties reflect the demographic characteristics of the population it represents. The dominant eigenvalue λ , represents the finite growth rate. The associated right eigenvector w corresponds to the distribution of the stable structure. The left eigenvector v expresses the reproductive value for each corresponding category (Caswell, 2001).

Periodic matrix analysis

Since the number of reproductively active individuals varied over the two measurement periods, analysis methods under fluctuating conditions depend on patterns of environmental variability. Periodic matrices can incorporate variations that exhibit some seasonal or annual periodic regularity (Skellam, 1966; Caswell & Trevisan, 1994; Caswell, 2001). The two transition matrices presented in the previous section were used to construct periodic matrices that explain the entire demographic cycle in the annual matrices. The two phases of the cycle are represented by matrices A_{22} and A_{23} , from which we project the long-term demographic behavior of *D. calderonii*.

The cyclical dynamics of populations depend on the vital rates during each cycle phase. (Caswell & Trevisan, 1994). The cycle consists of m phases, and $B^{(1)}, \dots, B^{(m)}$ are popular projection matrices for each phase. The dynamics for the entire cycle are described by a periodic matrix, which is the product of matrices $B^{(1)}$ to $B^{(m)}$, according to the following equation:

$$n_{(t+m)} = [B^{(m)}B^{(m-1)} \dots B^{(1)}]n_{(t)} \quad (\text{Ec.3})$$

$$= A^{(1)}n_{(t)} \quad (\text{Ec.4})$$

Where $n_{(t)}$ and $n_{(t+m)}$ are the vectors containing the number of individuals in each category at time t and after m phases that make up the cycle, respectively. Product $A^{(1)}$ is a

description of the demographic behavior of the population throughout the entire cycle. The matrices $A^{(1)}, A^{(2)}, \dots, A^{(m)}$ (i.e., all matrices in a series) differ in the phase at which the cycle starts and are, therefore, different from one another. However, all cycles have the same value of λ , the rate at which the population grows or decreases between t and $t + m$ (Caswell & Trevisan, 1994). Therefore, $A^{(h)}$ is a matrix that starts at phase h of the cycle.

Each periodic matrix was comprised of one of the possible combinations of matrix A_{22} and A_{23} (Table 3). Consequently, the two sets of periodic matrices constructed assume one year with higher fertility (F_{x22}) and the subsequent year with low fertility (F_{x23}). However, due to periodic movement, all will share the same finite growth rate throughout the cycle, allowing the superscript to be omitted ($\lambda = \lambda^{(h)}$) (Caswell & Trevisan, 1994; Caswell, 2001).

Table 3. The general structure of periodic matrices (A) with a two-phase cycle is presented, where each matrix $B^{(h)}$ corresponds to an annual transition matrix.

Periodic matrices	Succession of the B matrices that constitute the periodic matrix
A_{hf}	$[A_{23}A_{22}]$
A_{lf}	$[A_{22}A_{23}]$

For each matrix, the population growth rate (λ), the stable distribution of size categories (w), and the size-specific reproductive value (v) were obtained. In periodic matrices, the projected stable structure ($w^{(h)}$) and reproductive value ($v^{(h)}$) are influenced by the starting point within the cycle, causing them to be periodic with phase m (Caswell & Trevisan, 1994; Caswell, 2001). Using the Chi-square test, we compared the stable structure

in all matrices with the distribution of size classes observed during the study period $n^{(h)}$ (Agresti, 2018).

Confidence intervals for the annual mean and periodic projection matrices were estimated by bootstrapping the observed individuals within each size category. This involved a random sample of (k) individuals, where (k) represents the total number of individuals in the dataset. (λ) was calculated for all the resulting matrices, and 95% confidence intervals were estimated (Caswell, 2001).

Sensitivity and elasticity analysis

Annual matrices

Sensitivity analysis and elasticity can evaluate Lambda's (λ) relative contribution to progression to the next size class (growth), survival within the same size categories, regression to a lower size class (retrogression), and sexual reproduction (de Kroon et al., 1986; Silvertown et al., 1993; Caswell, 2001).

Sensitivity (S_{ij}) is the absolute measure of the changes in (λ) resulting from changes in each element of the matrix A . According to Caswell (1978) the elements of the sensitivity matrix ($S = \{s_{ij}\}$) can be estimated directly from the eigenvectors associated with (λ) as:

$$s_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial b_{ij}} = \frac{v_i w_j}{VW} \quad (\text{Ec.5})$$

Where v_{ij} and w_{ij} represent the i and j values of the dominant left (v) and right (w) eigenvectors, respectively, and VW is their scalar product. Elasticity ($E = \{e_{ij}\}$) measures the proportional change in λ resulting from a proportional change in each of the coefficients of the matrix A . According to de Kroon et al. (1986), it is calculated using the elements of the matrices A and S as:

$$e_{ij} = \frac{(b_{ij}\partial\lambda)}{(\lambda\partial b_{ij})} = (a_{ij}/\lambda)(s_{ij}) \quad (\text{Ec.6})$$

Periodic matrices

According to Caswell & Trevisan (1994), calculating sensitivity in periodic matrices is biologically relevant when the sensitivity of λ_p to changes in the entries of each matrix $B^{(h)}$ (where $h = 1, 2, \dots, m$) is derived. These sensitivities measure the impact on λ_p of changes in each vital rate at every point in the cycle. $S_b^{(h)}$ is the sensitivity matrix of $B^{(h)}$; that is, $S_b^{(h)}$ represents a matrix whose entries are the sensitivities of λ_p to changes in the matrix, with $B^{(h)}$ calculated according to the following equation:

$$S_B^{(h)} = [B^{(h-1)}B^{(h-2)} \dots B^{(1)}B^{(m)}B^{(m-1)} \dots B^{(h+1)}]TS_A^{(h)} \quad (\text{Ec.7})$$

Caswell & Trevisan (1994) demonstrate that $S_A^{(h)}$ indicates the sensitivity of $\lambda_p^{(h)}$ to changes in individual elements of $A^{(h)}$. The exponent T signifies that the matrix is transposed before it is multiplied by $S_A^{(h)}$. From this sensitivity matrix, we can compute elasticities to assess how $\lambda_p^{(h)}$ would be affected by relative changes in the individual entries of each matrix $B^{(h)}$.

The elements of the elasticity matrix are derived from the following equation:

$$e_{ij}^{(h)} B = (b_{ij}^{(h)} / \lambda_p^{(h)}) S_{ij}^{(h)} B \quad (\text{Ec.8})$$

Stochastic model

The annual transition matrices (A_{22} and A_{23}) were used for stochastic simulations of growth rate, factoring in individuals' reproductive activity (N_{xr}). This model assumes that various conditions (annual matrices) influence population growth. The sequence of yearly projection matrices B_t is generated through a stochastic process that operates on a limited set of matrices, with each condition having a specific probability of occurrence (P_i) (Tuljapurkar,

1989; Caswell, 2001). A selection probability of 0.5 was allocated to each of the annual matrices. These probabilities were used to simulate a stochastic process in which an annual transition matrix is equally likely to be selected. Since the likelihood of any matrix occurring remains constant over time, the model is regarded as homogeneous (Caswell, 2001).

The simulations were performed using 50,000 iterations. The logarithm of the stochastic growth rate was calculated by averaging the successive growth rates derived from a simulation. A second estimate of lambda was obtained using the Tuljapurkar second-order approximation (Tuljapurkar, 1990). All analyses were performed using the popbio package (Stubben & Milligan, 2007) in the R environment (R Core Team, 2024).

Results

Life cycle and germination

Fertility values for 2022 and 2023 were considerably different. Being older in the first year. Category **AIII** showed the greatest proportional difference. The development values were relatively low, while the highest values were observed in survival. Some individuals who survived in categories **JI** and **AII** transitioned to a lower category (Figure 2). Significant differences in germination were observed among the three size categories ($P=0.004$). Categories **AI** and **AIII** were similar, but **AII** was distinct. No significant differences were observed in the germination values across the three light intensities (40%, 60%, and 80%).

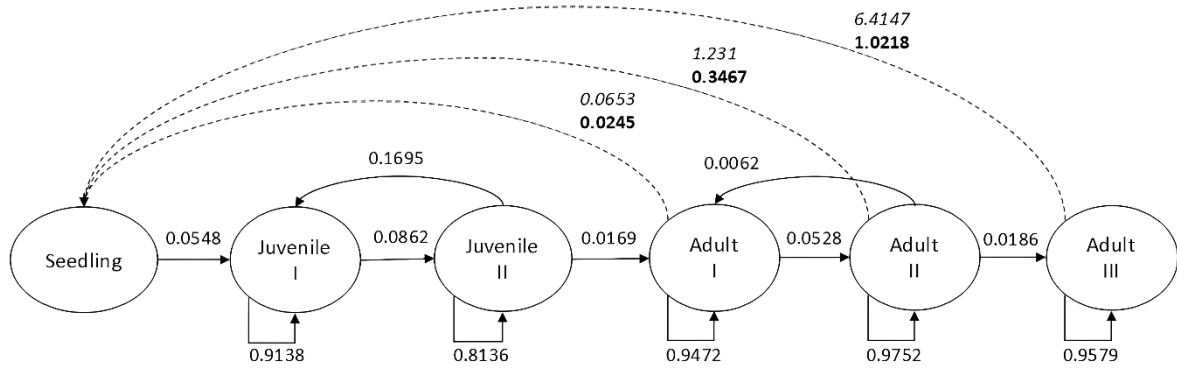


Figure 2. Life cycle diagram of *D. calderonii* based on samples collected between 2022 and 2023 in a segment of dry forest in the San Vicente department of El Salvador. Fertility is indicated by the dashed lines (F). The values in italics represent estimates for 2022, while those in bold denote values for 2023. The solid arrows above indicate the regression probabilities for a lower-size category (R). The short arrows connecting the circles represent the probabilities of progressing to the next class (G). The lower arrows show the probabilities of survival (L).

Matrix projections

All projection matrices show a positive growth rate ($\lambda > 1$) for the *D. calderonii* population. The difference in λ between matrices A_{22} and A_{23} is evident. Reducing the latter to values near one (Table 4 and Figure 3). The average matrix (A_p) displayed a λ that is intermediate between the values of the annual matrices, while the stochastic simulations (S_{sto}) indicated a λ close to that of A_{23} (Figure 3). Periodic matrices show the highest growth rate, with $\lambda = 1.1249$.

Table 4. Population projection matrix for *D. calderonii*: a) Matrix A_{22} with fertility values for 2022, and b) Matrix A_{23} with fertility values 2023.

	PI	JI	JII	AI	AII	AIII	w	v
a) $\lambda_{A22}= 1.0513$; IC: 1.0486-1.0541								
PI				1.0613	51.5851	188.8092	0.5802	0.0003
JI	0.0547	0.9137	0.1694				0.2993	0.0060
JII		0.0862	0.8135				0.0984	0.0113
AI			0.0169	0.9472	0.0061		0.0133	0.1153
AII				0.0527	0.9752	0.0421	0.0074	0.2747
AIII					0.0185	0.9578	0.0011	0.5921
b) $\lambda_{A23}= 1.0159$; IC: 1.0150-1.0169								
PI				0.1540	4.0363	4.7908	0.3094	0.0020
JI	0.0547	0.9137	0.1694				0.4084	0.0380
JII		0.0862	0.8135				0.1668	0.0489
AI			0.0169	0.9472	0.0061		0.0412	0.2283
AII				0.0527	0.9752	0.0421	0.0578	0.3286
AIII					0.0185	0.9578	0.0161	0.3539

The values of λ are displayed in the first row of each matrix. Entries on the main diagonal are in bold for easy reading. Where w represents the distribution of the stable structure, and v is the reproductive value for each size category.

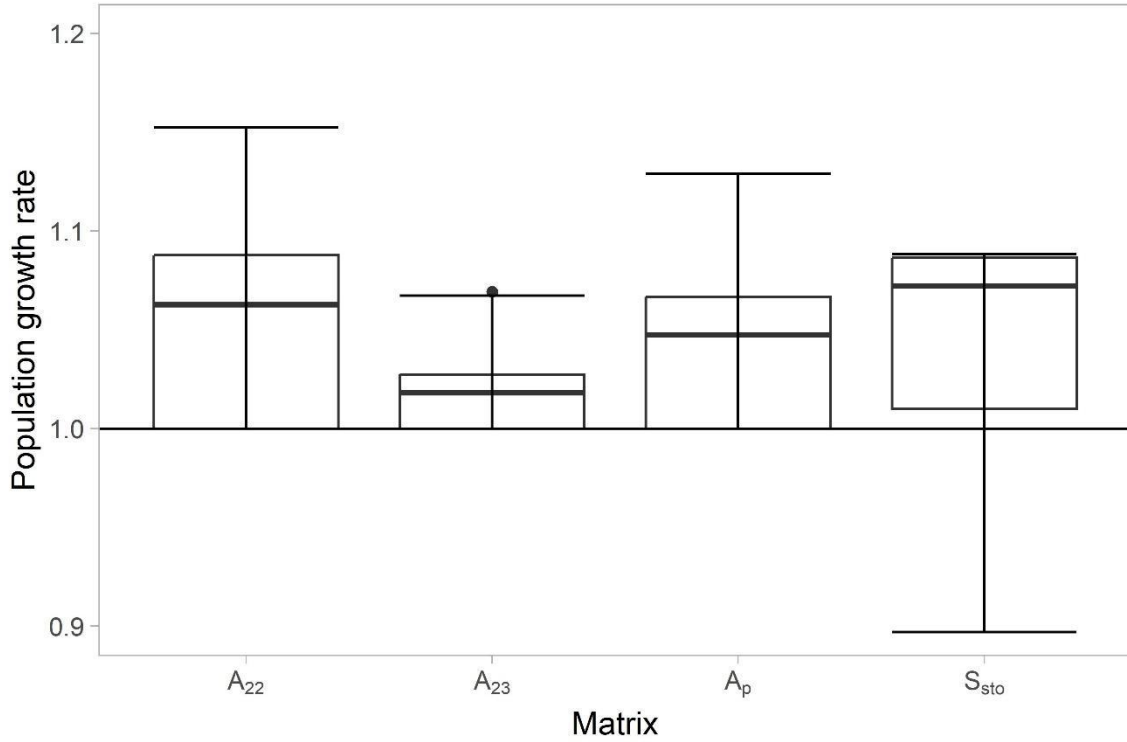


Figure 3. The finite population growth rate (λ) of *D. calderonii* for the annual projection matrices (A_{22} and A_{23}), the average (A_p), and the results of stochastic simulations (S_{sto}), based on 50,000 interactions.

The survival rate of **PI** and **JI** of *D. calderonii* is relatively low, ranging from 5% to 10%. In the next category, **JII** increases survival to 75%, while in the adult categories (**AI**, **AII**, and **AIII**), the value is close to 100%. The trend is very similar in all matrices (Figure 4a). Overall, the population of *D. calderonii* shows a growth pattern with similar trends across all matrices (Figure 4a). In all matrix projections, the seedling category initially shows a sharp population decline, followed by a gradual increase that does not reach the asymptote within 50 years. The **JI** and **JII** categories initially show an increase in individuals. It is noted that they reach equilibrium in under 10 years. This pattern is shared across all matrices; however, a slight increase in their densities is observed after 30 years in the periodic matrices

(Ahf y Alf). The **AI**, **AII**, and **AIII** adult categories showed steady growth throughout the projected period and maintained consistency across all matrices (Figure 4b-f).

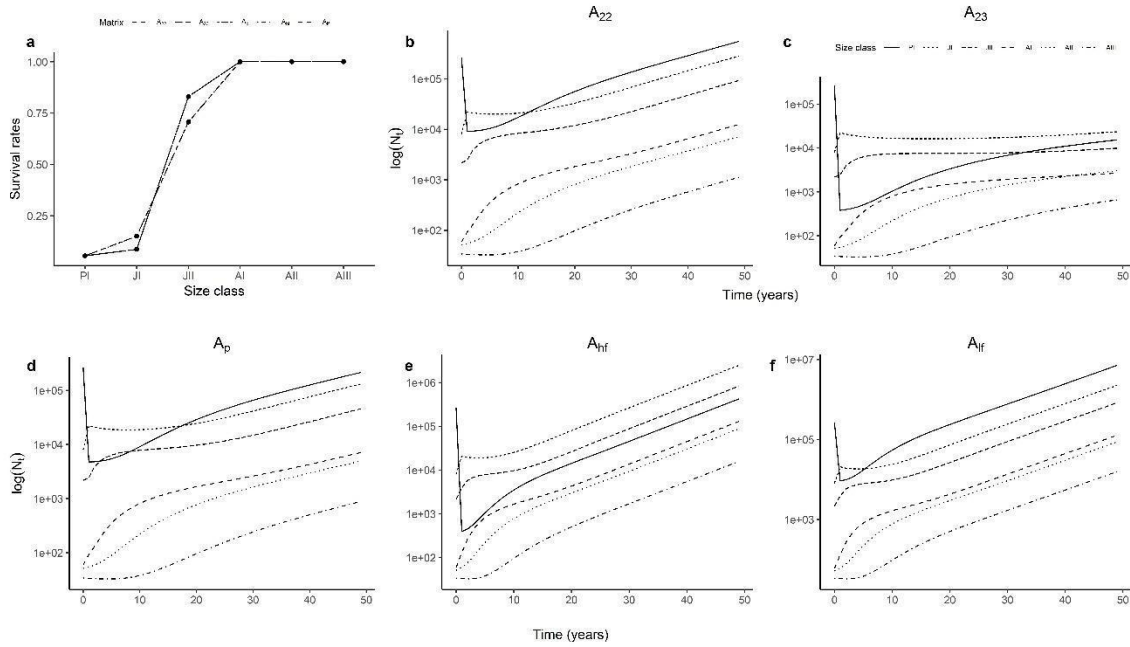


Figure 4. Simulations of *D. calderonii* across all matrices. a) Survival rates by size category based on the annual, average, and periodic matrices. Abbreviations on the x-axis represent size categories: **PI** for Seedling (presence of cotyledons); **JI** for Juveniles I (DB < 1.1 cm); **JII** for Juveniles II (1.1 ≤ DB < 5.6 cm); **AI** for Adults I (5.6 ≤ DB < 10 cm); **AII** for Adults II (10 ≤ DB < 21 cm); and **AIII** for Adults III (DB ≥ 21 cm). b–f) Population growth rates derived from projections of all matrices.

Population structure and reproductive value

The distribution of the observed population (P_{ob}) shows that most individuals fall within the **PI** category. At the same time, there is a significant decline in the numbers for the **JI** and **JII** categories. However, many individuals were identified in the **AI**, **AII**, and **AI** categories. In contrast, the stable structure indicated by the matrix models shows that the highest concentration of individuals is among juveniles I, with a declining trend in the **AI**, **AII**, and

AIII categories. The **PI** category displays different numbers of individuals throughout the matrix models. The most significant contribution of projected reproductive value corresponds to category **AIII**, followed by **AII** and **AI**. Its decline in categories **JI** and **JII**, reaching the lowest point in the seedling category (Figure 5).

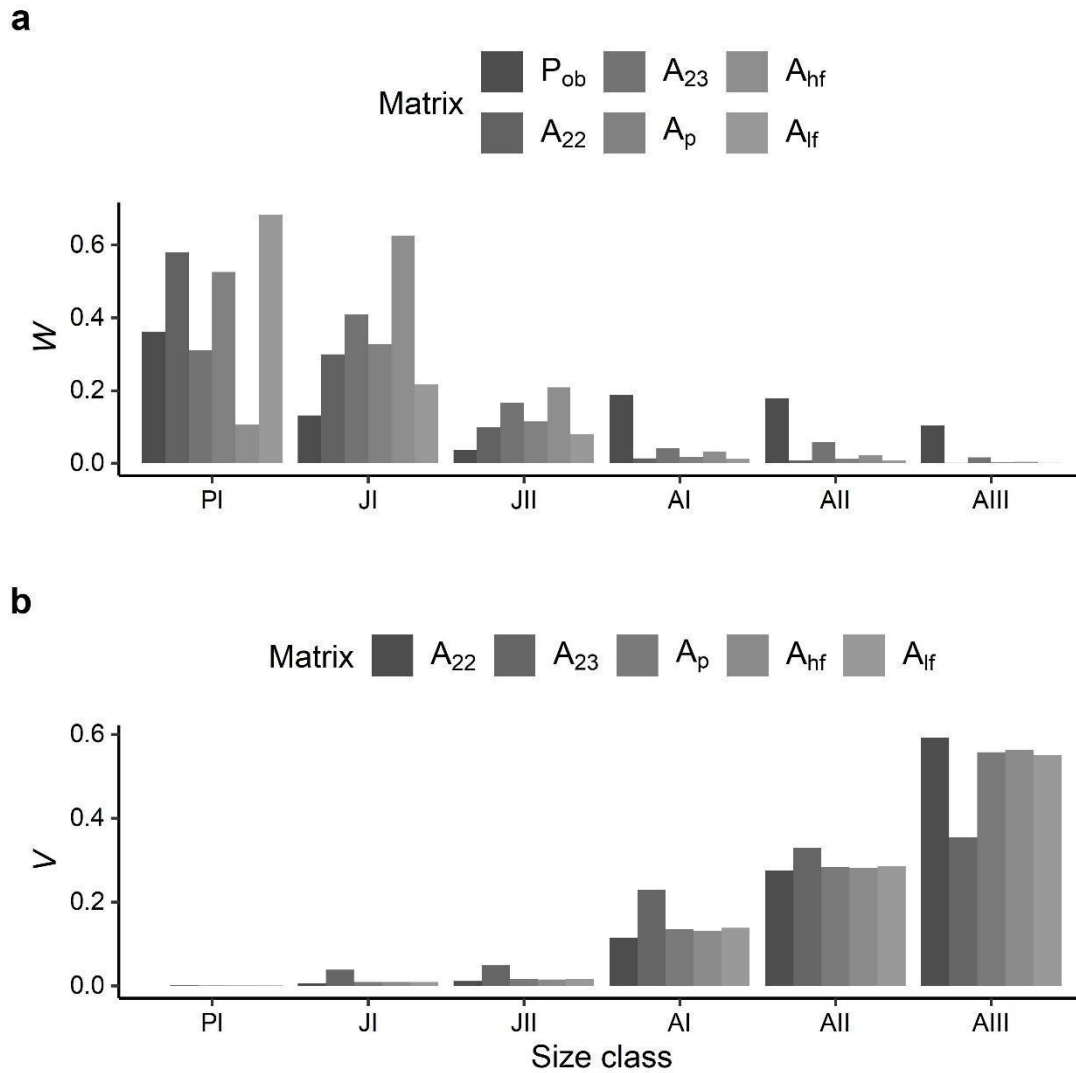


Figure 5. Values associated with the annual, average, and periodic matrices of *D. calderonii*.

a) Distribution of stable structure and observed population (Pop). b) Reproductive value. Abbreviations on the x-axis represent size categories: **PI**, seedling (presence of cotyledons);

JI, juveniles I (DB < 1.1 cm); **JII**, juveniles II (1.1 ≤ DB < 5.6 cm); **AI**, adults I (5.6 ≤ DB < 10 cm); **AII**, adults II (10 ≤ DB < 21 cm); **AIII**, adults III (DB ≥ 21 cm).

Elasticity analysis

The results of the elasticity analysis by demographic process indicate that category **AII** contributes the most to changes in λ . The **JI** category also shows significant contribution values. Categories **AI** and **JII** make intermediate contributions, while category **AIII** contributes less. The seedling category has a minor impact on the changes in λ (Figure 6).

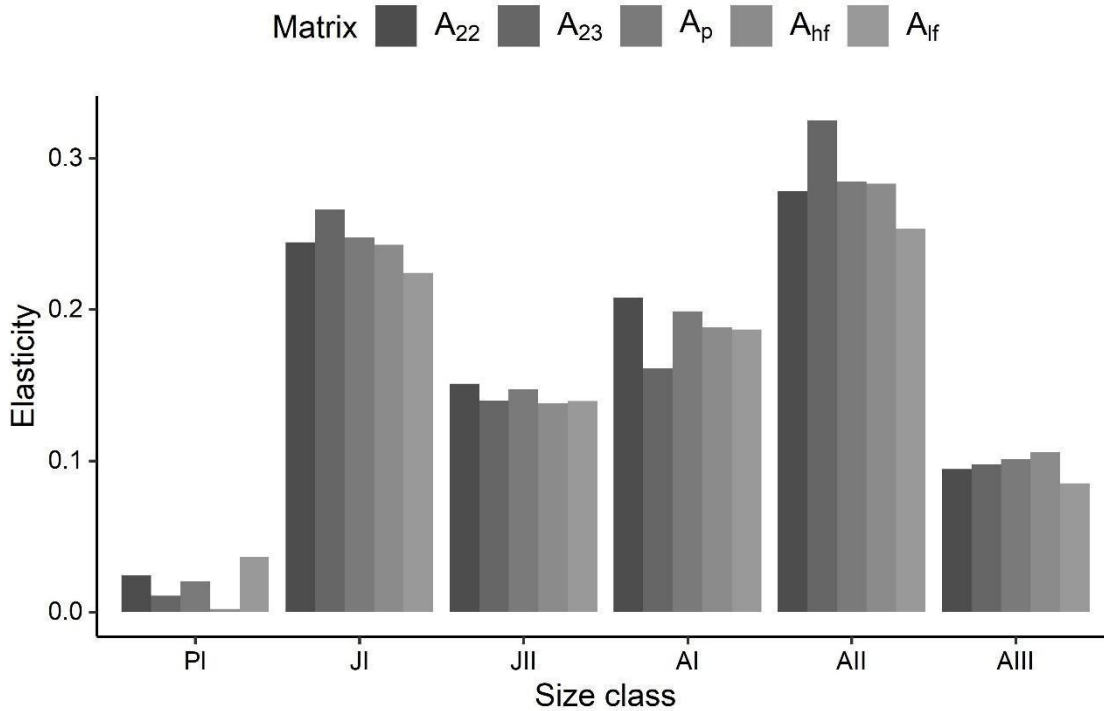


Figure 6. Elasticity values of *D. calderonii* obtained from annual, average, and periodic matrices a) by size category. The abbreviations on the x-axis represent size categories: **PI** for Seedlings (presence of cotyledons); **JI** for Juveniles I (DB < 1.1 cm); **JII** for Juveniles II (1.1 ≤ DB < 5.6 cm); **AI** for Adults I (5.6 ≤ DB < 10 cm); **AII** for Adults II (10 ≤ DB < 21 cm); **AIII** for Adults III (DB ≥ 21 cm). b) by demographic process, the x-axis abbreviations indicate F = fecundity, L = survival, G = development, and R = retrogression.

The elasticities derived from the demographic process were quite similar across all projection matrices. Ninety-five percent of the elasticity was linked to survival, significantly influencing changes in λ . Only five percent of the elasticity is associated with fertility, development, and retrogression (Figure 7).

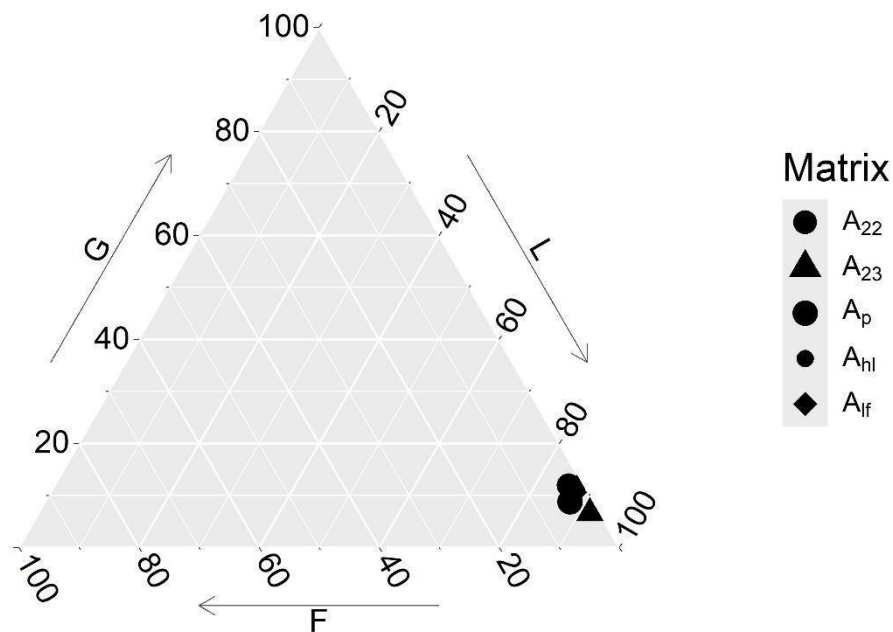


Figure 7. A triangular ordination diagram that displays the positions of the five matrices created for *D. calderonii* regarding their relative contributions (summed elasticities) of fecundity (F), development (G), and survival (including retrogression) (L) to the population growth rate.

Discussion

The employment of matrix demographic models furnishes a robust quantitative framework for the evaluation of vital rates (survival, growth and fecundity) in plant species. These models facilitate the analysis of population dynamics through life-stage structuring (Caswell, 2001; Morris & Doak, 2002) and are a crucial instrument for formulating suitable

conservation strategies. This study will explore how demographic tools and matrix projections contribute to a broader understanding of plant population ecology and conservation biology, considering *D. calderonii* as a case study.

Matrix models are frequently employed to project population growth rates (λ) incorporating transitions, permanence and fecundity at different life stages (Caswell, 2001). For *D. calderonii*, transition matrices based on field observations revealed a positive population growth rate ($\lambda > 1$) in all scenarios, indicating a stable or growing population under current conditions (Silva et al., 2022). However, the variability of λ values between the two annual matrices highlights the sensitivity of population growth to changes in fecundity rates (Silva et al., 2022; Treurnicht et al., 2016). As demonstrated by numerous studies, plants exhibit annual variations in their reproductive activity (Reznick, 1985, 1992; Biere, 1995; Jönsson, 2000; Herrerías-Diego et al., 2006; Treurnicht et al., 2016; Cortés-Flores et al., 2019; Silva et al., 2022).

Fluctuations in these parameters, including fecundity and survival, are subject to variation due to several factors, including environmental influences such as rainfall and temperature, and anthropogenic influences such as habitat fragmentation and selective logging. These factors can induce fluctuations in fecundity and survival, which in turn can affect population growth rates (Treurnicht et al., 2016; Silva et al., 2022). For instance, in *D. calderonii* and other plant species, elevated levels of reproductive activity in one year have been documented to result in diminished subsequent reproduction (Reznick, 1985, 1992; Biere, 1995; Jönsson, 2000; Herrerías-Diego et al., 2006; Treurnicht et al., 2016; Cortés-Flores et al., 2019; Silva et al., 2022). This phenomenon is concomitant with reproductive costs (Karlsson et al., 1990; Nicotra, 1999). These trade-offs underscore the intricate

interplay between reproduction and survival in population dynamics. The findings of this study also demonstrate temporal variation in *D. caldeornii* fecundity and measure its effect on λ .

In another sense, elasticity analysis, a tool derived from matrix models, quantifies the sensitivity of population growth (λ) to changes in specific vital rates (de Kroon et al., 1986; Caswell, 2001). In the case of *D. calderonii*, **AII** and **JI** survival had the highest elasticity values, highlighting their critical role in maintaining population stability. This finding is in agreement with other studies on long-lived woody species, where survival processes tend to dominate the contribution to λ (Golubov et al., 1999; Zuidema & Zagt, 2000; Franco & Silvertown, 2004; Jiménez-Lobato & Valverde, 2006; Portela et al., 2021). The results emphasise the necessity to prioritise conservation efforts to reduce mortality in these size categories, such as restricting logging mainly in **AII**.

Habitat fragmentation, a major threat to *D. calderonii* populations, has been shown to alter demographic parameters by reducing gene flow, increasing edge effects and limiting resource availability (Souza et al., 2013; Fortunato & Quirino, 2016). Notwithstanding these challenges, *D. calderonii* evinces a modicum of resilience, as demonstrated by its capacity to sustain positive growth rates in fragmented habitats, a phenomenon analogous to that observed in other species (Pascarella & Horvitz, 1998; Jiménez-Lobato & Valverde, 2006; Arango et al., 2010; Neal et al., 2010; Portela et al., 2021). Nevertheless, the long-term ramifications of fragmentation, in conjunction with other perils such as selective logging and land-use change, persist as a matter of concern for the continued existence of *D. calderonii* (Maschinski et al., 1997; Valverde et al., 2004; Hernández-Apolinar et al., 2006; Jenkins et al., 2012; Cervantes-Maldonado, 2016; Lindell et al., 2022).

Despite their usefulness, matrix models have inherent limitations, particularly in terms of the accuracy of population projections. The quality of demographic data, especially for long-lived species such as *D. calderonii*, may be insufficient to capture temporal variability in vital rates caused by environmental fluctuations or other factors, affecting the reliability of transition matrices (Beissinger and Westphal, 1998; Hernández-Apolinar et al., 2006; Treurnicht et al., 2016; Silva et al., 2022). Long-term demographic monitoring is therefore essential to improve the reliability of population projections and to establish adaptive management strategies. Future research should also investigate the effects of climate change (Nogueira et al., 2013; Saenz-Pedroza et al., 2020) or the impact of selective logging (Jenkins et al., 2012; Cervantes-Maldonado, 2016; Pedraza-Ortega et al., 2022) on *D. calderonii* populations. A comprehensive understanding of how these factors affect vital rates is imperative for predicting the species' response to future environmental conditions and for developing effective conservation strategies.

Conclusions

The employment of demographic modelling to evaluate vital rates of *D. calderonii* furnishes a robust framework for comprehending population dynamics and informing conservation endeavours. By identifying key life stages and environmental factors influencing population growth, this tool allows for the identification and targeting of specific interventions to improve the resilience of the species. However, the long-term sustainability of *D. calderonii* populations will also depend on adaptive management and collaborative conservation initiatives. In conclusion, the demographic modelling of *D. calderonii* serves as a model study, illustrating the significance of integrating demographic approaches into plant

conservation biology and offering valuable lessons for the conservation of other threatened species in similar environments.

Acknowledgments

The first author thanks the Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) of Mexico as one of its scholarship recipients (CVU 1157537) and the Universidad de El Salvador as a scholarship employee. This article contains part of the results from the thesis project for the Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales at the Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH).

Author contributions

Conceptualization: Manuel Medina-Amaya, Sergio López. Formal analysis: Manuel Medina-Amaya, Sergio López. Investigation: Manuel Medina-Amaya, Clara Luz Miceli-Méndez, Miguel A. Pérez-Farrera, Sergio López. Methodology: Manuel Medina-Amaya, Sergio López, Clara Luz Miceli-Méndez, Miguel A. Pérez-Farrera. Resources: Manuel Medina-Amaya, Clara Luz Miceli-Méndez, Miguel A. Pérez-Farrera. Writing –original draft: Manuel Medina-Amaya. Writing –review & editing: Manuel Medina-Amaya, Miguel A. Pérez-Farrera, María Gómez-Tolosa, Sergio López, Clara Luz Miceli-Méndez. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Conflict of interest

The authors declare that they have no conflict interest.

Funding

This study was funded to Manuel Medina-Amaya by SECIHTI (CVU 1157537) and University of El Salvador (No. 066-2019-2021, VIII-3.21)

Ethical statement

No ethical statement is reported.

Data statement

Data will be available in Plant Matrix Database (COMPADRE).

Declaration of generative AI and AI-assisted technologies in the writing process

During the preparation of this paper the authors used deepseek to improve the writing. After using this tool, the authors reviewed and edited the content as necessary and take full responsibility for the content of the publication

References

- Ackerly, D. D., & Cornwell, W. K. (2007). A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10(2), 135–145. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.01006.x>
- Agresti, A. (2018). An introduction to categorical data analysis. Wiley. <https://books.google.com.sv/books?id=ukNx DwAAQBAJ>
- Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., & Aizen, M. A. (2006). Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: Review and synthesis through a meta-analysis. In *Ecology Letters* (Vol. 9, Issue 8, pp. 968–980). <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x>
- Aide, T. M., Clark, M. L., Grau, H. R., López-Carr, D., Levy, M. A., Redo, D., Bonilla-Moheno, M., Riner, G., Andrade-Núñez, M. J., & Muñiz, M. (2013). Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica*, 45(2), 262–271. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2012.00908.x>
- Aquino, C. Á. (2006). Simulación experimental del impacto de la tala selectiva en la viabilidad de población de dos especies nativas de bosque mesófilo de montaña. *Foresta Veracruzana*, 8(2), 39–47.
- Arango, D. A., Duque, Á. J., & Muñoz, E. (2010). Dinámica poblacional de la palma *Euterpe oleracea* (Arecaceae) en bosques inundables del Chocó, Pacífico Colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 58(1), 465–481. <https://doi.org/10.15517/rbt.v58i1.5222>

- Ashman, T. L. (1992). Indirect costs of seed production within and between seasons in a gynodioecious species. *Oecologia*, 92(2), 266–272. <https://doi.org/10.1007/BF00317374>
- Barlow, J., França, F., Gardner, T. A., Hicks, C. C., Lennox, G. D., Berenguer, E., Castello, L., Economo, E. P., Ferreira, J., Guénard, B., Gontijo Leal, C., Isaac, V., Lees, A. C., Parr, C. L., Wilson, S. K., Young, P. J., & Graham, N. A. J. (2018). The future of hyperdiverse tropical ecosystems. In *Nature* (Vol. 559, Issue 7715, pp. 517–526). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0301-1>
- Beissinger, S. R., & Westphal, M. I. (1998). On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *The Journal of Wildlife Management*, 62(3), 821–841. <https://doi.org/10.2307/3802534>
- Biere, A. (1995). Genotypic and plastic variation in plant size: Effects on fecundity and allocation patterns in *Lychnis flos-cuculi* along a gradient of natural soil fertility. *The Journal of Ecology*, 83(4), 629. <https://doi.org/10.2307/2261631>
- Bruna, E. M., Fiske I. J., & Trager M. D. (2009). Habitat fragmentation and plant populations: Is what we know demographically irrelevant? *Journal of Vegetation Science*, 20(3), 569–576. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01060.x>
- Bye, R. (1995). Ethnobotany of the Mexican tropical dry forests. Seasonally Dry Tropical Forests. Cambridge University Press, Cambridge, 423–438.
- Caswell, H. (1978). A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology*, 14(2), 215–230. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(78\)90025-4](https://doi.org/10.1016/0040-5809(78)90025-4)
- Caswell, H. (2001). Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sinauer Associates. In Inc., Sunderland, MA (Second edition).

Caswell, H., & Trevisan, M. C. (1994). Sensitivity analysis of periodic matrix models. *Ecology*, 75(5), 1299–1303.

Ceballos, G., Martínez, L., & García, A. (2010). Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del pacífico de México. In Cas.Umt.Edu. http://cas.umt.edu/facultydatabase/FILES_Faculty/888/79_2009-Hutto-Ceballos_book.pdf

Cervantes, A., Linares, J., & Quintero, E. (2019). An updated checklist of the Mexican species of *Dalbergia* (Leguminosae) to aid in its conservation efforts. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2528>

Cervantes-Maldonado, A. (2016). Conservación del granadillo en México, una carrera contra el tiempo. *CONABIO-Biodiversitas*, 6–11. <http://bioteca.biodiversidad.gob.mx/janium/Documentos/12765.pdf>

Challenger, A. (1998). La zona ecológica tropical subhúmeda (selva subhúmeda). Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro. México DF: Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad (CONABIO), 375–433.

Chazdon, R. L., Letcher, S. G., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., & Finegan, B. (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 362, Issue 1478, pp. 273–289). Royal Society. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1990>

CITES. (2024). Apéndices I, II y III. <https://cites.org/esp/app/appendices.php>

Condit, R., Sukumar, R., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (1998). Predicting population trends from size distributions: A direct test in a tropical tree community. *The American Naturalist*, 152(4), 495–509. <https://doi.org/10.1086/286186>

- Cortés-Flores, J., Cornejo-Tenorio, G., Urrea-Galeano, L. A., Andresen, E., González-Rodríguez, A., & Ibarra-Manríquez, G. (2019). Phylogeny, fruit traits, and ecological correlates of fruiting phenology in a Neotropical dry forest. *Oecologia*, 189(1), 159–169. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4295-z>
- De Bello, F., Vandewalle, M., Reitalu, T., Lepš, J., Prentice, H. C., Lavorel, S., & Sykes, M. T. (2013). Evidence for scale- and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*, 101(5), 1237–1244. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12139>
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J., & Caswell, H. (1986). Elasticity: The Relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, 67(5), 1427–1431. <https://doi.org/10.2307/1938700>
- Díaz-Gallegos, J. R., Mas, J.-F., & Velázquez, A. (2010). Trends of tropical deforestation in Southeast Mexico. *Singapore Journal of Tropical Geography*, 31(2), 180–196. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9493.2010.00396.x>
- Escalante, S., Montaña, C., & Orellana, R. (2004). Demography and potential extractive use of the liana palm, *Desmoncus orthacanthos* Martius (Arecaceae), in southern Quintana Roo, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 187(1), 3–18. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00228-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00228-7)
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* (Vol. 34, pp. 487–515). Annual Reviews Inc. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Flores, J. S. (1980). Tipos de vegetación de El Salvador y su estado actual: Un estudio ecológico. Editorial Universitaria. San Salvador, El Salvador, 273.

- Fortunato, M. E. M., & Quirino, Z. G. M. (2016). Efeitos da fragmentação na fenologia reprodutiva de espécies arbóreas presentes em borda e interior de Mata Atlântica Paraibana. *Rodriguesia*, 67(3), 603–614. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201667305>
- Franco, M., & Silvertown, J. (2004). A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology*, 85(2), 531–538. <https://doi.org/10.1890/02-0651>
- Gamba-Triminiño, C., Bernal, R., & Bittner, J. (2011). Demography of the clonal palm *Prestoea acuminata* in the Colombian Andes: Sustainable household extraction of palm hearts. *Tropical Conservation Science*, 4(4), 386–404. <https://doi.org/10.1177/194008291100400403>
- García, N., Galeano, G., & Bernal, R. (2017). Demography of *Astrocaryum malybo* H.Karst. (Arecaceae) in Colombia, recommendations for its management and conservation. *Colombia Forestal*, 20(2), 107–117. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2017.2.a01>
- Geng, Q., Sun, L., Zhang, P., Wang, Z., Qiu, Y., Liu, H., & Lian, C. (2017). Understanding population structure and historical demography of *Litsea auriculata* (Lauraceae), an endangered species in east China. *Scientific Reports*, 7(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-017-16917-x>
- Golubov, J., Del Carmen Mandujano, M., Franco, M., Montaña, C., Eguiarte, L. E., & Lopez-Portillo, J. (1999). Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology*, 87(6), 955–962. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00420.x>
- Gullison, R. E., Panfil, S. N., Strouse, J. J., & Hubbell, S. P. (1996). Ecology and management of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Chimanes Forest, Beni, Bolivia. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 122(1), 9–34. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1996.tb02060.x>

- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., Melbourne, B. A., Nicholls, A. O., Orrock, J. L., Song, D. X., & Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Harper, J. L. (1977). Population biology of plants. (A. Press, Ed.).
- Hemborg, Å. M., & Karlsson, P. S. (1998). Altitudinal variation in size effects on plant reproductive effort and somatic costs of reproduction. *Ecoscience*, 5(4), 517–525. <https://doi.org/10.1080/11956860.1998.11682495>
- Hernández-Apolinar, M., Valverde, T., & Purata, S. (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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.072>
- Herrerías-Diego, Y., Quesada, M., Stoner, K. E., & Lobo, J. A. (2006). Effects of forest fragmentation on phenological patterns and reproductive success of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*. *Conservation Biology*, 20(4), 1111–1120. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00370.x>
- Hersch-Martínez, P., Glass, R., & Fierro, A. A. (2004). El linaloe (*Bursera aloexylon* (Schiede) Engl.): una madera aromática entre la tradición y la presión económica. Productos forestales, medios de subsistencia y conservación: Estudios de caso sobre sistemas de manejo de productos forestales no maderables, 3, 439–462.

- Holdridge, L. R., Grenke, W. C., Hatheway, W. H., Liang, T., & Tosi, J. A. (1971). Forest environments in tropical life zones: a pilot study. *Forest environments in tropical life zones: A Pilot Study*.
- Holm, J. A., Miller, C. J., & Cropper, W. P. (2008). Population dynamics of the dioecious Amazonian palm *Mauritia flexuosa*: Simulation analysis of sustainable harvesting. *Biotropica*, 40(5), 550–558. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00412.x>
- Hughes, C. E. (1998). *Leucaena: a genetic resources handbook*. (Issue 37).
- Ibáñez, I., Katz, D. S. W., Peltier, D., Wolf, S. M., & Connor Barrie, B. T. (2014). Assessing the integrated effects of landscape fragmentation on plants and plant communities: The challenge of multiprocess-multiresponse dynamics. *Journal of Ecology*, 102(4), 882–895. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12223>
- Isaza, C., Bernal, R., Galeano, G., & Martorell, C. (2017). Demography of *Euterpe precatoria* and *Mauritia flexuosa* in the Amazon: application of integral projection models for their harvest. *Biotropica*, 49(5), 653–664. <https://doi.org/10.1111/btp.12424>
- Isaza, C., Martorell, C., Cevallos, D., Galeano, G., Valencia, R., & Balslev, H. (2016). Demography of *Oenocarpus bataua* and implications for sustainable harvest of its fruit in western Amazon. *Population Ecology*, 58(3), 463–476. <https://doi.org/10.1007/s10144-016-0543-4>
- Janzen, D. (1988). Tropical dry forests: The most endangered major tropical ecosystem. <https://www.researchgate.net/publication/303444053>
- Jenkins, A., Bridgland, N., Hembry, R., Malessa, U., Hewitt, J., & Keong, C. H. (2012). Precious woods: Exploitation of the finest timber. In Chatham House Workshop: Tackling the trade in illegal precious wood. 23-24 April 2012. Background Paper 1 (Issue April).

- Jiménez-Lobato, V., & Valverde, T. (2006). Population dynamics of the shrub *Acacia bilimekii* in a semi-desert region in central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 65(1), 29–45. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.07.002>
- Jönsson, K. I. (2000). Life history consequences of fixed costs of reproduction. *Ecoscience*, 7(4), 423–427. <https://doi.org/10.1080/11956860.2000.11682612>
- Karlsson, P. S., Svensson, B. M., Carlsson, B. Å., Nordell, K. O., & Carlsson, B. A. (1990). Resource investment in reproduction and its consequences in three Pinguicula Species. *Oikos*, 59(3), 393. <https://doi.org/10.2307/3545151>
- Kennard, D. K. (2002). Secondary forest succession in a tropical dry forest: Patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 18(1), 53–66. <https://doi.org/10.1017/S0266467402002031>
- Lauer, W. (1954). Las formas de la vegetación de El Salvador: con un mapa. *Comunicaciones*, 3(1), 44–45.
- Lauer, W. (1966). Problemas de la división fitogeográfica en América Central. The Geo-Ecology of the Mountainous Regions of the Tropical Americas. Proceedings UNESCO Symposium Held in Mexico, 139–156.
- Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., Vasconcelos, H. L., Bruna, E. M., Didham, R. K., Stouffer, P. C., Gascon, C., Bierregaard, R. O., Laurance, S. G., & Sampaio, E. (2002). Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology* (Vol. 16, Issue 3, pp. 605–618). <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01025.x>
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E. A., & Meave, J. A. (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40(4), 422–431. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00398.x>

- Lewis, G. P., Schrire, B., Mackinder, B., & Lock, M. (2005). *Legumes of the World* (Vol. 577). Royal Botanic Gardens, Kew.
- Linares, J., & Martínez-Salas, E. (2020). *Dalbergia calderonii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T145395156A145919385. <https://doi.org/https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-1.RLTS.T145395156A145919385.en>
- Linares, J., & Sousa, S. M. (2007). Nuevas especies de *Dalbergia* (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae) en México y Centroamérica. *Ceiba*, 48(1–2), 61–82. <https://doi.org/10.5377/ceiba.v48i1-2.439>
- Lindell, T., Ehrlén, J., & Dahlgren, J. P. (2022). Weather-driven demography and population dynamics of an endemic perennial plant during a 34-year period. *Journal of Ecology*, 110(3), 582–592. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13821>
- Lötschert, W. (1955). La vegetación de El Salvador. *Comunicaciones*, 4(3–4), 65–79.
- Maass, J. M. (1995). Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. *Seasonally Dry Tropical Forests*, 399–422.
- Martínez-Ballesté, A., Martorell, C., Martínez-Ramos, M., & Caballero, J. (2005). Applying retrospective demographic models to assess sustainable use: the Maya management of xa'an palms. *Ecology and Society*, 10(2). <https://www.jstor.org/stable/26267729>
- Maschinski, J., Frye, R., & Rutman, S. (1997). Demography and population viability of an endangered plant species before and after protection from trampling. *Conservation Biology*, 11(4), 990–999. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.96159.x>
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., & Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests.

Journal of Biogeography, 33(3), 491–505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>

Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales (2018). Inventario nacional de bosques de El Salvador. <https://www.ambiente.gob.sv/servicios/inventarionacionalbosques/>

Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales (n.d.). Perfil climatológico de San Vicente. Retrieved August 1, 2024, from chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcglclefindmkaj/<https://www.snet.gob.sv/meteorologia/Perfiles.pdf>

Miranda, F., & Hernández, E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Botanical Sciences*, 28, 29–179.

Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1995). Dry forests of Central America and the Caribbean. *Seasonally Dry Tropical Forests*, 85, 9–34.

Neal, J. M., Hardner, C. M., & Gross, C. L. (2010). Population demography and fecundity do not decline with habitat fragmentation in the rainforest tree *Macadamia integrifolia* (Proteaceae). *Biological Conservation*, 143(11), 2591–2600. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.06.029>

Newell, E. A. (1991). Direct and delayed costs of reproduction in *Aesculus californica*. *The Journal of Ecology*, 79(2), 365. <https://doi.org/10.2307/2260719>

Nicotra, A. B. (1999). Reproductive allocation and the long term costs of reproduction in *Siparuna grandiflora*, a dioecious neotropical shrub. *Journal of Ecology*, 87, 138–149.

Nogueira, F. C. B., Pacheco Filho, A. J. de S., Gallão, M. I., Bezerra, A. M. E., & Medeiros Filho, S. (2013). Fenologia de *Dalbergia cearensis* Ducke (Fabaceae) em um fragmento de floresta estacional, no semiárido do nordeste, Brasil. *Revista Árvore*, 37(4), 657–667. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622013000400009>

Norris, K., & Mcculloch, N. (2003). Demographic models and the management of endangered species: A case study of the critically endangered Seychelles magpie robin. *Journal of Applied Ecology*, 40(5), 890-899. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00840.x>

Obeso, J. R. (1993). Cost of reproduction in the perennial herb *Asphodelus albus* (Liliaceae). *Ecography*, 16(4), 365–371. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1993.tb00226.x>

Obeso, J. R. (2002). The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 155(3), 321–348. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00477.x>

Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 17, December, 67–88. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.000435>

Sanchez-Azofeifa, A., Powers, J. S., Fernandes, G. W., & Quesada, M. (2013). *Tropical dry forests in the Americas: ecology, conservation, and management*. CRC Press.

Pascarella, J. B., & Horvitz, C. C. (1998). Hurricane disturbance and the population dynamics of a tropical understory shrub: Megamatrix elasticity analysis. *Ecology*, 79(2), 547–563. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0547:HDATPD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0547:HDATPD]2.0.CO;2)

Pedraza-Ortega, E., Julio Catarino, L., Martínez Salas, E., & Sotuyo, S. (2022). El palo de rosa: la tala ilegal y su comercio. *Revista Digital Universitaria*, 23(4). <https://doi.org/10.22201/cuaieed.16076079e.2022.23.4.6>

Pittier, H. (1922). On the species of Dalbergia of Mexico and Central America. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 12, 54–64.

- Poorter, L., Bongers, F., van Rompaey, R. S. A. R., & de Klerk, M. (1996). Regeneration of canopy tree species at five sites in west African moist forest. *Forest Ecology and Management*, 84(1–3), 61–69. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(96\)03736-X](https://doi.org/10.1016/0378-1127(96)03736-X)
- Portela, R. de C. Q., Colmenares-Trejos, S. L., & de Mattos, E. A. (2021). Linking plant functional traits to demography in a fragmented landscape. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4(November), 1–14. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.717406>
- R Core Team. (2024). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>.
- Reznick, D. (1985). Costs of reproduction: An evaluation of the empirical evidence. *Oikos*, 44(2), 257. <https://doi.org/10.2307/3544698>
- Reznick, D. (1992). Measuring the costs of reproduction. *Trends in Ecology and Evolution*, 7(2), 42–45. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90104-J](https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90104-J)
- Rico, M. A. (1974). Las nuevas clasificaciones y los suelos de El Salvador. Editorial Universitaria. <https://books.google.com.mx/books?id=wy4sywEACAAJ>
- Rosete-Vergés, F. A., Luis Pérez-Damián, J., Villalobos-Delgado, M., Navarro-Salas, E. N., Salinas-Chávez, E., & Remond-Noa, R. (2014). El avance de la deforestación en México 1976-2007. *Madera y Bosques*, 20(1), 21–35.
- Rzedowski, J., & Huerta, L. (1978). Vegetación de México (Vol. 432). Editorial Limusa México.
- Saenz-Pedroza, I., Feldman, R., Reyes-García, C., Meave, J. A., Calvo-Irabien, L. M., May-Pat, F., & Dupuy, J. M. (2020). Seasonal and successional dynamics of size-dependent plant demographic rates in a tropical dry forest. *PeerJ*, 8, 1–27. <https://doi.org/10.7717/peerj.9636>

- Sánchez-Azofeifa, G. A., & Portillo-Quintero, C. (2011). Extent and drivers of change of neotropical seasonally dry tropical forests. *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*, 45–57.
- Servanty, S., Converse, S. J., & Bailey, L. L. (2014). Demography of a reintroduced population: Moving toward management models for an endangered species, the whooping crane. *Ecological Applications*, 24(5), 927-937. <https://doi.org/10.1890/13-0559.1>
- Silva, J. de J., Poelking, E. L., da Costa, G. M., Funch, L. S., & Duarte, E. F. (2022). Environmental and Plant Variables Influence *Dalbergia nigra* (Fabaceae) Phenology - implications for seed production. *Floresta e Ambiente*, 29(3). <https://doi.org/10.1590/2179-8087-FLORAM-2022-0002>
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., & Mendoza, A. (1993). Comparative plant demography--relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *The Journal of Ecology*, 81(3), 465. <https://doi.org/10.2307/2261525>
- Skellam, J. G. (1966). Seasonal periodicity in theoretical population ecology. *Proceedings of the 5th Berkeley Symposium on Mathematics, Statistics, and Probability*, 4, 179–205.
- Sotuyo, S., Pedraza-Ortega, E., Martínez-Salas, E., Linares, J., & Cabrera, L. (2022). Insights into phylogenetic divergence of *Dalbergia* (Leguminosae: Dalbergiae) from Mexico and Central America. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10(July). <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.910250>
- Souza, M. L., Bahia, T. O., Resende-Moreira, L. C., & Filho, J. P. D. L. (2013). Efeito da fragmentação na fenologia e arquitetura em *Dalbergia nigra* (Fabaceae). 64o Congresso Nacional de Botânica, 857.

- Strier, K. B., & Ives, A. R. (2024). Abrupt demographic change affects projected population size: Implications for an endangered species in a protected area. *Ecology*, 106(1), e4487. <https://doi.org/10.1002/ecy.4487>
- Stubben, C., & Milligan, B. (2007). Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software*, 22(11), 1–23. <https://doi.org/10.18187/jss.v022.b011>
- Syrjanen, K., & Lehtila, K. (1993). The cost of reproduction in *Primula veris*: Differences between two adjacent populations. *Oikos*, 67(3), 465–472.
- Trejo, I. (2010). Las selvas secas del pacífico mexicano. Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del pacífico de México, 41–51.
- Treurnicht, M., Pagel, J., Esler, K. J., Schutte-Vlok, A., Nottebrock, H., Kraaij, T., Rebelo, A. G., & Schurr, F. M. (2016). Environmental drivers of demographic variation across the global geographical range of 26 plant species. *Journal of Ecology*, 104(2), 331–342. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12508>
- Tuljapurkar, S. (1989). An uncertain life: Demography in random environments. *Theoretical Population Biology*, 35(3), 227–294. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(89\)90001-4](https://doi.org/10.1016/0040-5809(89)90001-4)
- Tuljapurkar, S. (1990). Population dynamics in variable environments (Vol. 85). *Springer Berlin Heidelberg*. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-51652-8>
- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M., & Castillo, S. (2004). Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* (Formerly Vegetatio), 170(2), 167–184. <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.00000021662.78634.de>

Ventura, N. E. C., & Villacorta, R. (2000). Mapa de la vegetación natural de los ecosistemas terrestres y acuáticos de Centro América, capítulo El Salvador (p. 142). Banco Mundial y Ministerio del Medio Ambiente y Recursos Naturales, San Salvador.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>

Willson, M. F., & Burley, N. (1983). Mate choice in plants: tactics, mechanisms, and consequences (Vol. 19). Princeton University Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/j.ctvx5wbss>

Wilson, M. C., Chen, X. Y., Corlett, R. T., Didham, R. K., Ding, P., Holt, R. D., Holyoak, M., Hu, G., Hughes, A. C., Jiang, L., Laurance, W. F., Liu, J., Pimm, S. L., Robinson, S. K., Russo, S. E., Si, X., Wilcove, D. S., Wu, J., & Yu, M. (2016). Habitat fragmentation and biodiversity conservation: key findings and future challenges. In *Landscape Ecology* (Vol. 31, Issue 2, pp. 219–227). *Springer Netherlands*. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0312-3>

Zambrano, J., Garzon-Lopez, C. X., Yeager, L., Fortunel, C., Cordeiro, N. J., & Beckman, N. G. (2019). The effects of habitat loss and fragmentation on plant functional traits and functional diversity: what do we know so far? *Oecologia* (Vol. 191, Issue 3, pp. 505–518). Springer Verlag. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04505-x>

Zuidema, P. A., & Boot, R. G. A. (2002). Demography of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) in the Bolivian Amazon: Impact of seed extraction on recruitment and population dynamics. *Journal of Tropical Ecology*, 18(1), 1–31. <https://doi.org/10.1017/S0266467402002018>

Zuidema, P. A., & Zagt, R. J. (2000). Using population matrices for long-lived species: A review of published models for 35 woody plants. In P. A. Zuidema (Ed.), *Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon* (pp. 159–181). PROMAB Bolivia.

Capítulo 3

Aspectos ecológicos de *D. calderonii* en un bosque seco de El Salvador: Bases para su conservación en paisajes fragmentados.

Aspectos ecológicos de *D. calderonii* en un bosque seco de El Salvador: Bases para su conservación en paisajes fragmentados.

Resumen

Se estudió la fenología, estructura y contenido de carbono de una población de *Dalbergia calderonii* en un fragmento de bosque tropical caducifolio en San Vicente, El Salvador, de mayo de 2022 a diciembre de 2023. El área presenta una marcada estacionalidad con un período seco bien definido. La fenología vegetativa mostró una estacionalidad significativa con emergencia foliar iniciando en abril, follaje completo entre mayo-junio, y caída de hojas ocurriendo de diciembre a enero, correlacionándose fuertemente con la precipitación ($\rho = 0.7$, $p < 0.01$) y la humedad ($\rho = 0.75$, $p < 0.01$). La fenología reproductiva presentó alta estacionalidad, con floración observada únicamente en 2023 durante marzo-abril, mientras que la fructificación se extendió de mayo a enero con un pico de producción de frutos inmaduros de agosto a noviembre. La comunidad forestal donde se encuentra *D. calderonii* mostró alta diversidad tanto en componentes arbóreos (Shannon-Chao = 3.32, equitatividad = 0.95) como en el sotobosque, siendo Fabaceae la familia dominante. La estructura poblacional reveló una distribución diamétrica en forma de J invertida característica de regeneración natural, con la mayoría de los individuos concentrados en las clases diamétricas menores. La densidad de la madera se estimó en 0.97 g/cm³, con biomasa y contenido de carbono calculados en 83.06 Mg/ha⁻¹ y 39.86 MgC/ha⁻¹ respectivamente. Estos resultados proporcionan información ecológica básica para estrategias de conservación de esta especie poco estudiada en un ecosistema amenazado.

Palabras clave

Fenología, *Dalbergia*, Bosque Seco, Fragmentación, Alometría.

Introducción

El género *Dalbergia* L.f. tiene una distribución pantropical con alrededor de 250 a 269 especies a nivel mundial, con centros de diversidad en Centro y Sur América, África, Madagascar y Asia (Klitgaard & Lavin, 2005). Son catalogadas como especies de maderas preciosas y su duramen de alto valor económico, utilizado para obras de construcción, muebles finos e instrumentos musicales (Pittier, 1922; Lewis et al., 2005; Jenkins et al., 2012; Cervantes-Maldonado, 2016).

Dalbergia calderonii se distribuye en México y Centroamérica (Linares & Sousa, 2007; Cervantes et al., 2019), y está asociada al bosque seco (Sotuyo et al., 2022), donde existe una alta tasa de deforestación, debido a procesos de cambio de uso de suelo (agricultura, tala, urbanización, pastoreo de ganado) (Miles et al., 2006; Díaz-Gallegos et al., 2010; Rosete-Vergés et al., 2014). Derivado de su interés comercial y la creciente demanda de su madera (Treanor, 2015; Meyrat, 2017), ha ocasionado la tala ilegal y provocando la sobreexplotación de sus poblaciones naturales (Cervantes-Maldonado, 2016; Cervantes et al., 2019; Linares & Martínez-Salas, 2020; Rahaingoson et al., 2022).

Debido a este escenario poco alentador, ha sido ubicada en la categoría de peligro crítico según la UICN (Linares & Martínez-Salas, 2020) y está incluida en el Apéndice II del CITES, regulando su comercio internacional (CITES, 2024). Adicionalmente, la información sobre su fenología reproductiva es prácticamente desconocida (Meyrat, 2017), y escasa la información de las colectas botánicas. Es fundamental comprender los patrones fenológicos reproductivos y vegetativos de las plantas (Justiniano & Fredericksen, 2000; Mantovani et al., 2003) para proponer acciones que contribuyan a la conservación de las especies. Con ello se fortalece la comprensión de la biología reproductiva de las especies, la dinámica de las comunidades, las interacciones planta-animal y la evolución de la historia de vida de los animales que dependen de las plantas para su alimentación (Talora & Morellato, 2000; Vélchez & Rocha, 2004).

También es importante asociar los detonantes ambientales a los que responden los patrones de floración y fructificación de los taxones arbóreos, siendo diversos y específicos según el ecosistema que se trate (Cuevas et al., 2022). En las regiones tropicales, estos patrones responden principalmente a las variaciones de la humedad atmosférica y del suelo, así como a la incidencia de la radiación solar (Hamann, 2004; Ochoa-Gaona et al., 2008). La precipitación pluvial, ejerce una fuerte influencia sobre la fenología en los ecosistemas tropicales, aunque su efecto tiene distinto grado de importancia entre ambientes con alto contenido de humedad y aquellos más secos. Asimismo, la distribución temporal de la humedad a lo largo del año genera comportamientos fenológicos diferenciados en los ecosistemas (Anaya & Valencia, 2013).

El objetivo de este trabajo fue proporcionar información básica sobre la fenología reproductiva y vegetativa de *D. calderonii* y su relación con las variables climáticas. Adicionalmente, se describe la estructura poblacional, se estima la relación alométrica entre el DAP y la altura, así como la biomasa y contenido de carbono en esta especie. Finalmente, se determinó la estructura, composición florística y la diversidad de la vegetación en el sitio donde se encuentra la población de *D. calderonii*.

Métodos

Descripción de sitio de estudio

El Salvador cuenta con una cobertura nacional del 26% de vegetación latifoliada constituida principalmente de bosques secundarios jóvenes y con un elevado grado de fragmentación (Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales [MARN], 2018) Esta vegetación corresponde principalmente a bosques secos también conocido como bosque semihúmedo caducifolio (Lauer, 1954), bosque seco caducifolio (Lötschert, 1955), bosque húmedo subtropical (Holdridge et al., 1971), selva baja caducifolia (Flores, 1980) y como vegetación cerrada tropical decidua en estación seca, de tierras bajas (Ventura & Villacorta, 2000).

El estudio se realizó en un fragmento de este tipo de bosque, en el cantón Amatitán Abajo del distrito de San Esteban Catarina, San Vicente, El Salvador, en las coordenadas 13° 46' 50'' N y 88° 41' 03'' O, el rango altitudinal es de 200 a 310 m.s.n.m (Figura 1). La temperatura promedio fluctúa entre 26 a 28°C y la precipitación promedio histórica anual es de 1,623 mm. Para el periodo de estudio en el año 2022 fue de 2,021 mm, y en el año 2023 de 1,760 mm (MARN, n.d.). Los suelos están catalogados como Grumosoles arcillosos, el material original es lava efusiva andesíticas-basálticas (Rico, 1974).

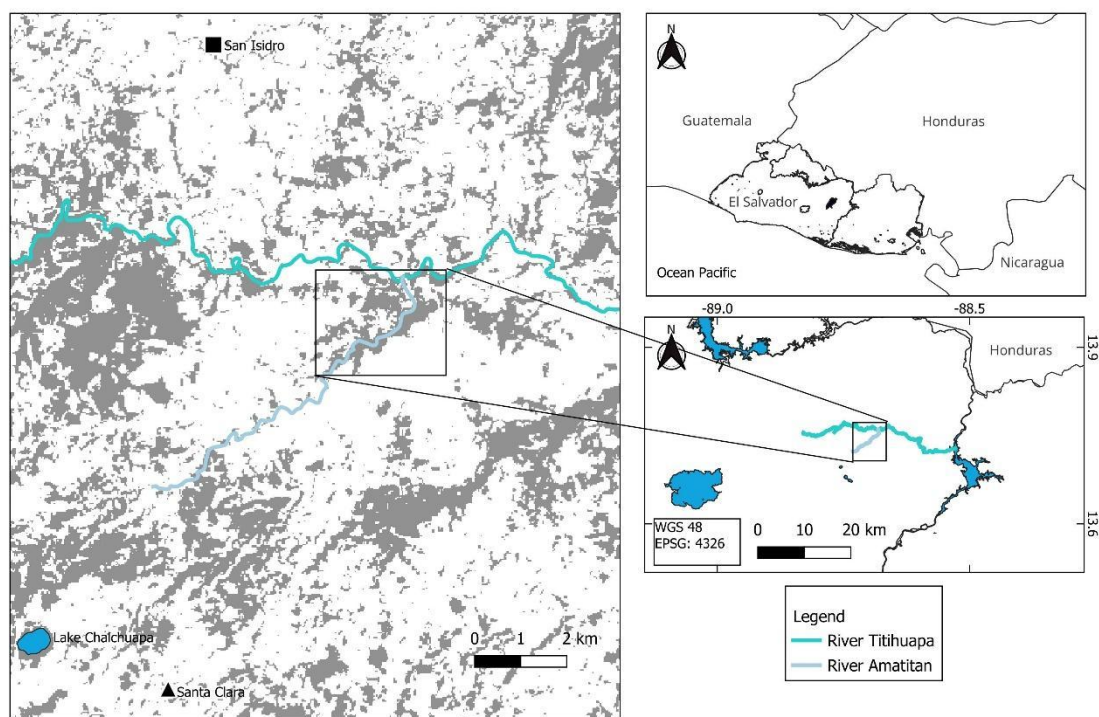


Figura 1. Ubicación área de estudio en la región paracentral, Departamento de San Vicente, El Salvador. Áreas grises representan cobertura forestal.

Diseño del muestreo

El estudio se realizó de mayo de 2022 a diciembre de 2023. Los individuos con un DAP igual o mayor a 5.6 cm se consideraron adultos y se registraron en 10 transectos de 0.3 hectáreas ($n = 870$). Los

individuos juveniles se registraron en doce parcelas de 25 m² (n= 305), y para las plántulas se montaron cinco parcelas de 4 m² (n = 657). A los juveniles y plántulas se midió el diámetro a la base (DB), y a los adultos el DAP. También se midió la altura, para las plántulas y juveniles se utilizó una cinta métrica y para los adultos se realizó con un clinómetro.

Para conocer la diversidad y estructura de la vegetación donde se ubica la población de *D. calderonii* se establecieron seis parcelas de 10 x 10 m (100 m²), en la cuales se registraron todos los individuos con diámetro mayor a 1.5 cm, y se midió el DAP y altura total. En cada una de las parcelas se delimitó una subparcela de 5 x 5 m (25 m²) y se contabilizaron los arbustos, epífitas y trepadoras. Para las herbáceas se estimó su cobertura en subparcelas de 1 x 1 m (1m²). Los individuos de todos los grupos fueron identificados en campo y aquellos desconocidos se colectaron, identificaron y depositaron en el Herbario del Jardín Botánico La Laguna (LAGU) de El Salvador.

Variables climáticas

Los datos de precipitación se obtuvieron de la estación meteorológica Puente Cuscatlán (V-09), San Vicente, El Salvador (13°36.0' y 88°36.6' y 30 msnm), y corresponden a los históricos de 1981 a 2016 (MARN, n.d.). Los datos de temperatura y humedad fueron tomados a través de un DataLogger ubicado en la zona de muestreo y corresponden al periodo del estudio.

Seguimiento fenológico

Se seleccionaron diez individuos adultos y saludables, estos fueron etiquetados para su identificación individual. El seguimiento fenológico se realizó con una frecuencia mensual en el periodo de mayo del año 2022 a diciembre del año 2023. Se registró el inicio y final de las hojas jóvenes, hojas maduras, ausencia de hojas, floración y fructificación.

Para estimar la intensidad de las fenofases en cada individuo, se utilizó la metodología propuesta por Fournier, (1978). El método consistió en establecer intervalos a escala

semicuantitativas de cinco categorías (de 0 a 4). Las categorías establecidas son: cero = ausencia de fenofase, 1 = presencia de fenofase, con magnitud entre el 1% al 25%, 2 = presencia de fenofase, con magnitud entre el 26% al 50%, 3 = presencia de fenofase, con magnitud entre el 51% al 75%, 4 = presencia de fenofase, con magnitud entre el 76% al 100%. El método de Fournier, (1978) facilita observar los picos fenológicos.

El periodo de floración se definió cuando las flores estaban presentes, sin distinguir entre botones florales y flores abiertas. La fructificación se dividió en dos etapas, la primera correspondió a los frutos inmaduros caracterizados por una coloración amarillenta, la segunda etapa correspondió a frutos maduros identificados por una coloración ferrugínea. La duración de las hojas jóvenes se delimitó por una coloración verde claro, las hojas maduras por una coloración verde oscuro y finalmente se registró el periodo de ausencia de hojas

Métodos analíticos

Distribución de frecuencias fenológicas

Se utilizó la estadística circular para describir la distribución de frecuencia de los 10 individuos de *D. calderonii* en cada fenofase y periodo de observación. También se realizó un análisis estadístico circular que permite comprobar el efecto de la estacionalidad en la fenología. Para ello, se estimó μ y z . El ángulo medio (μ) es el periodo del año en torno al cual se produjo una determinada fenofase en la mayoría de los individuos. La prueba de Rayleigh de uniformidad (z) determina el nivel de significancia del ángulo medio. La hipótesis nula plantea que los datos se distribuyen de manera uniforme o aleatoria a lo largo del año, es decir, que no hay ningún efecto de la estacionalidad sobre la fenofase. Todos los análisis se realizaron en el entorno de R (R Core Team, 2024).

Correlación entre variables ambientales y fenología

Se realizó una prueba no paramétrica de Shapiro-Wilks (Zar, 1999) para verificar la hipótesis de normalidad. El número de individuos en cada fenofase se relacionó con la precipitación, temperatura

y humedad media mensual mediante la correlación de Spearman (Zar, 1999). Las pruebas estadísticas se realizaron en el entorno de R (R Core Team, 2024).

Estructura y diversidad de la vegetación

La estructura de *D. calderonii* y de la vegetación arbórea se describió elaborando histogramas de frecuencia. La riqueza de especies se estimó mediante los números de Hill y la diversidad de Shannon-Weiner (Magurran, 2013) y dominancia de Simpson.

Relaciones alométricas

El DAP y la altura total de los individuos de *D. calderonii* fueron contrastados utilizando Modelos Lineales Generalizados (GLM), los datos fueron transformados previamente a logaritmo natural para no violar los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Se estimó el coeficiente de correlación ajustando el modelo de regresión lineal $y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + \varepsilon_i$, donde y_i es la variable respuesta (DAP), x_i es la variable predictora (altura total), β_0 es el intercepto, β_1 es la pendiente y ε_i representa todas las fuentes inexplicadas de variabilidad. El modelo se creó siguiendo el protocolo de (McBride, 2015).

Estimación de biomasa y contenido de carbono

Para estimar la densidad de la madera se siguió el método de Valencia Manzo & Vargas Hernández, (2016). Se tomaron veinte virutas con un taladro Pressler, las muestras se secaron en una estufa por 24 horas, luego se midió su longitud total y peso utilizando un vernier y una balanza analítica. Con estos datos se estimó el volumen de cada muestra y su densidad utilizando las siguientes ecuaciones:

$$V_v = \pi D^2 \times \frac{L}{4}$$

Donde:

V_v= volumen estimado del cilindro de madera (cm³)

D= diámetro interior del cilindro del taladro Pressler (0.5 cm)

L= largo de la muestra de madera (cm)

$$Bb = \frac{Po}{Vv}$$

Donde:

Db= densidad básica de la madera (g/cm³)

Po= peso anhidro

Se definió la densidad de *D. calderonii* tomando aquel valor donde la curva de la varianza se acerca a la asíntota. Con los datos del diámetro de los individuos, la altura y la densidad de la madera se estimó la biomasa siguiendo a Chave et al. (2014). El contenido de carbono se obtuvo según Romero et al. (2020) multiplicando la biomasa por el factor de conversión de 0.48. La ecuación de biomasa implementada fue:

$$B = 0.0673 \times (\rho DAP^2 A)^{0.976}$$

Donde:

B= biomasa en Kg

DAP= diámetro a la altura del pecho en cm

A= altura en m

ρ = densidad de la madera

Resultados.

Fenología vegetativa y reproductiva

Según el total de individuos estudiados (n=10) la brotación de hojas inició en abril, entre mayo a junio todos los individuos presentaban hojas. La caída de hojas ocurrió de diciembre a enero, y permaneciendo sin hojas hasta abril (Figura 2a). La estacionalidad de la fenología vegetativa fue baja a intermedia pero significativa (Tabla 1).

Se observó floración únicamente en cuatro individuos y en el año 2023, no se registró floración en el año 2022, posiblemente por que el evento ya había ocurrido antes de mayo que inició el seguimiento. El periodo de floración fue breve, ocurriendo de marzo a abril (Figuras 2b). La estacionalidad de este evento fenológico fue alta y significativa (Tabla 1). La fructificación inicio de mayo a junio, el pico de frutos inmaduros fue de agosto a noviembre, mostraron un largo proceso de

desarrollo que llegó hasta el mes de noviembre (Figura 2c). En el periodo de 2022 se observó un aborto masivo iniciando en julio y en agosto los individuos carecían por completo de frutos. La estacionalidad de esta fenofase fue intermedia pero significativa (Tabla 1). Los frutos maduros se presentaron de septiembre a enero y la mayor intensidad ocurrió en diciembre, mostrando una alta estacionalidad (Tabla 1).

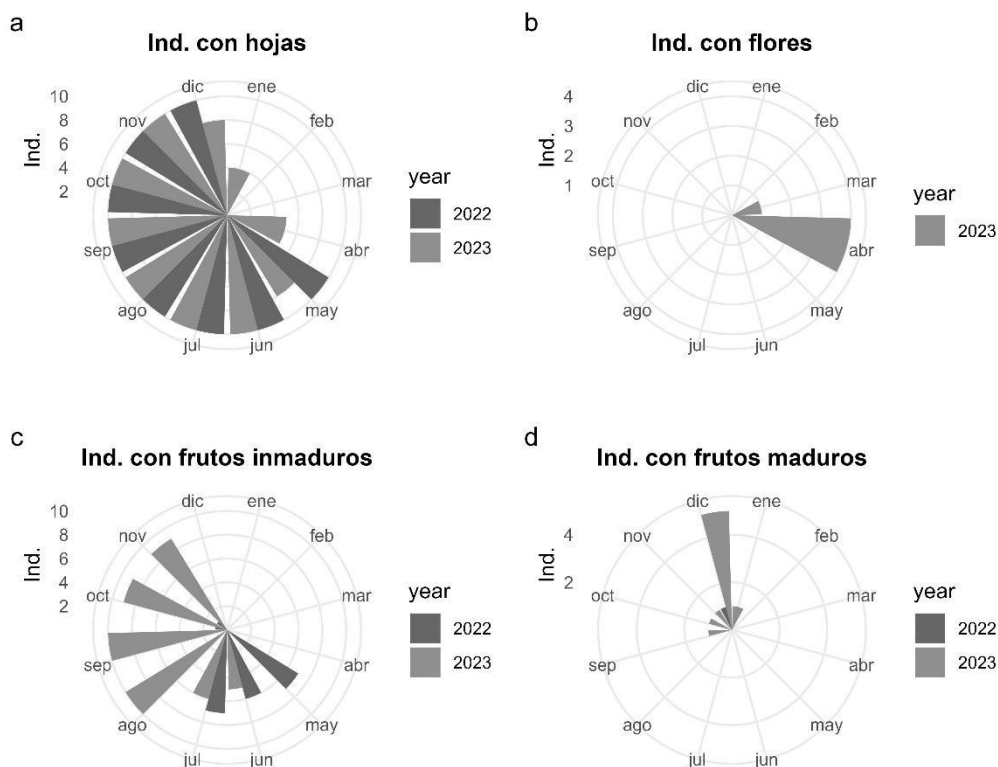


Figura 2. Diagrama circular indica la frecuencia de individuos en cada fenofase. a) individuos con hojas (brotes, hojas jóvenes y maduras), b) individuos con flores, c) individuos con frutos maduros y d) individuos con frutos maduros.

Tabla 1. Resumen del análisis estadístico circular para evaluar las diferentes fenofases de *D. calderonii* durante 1 año y medio (mayo 2022 – diciembre 2023) en un fragmento de selva seca. Ángulo medio: medida de la concentración de datos entorno al ángulo medio, Rho: concentración de datos respecto al ángulo medio.

Estadística circular	Brote de hojas	Hojas maduras	Sin hojas	Floración	Frutos inmaduros	Frutos maduros
Angulo medio (°)	196.0	237.2	46.4	129.1	239.7	15.6
Fecha promedio	18-07	29-08	17-02	11-05	31-08	16-01
Rho	0.51	0.42	0.76	0.92	0.64	0.98
Rayleigh Test (z)	0.50**	0.42***	0.76***	0.92**	0.64***	0.98***

** $p \leq 0.01$; *** $p \leq 0.001$

Efecto de las variables climáticas en la fenología

La región donde se ubica la población de *D. calderonii* se caracteriza por una marcada estacionalidad, con un periodo de lluvia y un periodo seco. También la humedad está asociada a este patrón, aumentando en el periodo de lluvia y disminuyendo en el periodo de sequía, en cambio la temperatura promedio es muy homogénea casi todo el año, presentando solo un leve aumento en los meses de febrero a mayo (Figura 3a). La presencia de hojas se corresponde con el régimen de precipitación, mostrando una correlación positiva ($\rho = 0.7$, $p = 0$) y la ausencia de hojas coincide con la época seca (Figura 3b). La humedad también se correlaciona ($\rho = 0.75$, $p < 0$) con la fenología de las hojas, en cambio se observó una baja correlación negativa con la temperatura ($\rho = -0.5$, $p = 0.01$). La floración que ocurre previo al inicio de la época lluviosa (Figura 3c), no presentó ninguna asociación con las variables evaluadas. La presencia de frutos se observa a partir del inicio de la época lluviosa y se observan durante todo este periodo hasta los primeros meses de la época seca, donde ocurre la dispersión de estos (Figura 3d). Se encontró una asociación baja entre la presencia de frutos y la precipitación ($\rho = 0.5$, $p = 0.02$)

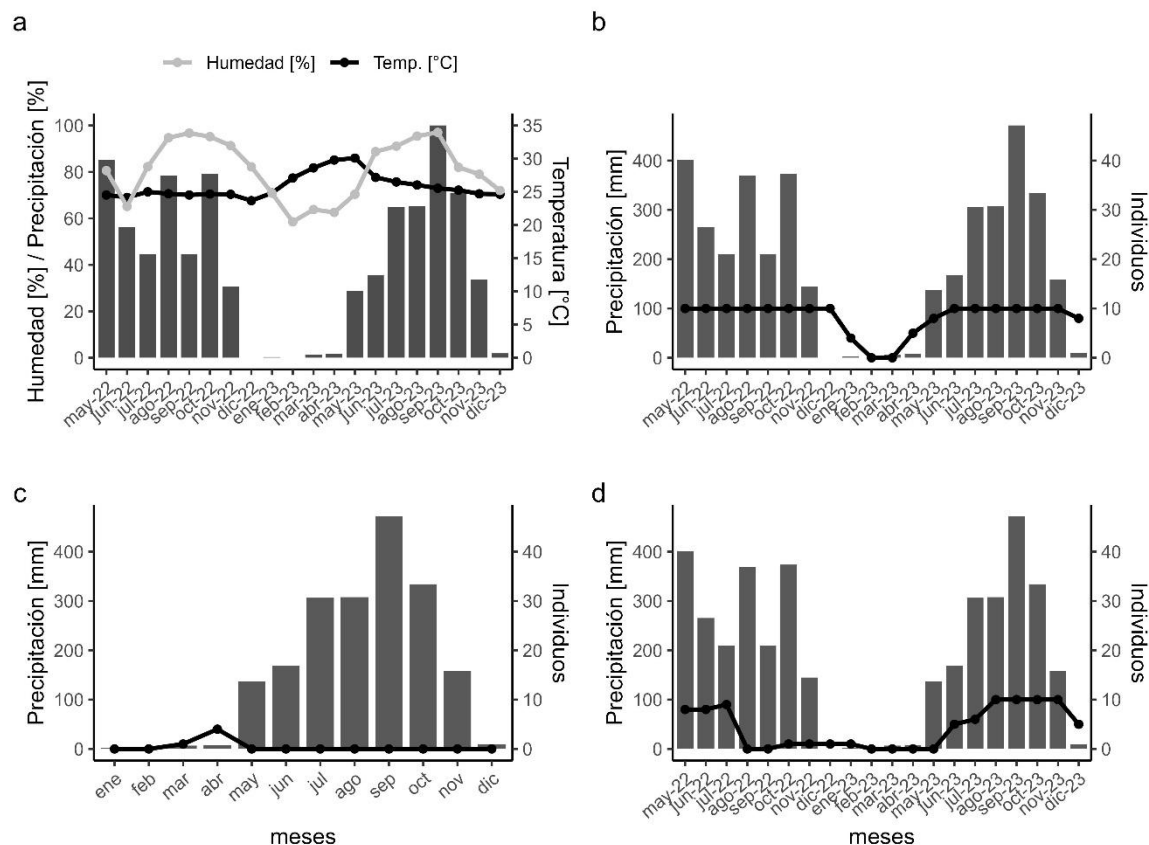


Figura 3. Comportamiento de las variables climáticas y los patrones fenológicos. a) climadiagrama con datos de precipitación de la estación meteorológica de San Isidro (88), Cabañas, El Salvador, los datos corresponden al periodo de mayo 2022 a diciembre 2024, fuente: (MARN, n.d.). Los datos de temperatura y humedad corresponden al mismo periodo y provienen de un Datalogger colocado en la zona de estudio. b) precipitación y número de individuos con hojas. c) precipitación y número de individuos con flores (los datos corresponden únicamente al año 2023). d) precipitación y número de individuos con frutos

Análisis de diversidad

El estrato arbóreo presentó la mayor densidad, cantidad de especies y familias, seguido del grupo de las sinucias (trepadoras, epífitas y herbáceas) y el grupo más pobre en número de especies y familias fue el estrato arbustivo (Tabla 2). Las especies más comunes del estrato arbóreo fueron *Bauhinia sp*,

Karwinskia calderonii, *Rehdera trinervis* y *Bursera simaruba*. La familia con mayor número de especies fue la Fabaceae. El estrato arbustivo fue muy pobre en número de especies, la familia Apocinaceae con dos especies y el resto de las familias con únicamente un representante. En cuanto a las sinusias (trepadoras, epífitas y herbáceas) las especies más abundantes fueron *Lasiacis ruscifolia*, *Dalbergia chontalensis*, *Dioscoria mexicana*, *Friderica* sp, *Oeceolades maculata*, *Piper* sp y *Serjania grosii*. También en este grupo la familia dominante fue la Fabaceae (Anexo 1).

Tabla 2. Resumen del inventario de la vegetación que acompaña a *Dalbergia calderonii* y los índices de diversidad en un fragmento de selva seca en la región central de EL Salvador

Parámetros	Árboles	Arbustos	Trepadoras, epífitas y herbáceas.
Densidad (N/ha)	164	1,040	60,000
Número de Familias	25	13	16
Número de especies	40	13	28
Riqueza estimada	76	41	81
Shannon (H')	3.32	2.52	3.18
Simpson (1-D)	0.95	0.91	0.95
Equidad (JH')	0.90	0.98	0.95

*Densidad corresponde al valor promedio

Según el análisis de interpolación-extrapolación de riqueza de especies la curva de acumulación de especies presentó un crecimiento continuo y no logró alcanzar la asíntota para los tres grupos analizados (árboles, arbustos y sinusias) (Figura 8).

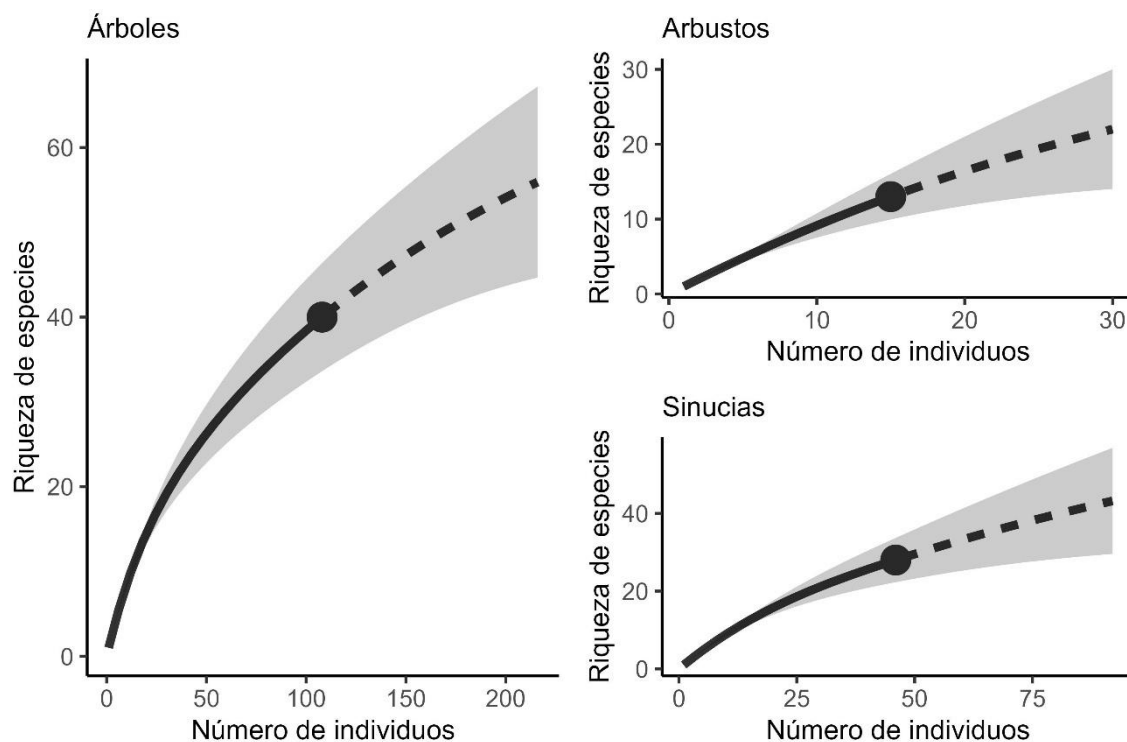


Figura 4. Interpolación y extrapolación de los números de Hill.

Respecto a los índices de diversidad el estrato arbóreo exhibe el mayor índice de diversidad de Chao-Shannon (3.32) con una alta equitatividad (0.95). Resultados similares se observaron en el grupo de las sinucias, con valores del índice de Chao-Shannon de 3.32 y equitatividad de 0.95. El estrato arbustivo presentó valores más bajos tanto en diversidad (2.52) como en equitatividad (0.91), se presentó alta equitatividad en todos los estratos (>0.9) de las comunidades (Tabla 2).

Estructura horizontal y vertical

La estructura diamétrica de la población de *D. calderonii* presenta una distribución típica de “J invertida”, con una alta densidad de individuos en las clases diamétricas inferiores (<10 cm) y una drástica reducción en las categorías superiores (Figura 5a). Este patrón se replica en el resto de la vegetación arbórea, cuya distribución diamétrica también presenta una marcada predominancia de individuos en las primeras categorías de tamaño (Figura 5c).

En cuanto a la estructura vertical, la población de *D. calderonii* revela una mayor concentración de individuos en las clases de altura intermedias (Figura 5b), mientras que el resto de los árboles siguen un patrón decreciente, con mayor abundancia en estratos bajos y una disminución progresiva hacia alturas superiores (Figura 5d).

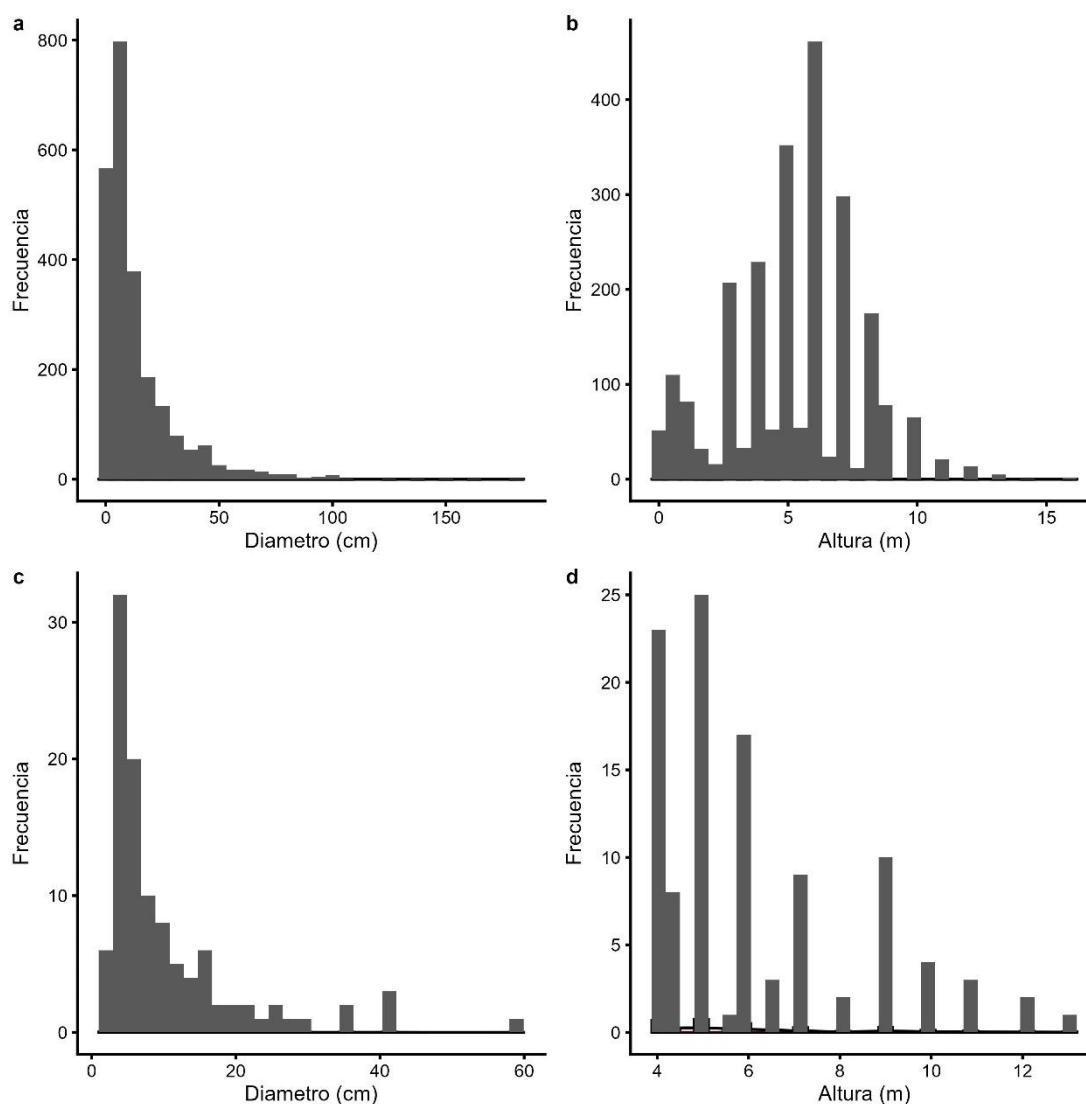


Figura 5. Distribución de individuos de *Dalbergia calderonii* según su diámetro (a) y altura (b), distribución del resto de la vegetación según su diámetro (c) y su altura (d) de la vegetación acompañante.

Relaciones alométricas, biomasa y carbono

El modelo alométrico mostró una regresión lineal significativa ($p < 2.2e-16$), la variación del diámetro (LnDiam) en relación con el cambio de la altura (LnAlt) se explicó con buena precisión según el coeficiente de determinación ($r^2 = 0.81$) (Figura 6a). Respecto a los parámetros dasométricos de densidad de la madera se estimó en 0.97 g cm^{-3} ($N=20$), y el promedio de biomasa y carbono se estimó en 83.06 mega gramos de biomasa (Mg ha^{-1}) y 39.86 mega gramos de carbono (MgC ha^{-1}) respectivamente. El contenido de carbono aumentó en relación con el diámetro de los individuos (Figura 6b).

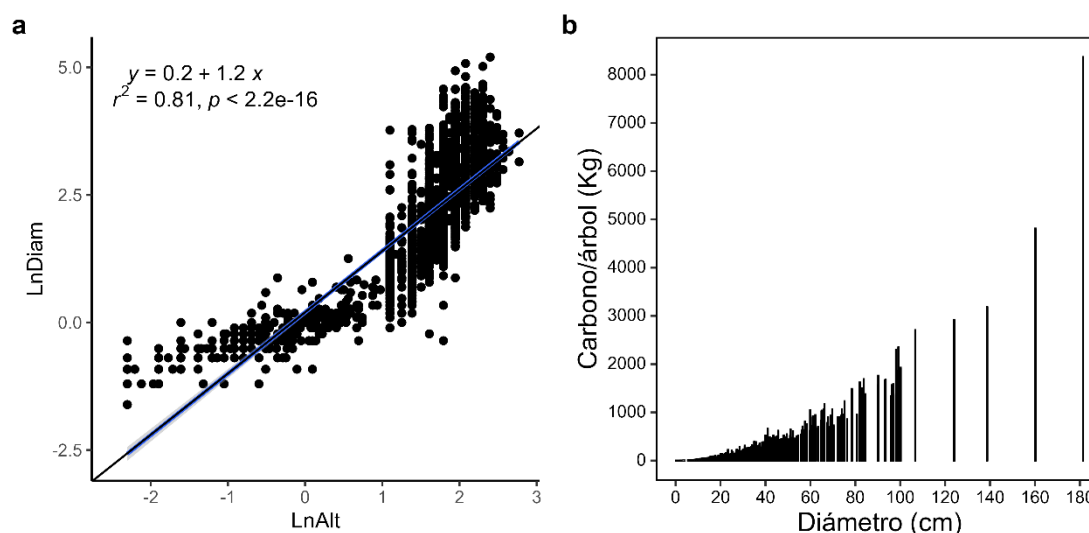


Figura 6. Parámetros dasométricos de *Dalbergia calderonii*. a) relación alométrica entre altura total (LnAlt) y diámetro (LnDiam) b) contenido de carbono por individuo.

Discusión

Fenología

El hábitat donde se ubica la población de *D. calderonii* presenta una marcada estacionalidad climática, con una clara diferenciación entre los períodos de lluvia y sequía. Este patrón climático influye significativamente en su fenología. El brote de hojas al final de la estación seca e inicio de las

lluvias constituye un rasgo adaptativo compartido con otras especies de bosques secos neotropicales, lo cual promueve la optimización de recursos hídricos (Justiniano & Fredericksen, 2000; Borchert et al., 2002; Nogueira et al., 2013).

La fenofase vegetativa de *D. calderonii* mostró una correlación positiva con la precipitación y la humedad ambiental, patrón consistente con lo reportado para especies de bosques tropicales estacionales (Alvarez-Añorve et al., 2012; Nogueira et al., 2013). Esta sincronización fenológica con la disponibilidad hídrica parece ser una adaptación de los árboles para minimizar el estrés hídrico durante la estación seca (Borchert, 1994; Singh & Kushwaha, 2006). Así también, la distribución temporal de la fenología vegetativa mostró una baja concentración, lo que indica que el evento fenológico está más asociado al prolongado periodo de lluvia que a un período específico.

La floración en *D. calderonii* se concentró en la estación seca, previo al inicio de las lluvias, un patrón recurrente en árboles de bosques tropicales estacionales, que favorece la polinización y reduce la interferencia con la brotación de hojas (Vílchez & Rocha, 2004; Ochoa-Gaona et al., 2008; Nogueira et al., 2013; Meyrat, 2017; Martínez-Peralta et al., 2022). Este evento fenológico presentó una alta concentración temporal (floración masiva en un período breve), un rasgo compartido con *Dalbergia granadillo* (Martínez-Peralta et al., 2022) y típico de especies que optimizan la atracción de polinizadores mediante sincronía intraespecífica (Augspurger, 1981). Sin embargo, se observó un bajo porcentaje de individuos en floración, y aunque los registros solo corresponden para un año, se ha observado en *Dalbergia glomerata* picos de floración que alternan con períodos de baja intensidad o ausencia reproductiva (Knoblauch, 2001). Esta variabilidad podría reflejar estrategias de asignación de recursos, ya que el alto costo energético de la reproducción podría inducir compensaciones con el crecimiento vegetativo (Reznick, 1985, 1992; Jönsson, 2000). Fluctuaciones reproductivas se han observado en *Dalbergia nigra* (Silva et al., 2022), y son atribuidas al balance carbono-nutrientes (Nicotra, 1999; Obeso, 2002).

A diferencia de otros estudios en selva seca (Vílchez et al., 2004; Sharma et al., 2009), no se detectó asociación significativa entre floración y precipitación/temperatura. Estos hallazgos también se han encontrado en otros árboles tropicales (Ochoa-Gaona et al., 2008). Es importante considerar que las variables no evaluadas en este estudio como el fotoperiodo y la radiación solar estimulan estos eventos reproductivos (Wright & van Schaik, 1994; Rivera & Borchert, 2001).

La estacionalidad fenológica fue moderada en frutos inmaduros (*i.e.*, distribución temporal amplia) y alta en frutos maduros (*i.e.*, picos definidos). Patrón similar se observa en *Dalbergia cearensis*, donde no se presentó estacionalidad en la fructificación, debido que esta se manifiesta en una buena parte del año (Nogueira et al., 2013). La fructificación exhibe un patrón marcado, con el desarrollo de frutos inmaduros durante la estación lluviosa y la maduración de vainas hacia el final de este período y con el inicio de la estación seca. Este comportamiento es consistente con lo reportado en otras especies del género, como *D. cearensis* (Nogueira et al., 2013), *D. glomerata* (Knoblauch, 2001) y *Dalbergia sissoo* (Sharma et al., 2009), donde la fructificación se sincroniza con condiciones óptimas para el desarrollo de los frutos y la dispersión de estos.

La fructificación en *D. calderonii* mostró una correlación moderada con la precipitación, similar a lo documentado en árboles tropicales, donde la influencia climática es menos determinante que otros factores intrínsecos (Ochoa-Gaona et al., 2008; Anaya & Valencia, 2013). No obstante, la ocurrencia de frutos principalmente en la época lluviosa sugiere cierta dependencia del recurso hídrico. También el resultado de la baja correlación podría estar afectada por el aborto de frutos, un fenómeno común en *Dalbergia* (ej. *Dalbergia retusa* y *Dalbergia miscolobium*; Bawa & Webb, 1984; Gibbs & Sasaki, 1998).

La maduración de frutos en *D. calderonii* alcanzó su máximo en diciembre (transición lluvia-sequía), un patrón también observado en *D. cearensis*, donde la maduración de frutos se correlaciona negativamente con la humedad del suelo (Nogueira et al., 2013). Este sincronismo con el inicio de la estación seca podría optimizar el secado, favorecido por las condiciones atmosféricas de menor

humedad (Poschlod et al., 2005; Novaes et al., 2020), y además de favorecer la dispersión, al reducir la competencia con la vegetación densa de la estación lluviosa (Morellato et al., 2016).

El aborto de frutos observados en *D. calderonii* coincide con patrones reportados en otras especies como *D. retusa* y *D. miscolobium*, donde el fenómeno es atribuido a mecanismos de autoincompatibilidad y fallas en el desarrollo embrionario por autopolinización (Bawa & Webb, 1984; Gibbs & Sasaki, 1998). Otra explicación a este fenómeno es que podría deberse a una estrategia reproductiva para evitar la endogamia, común en leguminosas de bosques estacionales (Bawa & Webb, 1984; Bullock, 1985).

Índices de diversidad

La pérdida y fragmentación del bosque representan una de las mayores amenazas para la biodiversidad tropical (Wu, 2013; Haddad et al., 2015), siendo los bosques secos uno de los ecosistemas más amenazados (Miles et al., 2006; Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010). No obstante, los fragmentos remanentes (como el estudiado) actúan como refugios importantes para la flora nativa (Rösch et al., 2015), particularmente en familias dominantes como la Fabaceae, condición también reportada en este estudio y observada en la mayoría de los bosques secos tropicales (Pennington et al., 2009; Gómez et al., 2018; Ortega-Baranda et al., 2020; Cuellar-Cardozo et al., 2022; Manojkumar et al., 2023).

La riqueza de árboles registrado está entre los rangos reportados en otros remanentes de bosque seco (Carrillo-Fajardo et al., 2007; Ortega-Baranda et al., 2020; Cuellar-Cardozo et al., 2022), pero es significativamente menor que en bosques secos mejor conservados (Gillespie et al., 2000; Salas-Morales et al., 2003; Gallardo-Cruz et al., 2005). Esta diferencia podría explicarse por la presencia de ganado, la perturbación humana y sus consecuentes impactos que inciden en la baja riqueza reportada (Leal-Pinedo & Linares-Palomino, 2005). Esto explica por qué la curva de riqueza

de especies aún no alcanza la asíntota, tendencia también es reportada en fragmentos con similar número de especies registradas (Cuellar-Cardozo et al., 2022).

Las métricas de diversidad son comparables a los de otros fragmentos perturbados (Leal-Pinedo & Linares-Palomino, 2005; Ortega-Baranda et al., 2020), incluso superiores a otras áreas (Zamora-Crescencio et al., 2011; López-Toledo et al., 2012; Dzib-Castillo et al., 2014; MARN, 2018; Cuellar-Cardozo et al., 2022). Sin embargo, son inferiores a otros sitios con mayor grado de conservación o tiempo de restauración (Trejo & Dirzo, 2002; Carrillo-Fajardo et al., 2007). De acuerdo con lo anterior el área estudiada se encuentra en condiciones semejantes a selvas secas perturbadas, y bajo un proceso de sucesión ecológica intermedia y, será la frecuencia de los procesos de perturbación los que determinen su capacidad regenerativa y el estado posterior de estos (Leal-Pinedo & Linares-Palomino, 2005).

Estructura horizontal y vertical

La población de *D. calderonii* exhibe una estructura diamétrica típica de poblaciones en crecimiento, caracterizada por una mayor proporción de individuos en las clases diamétricas de plántulas y juveniles, comportamiento que se ha observado en otras dalbergias (Akash et al., 2020; Nnunu & Washa, 2023), y otras leguminosas (Gómez et al., 2018), este resultado es un buen indicativo de la resiliencia de la especie a las perturbaciones. Respecto a la vegetación acompañante, su estructura diamétrica presentó también la forma de la “J” invertida muy similar al patrón de *D. calderonii*, el comportamiento indica que la vegetación tiene características de un bosque secundario y con una regeneración favorable (Leal-Pinedo & Linares-Palomino, 2005; Ortega-Baranda et al., 2020; Cuellar-Cardozo et al., 2022). Respecto a la distribución de clases de altura tanto en *D. calderonii* como en el resto de la vegetación, no presentó tendencias claras, con un aumento y reducción aleatoria. Los resultados también se han reportado en otros bosques secos (Cuellar-Cardozo et al., 2022).

Relaciones alométricas, biomasa y carbono

La densidad de la madera de *D. calderonii* fue elevada, incluso ligeramente superior a la registrada para *Dalbergia cearensis* (de Oliveira et al., 2019; Nogueira et al., 2021). Además, se observó una relación alométrica significativa entre el DAP y la altura, un patrón asociado a especies con alta demanda de recursos lumínicos y que suelen ocupar estratos superiores del dosel, como en otras especies arbóreas tropicales heliófilas (Thomas, 1996; Loehle, 2000; Bohlman & O'Brien, 2006; Báez-Hernández et al., 2016).

Estudios previos indican que el contenido de biomasa y carbono en especies arbóreas se correlaciona positivamente con el DAP y el tiempo de regeneración del bosque (Mukhopadhyay & Masto, 2016). En particular, se ha documentado que especies del género *Dalbergia*, como *D. sissoo* y *D. latifolia*, presentan una elevada densidad de biomasa y, por ende, un alto potencial de secuestro de carbono (Joshi et al., 2013; Chopra et al., 2023). Asimismo, la descomposición de hojarasca en estas especies contribuye significativamente al almacenamiento de carbono en el suelo (Mukhopadhyay & Masto, 2016). Considerando estos antecedentes, se infiere que las poblaciones de *D. calderonii* en zonas fragmentadas podrían desempeñar un papel relevante en el secuestro de carbono, tanto mediante el incremento de biomasa aérea como a través de la acumulación de carbono edáfico derivado de la hojarasca.

Referencias

- Akash, S., Zakir, Mohd., & Bhandari, B. S. (2020). Species diversity, forest structure and regeneration potential of shisha, (*Dalbergia sissoo*) Forests in Rajaji Tiger Reserve, Uttarakhand, India. *ENVIS Bulletin HIMALAYAN ECOLOGY*, 28, 14–17.
- Alvarez-Añorve, M. Y., Quesada, M., Arturo Sánchez-Azofeifa, G., Avila-Cabadilla, L. D., & Gamon, J. A. (2012). Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany*, 99(5), 816–826. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100200>
- Anaya, J., & Valencia, G. (2013). Fenología de ambientes tropicales en el marco de la teledetección. *International Review of Geographical Information Science and Technology*, 13–2, 195–211. <https://www.geofocus.org/index.php/geofocus/article/view/294>
- Augspurger, C. K. (1981). Reproductive synchrony of a tropical shrub: Experimental studies on effects of pollinators and seed predators in *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology*, 62(3), 775–788. <https://doi.org/10.2307/1937745>
- Báez-Hernández, A., Herrera-Meza, G., Vázquez-Torres, M., Aquino-Bolaños, E. N., & Martínez, A. J. (2016). Relaciones alométricas de 19 especies de árboles de la selva alta perennifolia. *Botanical Sciences*, 94(2), 209–220. <https://doi.org/10.17129/botsci.252>
- Bawa, K. S., & Webb, C. J. (1984). Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: Implication for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany*, 71(5), 736–751. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1984.tb14181.x>
- Bohlman, S., & O'Brien, S. (2006). Allometry, adult stature and regeneration requirement of 65 tree species on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 22(2), 123–136. <https://doi.org/10.1017/S0266467405003019>
- Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 75(5), 1437–1449. <https://doi.org/10.2307/1937467>
- Borchert, R., Rivera, G., & Hagnauer, W. (2002). Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica*, 34(1), 27–39. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00239.x>
- Bullock, S. H. (1985). Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 17(4), 287. <https://doi.org/10.2307/2388591>
- Carrillo-Fajardo, M., Rivera-Díaz, O., & Sánchez-Montaña, R. (2007). Caracterización florística y estructural del bosque seco tropical del Cerro Tasajero, San José de Cúcuta (Norte de Santander), Colombia. *Actualidades Biológicas*, 29(86), 55–73. <https://doi.org/10.17533/udea.acbi.329348>
- Cervantes, A., Linares, J., & Quintero, E. (2019). An updated checklist of the Mexican species of *Dalbergia* (Leguminosae) to aid in its conservation efforts. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2528>
- Cervantes-Maldonado, A. (2016). Conservación del granadillo en México, una carrera contra el tiempo. *CONABIO-Biodiversitas*, 6–11.

- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P. M., Goodman, R. C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W. A., Muller-Landau, H. C., Mencuccini, M., Nelson, B. W., Ngomanda, A., Nogueira, E. M., Ortiz-Malavassi, E., Péliissier, R., Ploton, P., Ryan, C. M., Saldarriaga, J. G., & Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10), 3177–3190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>
- Chopra, N., Tewari, L. M., Tewari, A., Wani, Z. A., Asgher, M., Pant, S., Siddiqui, S., & Siddiqua, A. (2023). Estimation of biomass and carbon sequestration potential of *Dalbergia latifolia* Roxb. and *Melia composita* Willd. plantations in the Tarai region (India). *Forests*, 14(3). <https://doi.org/10.3390/f14030646>
- CITES. (2024). *Apéndices I, II y III*. <https://cites.org/esp/app/appendices.php>
- Cuellar-Cardozo, J. A., Nossa-Silva, D., & Vallejo, M. I. (2022). Diversidad y estructura florística en zonas riparias de un remanente de bosque seco tropical. *Colombia Forestal*, 25(2), 70–84. <https://doi.org/10.14483/2256201X.19029>
- Cuevas, L. Z., Núñez López, N. M., Guzmán, R. C., Arias, J. G. M., Rodríguez, E. V. S., Hernández, L. G., & Magallanes, J. A. S. (2022). Reproductive phenology of trees in a mountainous area of western Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 13(69), 154–175. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v13i69.1176>
- de Oliveira, H. G., Coutinho Sousa, M. V., Silva, L. D. S., Ferraz Filho, A. C., & Ribeiro, A. (2019). Propriedades energéticas da madeira e casca de *Dalbergia cearensis* Ducke. *AGROPECUÁRIA CIENTÍFICA NO SEMIÁRIDO*, 15(3), 232. <https://doi.org/10.30969/acsa.v15i3.1188>
- Díaz-Gallegos, J. R., Mas, J.-F., & Velázquez, A. (2010). Trends of tropical deforestation in Southeast Mexico. *Singapore Journal of Tropical Geography*, 31(2), 180–196. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9493.2010.00396.x>
- Dzib-Castillo, B., Chanatásig-Vaca, C., & González-Valdivia, N. A. (2014). Estructura y composición en dos comunidades arbóreas de la selva baja caducifolia y mediana subcaducifolia en Campeche, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(1), 167–178. <https://doi.org/10.7550/rmb.38706>
- Flores, J. S. (1980). Tipos de vegetación de El Salvador y su estado actual: Un Estudio Ecológico. *Editorial Universitaria. San Salvador, El Salvador*, 273.
- Fournier, O. L. A. (1978). Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Cespedesia. Suplemento*, 7.
- Gallardo-Cruz, J. A., Meave, J. A., & Pérez-García, E. A. (2005). Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Botanical Sciences*, 76(76), 19–35. <https://doi.org/10.17129/botsci.1701>
- Gibbs, P., & Sassaki, R. (1998). Reproductive biology of *Dalbergia miscolobium* Benth. (Leguminosae-Papilionoideae) in SE Brazil: The effects of pistillate sorting on fruit-set. *Annals of Botany*, 81(6), 735–740. <https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0623>

- Gillespie, T. W., Grijalva, A., & Farris, C. N. (2000). Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. In *Plant Ecology* (Vol. 147). www.cas.usf.edu/geography/faculty/tdf.htm
- Gómez, J. L., López, D., & Sánchez, J. A. (2018). Habitat and population structure of the endangered tree *Vachellia belairioides* (Fabaceae): implications for its conservation. *Acta Botánica Cubana*, 217(1), 75–84.
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., Melbourne, B. A., Nicholls, A. O., Orrock, J. L., Song, D. X., & Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Hamann, A. (2004). Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: Climatic factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology*, 92(1), 24–31. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00845.x>
- Holdridge, L. R., Grenke, W. C., Hatheway, W. H., Liang, T., & Tosi, J. A. (1971). Forest environments in tropical life zones: a pilot study. *Forest Environments in Tropical Life Zones: A Pilot Study*.
- Jenkins, Anna., Bridgland, N., Hembry, R., Malessa, U., Hewitt, J., & Keong, C. H. (2012). Precious woods: Exploitation of the Finest Timber. In *Chatham House Workshop: Tackling the trade in illegal precious wood. 23-24 April 2012. Background Paper 1* (Issue April).
- Jönsson, K. I. (2000). Life history consequences of fixed costs of reproduction. *Ecoscience*, 7(4), 423–427. <https://doi.org/10.1080/11956860.2000.11682612>
- Joshi, N. R., Tewari, A., & Singh, V. (2013). Eucalyptus hybrid in Terai Central Himalaya. In *India. American Journal of Research Communication* (Vol. 1, Issue 4). www.usa-journals.com
- Justiniano, M. J., & Fredericksen, T. S. (2000). Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica*, 32(2), 276–281. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00470.x>
- Klitgaard, B. B., & Lavin, M. (2005). Tribe Dalbergieae sens. lat. *Legumes of the World*, 307–335.
- Knoblauch, B. (2001). *Estudio ecológico, silvícola y de utilización del granadillo (Dalbergia tucurensis J.D. Smith) en bosques latifoliados de Honduras*. <https://bdigital.zamorano.edu/handle/11036/1506>
- Lauer, W. (1954). Las formas de la vegetación de El Salvador: con un mapa. *Comunicaciones*, 3(1), 44–45.
- Leal-Pinedo, J. M., & Linares-Palomino, R. (2005). The dry forests of the Biosphere Reserve of Northwestern (Peru): Tree diversity and conservation status. *Caldasia*, 27(2), 195–211. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0366-52322005000200003
- Lewis, G. P., Schrire, B., Mackinder, B., & Lock, M. (2005). *Legumes of the World* (Vol. 577). Royal Botanic Gardens, Kew.

- Linares, J., & Martínez-Salas, E. (2020). *Dalbergia calderonii*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2020: e.T145395156A145919385. <https://doi.org/https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-1.RLTS.T145395156A145919385.en>
- Linares, J., & Sousa, S. M. (2007). Nuevas especies de *Dalbergia* (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergiaceae) en México y Centroamérica. *Ceiba*, 48(1–2), 61–82. <https://doi.org/10.5377/ceiba.v48i1-2.439>
- Loehle, C. (2000). Strategy space and the disturbance spectrum: A life-history model for tree species coexistence. *American Naturalist*, 156(1), 14–33. <https://doi.org/10.1086/303369>
- López-Toledo, F. J., Valdez-Hernández, J. I., Pérez-Farrera, M. Á., & Cetina-Alcalá, V. M. (2012). Tree composition and structure of a seasonally dry tropical forest at La Sepultura Biosphere Reserve, Chiapas. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 3(12), 43–56. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2007-11322012000400005
- Lötschert, W. (1955). La vegetación de El Salvador. *Comunicaciones*, 4(3–4), 65–79.
- Magurran, A. E. (2013). *Ecological diversity and its measurement*. Springer Science & Business Media.
- Manojkumar, S., Behera, L. K., Mehta, A. A., Nayak, D., & Patel, S. M. (2023). Community Structure of Lesser Known Tree Species, *Dalbergia lanceolaria* L. f., in Tropical Deciduous Forest. *Indian Journal of Ecology*, 50, 1348–1352. <https://doi.org/10.55362/ije/2023/4059>
- Mantovani, M., Ruschel, A. R., Reis, M. S. dos, Puchalski, Â., & Nodari, R. O. (2003). Fenologia reprodutiva de espécies arbóreas em uma formação secundária da floresta Atlântica. *Revista Árvore*, 27(4), 451–458. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622003000400005>
- Martínez-Peralta, C., Gonzaga-Segura, J. A., & Arroyo-Cosultchi, G. (2022). Floral biology of two woody species of *Dalbergia* at high risk of timber extraction. *Revista Brasileira de Botânica*, 45(2), 743–753. <https://doi.org/10.1007/s40415-022-00787-3>
- McBride, R. S. (2015). *Basic Allometry*. https://rstudio-pubs-static.s3.amazonaws.com/133974_c4be5fa8f72d448f8f5adb6c3f506f2c.html#fn1
- Meyrat, A. K. (2017). *Biología y Silvicultura de las especies de Dalbergia en América Central*.
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., & Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33(3), 491–505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>
- Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales. (2018). *Inventario nacional del bosque de El Salvador*. <https://www.ambiente.gob.sv/servicios/inventarionacionalbosques/>
- Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales. (n.d.). *Perfil climatológico de Puente (V-9). Estación meteorológica de San Vicente*. Retrieved August 1, 2024, from chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpglclefindmkaj/<https://www.snet.gob.sv/meteorologia/Perfiles.pdf>
- Morellato, L. P. C., Alberton, B., Alvarado, S. T., Borges, B., Buisson, E., Camargo, M. G. G., Cancian, L. F., Carstensen, D. W., Escobar, D. F. E., Leite, P. T. P., Mendoza, I., Rocha, N. M.

- W. B., Soares, N. C., Silva, T. S. F., Staggemeier, V. G., Streher, A. S., Vargas, B. C., & Peres, C. A. (2016). Linking plant phenology to conservation biology. In *Biological Conservation* (Vol. 195, pp. 60–72). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.033>
- Mukhopadhyay, S., & Masto, R. E. (2016). Carbon storage in coal mine spoil by *Dalbergia sissoo* Roxb. *Geoderma*, 284, 204–213. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.09.004>
- Nicotra, A. B. (1999). Reproductive allocation and the long-term costs of reproduction in *Siparuna grandiflora*, a dioecious neotropical shrub. *Journal of Ecology*, 87, 138–149.
- Nnunu, S. I., & Washa, B. W. (2023). Assessment of population structure, composition and diversity of *Dalbergia melanoxylon* in its dominated zone of Nachingwea District, Tanzania. *Journal of Research in Forestry, Wildlife and Environment*, 15(3), 10–18. <https://www.ajol.info/index.php/jrfwe/article/view/258433>
- Nogueira, F. C. B., Dobe, E. K., Silva Filho, J. B., & Rodrigues, L. S. (2021). Allometric equations to estimate aboveground biomass of *Dalbergia cearensis* species in the Brazilian seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 484. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118920>
- Nogueira, F. C. B., Pacheco Filho, A. J. de S., Gallão, M. I., Bezerra, A. M. E., & Medeiros Filho, S. (2013). Fenologia de *Dalbergia cearensis* Ducke (Fabaceae) em um fragmento de floresta estacional, no semiárido do Nordeste, Brasil. *Revista Árvore*, 37(4), 657–667. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622013000400009>
- Novaes, L. R., Calixto, E. S., Oliveira, M. L. de, Alves-de-Lima, L., de Almeida, O., & Torezan-Silingardi, H. M. (2020). Environmental variables drive phenological events of anemocoric plants and enhance diaspore dispersal potential: A new wind-based approach. *Science of the Total Environment*, 730. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139039>
- Obeso, J. R. (2002). The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 155(3), 321–348. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00477.x>
- Ochoa-Gaona, S., Pérez Hernández, I., & De Jong, B. H. J. (2008). Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México. In *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN)* (Vol. 56, Issue 2).
- Ortega-Baranda, V., Sánchez-Bernal, E. I., Sánchez-Aragón, L., Luis-Reyna, M. D. L. Á., & Ruvalcaba-Gómez, G. (2020). Vegetación arbórea de selvas bajas caducifolias en suelos litosoles y regosoles eutricos degradados. *Terra Latinoamericana*, 38(2), 377–390. <https://doi.org/10.28940/TERRA.V38I2.611>
- Pennington, R. T., Lavin, M., & Oliveira-Filho, A. (2009). Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: Perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 437–457. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327>
- Pittier, H. (1922). On the species of *Dalbergia* of Mexico and Central America. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 12, 54–64.

- Portillo-Quintero, C. A., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, 143(1), 144–155. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.09.020>
- Poschlod, P., Tackenberg, O., & Bonn, S. (2005). Plant dispersal potential and its relation to species frequency and coexistence. *Vegetation Ecology*, 147–171.
- R Core Team. (2024). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Rahaingoson, F. R., Oyeibanji, O., Stull, G. W., Zhang, R., & Yi, T. S. (2022). A Dated Phylogeny of the Pantropical Genus *Dalbergia* L.f. (Leguminosae: Papilionoideae) and Its Implications for Historical Biogeography. *Agronomy*, 12(7). <https://doi.org/10.3390/agronomy12071612>
- Reznick, D. (1985). Costs of Reproduction: An Evaluation of the Empirical Evidence. *Oikos*, 44(2), 257. <https://doi.org/10.2307/3544698>
- Reznick, D. (1992). Measuring the costs of reproduction. *Trends in Ecology and Evolution*, 7(2), 42–45. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90104-J](https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90104-J)
- Rico, M. A. (1974). *Las nuevas clasificaciones y los suelos de El Salvador*. Editorial Universitaria.
- Rivera, G., & Borchert, R. (2001). Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. *Tree Physiology*, 21(4), 201–212. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.4.201>
- Romero, F. M. B., Jacovine, L. A. G., Ribeiro, S. C., Torres, C. M. M. E., da Silva, L. F., Gaspar, R. de O., da Rocha, S. J. S. S., Staudhammer, C. L., & Fearnside, P. M. (2020). Allometric equations for volume, biomass, and carbon in commercial stems harvested in a managed forest in the southwestern amazon: A case study. *Forests*, 11(8). <https://doi.org/10.3390/f11080874>
- Rösch, V., Tschardtke, T., Scherber, C., & Batáry, P. (2015). Biodiversity conservation across taxa and landscapes requires many small as well as single large habitat fragments. *Oecologia*, 179(1), 209–222. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3315-5>
- Rosete-Vergés, F. A., Luis Pérez-Damián, J., Villalobos-Delgado, M., Navarro-Salas, E. N., Salinas-Chávez, E., & Remond-Noa, R. (2014). El avance de la deforestación en México 1976-2007. *Madera y Bosques*, 20(1), 21–35.
- Salas-Morales, S. H., Saynes-Vásquez, A., & Schibli, L. (2003). Flora de la costa de Oaxaca, México: Lista florística de la región de Zimatán. *Botanical Sciences*, 72(72), 21–58. <https://doi.org/10.17129/botsci.1669>
- Sharma, R., Chauhan, S. K., & Khajuria, H. N. (2009). Reproductive Biology and Variability Studies in *Dalbergia sissoo* (Roxb.). *Journal of Tree Sciences*, 28(2), 23–28. www.ists.in
- Silva, J. de J., Poelking, E. L., da Costa, G. M., Funch, L. S., & Duarte, E. F. (2022). Environmental and plant variables influence *Dalbergia nigra* (Fabaceae) phenology - implications for seed production. *Floresta e Ambiente*, 29(3). <https://doi.org/10.1590/2179-8087-FLORAM-2022-0002>

- Singh, K. P., & Kushwaha, C. P. (2006). Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India. *Annals of Botany*, 97(2), 265–276. <https://doi.org/10.1093/aob/mcj028>
- Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales. (n.d.). *Perfil climatológico de Santiago de María (U-6). Estación meteorológica de Usulután*. <http://www.snet.gob.sv/meteorologia/Perfiles.pdf>
- Sotuyo, S., Pedraza-Ortega, E., Martínez-Salas, E., Linares, J., & Cabrera, L. (2022). Insights into phylogenetic divergence of Dalbergia (Leguminosae: Dalbergiae) from Mexico and Central America. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10(July). <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.910250>
- Talora, D. C., & Morellato, P. C. (2000). Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 23(1). <https://doi.org/10.1590/S0100-84042000000100002>
- 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. <https://doi.org/10.2307/2445913>
- Treanor, N. B. (2015). *China's Hongmu Consumption Boom*. <https://www.forest-trends.org/publications/chinas-hongmu-consumption-boom/>
- Trejo, I., & Dirzo, R. (2002). Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. In *Biodiversity and Conservation* (Vol. 11). Kluwer Academic Publishers. <https://doi.org/10.1023/A:1020876316013>
- Valencia Manzo, S., & Vargas Hernández, J. (2016). Método empírico para estimar la densidad básica en muestras pequeñas de madera. *Madera y Bosques*, 3(1), 81–87. <https://doi.org/10.21829/myb.1997.311381>
- Ventura, N. E. C., & Villacorta, R. (2000). *Mapa de la Vegetación Natural de los ecosistemas terrestres y acuáticos de Centro América, Capítulo El Salvador* (p. 142). Banco Mundial y Ministerio del Medio Ambiente y Recursos Naturales, San Salvador.
- Vílchez, B., Chazdon, R. L., & Brenes, Á. R. (2004). Fenología reproductiva de cinco especies forestales del bosque secundario tropical. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 1(2), 1–10.
- Vílchez, B., & Rocha, O. (2004). Fenología y biología reproductiva del nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica, América Central. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 1(1), 47–60.
- Wright, S. J., & van Schaik, C. P. (1994). Light and the Phenology of Tropical Trees. *The American Naturalist*, 143(1), 192–199. <https://doi.org/10.1086/285600>
- Wu, J. (2013). Key concepts and research topics in landscape ecology revisited: 30 years after the Allerton Park workshop. *Landscape Ecology*, 28(1), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9836-y>
- Zamora-Crescencio, P., Del Rosario Domínguez-Carrasco, M., Villegas, P., Gutiérrez-Báez, C., Manzanero-Acevedo, L. A., José Ortega-Haas, J., Hernández-Mundo, S., Puc-Garrido, E. C., & Puch-Chávez, R. (2011). Composición florística y estructura de la vegetación secundaria en el

norte del estado de Campeche, México. *Boletín de La Sociedad Botánica de México*, 89, 27–35.
https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0366-21282011000200003

Zar, J. H. (1999). *Biostatistical analysis*. Pearson Education India.

Anexos

Anexo 1. Composición florística de los estratos arbóreo, arbustivo y sinusias en un fragmento de selva seca en la región central de El Salvador.

Árboles	Familia /Especie	Frecuencia	Densidad N/Ha
	Anacardiaceae		
	<i>Spondias sp</i>	1	17
	Annonaceae		
	<i>Annona holosericea</i> Saff.	1	17
	Apocynaceae		
	<i>Tabernaemontana glabra</i> (Benth.) A.O. Simões & M.E. Endress	1	17
	Bignoniaceae		
	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.	1	17
	Burseraceae		
	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	8	133
	Cordiaceae		
	<i>Cordia alliodora</i> (Riuz & Pav.) Oken	1	17
	Dilleniaceae		
	<i>Curatella americana</i> L.	4	67
	Ebenaceae		
	<i>Diospyros salicifolia</i> Humb. & Bonpl. Ex Willd.	1	17
	Erythroxylaceae		
	<i>Erythroxylum sp</i>	1	17
	Fabaceae		
	<i>Acacia hindsii</i> Benth.	3	50
	<i>Acosmium panamense</i> (Benth.) Yakovlev	3	50
	<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Beth.) Burkart	1	17
	<i>Bauhinia sp</i>	10	167
	<i>Diphyssa americana</i> (Mill.) M.Sousa	4	67
	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp.	1	17
	<i>Lonchocarpus phaseolifolius</i> Benth.	1	17
	<i>Lonchocarpus sp</i>	1	17
	<i>Lysiloma sp</i>	6	100
	<i>Piptadenia obliqua</i> (Pers.) J.F. Macbr.	1	17
	<i>Piscidia carthagenensis</i> Jacq.	2	33
	<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton	1	17
	Celastraceae		
	<i>Semialarium mexicanum</i> (Miers) Mennega	2	33
	Malvaceae		
	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	2	33
	Meliaceae		
	<i>Swietenia humilis</i> Zucc.	1	17
	Myrtaceae		
	<i>Eugenia sp</i>	6	100

Continuación anexo 1.

Árboles	Familia /Especie	Frecuencia	Densidad N/Ha
	Nyctaginaceae		
	<i>Pisonia macranthocarpa</i> (Donn. Sm.) Donn. Sm.	3	50
	Rhamnaceae		
	<i>Karwinskia calderonii</i> Standl.	9	150
	Rubiaceae		
	<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K. Schum.	4	67
	<i>Randia aculeata</i> L.	2	33
	Rutaceae		
	<i>Esenbeckia litoralis</i> Donn. Sm.	2	33
	Salicaceae		
	<i>Casearia corymbosa</i> Kunth	1	17
	Sapindaceae		
	<i>Allophylus racemosus</i> Sw.	6	100
	Simaroubaceae		
	<i>Simarouba glauca</i> DC.	1	17
	Primulaceae		
	<i>Bonellia nervosa</i> (C. Presl) B. Ståhl & Källersjö	1	17
	Tiliaceae		
	<i>sp1</i>	1	17
	Lamiaceae		
	<i>Cornutia pyramidata</i> L.	1	17
	Verbenaceae		
	<i>Rehdera trinervis</i> (S.F. Blake) Moldenke	9	150
	indeterminadas		
	<i>sp2</i>	2	33
	<i>sp3</i>	1	17
Arbustos			
	Acanthaceae		
	<i>Elytraria imbricata</i> (Vahl) Pers.	1	400
	Apocynaceae		
	<i>sp1</i>	1	400
	<i>sp3</i>	1	400
	Asteraceae		
	<i>Isocarpha sp</i>	1	400
	Capparaceae		
	<i>Capparis flexuosa</i> (L.) L.	1	400
	Fabaceae		
	<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton	2	800
	Myrtaceae		
	<i>Eugenia sp</i>	1	400
	Piperaceae		
	<i>Peperomia sp</i>	1	400
	Rubiaceae		
	<i>Randia sp</i>	1	400
	indeterminada		
	<i>sp2</i>	1	400

Continuación anexo 1.

Sinusias	Familia /Especie	Frecuencia	Densidad N/Ha
	Bignoniaceae		
	<i>Friderica sp</i>	3	30000
	<i>sp9</i>	1	10000
	Bromeliaceae		
	<i>Tillandsia sp</i>	1	10000
	Celastraceae		
	<i>Semialarium mexicanum</i> (Miers) Mennega	1	10000
	Cyperaceae		
	<i>Scleria gaertneri</i> Raddi	1	10000
	Dioscoreaceae		
	<i>Dioscorea mexicana</i> Scheidw.	3	30000
	Fabaceae		
	<i>Centrosema sp</i>	1	10000
	<i>Dalbergia chontalensis</i> Standl. & L.O. Williams	3	30000
	<i>Desmodium sp</i>	1	10000
	<i>Pachyrhizus erosus</i> (L.) Urb.	1	10000
	<i>Phaseolus sp</i>	1	10000
	Lygodiaceae		
	<i>Lygodium venustum</i> Sw.	2	20000
	Malvaceae		
	<i>sp7</i>	1	10000
	Moraceae		
	<i>Dorstenia contrajerva</i> L.	2	20000
	Orchidaceae		
	<i>Epidendrum sp1</i>	1	10000
	<i>Epidendrum sp2</i>	1	10000
	<i>Oeceoclades maculata</i> (Lindl.) Lindl.	3	30000
	Piperaceae		
	<i>Peperomia sp</i>	1	10000
	<i>Piper sp</i>	3	30000
	Poaceae		
	<i>Lasiacis ruscifolia</i> (Kunth) Hitchc.	4	40000
	<i>Oplismenus burmanni</i> (Retz.) P. Beauv.	1	10000
	Sapindaceae		
	<i>Cardiospermum sp</i>	1	10000
	<i>Serjania grosii</i> Schltdl.	3	30000
	Selaginellaceae		
	<i>Selaginella pallescens</i> (C. Presl) Spring	2	20000
	Smilacaceae		
	<i>Smilax sp</i>	1	10000
	Vitaceae		
	<i>Cissus sp</i>	1	10000

Continuación anexo 1.

Familia /Especie	Frecuencia	Densidad N/Ha
Indeterminadas		
<i>sp10</i>	1	10000
<i>sp12</i>	1	10000
<i>spz8</i>	2	20000

Discusión general

El género *Dalbergia*, conocido comúnmente como granadillos o palo de rosa, comprende 284 especies distribuidas en las zonas tropicales y subtropicales del mundo (Klitgaard & Lavin, 2005; Govaerts, 2024). Estas especies, pertenecientes a la familia de las leguminosas (Lewis et al., 2005) y son altamente valoradas por su madera de alta calidad, utilizada en ebanistería y la elaboración de muebles finos (Cervantes-Maldonado, 2016; Winfield et al., 2016). Esta valoración comercial ha impulsado una demanda internacional que se abastece frecuentemente del comercio ilegal, procedente de poblaciones naturales (Jenkins et al., 2012; Camino & Morales, 2013; Treanor, 2015; Cervantes-Maldonado, 2016; Cervantes et al., 2019; Zhu, 2020; Linares & Martínez-Salas, 2020; Rahaingoson et al., 2022), lo que ha llevado a la inclusión de todo el género en el Apéndice II de CITES desde 2016 (CITES, 2024).

En Mesoamérica, la región alberga 27 especies de dalbergias (Standley, 1922; Sousa et al., 2001; Linares & Sousa, 2007; Ricker et al., 2013) que han sido tradicionalmente utilizadas para fabricar muebles, instrumentos musicales y artesanías (Díaz-Gómez & Huerta-Crespo, 1986; Guridi & García-López, 1996). La demanda internacional ha resultado en la extracción ilegal de grandes cantidades de madera, afectando considerablemente las poblaciones naturales. Entre 2007 y 2012, China importó de México un total de 10,662 m³ de palo de rosa, evidenciando la magnitud de este comercio (CITES, 2013; Cervantes-Maldonado, 2016). Además de la sobreexplotación comercial, estas especies se distribuyen en ecosistemas altamente amenazados como bosques tropicales caducifolios, subcaducifolios, perennifolios y bosques de niebla. Estos ecosistemas han sido particularmente afectados por la deforestación, principalmente para establecer campos agrícolas y ganaderos (Dirzo & García, 1992; Hughes et al., 2000; Miles et al., 2006; Gual-Díaz & Rendón-Correa, 2014).

D. calderonii la especie objetivo en este estudio se distribuye principalmente en los bosques secos tropicales (Linares & Martínez-Salas, 2020), caracterizados por una estación seca prolongada

(Olson & Dinerstein, 2002), estos han enfrentado una explotación intensiva debido a actividades humanas como cambios en el uso del suelo, pastoreo, urbanización y tala (Janzen, 1967; Murphy & Lugo, 1986; Maass, 1995; Miles et al., 2006; Díaz-Gallegos et al., 2010; Trejo, 2010; Rosete-Vergés et al., 2014). Esto ha resultado en deforestación y fragmentación significativas, donde el bosque seco se compone principalmente de vegetación secundaria que ha rebrotado tras el abandono de tierras agrícolas (Sánchez-Azofeifa & Portillo-Quintero, 2011). La fragmentación afecta significativamente la dinámica de las poblaciones y comunidades (Laurance et al., 2002; Haddad et al., 2015). Las respuestas de las especies a la fragmentación difieren según los rasgos de su historia vital, como la capacidad de dispersión y persistencia, así como sus requerimientos ecológicos específicos (Ackerly & Cornwell, 2007; Violle et al., 2007; De Bello et al., 2013; Ibáñez et al., 2014; Wilson et al., 2016; Zambrano et al., 2019). La fragmentación también altera los patrones de reproducción de las plantas debido a la exclusión de polinizadores y la reducción del flujo de polen entre individuos (Aizen et al., 2002; Aguilar et al., 2006).

El modelado de distribución de *D. calderonii* reveló que el factor más importante para determinar su distribución potencial es la cantidad de precipitaciones del mes más seco (Bio 14). La especie prefiere lugares con precipitaciones del mes más seco inferiores a 250 mm, coincidiendo con la vegetación de bosques caducifolios. Asimismo, el modelo predijo dos sitios adecuados geográficamente separados, explicado por la variación del régimen pluviométrico de la región intermedia (1800-3500 mm anuales), siendo muy preocupante que el 65% de la distribución potencial de *D. calderonii* se encuentra en zonas clasificadas como de vegetación escasa o suelo desnudo debido a procesos de deforestación, lo que ha reducido y fragmentado significativamente su distribución potencial. Esta situación es particularmente preocupante dado que las especies con distribución restringida son más sensibles a la pérdida de sus poblaciones naturales (Mahatara et al., 2021; Gómez-Díaz et al., 2024).

Los análisis de transferencia al pasado mostraron que la distribución se ha mantenido similar entre el presente y el holoceno medio, pero se desplazó hacia el sur durante el último máximo glacial, sugiriendo que los cambios climáticos del Cuaternario han influido en el patrón de distribución actual de la especie. Además, la comparación entre las poblaciones mexicanas y centroamericanas mostró valores ambientales relativamente bajos en las pruebas de similitud de nicho, aunque no significativos estadísticamente. Esta baja similitud sugiere que el aislamiento geográfico actual puede representar una etapa de diferenciación primaria que podría conducir a una divergencia en las tolerancias fisiológicas y ecológicas.

El análisis demográfico basado en modelos matriciales de proyección reveló que la tasa de crecimiento poblacional fue positiva ($\lambda > 1$) en todos los escenarios, indicando una población estable o en crecimiento bajo las condiciones actuales. Sin embargo, la variabilidad de los valores de λ entre matrices anuales evidenció la sensibilidad del crecimiento de la poblacional a los cambios en las tasas de fecundidad. El análisis de elasticidad mostró que la supervivencia de adultos II y juveniles I presentaron los valores más elevados, destacando su papel fundamental en el mantenimiento de la estabilidad poblacional. Este hallazgo concuerda con otros estudios sobre especies leñosas longevas, donde los procesos de supervivencia tienden a dominar la contribución a λ (Golubov et al., 1999; Zuidema & Zagt, 2000; Franco & Silvertown, 2004; Jiménez-Lobato & Valverde, 2006; Portela et al., 2021). A pesar de los desafíos impuestos por la fragmentación del hábitat, *D. calderonii* muestra cierta resiliencia, como lo demuestra su capacidad para mantener tasas de crecimiento positivas en hábitats fragmentados. Sin embargo, los efectos a largo plazo de la fragmentación, junto con otros peligros como la tala selectiva y el cambio de uso del suelo, siguen siendo motivo de preocupación para la supervivencia de la especie (Maschinski et al., 1997; Valverde et al., 2004; Hernández-Apolinar et al., 2006; Jenkins et al., 2012; Cervantes-Maldonado, 2016; Lindell et al., 2022).

D. calderonii presenta una marcada estacionalidad climática que influye significativamente en su fenología. El brote de hojas al final de la estación seca e inicio de las lluvias constituye un rasgo

adaptativo compartido con otras especies de bosques secos neotropicales (Justiniano & Fredericksen, 2000; Borchert et al., 2002; Nogueira et al., 2013). La fenofase vegetativa mostró correlación positiva con la precipitación y humedad ambiental, representando una adaptación para minimizar el estrés hídrico (Alvarez-Añorve et al., 2012; Nogueira et al., 2013). La floración sincronizada en la estación seca, previo al inicio de las lluvias, es un rasgo adaptativo que optimiza la polinización y minimiza la interferencia con la brotación foliar (Vílchez & Rocha, 2004; Ochoa-Gaona et al., 2008; Nogueira et al., 2013; Meyrat, 2017; Martínez-Peralta et al., 2022). La floración masiva y breve sugiere una estrategia de sincronía intraespecífica para maximizar la atracción de polinizadores (Augspurger, 1981), aunque solo un bajo porcentaje de individuos floreció, patrón documentado en otras dalbergias (Knoblauch, 2001), que podría reflejar compensaciones energéticas entre reproducción y crecimiento vegetativo (Reznick, 1985; Jönsson, 2000). La fructificación exhibe un patrón marcado, con desarrollo de frutos inmaduros durante la estación lluviosa y maduración hacia el final de este período. La maduración alcanzó su máximo en diciembre (transición lluvia-sequía), un sincronismo que podría optimizar el secado y favorecer la dispersión al reducir la competencia con la vegetación densa (Poschlod et al., 2005; Novaes et al., 2010; Morellato et al., 2016).

La población de *D. calderonii* exhibe una estructura diamétrica típica de poblaciones en crecimiento, caracterizada por mayor proporción de individuos en clases diamétricas de plántulas y juveniles (Gómez et al., 2018; Akash et al., 2020; Nnunu & Washa, 2023). Este comportamiento indica resiliencia de la especie a las perturbaciones y es un indicativo favorable para su conservación. La densidad de la madera fue elevada, incluso superior a la registrada para otras dalbergias (de Oliveira et al., 2019; Nogueira et al., 2021), y se observó una relación alométrica significativa entre DAP y altura, patrón asociado a especies con alta demanda de recursos lumínicos que ocupan estratos superiores del dosel (Thomas, 1996; Loehle, 2000; Bohlman & O'Brien, 2006; Báez-Hernández et al., 2016). Considerando que especies del género *Dalbergia* presentan elevada densidad de biomasa y por tanto un alto potencial de secuestro de carbono (Joshi et al., 2013; Chopra et al., 2023), se infiere

que las poblaciones de *D. calderonii* en zonas fragmentadas podrían desempeñar un papel relevante en el secuestro de carbono, tanto mediante incremento de biomasa aérea como a través de la acumulación de carbono edáfico derivado de la hojarasca.

Los resultados obtenidos enfatizan la necesidad de implementar estrategias de conservación integrales para *D. calderonii*, enfocadas en la protección de las categorías de tamaño más importantes demográficamente, restringir la tala en adultos y efectuar planes de reintroducción considerando sus áreas idóneas. El seguimiento demográfico a largo plazo es esencial para mejorar la fiabilidad de las proyecciones poblacionales y establecer estrategias de gestión adaptativas. La investigación futura debería abordar los efectos del cambio climático y el impacto de la tala selectiva en las poblaciones de *D. calderonii*. Una comprensión exhaustiva de cómo estos factores afectan las tasas vitales es imprescindible para predecir la respuesta de la especie a las condiciones ambientales futuras y desarrollar estrategias de conservación eficaces, particularmente considerando su distribución restringida y la alta fragmentación de su hábitat natural.

Conclusiones generales

Los resultados del estudio revelan que la distribución potencial de *D. calderonii* está determinada principalmente por la precipitación del mes más seco (Bio 14), lo que concuerda con su asociación a bosques caducifolios. El modelo de distribución de especies (SDM) identificó dos áreas idóneas separadas geográficamente, cuya disyunción podría explicarse por las mayores precipitaciones en la región intermedia, fuera del rango característico de la selva seca. Las proyecciones al pasado sugieren un desplazamiento histórico hacia el sur en la región pacífica de Nicaragua, la cual podría funcionar como un refugio climático. Además, se evidenciaron diferencias ambientales entre las poblaciones de México y Centroamérica, lo que refuerza la existencia de un nicho ecológico diferenciado.

A pesar de que el 65% de la distribución potencial de la especie se encuentra en zonas deforestadas, el análisis demográfico indica que la población estudiada se encuentra estable o en crecimiento ($\lambda > 1$), aunque sensible a variaciones en la fecundidad. La elasticidad destacó la importancia de los adultos II (AII) y juveniles I (JI) en la estabilidad de la población, lo que subraya su papel clave en la resiliencia de la especie ante la fragmentación del hábitat. En cuanto a la fenología, la fenofase vegetativa mostró una relación positiva con las lluvias, mientras que la floración se concentró en la estación seca, un patrón que probablemente favorezca la polinización. Sin embargo, no todos los individuos florecieron, lo que sugiere una posible alternancia reproductiva, rasgo compartido con otras especies de *Dalbergia*. La fructificación presentó un marcado sincronismo, con frutos inmaduros desarrollándose en la estación lluviosa y madurando hacia la estación seca. La aborción de frutos, también reportada en *D. retusa* y *D. miscolobium*, podría deberse a mecanismos de autoincompatibilidad o estrategias para evitar la endogamia, aspectos que ameritan mayor investigación.

Estos hallazgos resaltan la adaptabilidad de *D. calderonii* a condiciones ambientales cambiantes, aunque su conservación requiere atención prioritaria dada la pérdida de hábitat, tala selectiva y aumento de la frontera agrícola.

Recomendaciones

Los resultados evidencian la notable adaptabilidad de *D. calderonii* a condiciones ambientales dinámicas, lo que sugiere cierta resiliencia frente a perturbaciones. Sin embargo, su conservación demanda intervenciones urgentes debido a amenazas críticas como: (1) la pérdida acelerada de hábitat, (2) la tala selectiva impulsada por el mercado internacional de maderas preciosas, y (3) la expansión de la frontera agrícola, que fragmenta sus poblaciones.

Para mitigar estos impactos, se proponen las siguientes estrategias basadas en evidencia:

1. Restauración ecológica con enfoque funcional:

- ❖ Implementar corredores biológicos que conecten los fragmentos
- ❖ Promover sistemas agroforestales que integren *D. calderonii* con cultivos de alto valor económico (ej. café bajo sombra o cacao), asegurando la diversificación de ingresos para comunidades locales y la recuperación de servicios ecosistémicos.

2. Protección legal de hábitats críticos:

- ❖ Incorporar fragmentos en propiedades privadas al Sistema Nacional de Áreas Protegidas mediante figuras como Reservas Naturales Privadas o Áreas de Conservación Regional, con incentivos fiscales para los propietarios.

3. Manejo adaptativo basado en demografía:

- ❖ Diseñar programas de monitoreo comunitario enfocados en las etapas más sensibles del ciclo vital (Juveniles I y Adultos II), cuyas elasticidades demográficas mostraron mayor impacto en la tasa de crecimiento poblacional (λ). Esto podría incluir: 1. Censos periódicos de estructura poblacional. 2. Protección activa contra la tala selectiva de individuos reproductivos.

4. Investigación participativa en fenología y reproducción:

- ❖ Capacitar a comunidades locales en el registro de fenofases reproductivas (floración/fructificación), vinculando estos datos con variables climáticas para predecir respuestas al cambio global.
- ❖ Evaluar experimentalmente las causas del aborto de frutos (ej. autoincompatibilidad, estrés hídrico) mediante estudios de polinización controlada y análisis de viabilidad de semillas.

Perspectiva a largo plazo:

La viabilidad de *D. calderonii* dependerá de integrar estos enfoques en políticas públicas que reconcilien conservación y desarrollo rural. Es prioritario escalar las acciones piloto a nivel regional, especialmente en refugios climáticos identificados, donde la especie podría persistir bajo escenarios de cambio climático.

Referencias

- Acevedo, P., Jiménez-Valverde, A., Lobo, J. M., & Real, R. (2012). Delimiting the geographical background in species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 39(8), 1383–1390. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02713.x>
- Ackerly, D. D., & Cornwell, W. K. (2007). A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10(2), 135–145. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.01006.x>
- Adjonou, K., Abotsi, K. E., Segla, K. N., Rabiou, H., Houetchegnon, T., Sourou, K. N. B., Johnson, B. N., Ouinsavi, C. A. I. N., Kokutse, A. D., Mahamane, A., & Kokou, K. (2020). Vulnerability of African rosewood (*Pterocarpus erinaceus*, Fabaceae) natural stands to climate change and implications for silviculture in west Africa. *Heliyon*, 6(6). <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e04031>
- Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., & Aizen, M. A. (2006). Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, 9(8), 968–980. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x>
- Aizen, M. A., Ashworth, L., & Galetto, L. (2002). Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? *Journal of Vegetation Science*, 13(6), 885–892. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02118.x>
- Akash, S., Zakir, Mohd., & Bhandari, B. S. (2020). Species diversity, forest structure and regeneration potential of shisha, (*Dalbergia sissoo*) Forests in Rajaji Tiger Reserve, Uttarakhand, India. *ENVIS Bulletin HIMALAYAN ECOLOGY*, 28, 14–17.
- Alvarez-Añorve, M. Y., Quesada, M., Arturo Sánchez-Azofeifa, G., Avila-Cabadilla, L. D., & Gamon, J. A. (2012). Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany*, 99(5), 816–826. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100200>
- Anaya, J., & Valencia, G. (2013). Fenología de ambientes tropicales en el marco de la teledetección. *International Review of Geographical Information Science and Technology*, 13–2, 195–211. <https://www.geofocus.org/index.php/geofocus/article/view/294>
- Anderson, R. P., & Raza, A. (2010). The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: Preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, 37(7), 1378–1393. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02290.x>
- Antonovics, J., McKane, A. J., & Newman, T. J. (2006). Spatiotemporal dynamics in marginal populations. *The American Naturalist*, 167(1), 16–27. <https://doi.org/10.1086/498539>
- Ashcroft, M. B., French, K. O., & Chisholm, L. A. (2011). An evaluation of environmental factors affecting species distributions. *Ecological Modelling*, 222(3), 524–531. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.10.003>
- Augsburger, C. K. (1981). Reproductive synchrony of a tropical shrub: Experimental studies on effects of pollinators and seed predators in *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology*, 62(3), 775–788. <https://doi.org/10.2307/1937745>

- Austin, M. P. (2002). Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157(2–3), 101–118. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00205-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00205-3)
- Baer, K. C., & Maron, J. L. (2019). Declining demographic performance and dispersal limitation influence the geographic distribution of the perennial forb *Astragalus utahensis* (Fabaceae). *Journal of Ecology*, 107(3), 1250–1262. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13086>
- Báez-Hernández, A., Herrera-Meza, G., Vázquez-Torres, M., Aquino-Bolaños, E. N., & Martínez, A. J. (2016). Relaciones alométricas de 19 especies de árboles de la selva alta perennifolia. *Botanical Sciences*, 94(2), 209–220. <https://doi.org/10.17129/botsci.252>
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., Soberón, J., & Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11), 1810–1819. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>
- Benton, T. G., & Grant, A. (1999). Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(12), 467–471.
- Bierzychudek, P. (1982). The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs*, 52(4), 335–351. <https://doi.org/10.2307/2937350>
- Bohlman, S., & O'Brien, S. (2006). Allometry, adult stature and regeneration requirement of 65 tree species on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 22(2), 123–136. <https://doi.org/10.1017/S0266467405003019>
- Bonaccorso, E., Koch, I., & Peterson, A. T. (2006). Pleistocene fragmentation of Amazon species' ranges. *Diversity and Distributions*, 12(2), 157–164. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00212.x>
- Booth, T. H. (2022). Checking bioclimatic variables that combine temperature and precipitation data before their use in species distribution models. *Austral Ecology*, 47(7), 1506–1514. <https://doi.org/10.1111/aec.13234>
- Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 75(5), 1437–1449. <https://doi.org/10.2307/1937467>
- Borchert, R., Rivera, G., & Hagnauer, W. (2002). Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica*, 34(1), 27–39. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00239.x>
- Bradie, J., & Leung, B. (2017). A quantitative synthesis of the importance of variables used in MaxEnt species distribution models. *Journal of Biogeography*, 44(6), 1344–1361. <https://doi.org/10.1111/jbi.12894>
- Braunisch, V., Coppes, J., Arlettaz, R., Suchant, R., Schmid, H., & Bollmann, K. (2013). Selecting from correlated climate variables: a major source of uncertainty for predicting species distributions under climate change. *Ecography*, 36(9), 971–983. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00138.x>
- Brodie, S. J., Thorson, J. T., Carroll, G., Hazen, E. L., Bograd, S., Haltuch, M. A., Holsman, K. K., Kotwicki, S., Samhour, J. F., Willis-Norton, E., & Selden, R. L. (2020). Trade-offs in covariate

- selection for species distribution models: a methodological comparison. *Ecography*, 43(1), 11–24. <https://doi.org/10.1111/ecog.04707>
- Burgman, M. A., Ferson, S., & Akcakaya, H. R. (1993). *Risk assessment in conservation biology* (1st ed., Vol. 12). Springer Dordrecht.
- Camino, R. de, & Morales, J. P. (2013). Las plantaciones de teca en América Latina: Mitos y realidades. In *Serie técnica / CATIE* (Issue May).
- Caswell, H. (2001). Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. In *Inc., Sunderland, MA* (Second edition). Sinauer Associates.
- Caswell, H., & Trevisan, M. C. (1994). Sensitivity analysis of periodic matrix models. *Ecology*, 75(5), 1299–1303.
- Cervantes, A., Linares, J., & Quintero, E. (2019). An updated checklist of the Mexican species of Dalbergia (Leguminosae) to aid in its conservation efforts. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2528>
- Cervantes-Maldonado, A. (2016). Conservación del granadillo en México, una carrera contra el tiempo. *CONABIO-Biodiversitas*, 6–11. <http://bioteca.biodiversidad.gob.mx/janium/Documentos/12765.pdf>
- Chopra, N., Tewari, L. M., Tewari, A., Wani, Z. A., Asgher, M., Pant, S., Siddiqui, S., & Siddiqua, A. (2023). Estimation of biomass and carbon sequestration potential of Dalbergia latifolia Roxb. and Melia composita Willd. plantations in the Tarai region (India). *Forests*, 14(3). <https://doi.org/10.3390/f14030646>
- CITES. (2013). *CoP16 Prop. 62. Examen de las propuestas de enmienda a los apéndices I Y II*. <https://cites.org/sites/default/files/eng/cop/16/prop/E-CoP16-Prop-62.pdf>
- CITES. (2024). *Apéndices I, II y III*. <https://cites.org/esp/app/appendices.php>
- Cobos, M. E., Peterson, A. Townsend., Osorio-Olvera, Luis., & Jiménez-García, Daniel. (2019). An exhaustive analysis of heuristic methods for variable selection in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Informatics*, 53(July), 100983. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2019.100983>
- Cochran, M. E., & Ellner, S. (1992). Simple Methods for Calculating Age-Based Life History Parameters for Stage-Structured Populations. *Ecological Monographs*, 62(3), 345–364. <https://doi.org/10.2307/2937115>
- Collevatti, R. G., Terribile, L. C., Lima-Ribeiro, M. S., Nabout, C. J., Oliveira, G., Rangel, T. F., Rabelo, S. G., & Diniz-Filho, J. A. F. (2012). A coupled phylogeographical and species distribution modelling approach recovers the demographical history of a Neotropical seasonally dry forest tree species. *Molecular Ecology*, 21, 5845–5863. <https://doi.org/10.1111/mec.12071>
- Colwell, R. K., & Rangel, T. F. (2009). Hutchinson’s duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(supplement_2), 19651–19658. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901650106>
- Cortés-Flores, J., Cornejo-Tenorio, G., Urrea-Galeano, L. A., Andresen, E., González-Rodríguez, A., & Ibarra-Manríquez, G. (2019). Phylogeny, fruit traits, and ecological correlates of fruiting

- phenology in a Neotropical dry forest. *Oecologia*, 189(1), 159–169. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4295-z>
- Crone, E. E., Menges, E. S., Ellis, M. M., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., Kaye, T. N., Knight, T. M., Lesica, P., Morris, W. F., Oostermeijer, G., Quintana-Ascencio, P. F., Stanley, A., Ticktin, T., Valverde, T., & Williams, J. L. (2011). How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters*, 14(1), 1–8. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01540.x>
- Damman, H., & Cain, M. L. (1998). Population growth and viability analyses of the clonal woodland herb, *Asarum canadense*. *Journal of Ecology*, 86(1), 13–26. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00242.x>
- De Bello, F., Vandewalle, M., Reitalu, T., Lepš, J., Prentice, H. C., Lavorel, S., & Sykes, M. T. (2013). Evidence for scale- and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*, 101(5), 1237–1244. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12139>
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J., & Caswell, H. (1986). Elasticity: The relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, 67(5), 1427–1431. <https://doi.org/10.2307/1938700>
- de Mello, L. M., Lemos, R., Marques, A., & Stefenon, V. M. (2019). Ancient and current distributions of *Erythrina crista-galli* L. (Fabaceae) in South America. *Floresta e Ambiente*, 26(2). <https://doi.org/10.1590/2179-8087.114417>
- de Oliveira, H. G., Coutinho Sousa, M. V., Silva, L. D. S., Ferraz Filho, A. C., & Ribeiro, A. (2019). Propriedades energéticas da madeira e casca de *Dalbergia cearensis* Ducke. *AGROPECUÁRIA CIENTÍFICA NO SEMIÁRIDO*, 15(3), 232. <https://doi.org/10.30969/acsa.v15i3.1188>
- De Winter, J. C. F., Gosling, S. D., & Potter, J. (2016). Comparing the Pearson and Spearman correlation coefficients across distributions and sample sizes: A tutorial using simulations and empirical data. *Psychological Methods*, 21(3), 273.
- Díaz-Gallegos, J. R., Mas, J.-F., & Velázquez, A. (2010). Trends of tropical deforestation in Southeast Mexico. *Singapore Journal of Tropical Geography*, 31(2), 180–196. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9493.2010.00396.x>
- Díaz-Gómez, V., & Huerta-Crespo, J. (1986). Utilización de las maderas tropicales en México. *Revista de Ciencia Forestal*, 11, 127–145.
- Díaz-Vallejo, M., Peña-Peniche, A., Mota-Vargas, C., Piña-Torres, J., Valencia-Rodríguez, D., Rangel-Rivera, C. E., Gaviria-Hernández, J., & Rojas-Soto, O. (2024). Analyses of the variable selection using correlation methods: An approach to the importance of statistical inferences in the modelling process. *Ecological Modelling*, 498, 110893. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2024.110893>
- Dirzo, R., & García, M. C. (1992). Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology*, 6(1), 84–90. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.610084.x>
- Doak, D. F., Waddle, E., Langendorf, R. E., Louthan, A. M., Isabelle Chardon, N., Dibner, R. R., Keinath, D. A., Lombardi, E., Steenbock, C., Shriver, R. K., Linares, C., Begoña Garcia, M., Funk, W. C., Fitzpatrick, S. W., Morris, W. F., & Peterson, M. L. (2021). A critical comparison

- of integral projection and matrix projection models for demographic analysis. *Ecological Monographs*, 91(2). <https://doi.org/10.1002/ecm.1447>
- Dormann, C. F. (2007). Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Global Ecology and Biogeography*, 16(2), 129–138. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00279.x>
- Dubuis, A., Pottier, J., Rion, V., Pellissier, L., Theurillat, J. P., & Guisan, A. (2011). Predicting spatial patterns of plant species richness: A comparison of direct macroecological and species stacking modelling approaches. *Diversity and Distributions*, 17(6), 1122–1131. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00792.x>
- Ehrlén, J., Syrjänen, K., Leimu, R., Garcia, M. B., & Lehtilä, K. (2005). Land use and population growth of *Primula veris*: An experimental demographic approach. *Journal of Applied Ecology*, 42(2), 317–326. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01015.x>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Ellner, S. P., & Rees, M. (2006). Integral projection models for species with complex demography. *American Naturalist*, 167(3), 410–428. <https://doi.org/10.1086/499438>
- Elzinga, J. A., Atlan, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A. E., & Bernasconi, G. (2007). Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(8), 432–439. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.05.006>
- Eriksson, O. (1994). Stochastic population dynamics of clonal plants: Numerical experiments with ramet and genet models. *Ecological Research*, 9(3), 257–268. <https://doi.org/10.1007/BF02348412>
- Fang, Y., Zhang, X., Wei, H., Wang, D., Chen, R., Wang, L., & Gu, W. (2021). Predicting the invasive trend of exotic plants in China based on the ensemble model under climate change: A case for three invasive plants of Asteraceae. *Science of the Total Environment*, 756(xxxx), 143841. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.143841>
- Fragrière, Y., Bétrisey, S., Cardinaux, L., Stoffel, M., & Kozłowski, G. (2015). Fighting their last stand? A global analysis of the distribution and conservation status of gymnosperms. *Journal of Biogeography*, 42(5), 809–820. <https://doi.org/10.1111/jbi.12480>
- Franco, M., & Silvertown, J. (2004). A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology*, 85(2), 531–538. <https://doi.org/10.1890/02-0651>
- Golubov, J., Del Carmen Mandujano, M., Franco, M., Montaña, C., Eguiarte, L. E., & Lopez-Portillo, J. (1999). Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology*, 87(6), 955–962. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00420.x>
- Gómez, J. L., López, D., & Sánchez, J. A. (2018). Habitat and population structure of the endangered tree *Vachellia belairioides* (Fabaceae): implications for its conservation. *Acta Botánica Cubana*, 217(1), 75–84.

- Gómez-Díaz, J. A., Carvajal-Hernández, C. I., & Dáttilo, W. (2024). Past, present and future in the geographical distribution of Mexican Tepezmaite cycads: Genus *Ceratozamia*. *PLoS ONE*, 19(2 February). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0284007>
- Gong, X., Chen, Y., Wang, T., Jiang, X., Hu, X., & Feng, J. (2020). Double-edged effects of climate change on plant invasions: Ecological niche modeling global distributions of two invasive alien plants. *Science of the Total Environment*, 740, 139933. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139933>
- Govaerts, R. (2024). *World checklist of vascular plants (WCVP)*. Royal Botanic Gardens, Kew. Checklist Dataset. <https://doi.org/https://doi.org/10.15468/6h8ucr>
- Gual-Díaz, M., & Rendón-Correa, A. (2014). *Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo*.
- Guridi, G. L. I., & García-López, Y. A. (1996). Las maderas en los instrumentos musicales de cuerda de Paracho, Michoacán, México. *Editorial Universitaria, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México*.
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., Melbourne, B. A., Nicholls, A. O., Orrock, J. L., Song, D. X., & Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Hamann, A. (2004). Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: Climatic factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology*, 92(1), 24–31. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00845.x>
- Hauke, J., & Kossowski, T. (2011). Comparison of values of Pearson's and Spearman's correlation coefficients on the same sets of data. *Quaestiones Geographicae*, 30(2), 87–93.
- Hernández-Apolinar, M., Valverde, T., & Purata, S. (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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.072>
- Herrera, C. M. (2009). *Multiplicity in unity: plant subindividual variation and interactions with animals*. University of Chicago Press.
- Hijmans, R. J., & Graham, C. H. (2006). The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology*, 12(12), 2272–2281. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01256.x>
- Hughes, R. F., Boone Kauffman, J., & Jaramillo, V. J. (2000). Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a humid tropical region of Mexico. *Ecological Applications*, 10(2), 515–527. [https://doi.org/https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0515:ESIODA\]2.0.CO;2](https://doi.org/https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0515:ESIODA]2.0.CO;2)
- Ibáñez, I., Katz, D. S. W., Peltier, D., Wolf, S. M., & Connor Barrie, B. T. (2014). Assessing the integrated effects of landscape fragmentation on plants and plant communities: The challenge

- of multiprocess-multiresponse dynamics. *Journal of Ecology*, 102(4), 882–895. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12223>
- Jacquemyn, H., Brys, R., & Neubert, M. G. (2005). Fire increases invasive spread of *Molinia caerulea* mainly through changes in demographic parameters. *Ecological Applications*, 15(6), 2097–2108. <https://doi.org/10.1890/04-1762>
- Janzen, D. H. (1967). Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21(3), 620. <https://doi.org/10.2307/2406621>
- Jenkins, Anna., Bridgland, Neil., Hembry, Rachel., Malessa, Ulrich., Hewitt, James., & Keong, C. Hin. (2012). Precious woods: Exploitation of the finest timber. In *Chatham House Workshop: Tackling the trade in illegal precious wood. 23-24 April 2012. Background Paper 1* (Issue April).
- Jia, T., Qi, Y., Zhao, H., Xian, X., Li, J., Huang, H., Yu, W., & Liu, W. X. (2023). Estimation of climate-induced increased risk of *Centaurea solstitialis* L. invasion in China: An integrated study based on biomod2. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11(February), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1113474>
- Jiménez-Lobato, V., & Valverde, T. (2006). Population dynamics of the shrub *Acacia bilimekii* in a semi-desert region in central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 65(1), 29–45. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.07.002>
- Jongejans, E., & De Kroon, H. (2005). Space versus time variation in the population dynamics of three co-occurring perennial herbs. *Journal of Ecology*, 93(4), 681–692. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01003.x>
- Jönsson, K. I. (2000). Life history consequences of fixed costs of reproduction. *Ecoscience*, 7(4), 423–427. <https://doi.org/10.1080/11956860.2000.11682612>
- Joshi, N. R., Tewari, A., & Singh, V. (2013). Eucalyptus hybrid in Terai Central Himalaya. In *India. American Journal of Research Communication* (Vol. 1, Issue 4). www.usa-journals.com
- Justiniano, M. J., & Fredericksen, T. S. (2000). Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica*, 32(2), 276–281. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00470.x>
- Kaye, T. N., & Pyke, D. A. (2003). The effect of stochastic technique on estimates of population viability from transition matrix models. *Ecology*, 84(6), 1464–1476. [https://doi.org/https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1464:TEOSTO\]2.0.CO;2](https://doi.org/https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1464:TEOSTO]2.0.CO;2)
- Klitgaard, B. B., & Lavin, M. (2005). Tribe Dalbergieae sens. lat. *Legumes of the World*, 307–335.
- Knoblauch, B. (2001). *Estudio ecológico, silvícola y de utilización del granadillo (Dalbergia tucurensis J.D. Smith) en bosques latifoliados de Honduras*. <https://bdigital.zamorano.edu/handle/11036/1506>
- Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., Vasconcelos, H. L., Bruna, E. M., Didham, R. K., Stouffer, P. C., Gascon, C., Bierregaard, R. O., Laurance, S. G., & Sampaio, E. (2002). Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. In *Conservation Biology* (Vol. 16, Issue 3, pp. 605–618). <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01025.x>
- Lefkovich, L. P. (1965). The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 21(1), 1. <https://doi.org/10.2307/2528348>

- Lesica, P., & Shelly, J. S. (1995). Effects of reproductive mode on demography and life history in *Arabis fecunda* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 82(6), 752–762. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb15687.x>
- Leslie, P. H. (1945). On the Use of Matrices in certain population mathematic. *Biometrika*, 33(3), 183. <https://doi.org/10.2307/2332297>
- Lewis, G. P., Schrire, B., Mackinder, B., & Lock, M. (2005). *Legumes of the World* (Vol. 577). Royal Botanic Gardens, Kew.
- Linares, J., & Martínez-Salas, E. (2020). *Dalbergia calderonii*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2020: e.T145395156A145919385. <https://doi.org/https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-1.RLTS.T145395156A145919385.en>
- Linares, J., & Sousa, S. M. (2007). Nuevas especies de *Dalbergia* (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae) en México y Centroamérica. *Ceiba*, 48(1–2), 61–82. <https://doi.org/10.5377/ceiba.v48i1-2.439>
- Lindell, T., Ehrlén, J., & Dahlgren, J. P. (2022). Weather-driven demography and population dynamics of an endemic perennial plant during a 34-year period. *Journal of Ecology*, 110(3), 582–592. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13821>
- Loehle, C. (2000). Strategy space and the disturbance spectrum: A life-history model for tree species coexistence. *American Naturalist*, 156(1), 14–33. <https://doi.org/10.1086/303369>
- Lowe, A. J., Boshier, D., Ward, M., Bacles, C. F. E., & Navarro, C. (2005). Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity*, 95(4), 255–273. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800725>
- Luna, S., Peña-Peniche, A., & Mendoza-Alfaro, R. (2024). Species distribution model accuracy is strongly influenced by the choice of calibration area. *Biodiversity Informatics*, 18, 43. <https://doi.org/10.17161/bi.v18i.22655>
- Maass, J. M. (1995). Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. *Seasonally Dry Tropical Forests*, 399–422.
- Mahatara, D., Acharya, A. K., Dhakal, B. P., Sharma, D. K., Ulak, S., & Paudel, P. (2021). Maxent modelling for habitat suitability of vulnerable tree *Dalbergia latifolia* in nepal. *Silva Fennica*, 55(4), 0–17. <https://doi.org/10.14214/sf.10441>
- Mandujano, M. C., Montana, C., Franco, M., Golubov, J., & Flores-Martinez, A. (2001). Integration of Demographic Annual Variability in a Clonal Desert Cactus. *Ecology*, 82(2), 344. <https://doi.org/10.2307/2679864>
- Mantovani, M., Ruschel, A. R., Reis, M. S. dos, Puchalski, Â., & Nodari, R. O. (2003). Fenologia reprodutiva de espécies arbóreas em uma formação secundária da floresta Atlântica. *Revista Árvore*, 27(4), 451–458. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622003000400005>
- Martínez-Peralta, C., Gonzaga-Segura, J. A., & Arroyo-Cosultchi, G. (2022). Floral biology of two woody species of *Dalbergia* at high risk of timber extraction. *Revista Brasileira de Botânica*, 45(2), 743–753. <https://doi.org/10.1007/s40415-022-00787-3>

- Martins, T. G. V., Reis, G. G., Reis, M. G. F., Telles, L. A. A., Lage, M. R., Mendes, G. G. C., Pinto, D. L., Castro, N. L. M., Lorenzon, A. S., Silva, R. S., & Gonz  les, D. G. E. (2020). Potential planting areas for native tree species in minas gerais state, Brazil, based on environmental variables and wood demand. *Ecological Modelling*, 432. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109211>
- Maschinski, J., Frye, R., & Rutman, S. (1997). Demography and population viability of an endangered plant species before and after protection from trampling. *Conservation Biology*, 11(4), 990–999. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.96159.x>
- Mendoza, I. (2020). Estad  stica circular aplicada a la ecolog  a. *Ecosistemas*, 29(2). <https://doi.org/10.7818/ECOS.1995>
- Meyer, C. B., & Thuiller, W. (2006). Accuracy of resource selection functions across spatial scales. *Diversity and Distributions*, 12(3), 288–297. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00241.x>
- Meyrat, A. K. (2017). *Biolog  a y Silvicultura de las especies de Dalbergia en Am  rica Central*.
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., & Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33(3), 491–505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>
- Moloney, K. A. (1988). Fine-scale spatial and temporal variation in the demography of a perennial bunchgrass. *Ecology*, 69(5), 1588–1598. <https://doi.org/10.2307/1941656>
- Morellato, L. P. C., Alberti, L. F., & Hudson, I. L. (2010). Applications of Circular Statistics in Plant Phenology: a Case Studies Approach. In I. L. Hudson & M. R. Keatley (Eds.), *Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis* (pp. 339–359). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2_16
- Morellato, L. P. C., Alberton, B., Alvarado, S. T., Borges, B., Buisson, E., Camargo, M. G. G., Cancian, L. F., Carstensen, D. W., Escobar, D. F. E., Leite, P. T. P., Mendoza, I., Rocha, N. M. W. B., Soares, N. C., Silva, T. S. F., Staggemeier, V. G., Streher, A. S., Vargas, B. C., & Peres, C. A. (2016). Linking plant phenology to conservation biology. In *Biological Conservation* (Vol. 195, pp. 60–72). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.033>
- Mota-Vargas, C., Encarnacion, A., Ortega-Andrade, H. M., Prieto, D., Pe  a, A., & Rojas-Soto, O. R. (2019). Una breve introducci  n a los modelos de nicho ecol  gico. *La Biodiversidad En Un Mundo Cambiante: Fundamentos Te  ricos y Metodol  gicos Para Su Estudio*, February 2020, 39–63.
- Mota-Vargas, C., & Rojas-Soto, O. R. (2012). The importance of defining the geographic distribution of species for conservation: The case of the Bearded Wood-Partridge. *Journal for Nature Conservation*, 20(1), 10–17. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2011.07.002>
- Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 17, December, 67–88. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.000435>
- Nakaoka, M. (1996). Dynamics of age- and size-structured populations in fluctuating environments: Applications of stochastic matrix models to natural populations. *Population Ecology*, 38(2), 141–152. <https://doi.org/10.1007/BF02515722>

- Nault, A., & Gagnon, D. (1993). Ramet Demography of *Allium tricoccum*, A Spring Ephemeral, Perennial Forest Herb. *The Journal of Ecology*, 81(1), 101. <https://doi.org/10.2307/2261228>
- Nnunu, S. I., & Washa, B. W. (2023). Assesment of population structure, composition and diversity of *Dalbergia melanoxylon* in its dominated zone of Nachingwea District, Tanzania. *Journal of Research in Forestry, Wildlife and Environment*, 15(3), 10–18. <https://www.ajol.info/index.php/jrfwe/article/view/258433>
- Nogueira, F. C. B., Dobe, E. K., Silva Filho, J. B., & Rodrigues, L. S. (2021). Allometric equations to estimate aboveground biomass of *Dalbergia cearensis* species in the Brazilian seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 484. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118920>
- Nogueira, F. C. B., Pacheco Filho, A. J. de S., Gallão, M. I., Bezerra, A. M. E., & Medeiros Filho, S. (2013). Fenologia de *Dalbergia cearensis* Ducke (Fabaceae) em um fragmento de floresta estacional, no semiárido do Nordeste, Brasil. *Revista Árvore*, 37(4), 657–667. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622013000400009>
- Novaes, R. M. L., De Lemos Filho, J. P., Ribeiro, R. A., & Lovato, Maria. B. (2010). Phylogeography of *Plathymenia reticulata* (Leguminosae) reveals patterns of recent range expansion towards northeastern Brazil and southern Cerrados in eastern tropical South America. *Molecular Ecology*, 19(5), 985–998. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04530.x>
- Ochoa-Gaona, S., Pérez Hernández, I., & De Jong, B. H. J. (2008). Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México. In *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN* (Vol. 56, Issue 2).
- Olmsted, I., & Alvarez-Buylla, E. R. (1995). Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications*, 5(2), 484–500.
- Olson, D. M., & Dinerstein, E. (2002). The global 200: Priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89(2), 199–224. <https://doi.org/10.2307/3298564>
- Oostermeijer, J. G. B., Brugman, M. L., Boer, E. R. De, & Nijs, H. C. M. Den. (1996). Temporal and Spatial Variation in the Demography of *Gentiana Pneumonanthe*, a Rare Perennial Herb. *The Journal of Ecology*, 84(2), 153. <https://doi.org/10.2307/2261351>
- Ortiz-Rodríguez, A. E., Ramírez-Barahona, S., González Hernández, D., & Lorea-Hernández, F. (2018). Past climatic fluctuations are associated with morphological differentiation in the cloud forest endemic tree *Ocotea psychotrioides* (Lauraceae). *Plant Systematics and Evolution*, 304(5), 607–617. <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1492-5>
- Owens, H. L., Campbell, L. P., Dornak, L. L., Saupe, E. E., Barve, N., Soberón, J., Ingenloff, K., Lira-Noriega, A., Hensz, C. M., Myers, C. E., & Peterson, A. T. (2013). Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling*, 263, 10–18. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.04.011>
- Paglia, A. P., Rezende, D. T. de, Koch, I., Kortz, A. R., & Donatti, C. (2012). Modelos de distribuição de espécies em estratégias para a conservação da biodiversidade e para Adaptação baseada em Ecossistemas frente a mudanças climáticas. *Natureza & Conservação*, 10(2), 231–234. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.031>

- Peterson, A. T., & Nakazawa, Y. (2008). Environmental data sets matter in ecological niche modelling: An example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography*, 17(1), 135–144. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00347.x>
- Peterson, A. T., & Soberón, J. (2012). Species distribution modeling and ecological niche modeling: Getting the Concepts Right. *Natureza e Conservacao*, 10(2), 102–107. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011). Ecological niches and geographic distributions. In *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3–4), 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Poorter, L., Bongers, F., van Rompaey, R. S. A. R., & de Klerk, M. (1996). Regeneration of canopy tree species at five sites in West African moist forest. *Forest Ecology and Management*, 84(1–3), 61–69. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(96\)03736-X](https://doi.org/10.1016/0378-1127(96)03736-X)
- Portela, R. de C. Q., Colmenares-Trejos, S. L., & de Mattos, E. A. (2021). Linking Plant Functional Traits to Demography in a Fragmented Landscape. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4(November), 1–14. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.717406>
- Poschlod, P., Tackenberg, O., & Bonn, S. (2005). Plant dispersal potential and its relation to species frequency and coexistence. *Vegetation Ecology*, 147–171.
- Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3(4), 349–361. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x>
- Raes, N., Roos, M. C., Slik, J. W. F., Van Loon, E. E., & Steege, H. Ter. (2009). Botanical richness and endemism patterns of Borneo derived from species distribution models. *Ecography*, 32(1), 180–192. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05800.x>
- Rahaingoson, F. R., Oyebanji, O., Stull, G. W., Zhang, R., & Yi, T. S. (2022). A Dated Phylogeny of the Pantropical Genus *Dalbergia* L.f. (Leguminosae: Papilionoideae) and Its Implications for Historical Biogeography. *Agronomy*, 12(7). <https://doi.org/10.3390/agronomy12071612>
- Rees, M., & Ellner, S. P. (2009). Integral projection models for populations in temporally varying environments. *Ecological Monographs*, 79(4), 575–594. <https://doi.org/10.1890/08-1474.1>
- Reznick, D. (1985). Costs of Reproduction: An Evaluation of the Empirical Evidence. *Oikos*, 44(2), 257. <https://doi.org/10.2307/3544698>
- Ricker, M., Hernández, H. M., Sousa, M., & Ochoterena, H. (2013). Tree and tree-like species of Mexico: Asteraceae, Leguminosae, and Rubiaceae. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(2), 439–470. <https://doi.org/10.7550/rmb.32013>
- Rojas-Soto, O., Forero-Rodríguez, J. S., Galindo-Cruz, A., Mota-Vargas, C., Parra-Henao, K. D., Peña-Peniche, A., Piña-Torres, J., Rojas-Herrera, K., Sánchez-Rodríguez, J. D., Toro-Cardona, F. A., & Trinidad-Domínguez, C. D. (2024). Calibration areas in ecological niche and species distribution modelling: Unravelling approaches and concepts. *Journal of Biogeography*. <https://doi.org/10.1111/jbi.14834>

- Rosete-Vergés, F. A., Luis Pérez-Damián, J., Villalobos-Delgado, M., Navarro-Salas, E. N., Salinas-Chávez, E., & Remond-Noa, R. (2014). El avance de la deforestación en México 1976-2007. *Madera y Bosques*, 20(1), 21–35.
- Salguero-Gómez, R., & de Kroon, H. (2010). Matrix projection models meet variation in the real world. In *Journal of Ecology* (Vol. 98, Issue 2, pp. 250–254). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01635.x>
- Salguero-Gómez, R., & Plotkin, J. B. (2010). Matrix dimensions bias demographic inferences: Implications for comparative plant demography. *American Naturalist*, 176(6), 710–722. <https://doi.org/10.1086/657044>
- Sánchez-Azofeifa, G. A., & Portillo-Quintero, C. (2011). Extent and drivers of change of neotropical seasonally dry tropical forests. *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*, 45–57.
- Schemske, D. W., Husband, B. C., Ruckelshaus, M. H., Goodwillie, C., Parker, I. M., & Bishop, J. G. (1994). Evaluating Approaches to the Conservation of Rare and Endangered Plants. *Ecology*, 75(3), 584–606. <https://doi.org/10.2307/1941718>
- Schnase, J. L., & Carroll, M. L. (2022). Automatic variable selection in ecological niche modeling: A case study using Cassin's Sparrow (*Peucaea cassinii*). *PLOS ONE*, 17(1), e0257502. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0257502>
- Schwartz, M. D. (Ed.). (2003). *Phenology: an integrative environmental science* (Vol. 132). Kluwer Academic Publishers.
- Sieg, C. H., & King, R. M. (1995). Influence of Environmental Factors and Preliminary Demographic Analyses of a Threatened Orchid, *Platanthera praeclara*. *American Midland Naturalist*, 134(2), 307. <https://doi.org/10.2307/2426300>
- Sillero, N., Arenas-Castro, S., Enriquez-Urzelai, U., Vale, C. G., Sousa-Guedes, D., Martínez-Freiría, F., Real, R., & Barbosa, A. M. (2021). Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling. *Ecological Modelling*, 456(July). <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109671>
- Sillero, N., & Barbosa, A. M. (2021). Common mistakes in ecological niche models. *International Journal of Geographical Information Science*, 35(2), 213–226. <https://doi.org/10.1080/13658816.2020.1798968>
- Skellam, J. G. (1966). Seasonal periodicity in theoretical population ecology. *Proceedings of the 5th Berkeley Symposium on Mathematics, Statistics, and Probability*, 4, 179–205.
- Smith, M., Caswell, H., & Mettler-Cherry, P. (2005). Stochastic flood and precipitation regimes and the population dynamics of a threatened floodplain plant. *Ecological Applications*, 15(3), 1036–1052. <https://doi.org/10.1890/04-0434>
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10(12), 1115–1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>
- Soberón, J., Osorio-Olvera, L., & Peterson, T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(2), 437–441. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.011>

- Sousa, S. M., Ricker, M., & Hernández, H. M. (2001). Tree species of the family leguminosae in Mexico. *Harvard Papers in Botany*, 6(1), 339–365. <http://pbidi.unam.mx:8080/login?url=https://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=edsjsr&AN=edsjsr.41761658&lang=es&site=eds-live>
- Standley, P. C. (1922). Trees and shrubs of Mexico. In *US Nat. Herb* (Vol. 23, Issue 2).
- Svensson, B. M., Carlsson, B. A., Karlsson, P. S., & Nordell, K. O. (1993). Comparative Long-Term Demography of Three Species of Pinguicula. *The Journal of Ecology*, 81(4), 635. <https://doi.org/10.2307/2261662>
- Talora, D. C., & Morellato, P. C. (2000). Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 23(1). <https://doi.org/10.1590/S0100-84042000000100002>
- 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. <https://doi.org/10.2307/2445913>
- Ting, S., Hartley, S., & Burns, K. C. (2008). Global patterns in fruiting seasons. *Global Ecology and Biogeography*, 17(5), 648–657. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00408.x>
- Tracy, J. L., Trabucco, A., Lawing, A. M., Giermakowski, J. T., Tchakerian, M., Drus, G. M., & Coulson, R. N. (2018). Random subset feature selection for ecological niche models of wildfire activity in Western North America. *Ecological Modelling*, 383, 52–68. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.05.019>
- Treanor, N. B. (2015). *China's Hongmu Consumption Boom*. <https://www.forest-trends.org/publications/chinas-hongmu-consumption-boom/>
- Trejo, I. (2010). Las selvas secas del Pacífico mexicano. *Diversidad, Amenazas y Áreas Prioritarias Para La Conservación de Las Selvas Secas Del Pacífico de México*, 41–51.
- Trisurat, Y., Shrestha, R. P., & Alkemade, R. (2011). Land use, climate change and biodiversity modeling: Perspectives and applications. In *Land Use, Climate Change and Biodiversity Modeling: Perspectives and Applications* (Issue September 2014). <https://doi.org/10.4018/978-1-60960-619-0>
- Tuljapurkar, S. (1989). An uncertain life: Demography in random environments. *Theoretical Population Biology*, 35(3), 227–294. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(89\)90001-4](https://doi.org/10.1016/0040-5809(89)90001-4)
- Ureta, C., Martorell, C., Cuervo-Robayo, Á. P., Mandujano, M. C., & Martínez-Meyer, E. (2018). Inferring space from time: On the relationship between demography and environmental suitability in the desert plant *O. rastrera*. *PLoS ONE*, 13(8), 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0201543>
- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M., & Castillo, S. (2004). Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology (Formerly Vegetatio)*, 170(2), 167–184. <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000021662.78634.de>

- van Groenendael, J. M., & Slim, P. (1988). The Contrasting Dynamics of Two Populations of *Plantago Lanceolata* Classified by Age and Size. *The Journal of Ecology*, 76(2), 585. <https://doi.org/10.2307/2260614>
- Van Mantgem, P. J., & Stephenson, N. L. (2005). The accuracy of matrix population model projections for coniferous trees in the Sierra Nevada, California. *Journal of Ecology*, 93(4), 737–747. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01007.x>
- van Schaik, C. P., Terborgh, J. W., & Wright, S. J. (1993). The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 353–377. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.002033>
- Vílchez, B., & Rocha, O. (2004). Fenología y biología reproductiva del nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica, América Central. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 1(1), 47–60.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Waltari, E., Hijmans, R. J., Peterson, A. T., Nyári, Á. S., Perkins, S. L., & Guralnick, R. P. (2007). Locating Pleistocene Refugia: Comparing Phylogeographic and Ecological Niche Model Predictions. *PLoS ONE*, 2(7), e563. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000563>
- Watkinson, A. R., & Powell, J. C. (1997). The life history and population structure of *Cycas armstrongii* in monsoonal northern Australia. *Oecologia*, 111(3), 341–349. <https://doi.org/10.1007/s004420050244>
- Williams-Linera, G., & Meave, J. (2002). Patrones fenológicos. In R. M. Guariguata & G. H. Kattan (Eds.), *Ecología y conservación de bosques neotropicales* (pp. 591–624). Libro Universitario Regional.
- Wilson, M. C., Chen, X. Y., Corlett, R. T., Didham, R. K., Ding, P., Holt, R. D., Holyoak, M., Hu, G., Hughes, A. C., Jiang, L., Laurance, W. F., Liu, J., Pimm, S. L., Robinson, S. K., Russo, S. E., Si, X., Wilcove, D. S., Wu, J., & Yu, M. (2016). Habitat fragmentation and biodiversity conservation: key findings and future challenges. In *Landscape Ecology* (Vol. 31, Issue 2, pp. 219–227). Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0312-3>
- Winfield, K., Scott, M., & Graysn, C. (2016). Global status of *Dalbergia* and *Pterocarpus* rosewood producing species in trade. *Convention on International Trade in Endangered Species 17th Conference of Parties-Johannesburg*.
- Wright, S. J., & Calderón, O. (2018). Solar irradiance as the proximate cue for flowering in a tropical moist forest. *Biotropica*, 50(3), 374–383. <https://doi.org/10.1111/btp.12522>
- Zambrano, J., Garzon-Lopez, C. X., Yeager, L., Fortunel, C., Cordeiro, N. J., & Beckman, N. G. (2019). The effects of habitat loss and fragmentation on plant functional traits and functional diversity: what do we know so far? In *Oecologia* (Vol. 191, Issue 3, pp. 505–518). Springer Verlag. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04505-x>
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical analysis*. Pearson Education India.

- Zhu, A. L. (2020). China's rosewood boom: A cultural fix to capital overaccumulation. *Annals of the American Association of Geographers*, 110(1), 277–296. <https://doi.org/10.1080/24694452.2019.1613955>
- Zimmerman, J. K., Wright, S. J., Calderón, O., Pagan, M. A., & Paton, S. (2007). Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: The role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology*, 23(2), 231–251. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003890>
- Zuidema, P. A. (2000). *Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon* (Issue July). PROMAB Scientific Series 2.
- Zuidema, P. A., & Zagt, R. J. (2000). Using population matrices for long-lived species: a review of published models for 35 woody plants. In P. A. Zuidema (Ed.), *Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon* (pp. 159–181). PROMAB Bolivia.