

FUNCIONES DE DENSIDAD: UNA APLICACIÓN PARA DELIMITAR INTERVALOS ÓPTIMOS DE CLIMA Y FISIOGRAFÍA PARA ESPECIES FORESTALES

DENSITY FUNCTIONS: AN APPLICATION FOR DELIMITING OPTIMAL INTERVALS OF CLIMATE AND PHYSIOGRAPHY FOR FOREST SPECIES

Pablo Antúnez¹, Carmen Z. Quiñones-Pérez², Wenceslao Santiago-García¹, Mario E. Suárez-Mota^{1*}

¹División de Estudios de Postgrado-Instituto de Estudios Ambientales, Universidad de la Sierra Juárez, Avenida Universidad S/N, Ixtlán de Juárez, 68725, Oaxaca, México (suarezmota.mario@gmail.com). ²Instituto Tecnológico del Valle del Guadiana. Carretera Durango-México Km 22.5 Villa Montemorelos, 34371, Durango, México.

RESUMEN

El espacio que ocupa una especie en el sistema natural puede delimitarse por el medio físico-geográfico o por las condiciones ambientales que lo definen. El objetivo de este estudio fue delimitar intervalos climáticos en los que ocurre la tasa de presencia máxima de tres especies arbóreas (*Pinus pseudostrobus* Lindl (var. *Apulcensis*), *Pinus patula* Schl. et Cham y *Quercus macdougallii* Martínez) nativas de la Sierra Norte de Oaxaca, México, en función de nueve variables ambientales usando la función de densidad de Weibull y el modelo de Gauss de mezclas finitas. Para lo anterior, se usaron datos de 634 parcelas de 1000 m² las cuales se establecieron sistemáticamente en el área de estudio. Los resultados mostraron que la alta dispersión de dos de las especies estudiadas (ambas de pino) está relacionada con la precipitación media de abril a septiembre; en contraste, la escasa presencia de *Quercus macdougallii* (especie endémica) parece estar relacionada con los intervalos reducidos de la precipitación en el invierno y la altitud. Las dos funciones de densidad probadas permitieron definir los intervalos ambientales óptimos para cada especie. El modelo de mezclas finitas fue más flexible que la función de Weibull al identificar distribuciones bimodales, en particular para las dos especies de pino cuyo patrón de dispersión observado fue más heterogéneo que el de *Quercus*. Los resultados obtenidos podrían servir para priorizar áreas con fines de conservación y comercialización.

Palabras clave: Modelo de Gauss de mezclas finitas, función de Weibull, *Quercus macdougallii*, Sierra Norte de Oaxaca, bosque templado.

ABSTRACT

The space a species occupies in a natural system can be delimited by the physical-geographic medium or by the environmental conditions that define it. The objective of this study was to delimit climate intervals in which the maximum presence rate occurs of three tree species native to the Sierra Norte of Oaxaca, Mexico (*Pinus pseudostrobus* Lindl (var. *Apulcensis*), *Pinus patula* Schl. et Cham, and *Quercus macdougallii* Martínez), in function of nine environmental variables using the Weibull density function and the finite Gaussian mixture model. To this end, we used data from 634 plots measuring 1000 m², which were established systematically in the study area. The results showed that high dispersion of the two pines species is related to mean precipitation from April to September. In contrast, the scarce presence of *Quercus macdougallii*, an endemic species, seems to be related to the reduced intervals of winter precipitation and to altitude. The two density functions tested allowed definition of optimal environmental intervals for each species. The finite mixture model was more flexible than the Weibull function when identifying bimodal distributions, particularly for the two pines species, whose observed dispersion pattern was more heterogeneous than that of *Quercus*. The results obtained will serve to prioritize areas for purposes of conservation or commercialization.

Key words: Gaussian mixture model, Weibull function, *Quercus macdougallii*, Sierra Norte of Oaxaca, temperate forest.

INTRODUCTION

Several analytical tools were explored for studying distribution and abundance of live organisms, mainly statistical models or these in

* Autor responsable ❖ Author for correspondence.

Recibido: julio, 2017. Aprobado: enero, 2018.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 52: 1031-1042. 2018.

INTRODUCCIÓN

En el estudio de la distribución y abundancia de los organismos vivos se han explorado varias herramientas de análisis, principalmente modelos estadísticos, o estos en combinación con sistemas de información geográfica para caracterizar el hábitat de las especies (Austin, 1987; Segurado y Araujo, 2004; Elith *et al.*, 2006) o para evaluar la respuesta de una especie de interés en función del cambio de las variables ambientales que definen el nicho climático de las especies (Antúnez *et al.*, 2017a). También se usan modelos basados en algoritmos de máxima entropía para predecir la distribución potencial de los organismos (Brotons *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2009; Franklin, 2010).

El espacio que ocupa una especie puede delimitarse por el medio físico-geográfico o por las condiciones ambientales (Pearman *et al.*, 2008; Elith y Leathwick, 2009). Los mapas son una herramienta valiosa para ilustrar el espacio físico-geográfico donde las especies encuentran las condiciones idóneas, pero delimitar y representar sólo el espacio medioambiental no es fácil debido a que el efecto de cada variable del sistema natural es variable en magnitud y en intensidad (Martínez-Antúnez 2013; Antúnez *et al.*, 2017a). Esta tarea podría facilitarse si se conocen los intervalos óptimos de aquellas variables cuyos efectos puedan limitar o potenciar la abundancia de una especie en una localidad; es decir, es más fácil delimitar el espacio óptimo de una especie en función de las variables más relevantes que delimitar el espacio definido por todas las variables (espacio multidimensional) (Hutchinson, 1957; Austin y Smith, 1990).

Las funciones estadísticas de probabilidad se usan para describir la relación entre los organismos vivos y el ambiente a partir de patrones observados, para explicar la relación entre las especies y su área de mayor abundancia, o para conocer el patrón espacial e identificar valores climáticos óptimos (Borda-de-Água *et al.*, 2002; Magurran, 2004; Gowda, 2011; Verberk, 2012; Martínez-Antúnez, 2015).

Dado que es posible modelar la mayor concentración de datos en un espacio probabilístico, también puede usarse el mismo principio para definir un intervalo de cualquier variable ambiental basado en la probabilidad máxima de una función de densidad (Antúnez *et al.*, 2017a). En este sentido, una función de densidad de probabilidad puede ser una

combinación con geographic information systems, to characterize species' habitats (Austin, 1987; Segurado and Araujo, 2004; Elith *et al.*, 2006) or to evaluate the response of a specific species in function of change in environmental variables that define the bioclimate niche (Antúnez *et al.*, 2017a). Models based on maximum entropy algorithms are also used to predict the potential distribution of organisms (Brotons *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2009; Franklin, 2010).

The space a species occupies can be delimited by the physical-geographic medium or by environmental conditions (Pearman *et al.*, 2008; Elith y Leathwick, 2009). Maps are a valuable tool for illustrating the physical-geographic space where a species can find ideal conditions. But delimiting and representing only the environmental space is not easy because each variable of the natural system is a variable in magnitude and intensity (Martínez-Antúnez 2013; Antúnez *et al.*, 2017a). This task could be facilitated if we knew the optimal intervals of those variables whose effect can limit or potentiate the abundance of a species in a location. That is, it is easier to delimit the optimal space of a species in function of the most relevant variables that delimit the space defined by all the variables (multi-dimensional space) (Hutchinson, 1957; Austin and Smith, 1990).

Statistical likelihood functions are used to describe the relationship between living organisms and the environment parting from observed patterns, to explain the relationship between the species and their area of greatest abundance, or to determine the spatial pattern and identify optimal climate values (Borda-de-Água *et al.*, 2002; Magurran, 2004; Gowda, 2011; Verberk, 2012; Martínez-Antúnez, 2015).

Given that it is possible to model the largest concentration of data in a probabilistic space, it is also possible to use the same principle to define an interval of any environmental variable based on maximum likelihood of a density function (Antúnez *et al.*, 2017a). In this sense, a probability density function can be a useful tool in defining climate values in which the maximum probability that an abundance of a species would occur.

The objective of this study was to determine the environmental intervals where the maximum abundance of individuals of three forest species native to the Sierra Norte of Oaxaca, Mexico, would

herramienta útil para definir valores climáticos en los cuáles ocurre la probabilidad máxima de la abundancia de una especie.

El objetivo de este estudio fue determinar los intervalos ambientales donde ocurre la abundancia máxima de individuos de tres especies forestales nativas de la Sierra Norte de Oaxaca, México, usando la función de densidad de Weibull y el modelo de Gauss de mezclas finitas. La hipótesis fue que estas funciones permiten definir la amplitud del nicho parcial con cada una de las variables climáticas, cuyos efectos son significativos para la distribución y abundancia de las especies forestales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Santiago Comaltepec se localiza en la región Sierra Norte de Oaxaca, al sureste de México ($17^{\circ}33'35''$ N y $-99^{\circ}26'32''$ O), con una superficie aproximada de 26.5 km² (Figura 1). La altitud fluctúa entre 1700 y 3000 msnm. La temperatura media máxima anual es 13.4 °C, la media mínima anual es 4.7 °C y la precipitación en verano varía de 600 a 1200 mm (CNA, 2017; INEGI, 2015).

De acuerdo con las observaciones realizadas durante la toma de datos y la información de inventarios forestales, la zona de estudio presenta una vegetación variada debido a los cambios fisiográficos en escasos kilómetros. En altitudes superiores a 2000 m predominan los bosques de pino, pino-encino y bosque de encino en forma de franjas y manchones; entre 1700 y 1900 m hacia la vertiente del Pacífico, hay una mezcla de pino-encino con especies de selva mediana; en contraste, hacia la vertiente del golfo de México predomina el bosque mesófilo de montaña y las selvas alta y mediana (PCRM, 1992).

Muestreo y variables estudiadas

En el estudio de los organismos vivos los indicadores de abundancia más convencionales son la dominancia, la frecuencia y la densidad (Schweik, 2017). En nuestro estudio se usó la densidad relativa de cada parcela como indicador de abundancia, que se define como la relación entre el número de individuos de cada especie registrada en cada parcela y el total de individuos de la misma especie de todas las parcelas. El muestreo sistemático se usó para establecer las parcelas de muestreo y cada unidad de muestreo tuvo una superficie de 1000 m², en la cual se contaron individuos con diámetro mayor o igual a 7.5 cm y a 1.3 m del nivel del suelo. En el área de estudio se establecieron 634 parcelas.

occur using the Weibull density function and the finite Gaussian mixture model. The hypothesis was that these functions permit defining the width of the partial niche with each of the climate variables whose effects are significant to the distribution and abundance of forest species.

MATERIALS AND METHODS

Study area

Santiago Comaltepec is located in the Sierra Norte region of Oaxaca ($17^{\circ}33'35''$ N and $-99^{\circ}26'32''$ W) southeast of Mexico City and has an area of approximately 26.5 km² (Figure 1). Altitude varies between 1700 and 3000 m. Mean annual high temperature is 13.4 °C, the mean annual low temperature is 4.7 °C and summer rainfall is 600 to 1200 mm (CNA, 2017; INEGI, 2015).

Sampling and studied variables

In the study of live organisms, the most conventional abundance indicators are dominance, frequency and density (Schweik, 2017). In our study, relative density of each plot was used as the indicator of abundance, which is defined as the relationship between the number of individuals of each species registered in each plot and the total of individuals of the same

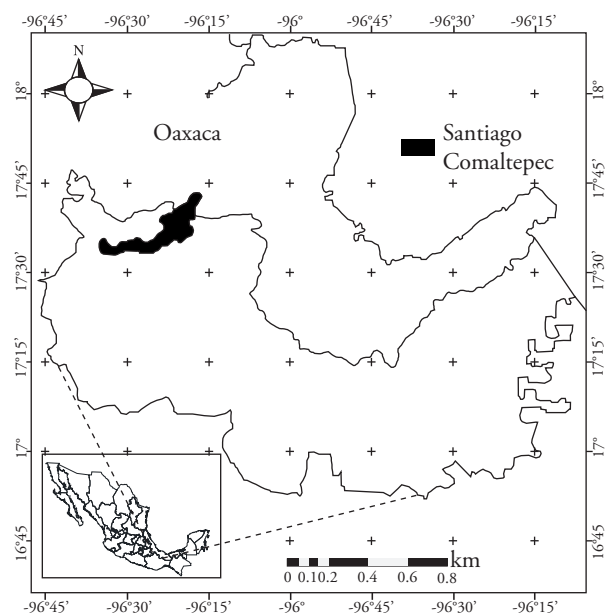


Figura 1. Mapa del área de estudio.
Figure 1. Map of the study area.

Las tres especies arbóreas estudiadas fueron *Pinus pseudostrabus* Lindl (var. *Apulcensis*), *Pinus patula* Schl. et Cham y *Quercus macdougallii* Martínez. La primera especie a menudo se usa para reforestar áreas con suelos degradados o sitios sin vegetación, por ser una especie de rápido crecimiento; la segunda tiene alta demanda en los aserraderos, fábricas de muebles e industrias de celulosa y papel (Muñoz *et al.*, 2011); y *Q. macdougallii* es una especie endémica de la Sierra Juárez y sólo se registró en 33 de las 634 parcelas; no tiene uso comercial y está en la lista roja de especies amenazadas en la categoría “vulnerable” de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2017).

Las variables seleccionadas para el estudio fueron: la altitud sobre el nivel del mar de cada sitio (ALT, m), la pendiente predominante de cada parcela (PEN, %), exposición geográfica (EXP: zenital (1), norte (2), noreste(3), este (4), sureste (5), sur (6), suroeste(7), oeste (8) y noroeste (9), precipitación media en invierno (nov+díc+ene+feb) (WINP, mm), día del año en que es probable que ocurra la última helada en primavera (SDAY, día), balance de precipitación verano/primavera (jul+ago)/(abr+may) (SMRSPRPB), precipitación de abril a septiembre (GSP, mm), índice de aridez anual (BHH) cuyo valor se estimó usando la raíz cuadrada de la sumatoria de la temperatura diaria mayor a 5 °C (es decir, grados día > 5 °C), dividido por la precipitación media anual (Rehfeldt *et al.*, 2006; Sáenz-Romero *et al.*, 2012), y la precipitación media en verano (jul+ago) (SMRP, mm). Estas variables se seleccionaron usando un análisis de correlación multivariada por permutaciones (Yoder *et al.*, 2004), eligiendo las variables que mostraron los coeficientes más elevados (< 0.8 con al menos una especie), de un total de 22 variables disponibles que incluye mediciones de temperatura (máximos, mínimos, promedios), precipitaciones en periodos específicos y heladas (Rehfeldt *et al.*, 2006). Las variables fisiográficas se registraron en campo con un Sistema de Posicionamiento Global (GPS) para la altitud, y un clinómetro Suunto® para la exposición y la pendiente. Las otras variables se obtuvieron con el modelador ANUSPLIN® del Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de EUA (Rehfeldt *et al.*, 2006; Crookston *et al.*, 2008; Sáenz-Romero *et al.*, 2010), cuyos algoritmos se basan en el historial de información climática de más de 4,000 estaciones climatológicas de México, sur de EUA, Guatemala, Belice y Cuba, de 1961 a 1990. Estas variables se usaron en estudios similares por ser importantes para las especies forestales (Tchebakova *et al.*, 2005; Martínez-Antúnez *et al.*, 2015; Rehfeldt *et al.*, 2015).

Análisis de datos

Para estimar el valor de una variable ambiental en el cual ocurre la tasa de abundancia máxima de una especie, se probaron

species in all the plots. Systematic sampling was used to establish the sampling plots, and each sampling unit had an area of 1000 m², where individuals with a diameter at breast height larger than or equal to 7.5 cm were counted. In the study area, 634 plots were established.

The tree species studied were *Pinus pseudostrabus* Lindl (var. *Apulcensis*), *Pinus patula* Schl. et Cham and *Quercus macdougallii* Martínez. The first species is often used (in the study region) to reforest areas with degraded soils or sites without vegetation because it is a fast-growing species. The second is of high demand in sawmills, furniture factories, and cellulose and paper industries (Muñoz *et al.*, 2011). *Quercus macdougallii* is a species endemic to the Sierra Juárez and was registered in 33 of the 634 plots; it has no commercial use and is in the red list of endangered species in the category of “vulnerable” of the International Union for Conservation of Nature (IUCN, 2017).

The variables selected for the study were altitude above sea level of each site (ALT, m), dominant slope of each plot (PEN, %), geographic exposure (EXP: zenithal (1), north (2), northeast (3), east (4), southeast (5), south (6), southwest (7), west (8), and northwest (9), mean winter precipitation (Nov+Dec+Jan+Feb) (WINP, mm), Julian date of the last freezing date of spring (SDAY, day), balance of precipitation summer/spring (Jul+Aug)/Apr/May) (SMRSPRPB), precipitation from April to September (GSP, mm), annual aridity index (BHH) whose value was estimated using the square root of the sum of degree-days above 5 °C divided by mean annual precipitation (Rehfeldt *et al.*, 2006; Sáenz-Romero *et al.*, 2012), and mean summer precipitation (Jul+Aug) (SMRP, mm). These variables were selected by a multivariate correlation analysis using the bootstrapping method (Yoder *et al.*, 2004), selecting the variables that had the highest coefficients (< 0.8 with at least one species) of a total of 22 available variables that include temperature measurements (high, low, average), precipitations in specific periods and frosts (Rehfeldt *et al.*, 2006). Physiographic variables were recorded in the field with a GPS receiver (global positioning system) for altitude and a Suunto® clinometer for exposure and slope. The other variables were obtained with the ANUSPLIN® modeler of the Forest Service of the US Department of Agriculture (Rehfeldt *et al.*, 2006; Crookston *et al.*, 2008; Sáenz-Romero *et al.*, 2010), whose algorithms are based on historical climate information from more than 4,000 weather stations in Mexico, southern US, Guatemala, Belize and Cuba, from 1961 to 1990. These variables were used in similar studies because of their importance for forest species (Tchebakova *et al.*, 2005; Martínez-Antúnez *et al.*, 2015; Rehfeldt *et al.*, 2015).

dos funciones de densidad de probabilidades: 1) la función de Weibull de dos parámetros (W2p), y 2) el modelo de Gauss de mezclas finitas, al usar como variable de interés la densidad de cada especie expresada en términos relativos. La función de Weibull y el modelo de Gauss de mezclas finitas generan modelos robustos y flexibles; la función de Weibull permite expresar de manera analítica el valor de la integral mediante las funciones de distribución acumulada (Torres, 2005), y el modelo de Gauss ofrece resultados satisfactorios debido a las aportaciones de cada mezcla gaussiana en términos de probabilidad (e.g. Bilmes, 1998; Yang y Ahuja, 1998; Paalanen *et al.*, 2006).

La función de densidad de probabilidad (FDP) de Weibull de dos parámetros se expresa así:

$$f(x|c,b) = \frac{c}{b^c} x^{c-1} e^{-(x/b)^c} \quad (1)$$

y su función acumulada es:

$$f(x|c,b) = 1 - e^{-(x/b)^c} \quad (2)$$

donde $c > 0$, es el parámetro de forma, y $b > 0$ el parámetro de escala.

La bondad de ajuste del modelo de Weibull se verificó con la prueba de Kolmogorov-Smirnov (K-S) a un nivel de significancia de 0.2. Esta técnica se basa en la diferencia máxima absoluta entre las distribuciones acumuladas de los valores observados y de los valores esperados (teóricos) (Marsaglia *et al.*, 2003). Además, para conseguir estimadores consistentes y asintóticamente eficientes, la estimación final de los parámetros de Weibull se hizo por el método de máxima verosimilitud (MLE) (Zarnoch y Dell, 1985; Borders *et al.*, 1987; Seguro y Lambert, 2000).

El modelo de Gauss de mezclas finitas se expresa así:

$$p(x|Ci) = \sum_{k=1}^M W_{ik} \times p\left[xt \mid \mu_{ik}, \sum_{ik}\right] \quad (3)$$

donde W_{ik} son las aportaciones de cada mezcla gaussiana en términos de probabilidad desde la k -ésima mezcla hasta M total de distribuciones gaussianas, cuya sumatoria $\sum_{k=1}^M$ es igual a 1 (Bilmes, 1998); y la función de densidad de probabilidad $p\left[xt \mid \mu_{ik}, \sum_{ik}\right]$, corresponde a la distribución normal multivariada no singular de una variable aleatoria D-dimensional (Paalanen *et al.*, 2006). Las expresiones iniciales de la distribución normal multivariada no singular de una variable aleatoria con D-dimensiones, su expresión para describir la función de densidad de probabilidad de un vector aleatorio, así como sus derivaciones de la expresión original a partir de la distribución normal, pueden consultarse en Bilmes (1998), Xuan *et al.* (2001) y Paalanen *et al.* (2006).

Data analysis

To estimate the value of an environmental variable in which the maximum abundance rate of a species occurs, two probability density functions were tested: 1) the two-parameter Weibull function (W2p), and 2) the finite Gaussian mixture model, using the density of each species expressed in relative terms as the variable of interest. The Weibull function and the finite Gaussian mixture model generate robust, flexible models. The Weibull function allows analytical expression of the value of the integral using the functions of accumulated distribution (Torres, 2005). The Gaussian model offers satisfactory results because of the contributions of each Gaussian mixture in terms of likelihood (e.g. Bilmes, 1998; Yang and Ahuja, 1998; Paalanen *et al.*, 2006). The two-parameter Weibull likelihood density function is expressed as follows:

$$f(x|c,b) = \frac{c}{b^c} x^{c-1} e^{-(x/b)^c} \quad (1)$$

And its accumulated function is:

$$f(x|c,b) = \frac{c}{L^c} x^{c-1} e^{-(x/b)^c} \quad (2)$$

where $c > 0$ is the form parameter and $b > 0$ is the scale parameter. Goodness of fit of the Weibull model was verified with the Kolmogorov-Smirnov (K-S) test at a 0.2 significance level. This technique is based on the absolute maximum difference between the accumulated distributions of the observed values and of the expected (theoretical) values (Marsaglia *et al.*, 2003). Moreover, to obtain consistent, asymptotically efficient estimators, the final estimation of the Weibull parameters was done with the maximum likelihood method (MLE) (Zarnoch and Dell, 1985; Borders *et al.*, 1987; Seguro and Lambert, 2000).

The finite Gaussian mixture model is expressed as follows:

$$p(x|Ci) = \sum_{k=1}^M W_{ik} \times p\left[xt \mid \mu_{ik}, \sum_{ik}\right] \quad (3)$$

where W_{ik} are the contributions of each Gaussian mixture in terms of probability from the k^{th} mixture to M total Gaussian distributions, whose sum $\sum_{k=1}^M$ is equal to 1 (Bilmes, 1998), and the probability density function $p\left[xt \mid \mu_{ik}, \sum_{ik}\right]$ corresponds to the non-singular multivariate normal distribution of a random D-dimensional variable (Paalanen *et al.*, 2006). The initial expressions of the non-singular multivariate normal distribution of a random variable with D-dimensions and its expression to describe the probability density function of a random vector, as well as their derivations of the original expression using the normal distribution can be consulted in Bilmes (1998), Xuan *et al.* (2001) and Paalanen *et al.* (2006).

La estimación de las densidades de probabilidad del modelo de mezclas finitas $p(x|C)$ se hizo por el método de máxima verosimilitud, con el algoritmo de entrenamiento de máxima esperanza dada su alta sensibilidad (Dempster *et al.*, 1977), según la metodología de Fraley *et al.* (2012) con el paquete “mclust” de R (R Core Team, 2017).

El intervalo óptimo de abundancia para cada especie se delimitó usando un *clúster* probabilístico definido por la densidad del modelo de mezclas finitas cuyo espacio puede clasificarse en *tau-ésimas* probabilidades (Chen *et al.*, 2006; Fraley *et al.*, 2012; Fraley *et al.*, 2017). En nuestro estudio, *tau* es una medida de probabilidad estandarizada y toma cualquier valor posible (sucesos elementales) del espacio probabilístico (entre 0 y 100), siendo la zona cercana al centroide del clúster la que presenta mayor probabilidad. Un *tau* de 0.35 se usó porque el 98 % de las probabilidades máximas definidas por ambos modelos se distribuyeron entre los límites de esta región probabilística (del centro hacia afuera). Para las dos especies de pino se usaron modelos de Gauss de dos componentes mixtos (Chen *et al.*, 2006) con el propósito de identificar distribuciones con tendencias multimodales, y para *Q. macdougallii* se ajustó un modelo de un componente al registrarse una menor cantidad de individuos en el área de estudio.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las curvas de densidad proyectadas por las dos funciones usadas revelaron los valores ambientales en los cuales ocurrió la probabilidad máxima de abundancia de cada especie. Por ejemplo, la tasa de abundancia óptima de *P. pseudostrobus* ocurre cuando el balance de precipitación verano/primavera (SMRS-PRPB) toma un valor cercano a 5.5 (Figura 2A) y la tasa de abundancia óptima de *Q. macdougallii* ocurre cerca de 2,775 m de altitud (Figura 2B).

La anchura entre el límite superior e inferior, referido en nuestro estudio como intervalo óptimo de abundancia (IOA), varió para cada especie aunque crecen en la misma región ecográfica (Cuadro 1). Por ejemplo, *P. patula* mostró un IOA en sitios cuyas pendientes fluctúan entre 8 y 80 %, con una anchura más amplia en relación con la pendiente, seguida por *Q. macdougallii* (50) y *P. pseudostrobus* (34). Respecto a la altitud, *Q. macdougallii* mostró un IOA más estrecho comparado con los de otras dos especies con una anchura de solo 550 m; en contraste, *P. patula* mostró un IOA más amplio, con límites de 2200 a 2900 m (700 m de anchura) (Cuadro 1).

Observaciones similares pueden hacerse con respecto a otras variables como la precipitación registrada

Probability densities of the finite mixture model $p(x|C)$ were estimated with the maximum likelihood method, with the training algorithm of maximum expectancy given it is highly sensitive (Dempster *et al.*, 1977), according to the methodology of Fraley *et al.* (2012) with the mclust package in R (R Core Team, 2017).

The optimal abundance interval for each species was delimited using a probabilistic cluster defined by the density of the finite mixture model whose space can be classified into *tau*th probabilities (Chen *et al.*, 2006; Fraley *et al.*, 2012; Fraley *et al.*, 2017). In our study, *tau* is a standardized measure of probability and takes any possible value (elementary successions) of the probabilistic space (between 1 and 100), the zone near the centroid of the cluster being that of greatest probability. A *tau* of 0.35 is used because 98 % of the maximum probabilities defined by both models were distributed between the limits of this probabilistic region (from the center outward). For the two pines species, the Gaussian models with two mixed components were used (Chen *et al.*, 2006) in order to identify distributions with multi-modal tendencies, and for *Q. macdougallii* a Gaussian model with a single component was adjusted because a smaller number of individuals was recorded in the study area.

RESULTS AND DISCUSSION

The density curves projected by the two functions used revealed the environmental values in which the maximum likelihood of abundance of each species occurred. For example, the optimal abundance rate of *P. pseudostrobus* occurred when the balance of summer/spring precipitation (SMRS-PRPB) has a value near 6.6 (Figure 2A), and the optimal abundance rate of *Q. macdougallii* occurs near 2,775 m altitude (Figure 2B).

The distance between the upper and lower limits, referred to in our study as the optimal abundance interval (IOA), varied for each species, although they grow in the same eco-graphic region (Table 1). For example, *P. patula* had an IOA at sites whose slopes fluctuated between 8 and 80%, with a broader interval in relation to slope, followed by *Q. macdougallii* (50) and *P. pseudostrobus* (34). Regarding altitude, *Q. macdougallii* had a narrower IOA than the other two species with a width of only 550 m. In contrast, *P. patula* had a broader IOA with limits at 2200 to 2900 m (a width of 700 m) (Table 1).

Similar observations can be made regarding other variables such as precipitation recorded in specific periods, annual aridity index and day of the last

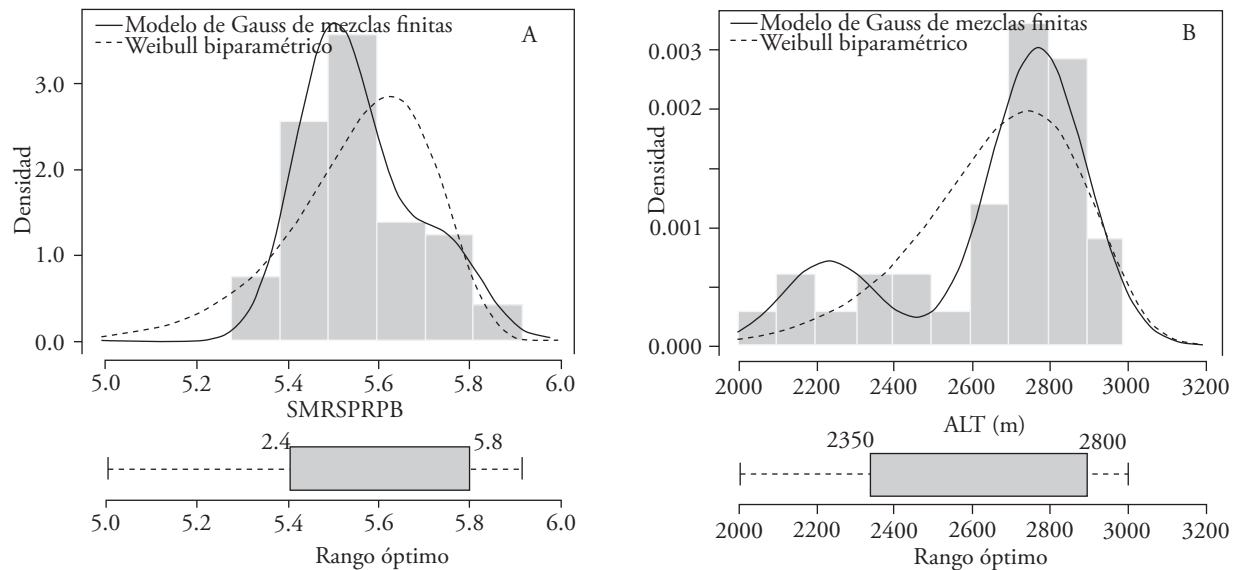


Figura 2. Curvas de densidad de (A) *Pinus pseudostrobus* en función del balance de precipitación verano/primavera; (B) curvas de densidad de *Quercus macdougalii* en función de la altitud.

Figure 2. Density curves of (A) *Pinus pseudostrobus* as a function of the summer/spring precipitation balance; (B) density curves of *Quercus macdougalii* as a function of altitude.

en periodos específicos, el índice de aridez anual y el día de la última helada en primavera. Por ejemplo, la cantidad óptima de precipitación para *P. patula* de abril a septiembre (GSP) fue de 1,100 a 2,200 mm, la óptima en verano fue de 450 a 1,000 mm y en invierno de 150 a 447 mm; pero *Q. macdougalii* mostró IOA más estrechos en los mismos periodos: 1,150 a 2,100 mm de abril a septiembre, (una anchura de 950 mm), de 500 a 950 mm en verano y de 165 a 425 en invierno. El IOA más estrecho del índice de aridez se observó en *P. pseudostrobus* y fue de 0.017 a 0.034, seguido por los intervalos óptimos de *Q. macdougalii* y de *P. patula* cuyos límites fueron de 0.01 a 0.035 y de 0.02 a 0.046, respectivamente (Cuadro 1).

Durante la toma de datos se observaron variaciones en la densidad de individuos según las variables fisiográficas predominantes, en particular con las exposiciones de cada unidad de muestreo. Así, la tasa de abundancia máxima de *P. patula* se observó en sitios con exposiciones oeste y noroeste, *P. pseudostrobus* en exposiciones noreste y noroeste, y *Q. macdougalii* con mayor presencia en exposiciones suroeste, noroeste y noreste (Cuadro 1).

Las dos funciones de densidad de probabilidades usadas modelaron con robustez la abundancia máxima de las tres especies estudiadas, con una ma-

frost in spring. For example, the optimal amount of precipitation for *P. patula* from April to September (GSP) was 1,100 to 2,200 mm, the optimal in summer was 450 to 1,000 mm, and in winter 150 to 447 mm, but *Q. macdougalii* had narrower IOA in the same periods: 1,150 to 2,100 mm from April to September (a width of 950 mm), 500 to 950 mm in summer and 165 to 425 in winter. The narrowest IOA of the aridity index was observed in *P. pseudostrobus*, 0.017 to 0.034, followed by optimal intervals of *Q. macdougalii* and *P. patula* whose limits were 0.01 to 0.035 and 0.02 to 0.046, respectively (Table 1).

During data collection we observed variations in density of individuals that depended on the predominating physiographic variables, particularly the exposures of each unit of sampling. Thus, the maximum abundance rate of *P. patula* was observed in sites with west and northwest exposures, for *P. pseudostrobus* in northeast and northwest exposures, and *Q. macdougalii* with greater presence in southwest, northwest and northeast exposures (Table 1).

The two probability density functions used robustly modeled maximum abundance of the three species studied, with greater sensitivity in the projections generated with the finite Gaussian mixture models. This model detected bimodal trends of several species

Cuadro 1. Valores de variables climáticas y fisiográficas en los cuales ocurre la probabilidad máxima y límites del intervalo óptimo para cada especie estudiada.

Table 1. Values of climate and physiographic variables in which the maximum probability occurs and limits of the optimal interval for each species studied.

Especies	WINP (mm)				PEND (%)				SDAY (días)			
	LI	MAX	LS	AI	LI	MAX	LS	AI	LI	MAX	LS	IOA
<i>Pinus patula</i>	150	185.4	447	297	18	50.6	70	52	8	12.9	80	72
<i>Pinus pseudostrabus</i>	180	252.1	447	267	28	52.5	62	34	18	56.0	68	50
<i>Quercus macdougallii</i>	165	336.4	425	260	10	15.5	60	50	10	55.6	79	69
			BHH	AI		SMRSPRPB	AI			ALT(msnm)		AI
<i>Pinus patula</i>	0.020	0.032	0.046	0.026	5.3	5.4	5.8	0.5	2200	2263	2900	700
<i>Pinus pseudostrabus</i>	0.017	0.026	0.034	0.017	5.4	5.5	5.8	0.4	2300	2613	2890	590
<i>Quercus macdougallii</i>	0.010	0.019	0.035	0.025	5.3	5.6	5.8	0.5	2350	2775	2900	550
			GSP(mm)	AI		SMRP (mm)	AI			EXP		
<i>Pinus patula</i>	1100	1118.7	2200	1100	450	489.6	1000	550		oeste y noroeste		
<i>Pinus pseudostrabus</i>	1150	1385.3	2100	950	500	615.1	980	480		noreste, noroeste		
<i>Quercus macdougallii</i>	1150	1782.2	2100	950	500	807.5	950	450		suroeste, noroeste, noreste (predomina suroeste)		

WINP: precipitación en invierno; PEN: pendiente predominante; SDAY: día del año de la última helada en primavera; BHH: índice de aridez anual; SMRSPRPB: balance de precipitación verano/primavera (jul+ago)/(abr+may); ALT: altitud sobre el nivel del mar; GSP: precipitación de abril a septiembre; SMRP: precipitación en verano; EXP: exposición geográfica; LI: límite inferior del intervalo óptimo de abundancia; LS: límite superior del intervalo óptimo de abundancia; MAX: valor de la variable respectiva donde ocurre la tasa de abundancia máxima e IOA: intervalo óptimo de abundancia. ♦ WINP: Winter precipitation; PEN: dominant slope; SDAY: Julian date of the last freezing date of spring; BHH: annual aridity index; SMRSPRPB: summer/spring precipitation balance (Jul+Aug)/(Abr+May); ALT: altitude over sea level; GSP: precipitation from April to September; SMRP: summer precipitation; EXP: geographic exposure; LI: lower limit of the optimal abundance interval; LS: upper limit of the optimal abundance interval; MAX: value of the respective variable where the maximum abundance rate occurs; and IOA: optimal abundance interval.

yor sensibilidad en las proyecciones generadas con el modelo de Gauss de mezclas finitas. Este modelo detectó tendencias bimodales de varias especies ante la variación de una variable ambiental, como el caso de *P. pseudostrabus* en función de la precipitación en el verano cuyos valores de probabilidad máxima se observaron cuando la precipitación es de 615.1 (Cuadro 1) y 872.8 mm (Figura 3A y 3B), así mismo, *Q. macdougallii* mostró un comportamiento similar frente a la altitud sobre el nivel del mar (Figura 2B) al observarse un segundo vértice en menor escala de la curva de densidad hacia los 2200 msnm, como respuesta a la concentración de datos muestrales entre 2000 y 2500 m de altitud (Figura 2B). La mayor plasticidad del modelo de Gauss de mezclas finitas podría corresponder al mayor número de parámetros en su estructura y, sobre todo, al aporte individual de cada mezcla gaussiana (Bilmes, 1998; Xuan *et al.*, 2001; Paalanen *et al.*, 2006). Sin embargo, a pesar del número reducido de parámetros de la función

in the face of variation in an environmental variable, such as the case of *P. pseudostrabus* in function of summer precipitation whose values of maximum probability were observed when precipitation was 615.1 mm (Table 1) and 872.8 mm (Figure 3A and 3B). Likewise, *Q. macdougallii* behaved in a similar way with altitude above sea level (Figure 2B) when a second smaller scale vertex of the density curve was observed around 2200 masl, as a response to the concentration of sample data between 2000 and 2500 m altitude (Figure 2B). The greatest plasticity of the finite Gaussian mixture model could correspond to the larger number of parameters in its structure and, above all, to the individual contribution of each Gaussian mixture (Bilmes, 1998; Xuan *et al.*, 2001; Paalanen *et al.*, 2006). However, despite the reduced number of parameters of the Weibull function (Equations 1 and 2), this function also projected a maximum abundance probability similar to the mixed model (Figures 2A and 2B).

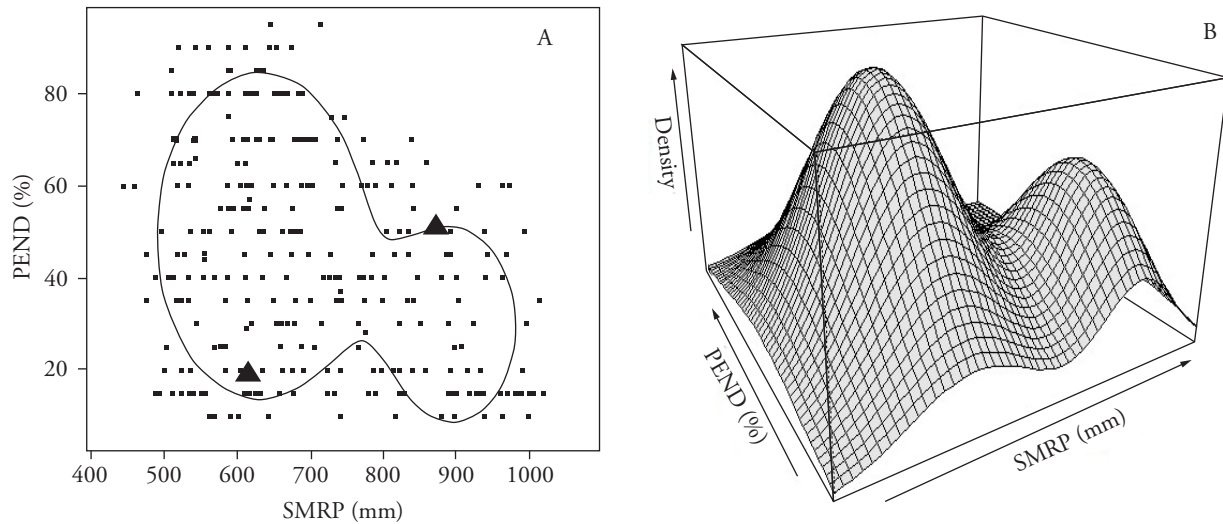


Figura 3. Representación (A) bidimensional y (B) en perspectiva del intervalo óptimo de abundancia para *Pinus pseudostrabus* en función de la precipitación en verano y la pendiente del terreno a un τ de 0.35. Los dos triángulos en la figura bidimensional representan los puntos en los cuales ocurren las probabilidades máximas de un modelo de Gauss de mezclas finitas de dos componentes.

Figure 3. Bidimensional (A) representation and in perspective of the optimal abundance Interval (B) for *Pinus pseudostrabus* as a function of summer rainfall and land slope at a τ of 0.35. The two triangles in the bidimensional figure represent the points at which the maximum probabilities of a two-component finite Gaussian mixture model occur.

de Weibull (Ecuaciones 1 y 2), esta función también proyectó una probabilidad máxima de abundancia similar al modelo mixto (Figuras 2A y 2B).

El valor de una variable en el cual ocurre la probabilidad de abundancia máxima de una especie no siempre quedó en la parte central de la distribución, dado que en la mayoría de los casos no siguen distribuciones normales (Figuras 2B y 3A). Además, la abundancia no sigue un patrón único de distribución ante al cambio de las variables ambientales y al añadirse más variables ambientales, el espacio resultante no tendría una forma geométrica ni podría modelarse con la función normal estándar de Gauss (Antúnez *et al.*, 2017b).

Los resultados de nuestro estudio sugieren que la escasa distribución de *Q. macdougallii* en el área de estudio, podría estar relacionada con la estrechez de los intervalos óptimos (IOAs) de las precipitaciones en el verano e invierno y la altitud, cuyos intervalos fueron pequeños comparados con los de *Pinus patula* y *P. pseudostrabus* (Cuadro 1). La amplia distribución de estas últimas parece corresponder al IOA amplio de la cantidad del fenómeno de heladas y la lluvia de abril a septiembre, variable cuyo efecto es significativo

The value of a variable at which the probability of maximum abundance of a species occurs does not always remain in the center of the distribution, given that in most cases they do not follow normal distributions (Figures 2B and 3A). Moreover, abundance does not follow a unique pattern of distribution because of changing environmental variables and, when more environmental variables are added, the resulting space will not have a geometric form, nor could it be modeled with the Gaussian standard normal function (Antúnez *et al.*, 2017b).

The results of our study suggest that the scarce distribution of *Q. macdougallii* in the study area could be related to narrow optimal intervals (IOAs) of summer and winter precipitation and altitude, whose intervals were small compared with those of *Pinus patula* and *P. pseudostrabus* (Table 1). The broad distribution of the latter seems to correspond to broad IOA of the number of frost and rainfall events from April to September, variable whose effect is significant on several conifers and latifoliate species in northwestern Mexico such as *Abies durangensis*, *Pinus maximinoi*, *Quercus resinosa*, *Q. acutifolia* and *Q. urbanii* (Martínez-Antúnez *et al.*, 2013).

sobre varias especies de coníferas y latifoliadas en el noroeste de México como *Abies durangensis*, *Pinus maximinoi*, *Quercus resinosa*, *Q. acutifolia* y *Q. urbanii* (Martínez-Antúnez *et al.*, 2013).

En nuestro estudio no se identificaron con claridad los intervalos óptimos de las especies en función del índice de aridez anual, debido a los valores pequeños que asume esta variable. Pero este índice tiene un efecto significativo en la diversidad de las especies forestales (Silva-Flores *et al.*, 2014), y en la distribución y abundancia de las mismas al igual que la precipitación de abril a septiembre y la temperatura mayor a 5 °C, según Sáenz-Romero *et al.* (2010) y Sáenz-Romero *et al.* (2012).

Al momento de tomar los datos en campo se observaron indicios de un incendio forestal en los fustes de los árboles adultos y, en particular, en las zonas mayor presencia de *Q. macdougalii*. El incendio pudo alterar la densidad de esta especie; además, la abundancia de las plantas es afectada por otros factores que no se consideraron en nuestro estudio, como las características edafológicas o las actividades humanas (Clark *et al.*, 1998; Rajakaruna, 2004). También debe tomarse en cuenta que la ausencia de una especie en una localidad dada, no necesariamente se debe a la escasez de recursos o la ausencia de condiciones ambientales óptimas, sino que la especie no ha explorado dicha localidad (Soberón y Peterson, 2005; Soberón y Miller, 2009).

En virtud de que los intervalos óptimos de abundancia delimitados con las funciones de densidad no se asemejan a ninguna figura geométrica (Figura 3A), en particular, al incluirse dos o más componentes mixtos. Nuestro estudio podría complementarse con otras herramientas de análisis que permitan estudiar las formas indefinidas que asumen los IOA de las especies, por ejemplo, empleando herramientas de geometría diferencial.

CONCLUSIONES

Las funciones de densidad probados en nuestro estudio permiten definir el intervalo óptimo de una variable medioambiental relevante para una especie. En este intervalo ocurre la mayor probabilidad de abundancia de todo el espectro de valores de cualquier variable. Los resultados generados podrían ser útiles para implementar estrategias de conservación; por ejemplo, para realizar plantaciones de estas especies

In our study, optimal intervals of the species were not identified in function of the annual aridity index, due to the small values of this variable. However, like precipitation from April to September and degree-days above 5 °C, this index has a significant effect on forest species diversity (Silva-Flores *et al.*, 2014) and on their distribution and abundance, according to Sáenz-Romero *et al.* (2010) and Sáenz-Romero *et al.* (2012).

When field data were being collected, evidence of forest fire was observed on adult tree trunks and, particularly, in areas where more *Q. macdougalii* were present. The fire could have altered the density of this species, and abundance of plants is affected by other factors not considered in our study, such as edaphological characteristics or human activity (Clark *et al.*, 1998; Rajakaruna, 2004). It should also be taken into account that the absence of a species in a given location is not necessarily due to scarcity of resources or absence of optimal environmental conditions, but that the species has not explored that location (Soberón and Peterson, 2005; Soberón and Miller, 2009).

Because the optimal intervals of abundance delimited with density functions are not similar to any geometric figure (Figure 3A), particularly when two or more mixed components are included, our study could be complemented with other analytical tools that would allow study of the undefined shapes that species IOA take on, for example, using tools from differential geometry.

CONCLUSIONS

The density functions tested in our study allowed definition of the optimal interval of a relevant environmental variable for a species. In this interval, the highest probability of abundance of the entire spectrum of values of any variable occurs, for example, to establish plantations of these or other species of ecological interest in the face of a climatic contingency or one caused by different types of biological factors or agents.

—End of the English version—

-----*-----

u otras de alto interés ecológico ante una contingencia climática o causada por agentes o factores biológicos de distinta índole.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada parcialmente por el Programa para el Desarrollo Profesional Docente (PRODEP). Los autores agradecen a tres revisores anónimos y el editor de la revista *Agrociencia* por sus valiosas sugerencias para mejorar este documento.

LITERATURA CITADA

- Antúnez, P., C. Wehenkel, C. A. López-Sánchez, and J. C. Hernández-Díaz. 2017. The role of climatic variables for estimating probability of abundance of tree species. *Pol. J. Ecol.* 65: 324-338.
- Antúnez, P., J. C. Hernández-Díaz, C. Wehenkel, and R. Clark-Tapia. 2017b. Generalized models: an application to identify environmental variables that significantly affect the abundance of three tree species. *Forests* 8: 2-14.
- Austin, M. P., and T. M. Smith. 1990. A new model for the continuum concept. *In: Progress in Theoretical Vegetation Science*. Springer Netherlands. pp: 35-47.
- Austin, M. P. 1987. Models for the analysis of species' response to environmental gradients. *Vegetation* 69: 35-45.
- Bilmes, J. A. 1998. A gentle tutorial of the EM algorithm and its application to parameter estimation for Gaussian mixture and hidden Markov models. *Int. Comp. Scien. Inst.* 4: 126.
- Borda-de-Água, L., S. P. Hubbell, and M. McAllister. 2002. Species-area curves, diversity indices, and species abundance distributions: a multifractal analysis. *The Am. Nat.* 159: 138-155.
- Borders, B. E., R. A. Souter, R. L. Bailey, and K. D. Ware. 1987. Percentile-based distributions characterize forest stand tables. *Forest Sci.* 33: 570-576.
- Brotons, L., W. Thuiller, M. B. Araújo, and A. H. Hirzel. 2004. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography* 27: 437-448.
- Chen, T., J. Morris, and E. Martin. 2006. Probability density estimation via an infinite Gaussian mixture model: application to statistical process monitoring. *J. Roy. Stat. Soc. C-App* 55: 699-715.
- Clark, D. B., D. A. Clark, and J. M. Read. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *J. Ecol.* 86: 101-112.
- CNA. 2017. Comisión Nacional del Agua. Servicio Meteorológico Nacional. <https://smn.cna.gob.mx> (Consulta: enero 2017).
- Crookston, N. L., G. E. Rehfeldt., D. E. Ferguson, and M. Warwell. 2008. FVS and global Warming: A prospectus for future development. *In: Havis, R. N., and N. L. Crookston (comps). Third Forest Vegetation Simulator Conference*. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station: U.S. pp: 7-16.
- Dempster, A. P., N. M. Laird, and D. B. Rubin. 1977. Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. *J. Royal Stat. Soc.* 39: 1-38.
- Elith, J., and J. R. Leathwick. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40: 677-697.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, and J. Li. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- Fraley, C., A. E. Raftery, T. B. Murphy, L. Scrucca. 2012. Mclust Version 4 for R: Normal Mixture Modeling for Model-Based Clustering, Classification, and Density Estimation – <http://www.stat.cmu.edu/~rnugent/PCMI2016/papers/fraley-m-clust.pdf>. (Consulta: junio 2015).
- Fraley, C., A. Raftery, L. Scrucca, T. B. Murphy, M. Fop, and M. L. Scrucca. 2017. Gaussian Mixture Modelling for Model-Based Clustering, Classification, and Density Estimation. <ftp://193.1.193.66/pub/cran.r-project.org/web/packages/mclust/mclust.pdf> (Consulta: noviembre 2017).
- Franklin, J. 2010. Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction – Cambridge University Press. Cambridge CB2 8RU, UK. 319 p.
- Gowda, D. M. 2011. Probability models to study the spatial pattern, abundance and diversity of tree species. Annual Conference on Applied Statistics in Agriculture. <http://newprairiepress.org/cgi/viewcontent.cgi?article=1048&context=agst-atconference>. (Consulta: enero 2017).
- Hutchinson, G., E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology.* 22: 415-427.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2015. Datos vectoriales de uso de suelo y tipos de vegetación serie V. escala 1:250000. México.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources). 2017. Red List of Threatened Species. Version 2017-1. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. John Wiley y Sons. United Kingdom. http://www2.ib.unicamp.br/profs/thomas/NE002_2011/maio10/Magurran%202004%20c2-4.pdf (Consulta: marzo 2017).
- Marsaglia, G., W. W. Tsang, and J. Wang. 2003. Evaluating Kolmogorov's distribution. *J. Stat. Soft.* 8: 1-14.
- Martínez-Antúnez, P., C. Wehenkel, J. C. Hernández-Díaz, and J. J. Corral-Rivas. 2015. Use of the weibull function to model maximum probability of abundance of tree species in northwest México. *Ann. For. Sci.* 72: 243-251.
- Martínez-Antúnez, P., C. Wehenkel, J. C. Hernández-Díaz, M. González-Elizondo, J. J. Corral-Rivas, and A. Pinedo-Álvarez. 2013. Effect of climate and physiography on the density of trees and shrubs species in Northwest México. *Pol. J. Ecol.* 61: 295-307.
- Muñoz, F., H. J., J. Sáenz-Reyes, J. J. García-Sánchez, E. Hernández-Máximo y J. Anguiano-Contreras. 2011. Áreas potenciales para establecer plantaciones forestales comerciales de *Pinus pseudostrobus* Lindl. y *Pinus greggii* Engelm. en Michoacán. *Rev. Mex. Cienc. Forest.* 2: 29-44.
- Paalanen, P., J. K. Kamarainen, J. Ilonen, and H. Kälviäinen. 2006. Feature representation and discrimination based on Gaussian mixture model probability densities—practices and algorithms. *Pattern. Recognit.* 39: 1346-1358.

- PCRM (Planeación comunitaria para el manejo de los recursos naturales). Santiago Comaltepec, Oaxaca. 1992. <http://eramx.org/biblio/ERPCOM.pdf>. (Consulta: marzo 2017).
- Pearman, P. B., A. Guisan, O. Broennimann, and C.F. Randin. 2008. Niche dynamics in space and time. *Trends Ecol. Evol.* 23: 149-158.
- Phillips, S. J., M. Dudík, J. Elith, C. H. Graham, A. Lehmann, J. Leathwick, and S. Ferrier. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecol. Appl.* 19:181-197.
- R Core Team. 2017 – R: a language and environment for statistical computing – R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 3551 p. <https://cran.r-project.org/doc/manuals/r-release/fullrefman.pdf>. (Consulta: mayo 2017).
- Rajakaruna, N. 2004. The edaphic factor in the origin of plant species. *Int. Geol. Rev.* 46: 471-478.
- Rehfeldt, G. E., J. J. Worrall, S. B. Marchetti, and N. L. Crookston. 2015. Adapting forest management to climate change using bioclimate models with topographic drivers. *Forestry* 88: 528-539.
- Rehfeldt, G. E., N. L. Crookston, M. V. Warwell, and J. S. Evans. 2006. Empirical analyses of plants climate relationships for the western United States. *Int. J. Plant Sci.* 167: 1123-1150.
- Sáenz-Romero, C., A. Martínez-Palacios, J. M. Gómez-Sierra, N. Pérez-Nasser, y N. M. Sánchez-Vargas. 2012. Estimación de la disociación de *Agave cupreata* a su hábitat idóneo debido al cambio climático. *Rev. Chapingo. Serie Cienc. For. Ambiente* 18: 291-301.
- Sáenz-Romero, C., G. E. Rehfeldt, N. L. Crookston, P. Duval, R. St-Amant, J. Beaulieu, and B. A. Richardson. 2010. Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Clim. Chang.* 102: 595-623.
- Schweik, C. M. 2017. Social norms and human foraging: An investigation into the spatial distribution of *Shorea robusta* in Nepal. Forest, trees and people programme. <http://www.treesforlife.info/fao/Docs/P/X2104E/X2104E06.htm>. (Consulta: febrero 2017).
- Segurado, P., and M. B. Araujo. 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. *J. Biogeogr.* 31: 1555-1568.
- Seguro, J. V., and T. W. Lambert. 2000. Modern estimation of the parameters of the Weibull wind speed distribution for wind energy analysis. *J. Wind Eng. Ind. Aerodyn.* 85: 75-84.
- Silva-Flores, R., G. Pérez-Verdín, and C. Wehenkel. 2014. Patterns of tree species diversity in relation to climatic factors on the Sierra Madre Occidental, Mexico – *PLoS ONE* 9(8): 105034. doi:10.1371/journal.pone.0105034.
- Soberón, J., and A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics.* 2: 1-10.
- Soberón, J., y C. P. Miller. 2009. Evolución de los nichos ecológicos. *Misc. Mat.* 49: 83-99.
- Tchebakova, N. M., Rehfeldt, G. E., Parfenova, E. I. 2005. Impacts of climate change on the distribution of *Larix* spp. and *Pinus sylvestris* and their climatypes in Siberia. *Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Chang.* 11: 861-882.
- Torres, R., y J. M. 2005. Predicción de distribuciones diamétricas multimodales a través de mezclas de distribuciones Weibull. *Agrociencia* 39: 211-220.
- Verberk, W. C. E. P. 2012. Explaining general patterns in species abundance and distributions. *Nat. Edu. Know.* 3: 38.
- Xuan, G., W. Zhang, and P. Chai. 2001. EM algorithms of Gaussian mixture model and hidden Markov model. [http://grxuan.org/httpdocs/english/\(ICIP2001\)EM%20Algorithm%20of%20Gaussian%20Mixture%20Model%20and%20Hidden%20Markov%20Model.pdf](http://grxuan.org/httpdocs/english/(ICIP2001)EM%20Algorithm%20of%20Gaussian%20Mixture%20Model%20and%20Hidden%20Markov%20Model.pdf). (Consulta: mayo 2016).
- Yang, M. H., and N. Ahuja. 1998. Gaussian mixture model for human skin color and its applications in image and video databases. In: *Electronic Imaging'99. International Society for Optics and Photonics*, pp: 458-466
- Yoder, P. J., J. U. Blackford, N. G. Waller, and G. Kim. 2004. Enhancing power while controlling family-wise error: an illustration of the issues using electrocortical studies. *J. Clin. Exp. Neuropsych.* 26: 320-331.
- Zarnoch, S. J., and T. R. Dell. 1985. An evaluation of percentile and maximum likelihood estimators of Weibull parameters. *For. Sci.* 31: 260-268.