

Repartición espacial de las poblaciones en Entomología aplicada

D. CADAHIA

En este trabajo se intenta resumir brevemente el estado actual de los conocimientos sobre la repartición espacial de una población y los modelos de distribución teóricos a los que se puede ajustar. También se incluyen breves comentarios sobre los índices y medidas de agregación más en uso y se incluyen los más modernos métodos de regresión para su análisis, su utilización actual y perspectivas para su aplicación al análisis de procesos ecológicos y en la construcción de modelos de población.

D. CADAHIA. *Servicio de Defensa contra Plagas e Inspección Fitopatológica.* Madrid.

INTRODUCCION

La forma en que un conjunto de individuos de una misma especie, es decir, de una población, se encuentran repartidos en el medio en un determinado momento, es el resultado de los nacimientos, muertes y movimientos individuales acaecidos hasta ese momento, ya que, por estas causas, su número cambia continuamente en el espacio y en el tiempo.

En las poblaciones naturales es difícil definir con precisión las interacciones existentes; pero a veces, mediante la observación de la repartición espacial de sus individuos, puede obtenerse información sobre algunas características bionómicas de las especies y las razones que determinan los cambios de densidad de la población.

El ideal del ecólogo sería poder conocer realmente la repartición espacial de una población mediante la representación instantánea de cada individuo sobre un plano. En general esto no es posible o no es de fácil manejo y debe conformarse con formulacio-

nes o modelos tan simples y significativos como sea posible.

La más antigua y máxima simplificación consiste en expresar la población por el número de individuos que la constituyen o bien por un número medio por unidad de superficie o hábitat o de otro tipo, pero en general este parámetro de la población por sí sólo es poco descriptivo de la misma.

Frecuentemente, puede observarse que los individuos de una población se reparten siguiendo modelos característicos, que dependen no sólo de la especie, sino del propio hábitat. Teóricamente, esta repartición espacial puede investigarse con precisión por los métodos de la distancia (CLARK y EVANS, 1954; GREIG-SMITH, 1964; EBERHARDT, 1967). Con animales, su movilidad y el riesgo de no encontrar el individuo más próximo al punto o individuo elegidos al azar, limitan su aplicación (TURNER, 1960).

Sin embargo, las poblaciones animales en que los individuos viven en el espacio tridi-

mensional, en hábitats discontinuos, que pueden ser divididos en unidades discretas, tales como hojas, flores, frutos o plantas enteras tomadas como unidades de hábitat, es frecuente se analicen mediante el uso de las frecuencias obtenidas por los conteos del número de individuos por unidad de hábitat. En consecuencia, los modelos matemáticos adecuados para describir la repartición espacial de una población corresponden a las funciones de distribución discretas.

Con este trabajo nos proponemos realizar una breve reseña del estado actual de los conocimientos y aplicaciones prácticas de la repartición espacial de poblaciones animales, especialmente insectos, sin descender a los conceptos, demostraciones, cálculo y estimación de los parámetros de las distribuciones y de ajuste, o bien de las limitaciones de uso, puramente matemáticos que, por otra parte, pueden encontrarse en trabajos especializados que resuelven estos problemas (JOHNSON y KOTZ, 1969). Asimismo, pasaremos revista a los principales índices o medidas de agregación, y de sus relaciones, utilizados en ecología animal, especialmente insectos.

REPARTICIONES ALEATORIAS Y REGULARES

Distribución de Poisson

La hipótesis más sencilla relativa a la repartición espacial de los individuos de una población es que se encuentran esparcidos aleatoriamente y con independencia unos de otros. Además, la probabilidad de que un individuo se encuentre en un lugar determinado es muy pequeña, ya que se supone una población y hábitat muy extensos, lo que suele ocurrir en la mayoría de los casos.

La distribución que responde a las condiciones o hipótesis enumeradas es la de POISSON (1837), cuya principal caracterís-

tica es que la varianza es igual a la media: $\sigma^2 = m$. De aquí que se emplee como criterio de aleatoriedad de la distribución de frecuencias observadas a través de un muestreo, la relación entre la varianza y la media muestrales $\frac{s^2}{\bar{x}}$.

Actualmente, ha quedado comprobado por numerosos estudios ecológicos que los organismos, tanto plantas como animales, no es frecuente se repartan aleatoriamente, incluso en hábitats aparentemente homogéneos. En la mayor parte de los casos el medio no es verdaderamente homogéneo y las respuestas etológicas de los insectos, que gobiernan su repartición, son generalmente específicos y por tanto no aleatorios.

Así, COLE (1946), estudiando la repartición de varios animales cryptozóicos en un bosque de frondosas, pudo comprobar que sólo la correspondiente a las arañas corresponden a la distribución de POISSON. Las demás especies resultaron más o menos agregativas.

También excepcionalmente, la repartición de los insectos invasores de los campos de cultivo, inicialmente, puede ser aleatoria, aun cuando esta aleatoriedad pueda ser un resultado artificial de las frecuencias resultantes de una baja densidad en relación con el tamaño de la muestra. Por ejemplo, la repartición de áfidos en los cultivos de remolacha azucarera, particularmente *Myzus persicae* Sulzer en su fase inicial de infestación, antes de la reproducción, puede considerarse aleatoria (SYLVESTER y COX, 1961). Las puestas de muchos insectos se distribuyen aleatoriamente, aun cuando los huevos y larvas neonatas de primera generación se encuentren agrupadas, y posteriormente por la etología de su dispersión lleguen de nuevo a repartirse aleatoriamente o aproximarse a ello (CHIANG y HODSON, 1959).

La probabilidad de encontrar un cierto

número (r) de individuos en una muestra de una población con media (\bar{x}) y distribuida aleatoriamente es:

$$P [\xi = r] = e^{-\bar{x}} \frac{\bar{x}^r}{r!}$$

Distribución binomial positiva

Esta distribución se corresponde con una repartición regular de los individuos de una población en el medio. No se encuentra con frecuencia en condiciones naturales. Puede esperarse este tipo de repartición cuando cualquier unidad de muestreo tiene la misma probabilidad de estar ocupada por un individuo; pero el número máximo de individuos que puede contener cada unidad está limitado físicamente por su tamaño, o bien cuando la presencia de un individuo en la unidad hace decrecer la probabilidad de encontrar otro por alguna razón de tipo biológico (STUDENT, 1919; CASSIE, (1962). Este modelo puede ser aplicable a algunos casos en que exista una forma simple de competición, que limita el número máximo posible de individuos en una unidad discreta de hábitat. Un ejemplo podría encontrarse en la repartición de pájaros con un comportamiento territorial bien definido.

La distribución binomial positiva se define en términos del desarrollo de $(q + p)^N$ donde p es la probabilidad de que un punto dado esté ocupado por un individuo de la población y N es la «capacidad biológica» o número máximo de individuos por unidad de hábitat. La probabilidad de encontrar un cierto número (r) de individuos en una muestra de una población con parámetros N y p será:

$$P [\xi = r] = \binom{N}{r} p^r q^{N-r}$$

($r = 0, 1, 2, \dots, N$)

Como $m = Np$ y $\sigma^2 = Npq$, se deduce:

$$\sigma^2 = m - \frac{m^2}{N}; \quad \text{luego } \sigma^2 < m$$

La varianza se aproximará más a la media cuanto más grande sea N , que equivale a que el volumen de cada individuo sea más pequeño. Para un volumen que tienda a 0, $\frac{m^2}{N} \rightarrow 0$ y nos encontramos en el caso teórico de una distribución de Poisson.

REPARTICIONES AGREGATIVAS

Numerosas comparaciones de las distribuciones de frecuencias observadas con distribuciones aleatorias esperadas revelan que en la mayor parte de las especies estudiadas las reparticiones de los individuos no son aleatorias, sino agregativas, y sus distribuciones de frecuencias pueden generalmente ajustarse a una distribución binomial negativa o las distribuciones de contagio afines, tales como la Neyman A, modelo teórico que se ha intentado ajustar a las distribuciones de frecuencias observadas que presentan una tendencia polimodal, Thomas y Polya - Aeppli, como las más usadas.

Las reparticiones espaciales correspondientes a las distribuciones agregativas en las poblaciones animales pueden ser el resultado de factores físicos y biológicos. Los factores físicos crean un medio ambiente heterogéneo y así todas las áreas no son igualmente atractivas o receptivas para los insectos. Las respuestas etológicas de los insectos a su medio y otros organismos incrementa la probabilidad de que si un insecto se encuentra en una unidad de muestreo, se encuentra también otro en esa misma unidad. SEVACHERIAN y STERN (1972) apuntan algunos de los factores que pueden influir en la agregación de los insectos: 1) Comportamiento de oviposición

del que puede resultar un alta densidad de larvas neonatas procedentes de las puestas en grupo. 2) Respuesta a factores microclimáticos tales como temperatura, humedad, viento, luz y factores edáficos. 3) Respuesta a feromonas y etología de la copulación, atracción por sonidos, lugares de diapausa, etc. 4) Parasitismo o predación diferenciales en áreas localizadas.

De entre los modelos correspondientes a las distribuciones agregativas propuestas, la binomial negativa ha resultado ser la más ampliamente aplicable dentro de las distribuciones agregativas. Todas ellas están caracterizadas por que la varianza es superior a la media: $\sigma^2 > m$

Distribución binomial negativa

En el momento actual la distribución binomial negativa es la de uso más frecuente, y prácticamente todos los trabajos prácticos sobre repartición espacial se basan en ella. Está definida por parámetros: la media m y un exponente k , o en términos del desarrollo de $(q - p)^{-k}$, donde $p = \frac{m}{k}$ y $q - p = 1$. La probabilidad de encontrar r individuos en una muestra de una población de parámetros k y m será:

$$P \{x = r\} = \binom{k + r - 1}{r} \left(\frac{1}{q}\right)^k \left(\frac{p}{q}\right)^r$$

Como $m = kp$ y $\sigma^2 = kp(1 + p)$, se deduce:

para la población $\sigma^2 = m + \frac{m^2}{k}$ y para la muestra $s^2 = \bar{x} + \frac{\bar{x}^2}{k}$

La binomial negativa, por otra parte, está relacionada matemáticamente a las distribu-

ciones de Poisson y logarítmicas: Cuando $k \rightarrow \infty$, la varianza de la distribución tiende a la media con incremento de la aleatoriedad, obteniéndose la distribución de Poisson como límite. En otra hipótesis, cuando $k \rightarrow 0$ sólo con incremento de la agregación, y si sólo se incluyen las unidades muestrales que contengan individuos resulta la serie logarítmica (FISHER y col., 1943).

Puede llegarse a la distribución binomial negativa por varios caminos diferentes (ASCOMBE, 1950; WATERS y HENSON, 1959):

1. Muestreo binomial inverso: Si una proporción θ de individuos de una población posee un cierto carácter, el número de observaciones en exceso de k que deben hacerse para obtener justamente k individuos con ese carácter se distribuye según una binomial negativa (HALDANE, 1945).

2. Distribución compuesta de Poisson: Donde las medias de las distribuciones Poisson componentes varían de acuerdo con una distribución Γ . Un ejemplo biológico de esta situación es el proporcionado por ITÔ y col. (1962), en que una serie de conteos de una avispa formadora de agallas en castaño se distribuye según una Poisson en cada árbol aisladamente; pero cuando se reunieron todos los conteos efectuados se ajustaron a una binomial negativa.

3. Distribuciones compuestas de Poisson y logarítmicas: Si un número de colonias son distribuidas según Poisson y el número de individuos por colonia sigue una distribución logarítmica, la resultante será una binomial negativa. Los conteos de bacterias satisfacen a este modelo, como fue comprobado por QUENOUILLE (1949).

4. Simple proceso de inmigración -nacimientos - muertes: En este modelo de crecimiento de una población, en que son constantes las tasas de nacimiento y muerte relativas a un individuo y la tasa de inmigración es también constante, se llega a una distribución binomial negativa para el tamaño de la población (KENDALL, 1948). En este proceso resulta una distribución idéntica a la expuesta en el apartado anterior.

El proceso de crecimiento de la población en algunos insectos tiene alguna semejanza con el modelo de KENDALL descrito. En tales insectos, como el áfido de la remolacha azucarera, *Myzus persicae* (SYLVESTER y COX, 1961), el hemíptero cicadoidea *Eutettis tenellus*, también de la remolacha (BOWEN, 1947), así como las especies del mismo grupo, plagas del arroz, *Nilaparvata lugens*, *Sogatella furcifera*, *Laodelphax cinztipes* (KUNO, 1963 y 1968), las poblaciones inmigrantes a principios de la estación se distribuyen sobre el campo aproximadamente en forma aleatoria. Cuando la población se expande a través de la reproducción, sin embargo, sus distribuciones llegan a ajustarse bien con la serie binomial negativa.

El crecimiento de la población de áfidos y jassidos difiere aparentemente del modelo de KENDALL en que las tasas de nacimientos y muertes por individuo, así como la tasa de inmigración por unidad de tiempo no son constantes. La restricción del período de reproducción por generación es particularmente neta en los jassidos. KUNO (1968) construye un modelo simplificado del proceso de generación de la distribución aleatoria de la población inmigrante, una tasa constante de oviposición de las hembras con respecto al tiempo, la misma probabilidad de muerte de ninfas y adultos con respecto al tiempo e individuo, y una dispersión aleatoria en el campo, según el modelo de SKELLAN (1951).

Las conclusiones más importantes fueron que las distribuciones resultantes en las generaciones sucesivas resultaron del tipo binomial negativa. Cuando no hubo dispersión, la distribución fue Polya - Aeppli. En las segundas y terceras generaciones, el grado de agregación fue más alto si la tasa de reproducción por generación era pequeña, justamente la tendencia opuesta a la esperada del modelo de KENDALL.

Distribución THOMAS

THOMAS (1949) nos ha proporcionado un modelo para describir la distribución de las plantas muestreadas mediante cuadrados. Las premisas básicas para este modelo fueron:

1. Se supone un área sobre la cual un número de individuos se distribuyen aleatoriamente; entonces a cada uno de estos individuos se asocia un número también aleatorio de otros individuos. 2. Con esta hipótesis, los primeros individuos son tomados como representantes de los centros de los grupos de individuos, y los restantes individuos del grupo se supone se distribuyen aleatoriamente. Razones por las que esta distribución se denomina también doble Poisson.

Con estas hipótesis THOMAS formula las siguientes ecuaciones:

$$P [\xi = r] = \sum_{j=1}^r \frac{m^j e^{-m}}{j!} \cdot \frac{(j\lambda)^{r-j} e^{-j\lambda}}{(r-j)!}$$

r = 1, 2, 3 . . . ; j = número de grupos con 1, 2, 3 . . . individuos.

Los dos parámetros de la distribución son:

$$m = \frac{-(s^2 - \bar{x}) + \sqrt{(s^2 - \bar{x})^2 + 4}}{2}$$

$$\lambda = \frac{\bar{x}}{m} - 1$$

Distribución POLYA - AEPPLI

POLYA (1931), al describir esta distribución la atribuye a AEPPLI. Las premisas básicas de esta distribución son las siguientes: 1. Se supone que la superficie en estudio es invadida de forma aleatoria por los organismos padre que llegan simultáneamente. 2. Estos organismos más tarde producen su descendencia en grupos.

Las ecuaciones que definen la distribución son:

$$P[\xi = r] = e^{-m_1} r^r \sum_{j=1}^r \binom{r-1}{j-1} \frac{1}{j!} \left(\frac{m_1(1-r)}{r} \right)^j;$$

$$P[\xi = 0] = e^{-m_1}$$

donde $r = 1, 2, 3 \dots$. Los parámetros son:

$$m_1 = \frac{2(\bar{x})^2}{s^2 + \bar{x}}; \quad r = 1 - \frac{m_1}{\bar{x}}$$

Distribución NEYMAN, tipo A

NEYMAN (1939), al estudiar la repartición de las larvas del perforador del maíz, *Ostrinia nubilalis*, deriva la distribución que lleva su nombre, y razona que es «contagiosa», ya que las puestas de las que proceden las larvas son realizadas en grupo. Las hipótesis de este modelo de NEYMAN fueron: 1. Las puestas en grupo del perforador europeo del maíz se distribuyen aleatoriamente. 2. Existe una distancia máxima limitada para la dispersión larval a partir de cada puesta. Así, si se encuentra una larva, existe la misma probabilidad de que sean encontradas otras en la

misma área. 3. El número de larvas de cada grupo es un factor aleatorio.

Como el cálculo de $P[\xi = r]$ es muy laborioso a partir de la función de densidad, se emplea la siguiente forma recurrente:

$$P[\xi = r + 1] = \frac{m_1 m_2 e^{-m_2}}{r + 1} \sum_{j=0}^r \frac{m_2^j}{j!} P[\xi = r - j]$$

para $r = 0, 1, 2, \dots$; partiendo de

$$P[\xi = 0] = e^{-m_1} (1 - e^{-m_2})$$

Los parámetros de la distribución son:

$$m_2 = \frac{s^2 - \bar{x}}{\bar{x}} \quad m_1 = \frac{\bar{x}}{m_2}$$

INDICES Y MEDIDAS DE AGREGACION

En muchos casos es preferible determinar solamente los grados de agregación o agrupamiento, mejor que intentar el ajuste de los datos observados a una distribución teórica tales como las que hemos pasado revista. Así pueden hacerse comparaciones de una o dos especies en dos diferentes biotopos o en tiempos diferentes sin necesidad de ligarse a las rígidas y a veces improbables hipótesis de los modelos matemáticos descritos. Así se han desarrollado diversos índices y medidas de agregación, muchos de ellos basados en los parámetros de las distribuciones teóricas estudiadas.

La relación varianza/media

Hemos visto que en las reparticiones que se

ajustan a la distribución de POISSON, la varianza es igual a la media ($\sigma^2 = m$) y en las agregativas la varianza excede a la media. Esto sugiere el uso de la relación V/m , como una medida de agregación.

El valor muestral de esta relación es:

$$\frac{s^2}{\bar{x}} = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}{n \bar{x}}$$

Para un valor grande de n , el valor esperado de esta relación será $E \left[\frac{s^2}{\bar{x}} \right] \approx 1$. Para comprobar si el valor obtenido difiere significativamente de 1, o bien si estos valores han sido tomados con cierta probabilidad de una población repartida aleatoriamente, puede utilizarse un test χ^2 , ya que $\frac{1}{\bar{x}} \sum (x_i - \bar{x})^2$, conocido también como

«Índice de repartición» es la suma de n términos de la forma $\frac{(O_i - E_i)^2}{E_i}$. Por tanto,

la suma anterior está aproximadamente distribuida según una variable χ^2 con $n - 1$ g. de 1. La relación V/m no deberá considerarse como un test-criterio, sino meramente como una muestra estadística descriptiva de una repartición de la población, que proporciona una medida de agregación. En este último caso V/m es simplemente una estimación de un parámetro de población con una estimación de la densidad media.

Índice de agrupamiento de DAVID y MOORE

Como función de la relación antes analizada, DAVID y MOORE (1954) sugirieron, como apropiado para definir el grado de agrupamiento o agregación de una población, el índice:

$$I = \frac{s^2}{\bar{x}} - 1$$

que es equivalente al segundo parámetro de la distribución Neyman, tipo A.

A partir de esta definición, describen un método para comparar dos valores I_1 e I_2 de dos poblaciones diferentes. Esta comparación puede realizarse sin tener en cuenta si los medios son diferentes. Si x_1 y x_2 son las medias y s_1 y s_2 son las varianzas de las muestras de tamaño n de las dos poblaciones puede calcularse el estadístico

$$W = - \frac{1}{2} \ln \left(\frac{s_1^2/\bar{x}_1}{s_2^2/\bar{x}_2} \right)$$

Si W queda fuera del intervalo

$$\left(- \frac{2,5}{\sqrt{n-1}} , + \frac{2,5}{\sqrt{n-1}} \right)$$

entonces I_1 e I_2 difieren significativamente al nivel de 5%. Este método nos proporciona un medio de comparar los grados de agregación de dos poblaciones.

Por otra parte, el índice I de DAVID y MOORE decrece en proporción lineal con la disminución de la densidad de la población, suponiendo que las muertes sean aleatorias, y que esto es cierto con independencia de la distribución de frecuencias de partida. Estas características del índice nos proporciona un método para determinar si las muertes o supervivencias son dependientes de la densidad.

Parámetro k de la binomial negativa

Cuando la repartición espacial de una población se puede ajustar a una distribución binomial negativa, puede usarse su parámetro k como medida de agregación, como puso de relieve WATERS (1959). Como $k \rightarrow \infty$ cuando la distribución llega a hacerse aleatoria es preferible usar el valor $\frac{1}{k}$,

que toma el valor 0 para la distribución aleatoria y aumenta cuando aumenta la agregación de la población.

Recientemente, KUNO (1968) ha demostrado que el índice $C_A = \frac{s^2 - \bar{x}}{\bar{x}^2}$ que se

corresponde con $\frac{1}{k}$ en la binomial negativa, puede ser una medida de agregación de la población, con independencia del tipo de distribución de partida.

Una propiedad interesante de k y, en consecuencia, de C_A es que permanecen inalterados cuando una población disminuye en su tamaño por bajas individuales causadas aleatoriamente. Por tanto, estos índices o medidas pueden ser considerados como representativos de alguna propiedad intrínseca de la repartición espacial de una población, cualquiera que sea su densidad.

KUNO (1968) sugiere como estimador aproximadamente insesgado del índice C_A la siguiente expresión:

$$\hat{C}_A = \frac{s^2 - \bar{x}}{\bar{x}^2 - \frac{s^2}{n}}$$

(n = número de unidades de muestreo).

Esta es precisamente la ecuación dada por BLISS y OWEN (1958) para estimar $1/k$ en la distribución binomial negativa.

Índice I_b de MORISITA

Este índice presenta la ventaja de ser relativamente independiente del tipo de distribución, del número de muestras y del tamaño de la media. Fue propuesto por MORISITA (1959) y es expresado por:

$$I_b = \frac{Q \sum_{i=1}^Q x_i (x_i - 1)}{T (T - 1)}$$

donde Q es el número total de unidades de muestreo, x_i el número de individuos de la unidad de muestreo i -ésima, y $T = \sum_{i=1}^Q x_i$,

que es el número total de individuos.

Se tiene que:

$I_b = 1$ cuando la distribución es aleatoria.

$I_b > 1$ para distribuciones agregativas.

$I_b < 1$ para distribuciones regulares.

Índices de LLOYD de «Hacinamiento medio» y «Parcheo»

LLOYD (1967), propone un interesante parámetro que denomina «hacinamiento medio» y lo define como el número medio por individuo de otros individuos que le acompañan en la unidad de muestreo. Estos otros individuos pueden considerarse como coocupantes de la unidad. Es expresado por la siguiente formulación:

$$m^* = \frac{\sum_{i=1}^Q x_i (x_i - 1)}{\sum_{i=1}^Q x_i} = m + \left(\frac{\sigma^2}{m} - 1 \right) = m + I$$

donde Q es el número total de unidades de muestreo de la población, y x_i el número de individuos en la unidad i -ésima.

La intención de LLOYD fue medir el grado medio de hacinamiento experimentado por los individuos de una población, así que este parámetro en su sentido original solo podría ser aplicado con propiedad a animales libres, no gregarios que viven en hábitats continuos y uniformes. Sin embargo, IWAO (1968) apunta que este concepto de hacinamiento medio según se definió podría ser aplicado a cualquier clase de organismos y cualquier tamaño de cuadrado unidad, sin especial implicación en el efecto de hacinamiento.

La estimada muestra del hacinamiento me-

dio \bar{x}^* , puede obtenerse por las estimadas de σ^2 y m en el muestreo, sustituyéndolas, en la ecuación primera:

$$\bar{x}^* = \bar{x} + \left(\frac{s^2}{\bar{x}} - 1 \right)$$

que puede pensarse sea sesgada con cierta intensidad. Cuando la distribución de la población es binomial negativa, LLOYD deduce varias estimaciones de m . Entre ellas la estimación por momentos es dada por

$$\bar{x}^* = \bar{x} + \left(\frac{s^2}{\bar{x}} - 1 \right) \left(1 - \frac{s^2}{q^2 \bar{x}^2} \right)$$

q = número de unidades de la muestra del total Q .

El índice de «parcheo» lo definió LLOYD como la relación del «hacinamiento medio» a la densidad media:

$$\frac{\bar{m}^*}{\bar{m}} = 1 + \frac{\sigma^2 - m}{m^2} = 1 + C_A \approx I_b$$

Como puede verse, los tres índices:

I_b , C_A y $\frac{\bar{m}^*}{\bar{m}}$ pueden considerarse esencialmente idénticos, aun cuando se deduzcan a través de diferentes consideraciones. Las muertes o bajas aleatorias, por tanto, tampoco alteran el valor de este índice de «parcheo»

$\frac{\bar{m}^*}{\bar{m}}$, como ocurre para los otros dos.

El «parcheo», en consecuencia, representa una propiedad de las reparticiones espaciales considerada por sí misma con independencia de su densidad, de forma tal que dos poblaciones pueden mostrar el mismo grado de «parcheo» aun cuando sus densidades sean diferentes.

METODOS DE REGRESION PARA ANALISIS DE LA AGREGACION

Hasta el momento, los métodos de regresión para establecer bases teóricas de la repartición espacial de las poblaciones han sido utilizados solamente en dos ocasiones. La primera, a través de una relación empírica (TAYLOR, 1961), y la segunda, con bases teóricas que han proporcionado un nuevo método de análisis de la agregación y de diferentes aspectos de la dinámica de poblaciones (IWAQ, 1968).

Ley potencial de TAYLOR

Hemos visto que la repartición de individuos en las poblaciones naturales, la varianza no es independiente de la media y que con el aumento de la media aumenta la varianza. Siguiendo esta idea TAYLOR (1961, 1965) establece que esta relación entre la varianza. Siguiendo esta idea, TAYLOR (1961, expresada por valores obtenidos por muestreo:

$$s^2 = a \bar{x}^b$$

El índice b varía ampliamente de un organismo a otro, pero permanece constante para el mismo organismo dentro del mismo biotopo, incluso cuando se muestrea por métodos diferentes. Sin embargo, a varía según el método de muestreo empleado y quizá también con la tasa de crecimiento de la población. Puede decirse que el índice b refleja la interacción etológica entre organismo y medio.

La serie de datos necesarios para calcular los medios y varianzas precisas para determinar a y b pueden obtenerse de diferentes muestreos realizados en áreas y tiempos; asimismo, las unidades de muestreo y el tamaño de la muestra pueden ser diversos.

La ley $s^2 = a \bar{x}^b$ se representa y ajusta

mejor como una ecuación de regresión tomando logaritmos:

$$\log S^2 = \log a + b \log \bar{x}$$

en que $\log a$ y b son la ordenada en el origen y coeficiente de regresión respectivamente.

TAYLOR (1961) comprobó que esta ley se cumplía en 24 censos de organismos, tanto plantas como animales. Los trabajos realizados por MORENO (1976) sobre brotes de naranjo y CADAHIA (1975) sobre procesionaria del pino, *Thaumetopoea pityocampa* dan excelentes ajustes de esta ley.

Sin embargo, el sustrato teórico de esta ley no es claro. Si las distribuciones teóricas de base pertenecen a las series binomial negativa o positiva con k y N comunes respectivamente, la relación entre la media y la varianza no obedece a la ley potencial, pues $\sigma^2 = m + \frac{m^2}{k}$ para las primeras y $\sigma^2 = m - \frac{m^2}{N}$ para las segundas (IWAO, 1968).

Método de regresión de IWAO

Al analizar la repartición espacial de los organismos, bien sean plantas o animales, nos encontramos con dos aspectos diferentes en la forma de agregación. El primero corresponde a la repartición de los individuos en grupos o colonias o aisladamente; el segundo, si el tipo de repartición de tales unidades básicas, bien sean individuos o grupos de individuos, es agregativo. Es frecuente que los organismos vivan en más o menos intensa agregación, como consecuencia de sus hábitos gregarios o sus limitadas posibilidades de dispersión, unido a la reproducción en masa o grupos. Resulta importante distinguir los dos aspectos de agregación y separar los cambios aparentes y verdaderos de la repartición es-

pacial relacionados con los cambios de sus condiciones de vida.

Estos aspectos usualmente no pueden ser esclarecidos mediante un simple índice de agregación o mediante el ajuste de una distribución matemática de las frecuencias observadas deducida de conteos.

Estas razones indujeron a IWAO (1968) a proponer un método de regresión para el análisis de la repartición espacial que proporcionará más información sobre los aspectos y problemas anotados.

Por consideraciones teóricas y el examen de gran variedad de ejemplos prácticos, IWAO dedujo que la regresión entre el «hacinamiento medio», según fue definido por LLOYD (1967) y la densidad media, es lineal en una amplia variedad de situaciones. Así esta relación puede ser expresada por:

$$m = \alpha + \beta m$$

donde α es la ordenada en el origen en m y β el coeficiente de regresión, y son características de las distintas distribuciones teóricas representativas de las diversas situaciones de la repartición espacial de una población. La linealidad de la regresión ha sido demostrada en la mayoría de las reparticiones animales probadas.

Los valores estimados de α y β pueden obtenerse mediante el conocimiento de \bar{x} y \bar{y} en una serie de conteos observados por muestreo, por el método usual de mínimos cuadrados.

La ordenada en el origen α es igual a 0 para las distribuciones de la serie POISSON, las binomiales negativas con una k común, o las series binomiales positiva con un N común, pero en algunas situaciones prácticas tiende a tomar algún valor positivo. Esto significa, que típicamente $(\alpha + 1)$ individuos vivirían juntos en el mismo cuadrado o unidad de muestreo

cuando la densidad media se hace infinitesimal. Los valores positivos de α pueden ser el resultado de la preferencia del animal a determinados puntos favorables del hábitat; pero en general parece que están relacionados con las bionomias características de cada especie, tales como las de oviposición o viviposición en grupos y una interacción positiva entre individuos.

Teóricamente, α no puede ser negativo, pero en algunos casos su valor obtenido por extrapolación de la línea de regresión se encuentra en el intervalo $(-1, 0)$. Esto puede ocurrir cuando se produce algún tipo de interacción repulsiva entre los individuos directa o indirectamente, tales como la territorialidad de algunos animales y el condicionamiento ambiental, como en *Callosobruchus chinensis*, cuyos adultos tienen una fuerte tendencia a evitar las judías que ya están ovipositadas (UTIDA, 1943), y algunos himenópteros parásitos.

El valor de α puede cambiar con el tamaño del cuadrado o unidad de muestreo, pero dentro de esta limitación, aún refleja el grado de agregación, positiva o negativa, que se considera inherente a la especie concerniente. En este sentido, α puede denominarse «índice de contagio básico».

La pendiente o coeficiente de regresión β , por otra parte, puede ser considerada como un índice que muestra la utilización espacial del hábitat por los individuos o grupos de individuos en relación a la densidad de la población. Su valor es igual a la unidad cuando la repartición espacial de los individuos o grupos de individuos, con un tamaño medio fijo, sigue la serie de Poisson. El coeficiente β será mayor que la unidad cuando la repartición sea agregativa o contagioso, es decir, siguen una distribución de la serie binomial negativa con un k común. Cuando $\beta < 1$ es el caso de la binomial

positiva con una N común, de repartición espacial regular. Debe ser puesto de relieve que también puede ser $\beta \approx 1$ en las distribuciones totalmente uniformes cuando la variación de las densidades medias son menores que 1. También este coeficiente β será mayor o menor que la unidad si el tamaño de la media de colonias repartidas aleatoriamente se incrementa o decrece proporcionalmente al incremento de la densidad media. De cualquier forma, β describe la forma en que los individuos o grupos de individuos se reparten por sí mismos en su hábitat con los cambios de la densidad media. Por ello, puede denominarse como «coeficiente densidad - contagio».

De todo esto puede deducirse que ambos índices α y β se complementan para describir las reparticiones espaciales de las poblaciones animales.

En el cuadro 1, reproducido de IWAQ (1970), se dan todas las relaciones de los valores y límites de α y β con los modelos matemáticos que definen las diferentes formas de reparticiones espaciales, y los posibles mecanismos que las explican.

UTILIDAD Y PERSPECTIVAS

Descripción de la repartición espacial de una especie

Hemos visto que la descripción de la repartición espacial de una población animal mediante el uso de las distribuciones matemáticas teóricas de que se dispone es solamente aproximado y superficial, que de ellos no pueden deducirse conclusiones biológicas y que sólo en ocasiones sirven como comprobación de hipótesis. Asimismo ocurre con los análisis mediante los índices de agregación aún cuando éstos pueden satisfacer suficientemente la información requerida. Sin duda alguna el método de regresión de IWAQ, ba-

CUADRO 1.—Relación de α y β con el tipo de repartición espacial (IWAO, 1970)

Tipo de repartición	Valor de α β	Posible explicación del mecanismo básico	Modelos matemáticos correspondientes
Aleatoria	0 1	Los individuos se reparten independientemente y aleatoriamente.	Serie de Poisson
Agregativa o contagio	> 0 1	Colonias distribuidas aleatoriamente (tamaño medio de colonia fijo). Atracción mutua: La presencia de un individuo en una unidad cuadrado incrementa la probabilidad de encontrar otros individuos en la misma unidad.	Poisson binomial Neyman tipo A Thomas Binomial negativa (Quenonille) Polya-Aeppli Binomial negativa (Polya-Eggenberger con un k común)
	0 > 1	Reparticiones de individuos con una definida tendencia a la agregación (en el sentido de la constante I_0 o $\frac{m^*}{m}$); probablemente debida, en muchos casos, a la naturaleza heterogenea de las unidades de muestreo.	Serie binomial negativa con un k común $(\beta = 1 + \frac{1}{k})$
	> 0 < 1	Colonias repartidas contagiosamente (tamaño de colonia fijo); muchos otros procesos pueden incluirse.	No hay modelos matemáticos (p.e, reparticiones de colonias que siguen la serie binomial negativa con un k común).
Regular	0 < 1	El máximo número de individuos posible en una unidad está limitado por competición o alguna otra razón.	Binomial positiva con un común N (N: capacidad de una unidad) $\beta = 1 - \frac{1}{N}$
	$0 > \alpha > -1 \approx 1$	Repulsión mutua; pero no limitación en la capacidad de una unidad: la presencia de un individuo en una unidad decrece la probabilidad de que otros individuos se encuentren en la mayor unidad.	Serie binomial positiva con un común d' ($d' = \frac{m}{N} = 1 - \frac{\sigma^2}{m}$; $1 > d' > 0$), ($\alpha = -d'$, pero $\alpha = 0$ y $\beta = 0$ para $m \leq d'$). Distribución completamente uniforme ($\alpha = -1$, pero $\alpha = 0$ y $\beta = 0$ para $m \leq 1$).

sado en el índice de «hacinamiento medio» de LLOYD, puede proporcionarnos una buena información para describir la repartición espacial de una especie.

Los dos parámetros, α de contagio básico y β como coeficiente densidad-agregatoriedad tienen una significación biológica más definida. En conexión con este método se encuentran relacionados los diversos modelos

basados en las distribuciones teóricas, con lo que podremos obtener una descripción más detallada sobre estos aspectos.

Transformación de datos y técnicas de muestreo

Para poder utilizar los test de significación estadística basados en su mayor parte en la distribución normal (test paramétricos), es

necesario transformar los datos obtenidos en el campo para su normalización (p.e., análisis de la varianza). El conocimiento de los parámetros de la distribución a la que se pueden ajustar es de gran interés para que esta transformación (cambio de variable) sea lo más eficaz posible.

Con este fin se han desarrollado fórmulas para las diferentes distribuciones y también IWAO y KUNO (1968) lo han hecho para el método de regresión de IWAO.

Para desarrollar las técnicas de muestreo adecuadas a la investigación o desarrollo práctico de la lucha integrada contra una determinada plaga también es necesario el conocimiento de la distribución teórica de su población y el cálculo de sus parámetros, ya que con ellos podrá definirse con mayor precisión el tamaño de la muestra y desarrollar las técnicas de muestreo secuencial o sucesional. Para este último caso, hay formulaciones derivadas para las distribuciones más utilizadas. También para su aplicación en el caso del método de regresión de IWAO, KUNO (1969), a partir del conocimiento de α y β desarrolla un método de muestreo secuencial basado en un tamaño de la muestra flexible, con suficiente toma de unidades de muestreo para obtener una estimación de la media con un predeterminado grado de precisión.

Análisis de procesos ecológicos

Como hemos visto, puede obtenerse una información útil sobre un proceso ecológico determinado de una población mediante el análisis de los cambios que se dan en su repartición espacial durante sucesivos intervalos de tiempo. Con este fin, lo primero a realizar será encontrar las relaciones definidas entre la repartición espacial y las variables ecológicas. El cambio de esta repartición en relación con la densidad de la población es

de especial importancia, ya que uno de los problemas centrales de la ecología de las poblaciones animales es el de la regulación del tamaño de la población por los procesos o factores dependientes de la densidad.

En los primeros intentos de resolución de este problema, UTIDA y col. (1952) usaron la relación varianza/media para detectar los cambios dependientes de la densidad (a través de la mortalidad y/o dispersión) en *Pieris rapae* durante su desarrollo.

MORISITA (1962) critica el uso de este índice $\frac{s^2}{x}$, porque, como hemos visto, es afectado por la variación de la densidad media, y recomienda el uso de su índice $I\delta$ como mejor criterio. Sin embargo, $I\delta$ y los índices relacionados con él, pueden cambiar durante el proceso de expansión espacial de los agregados o grupos iniciales en el curso de desarrollo de la población o con los cambios de su densidad dentro de un mismo estado, sin que opere ningún proceso dependiente de la densidad. Por tanto, no son utilizables para este propósito. Puede pensarse que el método de regresión de IWAO parece el más prometedor como medio de detectar dos factores dependientes de la densidad.

Uso de las distribuciones matemáticas para la construcción de modelos de población

Uno de los aspectos más positivos del conocimiento de las distribuciones matemáticas teóricas que subyacen en una población es que definen las distribuciones de frecuencia esperadas para valores dados de sus parámetros. Entonces podemos construir un modelo de población realista tomando como componente básico un modelo de repartición espacial ampliamente aplicable a poblaciones biológicas.

Por ejemplo, BURNETT (1957), experimentando en la acción de *Eucarsia formosa* sobre *trialeurodes vaporariorum* después de definir las distribuciones teóricas de las poblaciones

de huésped y parásito y sus densidades medias, comprueba que hay diferencias significativas en la reproducción del parásito según las distribuciones.

ABSTRACT

D. CADAHIA. 1979.—Repartición espacial de las poblaciones en Entomología aplicada. *Bol. Serv. Plagas*, 3: 219-233.

In this work, it is sought to briefly sum up the present state of knowledge regarding the spatial patterns of animal populations and the theoretical distribution models to describe it. Brief comments are also included of the indices and measures of aggregation mostly used and the most modern regression methods are included for their analysis, present and perspective use for applying to the analysis of ecological processes and in constructing population models.

REFERENCIAS

- ASCOMBE, F. J. 1950: Sampling theory of the negative binomial and Logarithmic series distributions. *Biometrika*, 37: 358-82.
- BLISS, C. I., y OWEN, A. R. G. 1958: Negative binomial distribution with a common k . *Biometrika*, 45: 39-58.
- BOWEN, M. F. 1947: Population distribution of the beet leafhopper in relation to experimental field-plot layout. *J. Agric. Res.*, 75: 259-78.
- CASSIE, M. 1962: Frequency distribution models in the ecology of plankton and other organisms. *J. Anim. Ecol.*, 31: 65-92.
- CLARK, P. J., y EVANS, F. C. 1954: Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35: 445-53.
- CHIANG, H. C., y HODSON, A. C. 1959: Distribution of the first generation egg masses of the European corn borer in corn fields. *J. Econ. Ent.*, 52: 295-9.
- COLE, L. C. 1946: A study of the cryptozoa of an Illinois Woodland. *Ecol. Monogr.* 16: 49-86.
- DAVID, F. N., y MOORE, P. G. 1954: Notes on contagious distributions in plant populations. *Ann. Bot. N. S.*, 18: 47-53.
- EBERHARDT, L. L. 1967: Some developments in «distance sampling». *Biometrics*, 23: 207-16.
- EGGENBERGER, F., y POLYA, G. 1923: Über die statistisch verkettete Vorgänge. *Z. Angew. Math. u. Mechanik.*, 3: 279-89.
- FISHER, R. A.; CORBET, A. S., y WILLIAMS, C. B. 1943: The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 12: 42-58.
- GREIG-SMITH, P. 1964: Quantitative plant ecology. London.
- ITO, Y.; NAKAMURA, M.; KONDO, M.; MIYASHITA, K., y NAKAMURA, K. 1962: Population dynamics of the chestnut gall-wasp, *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu (Hymenoptera: Cynipidae) II. Distribution of individuals in bud of chestnut tree. *Res. Popul. Ecol.*, 4: 35-46.
- IWAO, S. 1968: A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal population. *Res. Popul. Ecol.*, 10: 1-20.
- IWAO, S. 1970: Analysis of Spatial Patterns in animal populations: Progress of research in Japan. *Rev. Plant. Protec. Res.*, 3: 41-54.
- JOHNSON, N. I., y KOTZ, S. 1969: Distributions in statistics: Discrete distributions. Ed. Houghton Mifflin Company-Boston.
- KENDALL, D. G. 1948: On some modes of population growth leading to R. A. Fisher's logarithmic series distribution. *Biometrika*, 35: 6-15.
- KUNO, E. 1963: A comparative analysis of the distribution of nymphal populations of some leaf-and planthoppers on rice plant. *Res. Pop-Ecol.*, 2: 95-105.
- KUNO, E. 1968: Studies on the population dynamics of rice leafhoppers in a paddy field. *Bull. Kyushu Agric. Expt. Sta.*, 14: 131-246.
- LLOYD, M. 1967: Mean crowding. *J. Anim. Ecol.*, 36: 1-30.
- MORISITA, M. 1959: Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E (Biol)*, 2: 215-35.
- NEYMAN, J. 1939: On a new class of «contagious» distributions, applicable in entomology and bacteriology. *Ann. Math. Statist.*, 10: 35-57.
- POISSON, S. D. 1837: Recherches sur la probabilité des jugements en matière criminelle et en matière civile, précédées des règles générales du calcul des probabilités. *Bachelier, Imprimeur-Libraire pour les Mathématiques, La Physique, etc.* Paris.
- POLYA, G. 1931: Sur quelques points de la théorie des probabilités. *Ann. Inst. Henri Poincaré*, 1: 117-61.
- QUENOUILLE, M. H. 1949: A relation between the logarithmic, Poisson and negative binomial series. *Biometrika*, 5: 162-4.
- SEVACHERIAN, V., y STERN, V. M. 1972: Spatial distribu-

- tion patterns of *Lygus* Bugs in California Cotton Fields. *Envier. Ent.*, 1: 695-704.
- SKELLAN, J. G. 1951: Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 38: 196-218.
- STUDENT. 1919: An explanation of desiderations from Poisson's law in practice. *Biometrika*, 12: 211-15.
- SYLVESTER, E. S., y COX, E. L. 1961: Sequential plans for sampling aphids beets in Kern Country California. *J. Econ. Ent.* 54: 1.080-5.
- TAYLOR, L. R. 1961: Aggregation, variance and the mean. *Nature*, Lond. 189: 732-5.
- TAYLOR, L. R. 1965: A natural law for the spatial disposition of insects. *Proc. XII int. Congr. Ent.*, 396-7.
- THOMAS, M. 1949: A generalization of Poisson's binomial limit for use in ecology. *Biometrika*, 36: 18-25.
- TURNER. 1960: Size and dispersion of a Louisiana population of the cricket frog, *Acris gryllus*. *Ecology*, 4: 258-68.
- UTIDA, S. 1943: Studies on experimental population of azuki bean weevil *Callosobrochus chinensis*. VIII. Statistical analysis of the frequency distribution of the emerging weevils on bean. *Mem. Coll. Agric. Kyoto Univ.*, 54: 1-22.
- WATERS, W. E. 1959: A quantitative measure of aggregation in insects. *J. Econ. Ent.*, 52: 1.180-4.
- WATERS, W. E., y HENSON, W. R. 1959: Some sampling attributes of the negative binomial distribution con especial referencia to forest insects. *For. Sci.*, 5: 397-412.

