

METODOS CUANTITATIVOS EN LOS ESTUDIOS ENTOMOLOGICOS

E. LUIS CALABUIG*

1. INTRODUCCION

Un aspecto fundamental de la ecología descriptiva se centra en intentar conocer la importancia numérica de las poblaciones que conforman la comunidad y la forma en cómo se encuentran distribuidas en el espacio. Esto implica, en orden de menor a mayor complejidad, tener un cierto conocimiento de lo que hay que hacer, qué parámetros medir y cómo llevar a cabo el análisis de los valores así obtenidos para entender el reparto de una población y su relación o conexión con factores ambientales o con otras especies. De todo ello surge como necesidad de síntesis el objetivo de describir conjuntamente la comunidad, lo que requiere otro nivel de cuantificación apropiado.

Este planteamiento de carácter general surge de manera concreta en los estudios entomológicos cuando se pretende una descripción cuantitativa. Preguntarse cual es la abundancia o la densidad de determinada población, cómo hacer el muestreo para que los resultados sean representativos y al mismo tiempo eficientes en cuanto al esfuerzo invertido, cómo poner de manifiesto de manera objetiva las relaciones con el medio, etc., son cuestiones que afloran fácilmente cuando se está en contacto con el ambiente real en que se desarrolla cualquier grupo de insectos. Esa necesidad descriptiva lleva muchas veces a recogidas cuantitativas que posteriormente no tienen una contrapartida adecuada en su análisis. Por supuesto que este tipo de estudios requiere ciertos conocimientos de estadística aplicada, pero no son complicados. Simplemente es necesario conocer el problema y hacer una planificación previa que se ajuste a los principios estadísticos, sin olvidar el carácter biológico de las muestras con que se trabaja. Quizá por esta última razón, la primera conclusión que podría extraerse de este apartado sería la no consideración de este grupo de técnicas como la panacea para cualquier montón de datos, sino que, por el contrario, deben valorarse en tanto en cuanto puedan ser un instrumento útil para tratar de describir estos particulares (biológicos) conjuntos con los que trabaja el entomólogo.

Se ha ordenado este capítulo en tres apartados, que hacen relación de manera correlativa y en orden de complicación dentro del espectro biológico, a los parámetros y características concernientes a una población, al análisis de relaciones entre dos poblaciones y a la consideración de las propiedades estructurales de colectivos más amplios que se agrupan en el nivel de comunidad, más concretamente poblaciones pluriespecíficas, que en la práctica se reducen normalmente a taxocenosis.

*Departamento de Ecología. Facultad de Biología. Universidad de León.

Puesto que va dirigido principalmente a los alumnos, creo obligatorio señalar que no debe tomarse como un recetario para ser cumplido en cualquiera de los casos, sino como elemento de posibilidades básicas para la descripción de alguno de los fenómenos en los que intervienen los organismos vivos, remarcando también que algunos supuestos particulares necesitarán algún tipo de análisis complementario, por lo que al final se añade una bibliografía concreta para cubrir este hueco.

No se plantea aquí nada sobre la problemática de cebos de captura o tipos de trampa, puesto que estos temas se tratarán específicamente para cada uno de los grupos, dada la complejidad taxonómica y diferencias de comportamiento. Cualquiera que sea el procedimiento, y es ahí donde empezaremos, necesitará un muestreo y un análisis cuantitativo de los resultados obtenidos.

En cuanto a los ejemplos que se acompañan hay que señalar que en muchos casos son ficticios, pero la sencillez de la abstracción puede resultar más didáctica en estos casos que la parcial explicación de un fenómeno real.

2. UNA POBLACION

La población como unidad de estudio es básica y fundamental en muchos trabajos entomológicos, entendiendo por población un grupo de organismos de la misma especie que ocupan un espacio particular en un determinado momento. Los elementos constituyentes de la población son los organismos individuales. Precisamente ese cambio de nivel de integración permite definir características de grupo con posible tratamiento estadístico que no pueden aplicarse a los individuos aislados.

El parámetro poblacional prioritario es la **abundancia**, con referencia al número total de individuos que conforman una determinada población. Pero esta apreciación a veces resulta difícil, cuando no imposible, de llegar a evaluar en su valor absoluto, por lo que es necesario aplicar términos que con análisis estadísticos permitan estimar aquel otro valor. La cuantificación de la densidad resulta conveniente, por lo que nos centraremos en ella y las técnicas usadas para estimarla.

a) Densidad

La **densidad** se define como un número de individuos por unidad de espacio. Existen diferencias fundamentales para los grupos taxonómicos entre los atributos de tamaño y movilidad, por lo que habrá que considerarlos en el planteamiento del muestreo.

La estimación de la densidad se hace a partir de los valores obtenidos en un número conveniente de unidades de muestreo, expresándose como el valor de la **media aritmética** de los individuos registrados en cada una de ellas

$$x = \frac{\sum_{i=1}^n x_i}{n} \quad (\text{para } n \text{ unidades de muestreo})$$

Por sí solo, este valor no es totalmente válido, puesto que hay cierta dispersión de los registros en torno a este valor medio. Son posibles varias medidas del grado de variabilidad, pero la más común es la desviación típica o bien la **varianza**, que se define como el cuadrado de aquella. La **desviación típica** es simplemente la raíz cuadrada de la media de los cuadrados de las desviaciones de los valores relativos a las unidades de muestreo con respecto al valor medio.

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

$$\text{Varianza } s^2$$

Cuanto mayor sea el valor de la varianza más amplia será la dispersión de los valores obtenidos para las unidades de muestreo en torno a la media. La desviación típica expresada como porcentaje de la media recibe el nombre de **coeficiente de variación**.

$$CV = \frac{s}{\bar{x}} \cdot 100$$

útil cuando interesa comparar la magnitud de desviación de poblaciones que poseen medias apreciablemente distintas. Puede también complementarse con el **error típico de la media**

$$S_{\bar{x}} = \sqrt{\frac{s^2}{n}}$$

que se refiere a la desviación típica de una serie de medias para muestras de un tamaño dado calculadas en las mismas condiciones.

b) Frecuencia

La **frecuencia** se refiere al número de presencias de una especie con respecto al total de unidades de muestreo realizadas para detectar una población determinada, usualmente expresada como porcentaje. En este caso no se requiere el conteo de individuos por unidad de muestreo, sino simplemente anotar si la especie está o no presente.

$$f = \frac{p}{n} \cdot 100$$

siendo p número de unidades de muestreo en que la especie estudiada está presente.

Si se pretenden comparar las frecuencias de distintas poblaciones es necesario tener en cuenta que en este parámetro puede influir de manera decisiva la forma, tamaño, número y técnica de muestreo, que comentaremos más adelante.

c) Modelos de distribución espacial

Cuando todos los puntos en el espacio tienen la misma probabilidad de ser ocupados por un organismo y cuando la presencia de un individuo en un cierto punto del espacio no afecta a la ubicación de otro, los individuos se distribuirán de forma **aleatoria**, aunque tales premisas son difícilmente satisfechas en condiciones naturales. Si no se cumple la segunda condición para la aleatoriedad, sino que entre los individuos existe una fuerte competencia por el espacio, el modelo de distribución ofrecerá una dispersión **uniforme**. Esta situación tampoco es frecuente en la naturaleza. Si por el contrario la condición para que no se cumpla la aleatoriedad fuera la primera de las expuestas, es decir que el espacio habitable fuese discontinuo —heterogéneo— en sus características, supondría una mayor probabilidad de encontrar más individuos en las zonas con condiciones más idó-

neas, lo que se traduciría, en definitiva, en un diseño en agregados o distribución **contagiosa**. Se llegaría al mismo modelo si bajo el supuesto de homogeneidad del medio existiera algún tipo de atracción positiva entre los individuos de la población. La ausencia de los dos condicionantes de aleatoriedad lleva también a las mismas conclusiones. Estos casos son más frecuentes de encontrar en condiciones naturales.

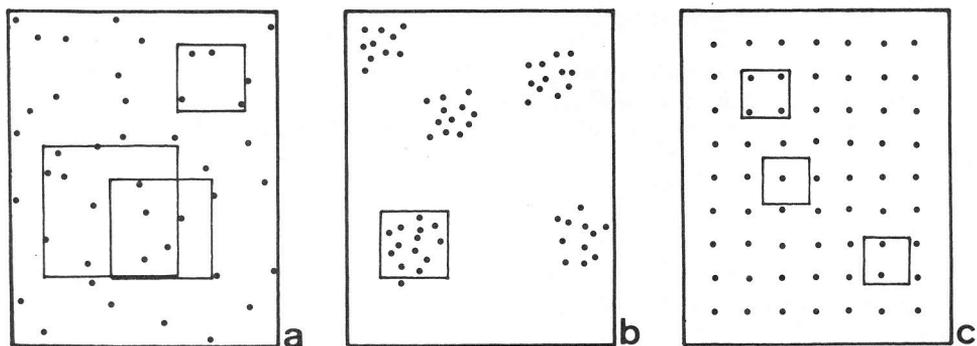


Fig. 1. Modelos de distribución espacial: a) aleatorio, b) en agregados, c) uniforme. Relación entre el tamaño de la unidad de muestreo y el tipo de distribución espacial de la población.

Hay varias posibilidades de poder evaluar si la disposición espacial se rige o no por las condiciones de aleatoriedad. Una de ellas es la prueba del cociente o razón varianza/media, basada en una de las propiedades más importantes de la distribución de Poisson (modelo matemático que por sus propiedades mejor satisface las condiciones de un arreglo al azar); que la media es igual a la varianza. Por lo tanto si el cociente varianza/media es igual a 1 estadísticamente se supone una distribución aleatoria. Valores inferiores a la unidad tienden a expresar distribuciones espaciales regulares, mientras que si son superiores a 1 tiende a corresponderse con una disposición de tipo contagioso. En cualquier caso para tener una prueba más exacta de su significación estadística será necesario conocer el número de unidades de muestreo utilizadas. Tal verificación puede hacerse mediante la aplicación del error estándar propuesto por BLACKMAN (1942), definido como:

$$ES = \sqrt{\frac{2}{n-1}}$$

Una población estaría distribuida al azar si la razón varianza/media estuviera comprendida entre los valores resultantes de restar y sumar a la unidad el producto de ES por $T_{\alpha, n-1}$, donde este último término corresponde a los valores de la distribución t para $n-1$ grados de libertad y probabilidad α . Valores por debajo del límite inferior de este intervalo indicarán distribuciones uniformes y valores más altos que el límite superior se corresponderían con disposiciones de contagio.

d) Forma, tamaño y número de las unidades de muestreo

Muchas de las apreciaciones estadísticas llevan implícita en su variabilidad la relación con alguno de estos parámetros, dependientes de la decisión del observador; por ello se debe ser consciente de su influencia en los resultados que se obtengan del muestreo.

La forma de la unidad de muestreo ha requerido poca atención por parte del observador, quizá porque se parte de la idea de que se va a mantener, en cada caso concreto, un grado completo de uniformidad, y que por lo general no se van a considerar conjuntamente datos obtenidos a partir de unidades de muestreo de distinta forma. Sin embargo, es frecuente la comparación estadística de resultados obtenidos con diferentes modelos, como es el caso de contraste de eficacia por unidad de esfuerzo, para determinar con qué procedimiento se obtiene una mayor y mejor rentabilidad.

Cualquiera que sea el elemento que afecte en la diferencia de forma, es preciso tener en cuenta lo comentado al hablar del error típico de la media, cuando lo que se pretende es comparar magnitudes de desviación que apreciablemente tienen medias distintas. El error típico puede también aplicarse a los otros estadísticos fundamentales. Esto podría corresponder, en términos generales, al efecto que tienen diferentes técnicas de recolección, en función de instrumentos, aparatos o trampas, o el efecto de variabilidad en la respuesta de los animales como consecuencia de su actitud frente a trampas o cebos de diferente forma, tipo, color, etc. Este método es el análisis de la Varianza del Tamaño de Bloque, que se basa en un análisis jerárquico de la varianza.

Entre los aspectos que pueden influir en la determinación del tamaño de la unidad de muestreo, podría destacarse el principio general que supone un equilibrio razonable entre la variabilidad y el coste del esfuerzo. Cuanto mayor es el tamaño de la muestra, menor es la variabilidad de los resultados. La unidad de muestreo no debe de ser excesivamente pequeña en relación con el tamaño del insecto, puesto que supondría incrementar el error por el efecto frontera. Para muchas poblaciones de insectos puede influir la movilidad del animal, por lo que en esos casos habrá que considerar como tamaño de la muestra el valor medio del ámbito de ocupación de un individuo.

Existe también una estrecha relación entre el tamaño de la unidad de muestreo y el tipo de distribución espacial de la población. Si la disposición espacial es aleatoria el tamaño es indiferente, por lo que su elección se traduce en una conveniencia práctica. Cuando la distribución es de tipo contagioso, su varianza es máxima cuando el tamaño de la unidad de muestreo se aproxima al área media de los agregados de las poblaciones. Como en la mayoría de los casos no se conoce el diseño espacial de la población antes del muestreo, el tamaño suele elegirse arbitrariamente. Para las distribuciones uniformes cualquier tamaño serviría, pero para obtener una mayor eficacia basta con que se supere la distancia entre individuos, aunque si se conoce de antemano su condición de uniformidad en la distribución estos muestreos resultarían superfluos.

Un enrejado de celdillas cuadradas contiguas, de lados proporcionales al doble del lado de una celdilla (GREIG-SMITH, 1952) proporciona un sistema que relaciona las características de contagio de los individuos con el tamaño de las unidades de muestreo. Los valores medios del número de individuos para bloques de unidades de muestreo múltiplos de 2, ofrecen una relación que expresada gráficamente puede ayudar a resolver este problema. Aunque este método tiene muchas críticas puede ser un procedimiento sencillo en prácticas de entomología cuantitativa.

El número de muestras dependerá del grado de precisión que se requiera. Existen procedimientos estadísticos muy sencillos que pueden ser utilizados para determinar el número de muestras que se busca. Se basan simplemente en establecer unos límites de confianza en torno al valor medio, expresados en términos probabilísticos o de porcentaje, que se conoce como error típico de la media, ya comentado. La razón de proporción entre el error típico y el valor de la media es una buena estima como índice de precisión. En la mayoría de los casos un valor de precisión del 5 % puede considerarse como satisfactorio.

$$P = \frac{ES}{\bar{x}}; P = \frac{s}{\bar{x}\sqrt{n}}; \text{ por lo que } n = \left(\frac{s}{P\bar{x}}\right)^2$$

donde P es el valor predeterminado de precisión; normalmente 0,05.

Es necesario por lo tanto realizar un muestreo preliminar para poder llevar a cabo una estima del número de muestras a realizar. Por otra parte hay que señalar que existen otros métodos, pero que en cualquier caso la forma de determinación dependerá de situaciones particulares. El caso general comentado presupone un hábitat homogéneo y distribución aleatoria de los individuos. Para una población cuyos individuos se encuentren formando agregados, el modelo de estimación puede quedar descrito a partir de las relaciones de una distribución binomial negativa, resultando:

$$n = \frac{\bar{x}^2}{s^2 A} \left(\frac{1}{\bar{x}} + \frac{A}{k} \right); k = \frac{\bar{x}^2}{s^2 - \bar{x}}$$

donde k es el coeficiente de dispersión de la distribución binomial negativa; A es el área de cada unidad de muestreo.

Prescindiendo de este último parámetro podría ponerse de la siguiente forma:

$$n = \frac{1/\bar{x} + 1/k}{P}$$

donde P es el valor predeterminado de los límites de confianza expresado como decimal; normalmente 0,1.

Cuando se utilizan límites de confianza como un valor estándar predeterminado, suelen requerirse valores del 10% de la media. La fórmula general queda entonces:

$$n = \left(\frac{ts}{P\bar{x}} \right)^2$$

donde t es el estadístico de la "t de Student", aproximadamente igual a 2 para más de 10 muestreos e intervalo de confianza del 95%.

La relación entre el tamaño de la unidad de muestreo y el número de unidades de muestreo queda clara en alguna de estas expresiones y de hecho alguno de los procedimientos de estimación de ambos pueden ser similares, como el de estabilización de la media a medida que se aumenta el tamaño de la unidad de muestreo o el número de las mismas.

e) Exactitud y precisión del muestreo

Cualquiera que sea el planteamiento del muestreo debe de ir encaminado a que las observaciones se mantengan dentro de unos límites aceptables y predecibles. El óptimo sería la obtención de datos cuyas características de exactitud y precisión fueran elevadas, entendiéndose por **exactitud** el grado de ajuste entre el dato medido y su verdadero valor; mientras que la **precisión** hace referencia al grado en que se parecen entre sí diferentes medidas de un determinado parámetro.

f) Programa de muestreo

Hay que insistir en la importancia de considerar cuidadosamente los objetos del programa, en relación con lo tratado en los apartados anteriores. Pero lo importante es saber como proceder en la práctica, es decir donde y cómo muestrear para cumplir los objetivos de mayor fiabilidad.

La forma más simple consiste en seleccionar de manera aleatoria un número determinado de unidades de muestreo, entre el total posible de unidades que permite el área de

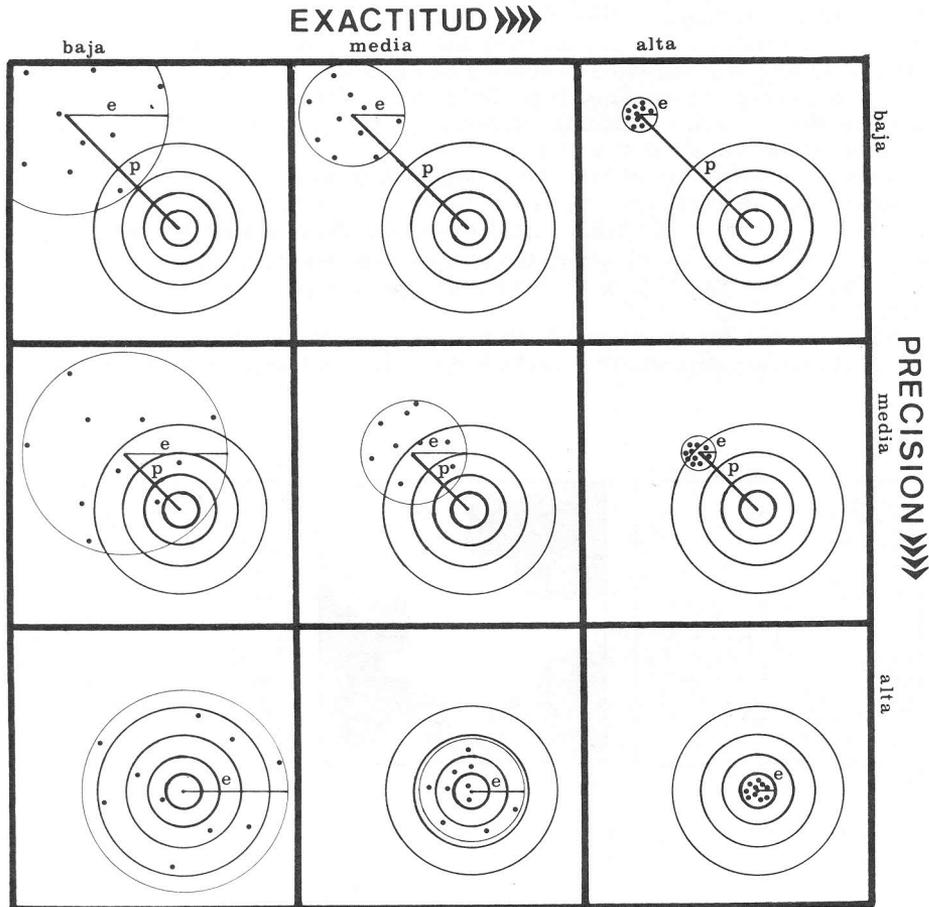


Fig. 2. Esquema gráfico de las características de exactitud y precisión en las estimaciones de una población.

distribución de la población. De esta manera cada posible área a muestrear tendrá las mismas probabilidades de ser elegida. Este es el muestreo **aleatorio simple**, que tiene como objetivo fundamental eliminar cualquier elección subjetiva por parte del observador. Sin embargo y debido precisamente a que este método es absolutamente al azar no es muy eficiente para minimizar la varianza, puesto que podría ocurrir que la mayoría de las muestras procedieran de una zona restringida.

El método de muestreo **aleatorio estratificado** puede resolver en parte ese problema, adaptándose a las condiciones biológicas y ecológicas de la población a muestrear y las condiciones del hábitat. Puede ser el caso de poblaciones que manifiestan marcadas preferencias por determinadas condiciones del hábitat o una fuerte correlación con algún factor ambiental. De acuerdo con esas características se divide el hábitat (y por lo tanto la población) en estratos, de manera que la muestra total participa de unidades de muestreo de cada uno de los estratos. Normalmente se muestrea cada estrato de la forma más conveniente. En casos extremos puede incluso prescindirse de áreas en las que por sus

características se suponga la ausencia de individuos de la población a evaluar. La ventaja del muestreo estratificado es la consecución de un incremento de precisión en las estimaciones, al agrupar sus elementos en función de características comunes. Cada estrato será más homogéneo en sí mismo que la población total. Consecuentemente puede haber un ahorro en el número de unidades de muestreo, puesto que en cada estrato será necesaria una menor representación para ser fiable.

La otra aproximación es el muestreo **sistemático simple** con el que las unidades de muestreo se toman a intervalos fijos en el espacio o en el tiempo. Si los datos obtenidos por este procedimiento se analizan estadísticamente como si hubieran sido tomados al azar, los resultados serían, al menos, tan buenos como los del muestreo aleatorio simple. Puede tener la ventaja adicional de una mayor rapidez y por tanto de eficiencia total en el muestreo.

La decisión sobre el programa concreto de muestreo a seguir dependerá, en cada caso, de la especie y sus características biológicas inherentes, así como del tipo de hábitat.

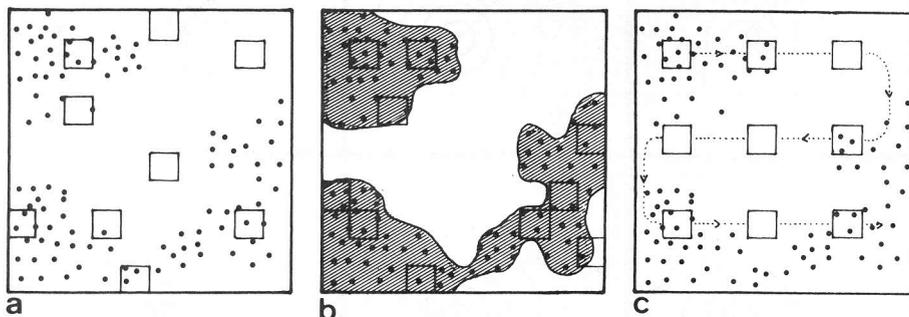


Fig. 3. Programas de muestreo en una población: a) aleatorio simple, b) estratificado, c) sistemático.

g) Métodos de estimación basados en signos, productos o efectos

Puede ser frecuente la estimación de la abundancia de una población a través de medidas indirectas de su actividad, que se plasman en forma de signos, productos o efectos. El caso más sencillo se limita simplemente a utilizar cualquiera de esas manifestaciones como indicador de su presencia o ausencia, mientras que si, de acuerdo con conocimientos biológicos, se conoce la relación de equivalencia entre los índices así obtenidos y la población absoluta, pueden utilizarse como indicadores fiables. La situación intermedia pasa por la consideración de estas estimaciones como indicadores de tendencia o como índices de abundancia relativa. Las exúvias de larvas o pupas de insectos o las telas de araña pueden ser los clásicos ejemplos. En algunos casos pueden simplificar el muestreo total, como es el caso de la evaluación de la densidad de hormigueros o estructuras similares, transformándose el muestreo en un modelo de agregados especial, subdividido en un estrato de estimación del número de individuos por hormiguero y otro del número de hormigueros. El primero se ajustaría a lo comentado para las poblaciones animales, pero el segundo tiene la ventaja de su definición de persistencia en el espacio, lo que permite modelos de estimación de densidad menos problemática. En este caso pueden utilizarse los métodos relacionados con la distancia media como medida de densidad.

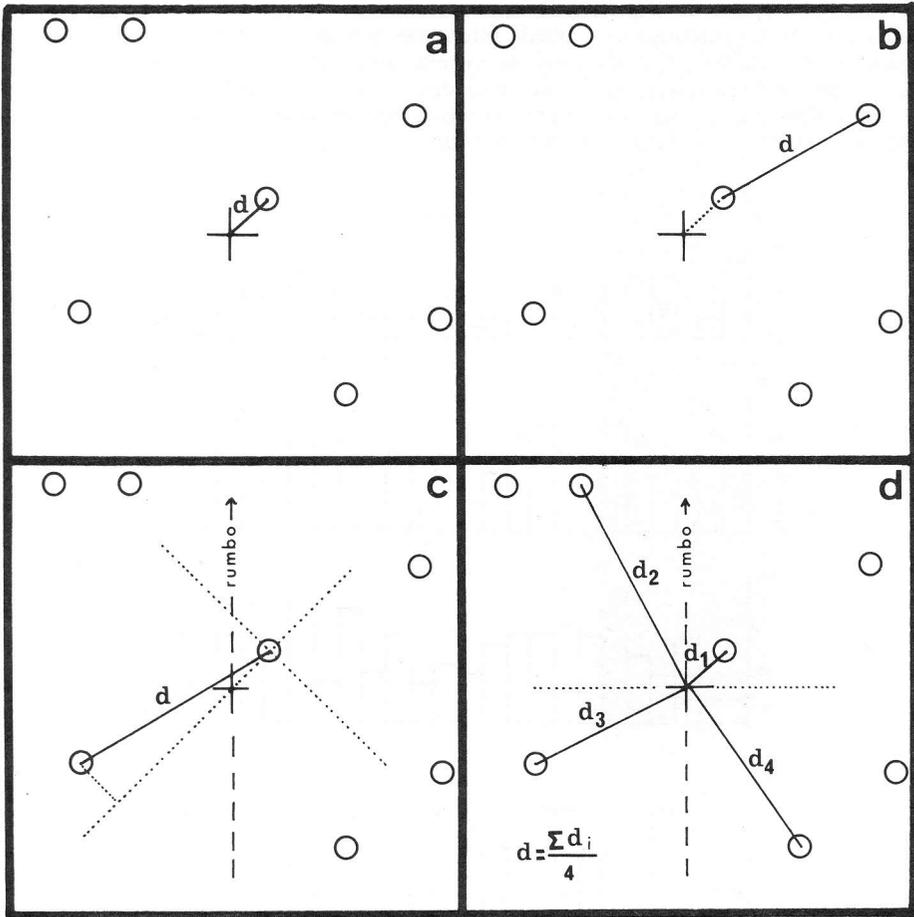


Fig. 4. Métodos relacionados con la distancia media: a) individuo más cercano, b) vecino más próximo, c) pares aleatorios, d) individuos más próximos en los cuadrantes. En todos ellos se señala la distancia a medir para el cálculo de la densidad.

h) Las poblaciones en el tiempo

La abundancia de las poblaciones varía con el tiempo como consecuencia de adaptaciones a ciclos ambientales decisivos del control poblacional. En algunos casos puede interesar más registrar la evolución temporal de cada uno de los estadios fenológicos o etapas de desarrollo del insecto, o cualquier otro diferente sector de la población como edades, sexos o castas, que la población total, en el sentido de que es precisamente esa variación de carácter la que se ajusta a los ciclos definidos primariamente por los condicionantes ambientales. La comparación de cada una de esas subpoblaciones puede tener un tratamiento similar al de comunidades que se detallará más adelante.

Cuando se quiere comprobar el grado de ajuste entre ritmos de abundancia de una especie para varios ciclos completos puede utilizarse un análisis de correlación estadística,

y cuando se dispone de una serie de valores temporales en los que se pretende ver alguna regularidad en las fluctuaciones, puede intentarse mediante el método del correlograma, basado en el cálculo del coeficiente de correlación de la serie consigo misma, pero desplazada un número determinado de unidades temporales. Un procedimiento aun más sencillo consiste en sumar la serie con su misma secuencia desplazada y comprobar si los valores se refuerzan para determinados períodos.

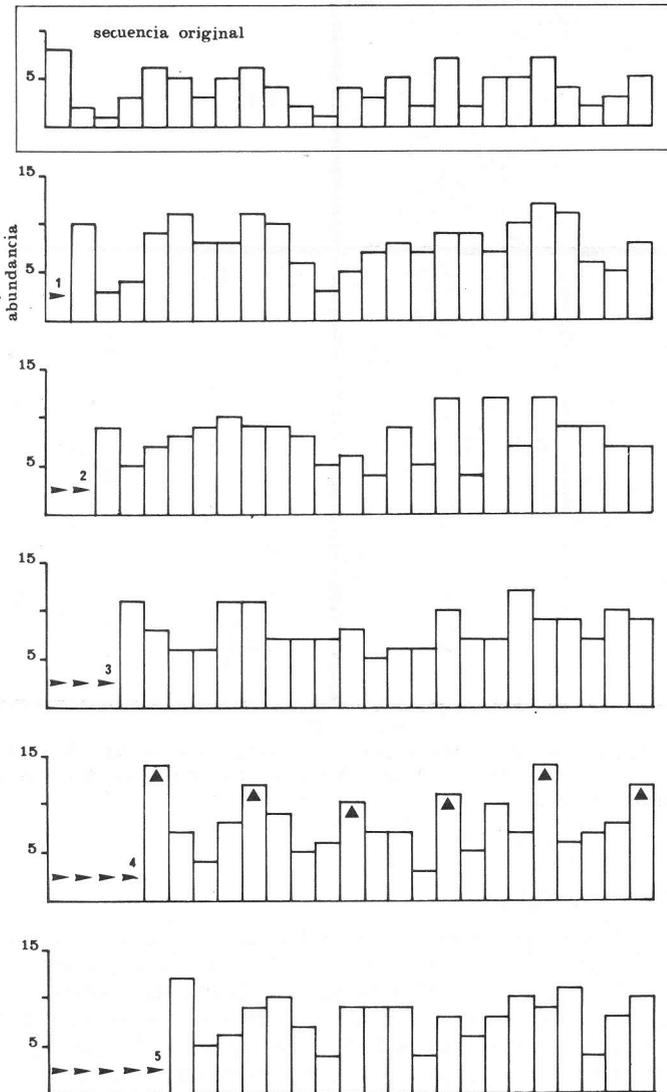


Fig. 5. Comprobación de la regularidad en las fluctuaciones de una población a partir de una secuencia original sumada consigo misma, desplazando la secuencia de 1 a 5 unidades. Para la cuarta unidad se observa un cierto reforzamiento del período de fluctuación.

i) Relación con el medio. Mapeo y análisis cartográfico

Resulta muy frecuente expresar la abundancia de individuos de una población en función de un sistema cartográfico, subdividido en áreas regulares generalmente cuadradas, que ofrecen una idea general de la distribución de la población en el espacio real. Independientemente de la escala de la cuadrícula pueden obtenerse unos valores de síntesis que ayuden a su posible interpretación.

La **amplitud de hábitat** puede dar idea de la importancia de ocupación de un espacio. Este parámetro se mide con la fórmula:

$$AH = 2^{H'}$$

donde H' es la función de diversidad de Shannon $= \sum_{i=1}^n p_i \lg_2 p_i$, siendo p_i los valores de proporción de abundancia en cada una de las áreas en que se ha subdividido el total de la zona a estudiar.

Este parámetro puede variar entre 1 y el número total de subdivisiones. Un análisis sectorizado del espacio total, de acuerdo con criterios biológicos o ambientales, puede permitir un escrutinio más preciso de la distribución de la población y su importancia, al mismo tiempo que aporta criterios comparativos.

Puede complementarse con el cálculo del **baricentro** de distribución de la población, que para el caso de una dispersión en el espacio se expresaría como un punto definido por dos coordenadas, dentro de los gradientes para las dos direcciones. La fórmula general sería:

$$g = \frac{x_1 + 2x_2 + 3x_3 + \dots + nx_n}{\Sigma x}$$

donde $x_1, x_2, x_3, \dots, x_n$, son las abundancias respectivas para el conjunto de cuadrículas a igual distancia en ambos sentidos de lo que se considere origen de coordenadas.

Ambos parámetros, en su concepto teórico, pueden aplicarse para cualquier dimensión de nicho y no solamente el espacial, como tipo de alimentación, ocupación temporal, relaciones con la vegetación, etc.

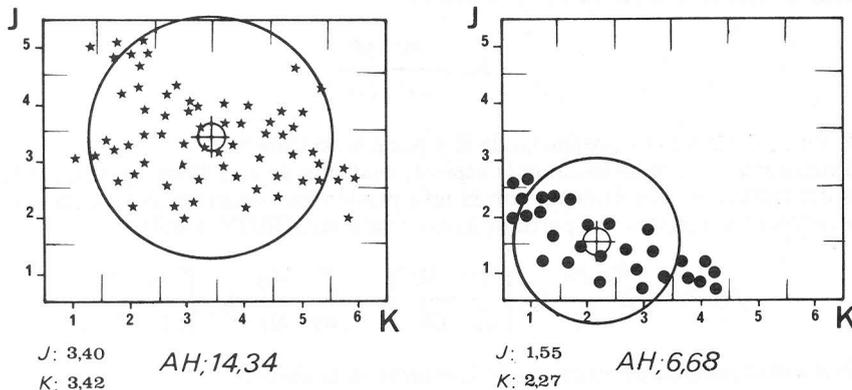


Fig. 6. Baricentros y amplitud de hábitats para dos poblaciones encuadradas en un sistema de coordenadas de dos dimensiones.

El análisis de información mútua (GODRON, 1968; GUILLERM, 1971; DAGET et al., 1972) permite medir la sensibilidad de una especie frente a un factor ecológico. Este método está basado en el cálculo de probabilidades de presencia-ausencia de una especie en diferentes clases del factor y en relación con el concepto de entropía, por lo que, cuanto mayor sea la información mútua mayor será el poder discriminante del factor respecto a la distribución de la especie.

El nivel de información asociado a la frecuencia relativa de una especie viene definido por su valor de entropía, calculado a partir de la expresión (GODRON, 1968):

$$He = \frac{Pe}{Mt} \cdot \lg_2 \frac{Mt}{Pe} + \frac{Ae}{Mt} \cdot \lg_2 \frac{Mt}{Ae}$$

donde Mt es el número total de unidades muestreadas; Pe es el número de presencias de la especie en todas las muestras; Ae es el número de ausencias de la especie en todas las muestras.

La información que aporta el factor, expresada como grado de indeterminación, se puede calcular a partir de la expresión propuesta por DAGET et al. (1972):

$$Hf = \sum_{i=1}^N \frac{Cn}{Mt} \lg_2 \frac{Mt}{Cn}$$

donde Cn es el número de muestras en cada clase del factor; N es el número de clases del factor.

La relación entre este valor y el máximo posible, que se presentará cuando todas las clases del factor estuvieran representadas por un mismo número de muestras, expresa el grado de calidad del muestreo:

$$\frac{Hf}{Hf_{max}} = \frac{Hf}{\lg_2 N}; \text{ puesto que } Hf_{max} = \lg_2 N$$

A partir de la matriz de frecuencia de presencias de las especies para cada factor se puede calcular la frecuencia corregida de los valores absolutos, evitando así la mayor dependencia de ese valor absoluto en las clases del factor con más muestras. La expresión utilizada en este caso es (DAGET et al. 1982):

$$Fc = \frac{Pn \cdot Mt}{Pe \cdot Cn}$$

donde Pn es el número de presencias de la especie en la clase n .

Finalmente, la importancia de la especie, evaluada de esta forma para las diferentes clases del factor, se complementa con la información que aporta la especie para el factor en su conjunto, estimándose a partir de la expresión (GODRON, 1968):

$$I(f, e) = \sum_{i=1}^N \frac{Pn}{Mt} \lg_2 \left[\frac{Pn \cdot Mt}{Pe \cdot Cn} \right] + \sum_{i=1}^N \frac{An}{Mt} \lg_2 \left[\frac{An \cdot Mt}{Ae \cdot Cn} \right]$$

donde An es el número de ausencias de la especie en la clase n .

3. DOS POBLACIONES

El análisis conjunto de la relación entre poblaciones puede pretender varios objetivos de respuesta. Puede ser una simple comparación de abundancias de dos poblaciones coincidentes en el espacio y en el tiempo o la evaluación de competencia de carácter inter-específico entre insectos. El análisis de correlación estadística entre las abundancias respectivas obtenidas en las mismas unidades de muestreo puede ser un sencillo método comparativo de interacción entre ambas.

El **grado de asociación** entre especies puede evaluarse a partir de una tabla de contingencia tipo R donde consten los números de unidades de muestreo que pertenecen a cada una de las cuatro posibilidades:

		Especie B		
		Presente	Ausente	
Especie A	Presente	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>
	Ausente	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>c+d</i>
		<i>a+c</i>	<i>b+d</i>	<i>n</i>

En base a los test de independencia, los valores esperados se comparan con los obtenidos mediante la prueba del χ^2 , aplicando la siguiente expresión:

$$\chi^2 = \frac{(ad - bc)^2 n}{(a + b)(a + c)(b + d)(c + d)}$$

cuyo valor se compara con el de la tabla χ^2 para el nivel de confianza que se estime conveniente. Si el valor obtenido es mayor que el tabulado puede suponerse que hay algún grado de asociación. Esta prueba no da una medida del grado y sentido de la asociación, mientras que el coeficiente de Kendall, estrechamente relacionado con aquel ($v^2 = \chi^2/n$) puede dar una estima de la magnitud de asociación entre especies.

La afinidad entre especies puede también obtenerse a partir de los numerosos índices de similitud propuestos, utilizando parámetros cualitativos o cuantitativos y que se expondrán en detalle al tratar el nivel de comunidad. En este caso la comparación se haría teniendo en cuenta los valores de importancia para las dos especies en el conjunto de las unidades de muestreo.

El **efecto de competencia** puede considerarse como el grado de interferencia entre especies por la utilización común de un recurso. En este sentido cualquier índice que exprese el grado de solapamiento entre especies puede ser una medida indicativa de la interacción.

El solapamiento proporcional en la utilización de un recurso entre dos especies es expresado por SCHOENER (1968) y COLWELL y FUTUYMA (1971) por la siguiente fórmula:

$$\alpha_{ij} = 1 - 0,5 \sum_{h=1}^n p_{ih} - p_{jh}$$

donde α_{ij} es el grado de solapamiento entre las especies *i* y *j*; p_{ih} es la proporción de especies *i* que utilizan la situación o condición *h* del recurso; p_{jh} es la proporción de especies *j* para la misma situación o condición del recurso; *n* es el número total de situaciones o condiciones del recurso.

Igualmente el coeficiente de competencia entre dos especies por un determinado recurso puede ser calculado de acuerdo con la expresión de PIANKA (1973):

$$\alpha_{ij} = \frac{\sum_{h=1}^n p_i p_j}{\sqrt{\left(\sum_{h=1}^n p_i^2\right) \left(\sum_{h=1}^n p_j^2\right)}}$$

cuyos elementos tienen una interpretación similar a los de la fórmula anterior.

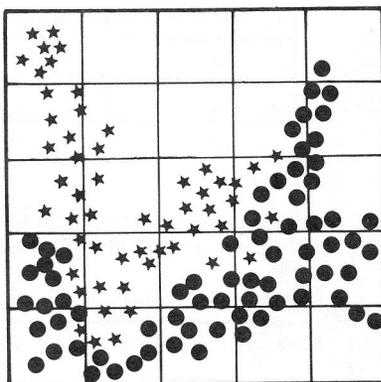


Fig. 7. Competencia entre la distribución hipotética de dos poblaciones por el recurso espacio, subdividido arbitrariamente en cuadrículas. El coeficiente de competencia según la expresión de PIANKA (1973) es de 0,27.

4. VARIAS POBLACIONES. COMUNIDADES

De forma similar a lo comentado para el nivel de población, hay que señalar que las comunidades, como nivel de integración superior, presentan unas propiedades no definibles en el análisis de las poblaciones que la componen. Nos vamos a centrar fundamentalmente en la descripción estructural, considerando a la comunidad como el grupo de poblaciones que ocupan un lugar determinado y poseen cierto grado de integración. En la práctica, hay que volver a reseñar, que se tratará de colectivos de menor entidad y fundamentalmente, debido a la especialización del entomólogo, con taxocenosis más o menos restringidas.

La descripción se basa en métodos de análisis y técnicas a utilizar. Un componente, frecuentemente importante, es la comparación, por lo que se resaltarán los parámetros y técnicas encaminadas a este fin. También la variabilidad temporal tiene un tratamiento concreto, tanto para el análisis de variación de una comunidad como en su dimensión comparativa. Finalmente habría que hacer referencia a los métodos de clasificación y ordenación, pero por su nivel de complicación pueden quedar para un segundo grupo de prácticas.

a) Parámetros estructurales

Previamente se hace también necesario resolver el problema del área mínima para obtener datos útiles que permitan una aceptable comprensión y caracterización, al mismo tiempo que se minimice la unidad de esfuerzo en el muestreo, maximizando la eficacia. La evolución del número de especies en función del número creciente de unidades de muestreo evaluadas, o si se prefiere del área muestreada, define una relación que gráficamente puede dar una idea aceptable del área mínima necesaria. Las curvas área-especie permiten establecer niveles probabilísticos de definición en función de la situación del punto en la curva o del ángulo de la tangente a la curva en ese punto.

Quizá el parámetro que mejor define de una manera sintética la estructura de una comunidad es el de **diversidad**, entendiendo como tal no solamente el número de especies sino también la distribución del número total de individuos entre las diferentes especies. Puede considerarse por lo tanto que la diversidad está constituida por dos componentes; la **riqueza** o número de especies y la **abundancia** o número de individuos. La relación entre ambos define un tercer componente, la **equidad** o **uniformidad**, que es mayor cuanto más parecidos sean los valores de importancia de las especies y por ello opuesto a la dominancia, que viene referida a la importancia de una o muy pocas especies respecto del total.

Hay varios índices que expresan las propiedades comentadas para la diversidad, pero quizá el índice de Shannon (SHANNON, 1948), basado en la teoría de la información, sea el más utilizado:

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \lg_2 p_i$$

donde H' es la diversidad expresada en bit/individuo; p_i es la proporción del número de individuos de la especie i con respecto al total; s es el número de especies.

La relación entre ese valor y su máximo posible para las mismas condiciones de riqueza y abundancia, se equipara a la equidad (PIELOU, 1975):

$$J' = \frac{H'}{H' \max} = \frac{H'}{\lg_2 s}$$

La **dominancia** puede expresarse como la proporción de la especie o especies más abundantes respecto del total, señalando el número de ellas que se consideren como dominantes. Puede ser interesante comprobar cómo evoluciona el parámetro de dominancia en función del número de especies que se van agregando, cuya representación gráfica permite comparar el comportamiento de varias comunidades, de acuerdo con la aproximación asintótica de la curva o del ángulo de la tangente para un porcentaje determinado de la abundancia total.

Cuando se conoce la diversidad de dos muestras puede medirse la diferencia entre ellas mediante el índice de **heterogeneidad** (MARGALEF, 1972):

$$H'_{\beta} = H'_{\gamma ij} - \frac{H'_{\alpha i} + H'_{\alpha j}}{2}$$

donde $H'_{\alpha i}$ es la diversidad de la muestra i ; $H'_{\alpha j}$ es la diversidad de la muestra j ; $H'_{\gamma ij}$ es la diversidad de una muestra que considera conjuntamente los resultados de i y de j .

Esta expresión puede generalizarse para un número mayor de muestras, obteniéndose la heterogeneidad total:

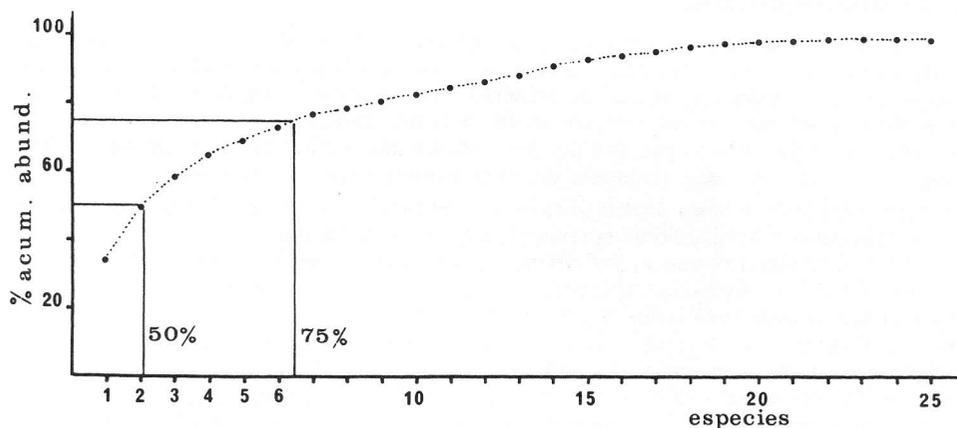


Fig. 8. Expresión de la dominancia como valor acumulativo, señalando el número de especies que corresponden a índices del 50 y 75%.

$$H'_\beta = H'_{\gamma n} \frac{\sum_{i=1}^n H'_{\alpha i}}{n}$$

donde $H'_{\gamma n}$ es la diversidad obtenida con los valores de abundancia por especie del total de las muestras; n es el número de muestras.

El análisis de variación de todos esos índices en el espacio o en el tiempo, conocidos como **espectros de diversidad**, es un buen procedimiento para detectar cambios estructurales en relación con modificaciones de gradientes ambientales.

b) Modelos de asociación

Cuando se dispone de resultados de varias muestras puede interesar relacionarlas en función del grado de **similitud** entre ellas. En el caso más sencillo solamente se dispone de datos cualitativos, es decir presencia o ausencia de especies en las muestras. Hay muchos índices de **afinidad** que pueden utilizar estas características; por ejemplo, uno de los más sencillos, el de SORENSEN (1948) se expresa de la siguiente forma:

$$S = \frac{2c}{a + b} \cdot 100$$

donde a es el número de especies de una de las muestras; b es el número de especies de la otra muestra; c es el número de especies comunes a ambas muestras.

Todos los pares posibles entre muestras definirían la matriz de similitud de tipo Q, complemento de la matriz de tipo R ya comentada, que se refiere al grado de afinidad entre especies en función del número de muestras en que están presentes.

A veces no basta conocer simplemente la afinidad por el grado de presencia, o bien se dispone de valores cuantitativos con los que se desea contrarrestar la relación entre muestras. El índice de Steinhause (MOTYKA et al. 1950) supone una ligera modificación respecto al anterior.

$$S = \frac{2W}{A + B} 100$$

donde A es la abundancia total de una de las muestras; B es la abundancia total de la otra muestra y W la máxima abundancia común por especies entre ambas muestras.

En este caso todavía no se utiliza toda la información que ofrecen los resultados cuantitativos, pero mejora sensiblemente la relación de los índices puramente cualitativos. El ya comentado coeficiente de Kendall, obtenido a partir de la prueba del chi-cuadrado, está incluido dentro del grupo de índices cuantitativos de estimación del grado de asociación.

Cualquiera que sea el nivel de apreciación, los datos se pueden utilizar para relacionar muestras o especies según la conveniencia del objetivo marcado.

5. BIBLIOGRAFIA

a) De carácter general

- BLACKMAN, G.E., 1942. Statistical and ecological studies in the distribution of species in plant communities. I. Dispersion as a factor in the study of changes in plant populations. *Ann. Bot. Lond.*, N.S. 6: 351-370.
- COLWELL, R.K. and D.J. FUTUYMA, 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*. 52: 267-276.
- DAGET, P., M. GODRON et J.L. GUILLERM, 1972. Profils écologiques et information mutuelle entre espèces et facteurs écologiques. *Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie*. Junk publ. 121-149.
- DAGET, P. et M. GODRON, 1982. *Analyse de l'écologie des espèces dans les communautés*. Collection d'Ecologie. 18. Masson.
- GODRON, M., 1968. Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale (recouvrement, information mutuelle entre espèces et facteurs écologiques, échantillonnage). *Oecol. Plant.* 3: 185-212.
- GREIG-SMITH, P., 1952. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Ann. Bot. Lond.*, N.S. 16: 293-316.
- GUILLERM, J.L., 1971. Calcul de l'information fournie par un profil écologique et valeur indicatrice des espèces. *Oecol. Plant.* 6: 209-225.
- MARGALEF, R., 1972. El Ecosistema. En: *Ecología Marina*. Fundación La Salle. 377-453.
- MOTYKA, J., B. DOBRZANSKI and S. ZAWADSKI, 1950. Wstepne badania nad lakami poludniowoschodniej Lubelszczyzny. *Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska*. Sec. E. 5(13): 367-447.
- PIANKA, E.R., 1973. The structure of lizard communities. *Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74.
- PIELOU, E.C., 1975. *Ecological diversity*. John Wiley and Sons.
- SCHOENER, T.W., 1968. The Anolis lizards of Bimini: Resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*. 49: 704-726.
- SHANNON, C.E., 1948. A mathematical theory of communications. *Bell System Technical Journal*. 27: 379-423, 623-656.
- SØRENSEN, T., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Biol. Skr.* 5: 1-34.

b) Libros complementarios

- ANDREWARTHA, H.C., 1973. *Introducción al estudio de las poblaciones animales*. Ed. Alhambra. Madrid.
- BAILEY, N.I.J., 1964. *Statistical Methods in Biology*. English Universities. London.
- BROWER, J.E., and J.H. ZAR, 1977. *Field and laboratory methods for general ecology*. Wm. C. Brown Company Publisher. Iowa.
- DOWDESWELL, W.H., 1959. *Practical animal ecology*. Methuen. London.

- LEWIS, T. and L.P. TAYLOR, 1967. *Introduction to experimental ecology*. Academy Press. London.
- PIANKA, E.R., 1981. *Competition and niche theory*. En: *Theoretical Ecology*, ed. R.M. May. 167-196. Blackwell. Oxford.
- PIELOU, E.C., 1969. *An introduction to Mathematical Ecology*. Wiley Interscience. New York.
- PIELOU, E.C., 1974. *Population and Community Ecology. Principles and Methods*. Gordon and Breach Science Publ. New York.
- PIELOU, E.C., 1975. *Ecological Diversity*. John Wiley and Sons. New York.
- PIELOU, E.C., 1977. *Mathematical Ecology*. John Wiley and Sons. New York.
- PRICE, P.W., 1975. *Insect Ecology*. John Wiley and Sons. New York.
- POOLE, R.W., 1974. *An introduction to Quantitative Ecology*. Mc.Graw-Hill Kogakusha Ltd. Tokio.
- RAVINOVICH, J.E., 1982. *Introducción a la ecología de poblaciones animales*. C.N.E.B. CECSA. Mexico.
- SEBER, G.A.F., 1973. *The estimation of animal abundance and related parameters*. Griffin. London.
- SOUTHWOOD, T.R.E., 1978. *Ecological Methods with particular reference to the study of insect populations*. Chapman and Hall.
- VANDERMEER, J., 1981. *Elementary Mathematical Ecology*. John Wiley and Sons. New York.
- WRATTEN, S.D. and G.C.A. FRY, 1982. *Prácticas de campo y laboratorio en Ecología*. Ed. Academia S.L., León.
- YATES, F., 1963. *Sampling Methods for censures and surveys*. 3rd. Ed. Griffin. London.

c) Artículos complementarios

- BLACKITH, R.E., 1958. Nearest-neighbour distance measurements for the estimation of animal populations. *Ecology*. 39: 147-150.
- CLARK, P.J. and F.C. EVANS, 1954. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*. 35: 445-453.
- CHAPMAN, P.G., 1954. The estimation of biological populations. *Ann. Math. Statist.* 25: 1-15.
- GLEASON, H.A., 1922. On the relation between species and area. *Ecology*. 3: 158-162.
- GRAHAM, K. and B.W. STARK, 1954. Insect population sampling. *Proc. ent. Soc. B.C.*, 51: 15-20.
- IVES, W.G.H., 1954. Sequential sampling of insect populations. *Forestry Chron.* 30: 278-291.
- JACKSON, C.H.N., 1939. The analysis of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 8: 238-246.
- KENLS, M., H.J. OVER and C.T. DE WIT, 1963. The distance method for estimating densities. *Statistica Neerlandica*. 17: 71-91.
- MAC ARTHUR, R.H., 1960. On the relative abundance of species. *Amer. Natur.* 94: 25-36.
- MORRIS, R.F., 1960. Sampling insect populations. *A. Rev. Ent.*, 5: 243-264.
- OAKLAND, G.B., 1953. Determining sample size. *Can. Ent.*, 85: 108-113.
- RICHARDS, O.W., 1961. The theoretical and practical study of natural insect populations. *A. Rev. Ent.*, 6: 147-162.
- TAYLOR, L.R., 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature*. 189: 732-735.
- THOMPSON, H.R., 1956. Distribution of distance to the nth neighbour in a population of randomly distributed individuals. *Ecology*. 37: 391-394.
- WATERS, W.E., 1959. A quantitative measure of aggregation in insects. *J. econ. Ent.* 52: 1180-1184.
- WHITTAKER, R.H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*. 21(2/3): 213-251.