

COMPARACION DE METODOS ESTADISTICOS PARA LA DETERMINACION DEL PATRON DE DISTRIBUCION DE *Psidium guineense* Swartz (MYRTACEAE)

Víctor M. Cartín

Escuela de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica

Edgar Suárez

Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica

INTRODUCCION

El patrón espacial de una especie, es decir, el modo cómo se encuentran distribuidos los individuos de la misma en una determinada zona o lugar, tiende a corresponder a uno de los tres patrones siguientes: *aleatorio*, cuando los individuos se hallan distribuidos al azar; *regular*, cuando los individuos se encuentran uniformemente distribuidos y *agregado*, cuando se presentan agrupaciones o manchones de individuos. El tamaño de la unidad muestral seleccionada influye sobre la determinación del patrón de distribución (Matteucci y Colma, 1982). El estudio de las causas que determinan la distribución espacial de los organismos es uno de los quehaceres fundamentales en ecología, por lo que cualquier técnica que ayude a su detección tiene un gran valor (Greig-Smith, 1983).

Los datos disponibles sobre los patrones de distribución de las especies de árboles están limitados, principalmente, a las especies más abundantes e indican que la distribución regular no es tan común como las distribuciones al azar y agregada (Forman y Hahn, 1980).

Los arbustos de *Psidium guineense*, llamado güísaro por nuestro pueblo, atrajeron nuestra atención, por la presencia, muy notable, de numerosas agallas en sus ramas jóvenes. Suárez y Esquivel (1988) estudiaron la fenología de la especie, en un trabajo preliminar para realizar investigaciones posteriores sobre la biología de esas agallas.

El presente trabajo aprovecha parte de la información generada en esos estudios, para ilustrar cómo obtener el patrón de distribución de estos arbustos, mediante la utilización de varios métodos de análisis de datos y los programas de computación correspondientes (escritos en lenguaje BASIC para microcomputadoras PC), contenidos en una publicación de Ludwig y Reynolds (1988). En nuestro medio, muchas veces la información sobre este tipo de análisis, es difícil de obtener o de poco acceso a estudiantes de Ecología.* Además, se intenta verificar si existe alguna relación entre la distribución de las plantas, en general, y la distribución de aquéllas que presentan agallas.

MATERIALES Y METODOS

Los datos que se utilizan en este trabajo fueron obtenidos en el año 1985, en una población silvestre de arbustos de *P. guineense*, localizada en una zona de potrero, aledaña a la Finca Experimental de la Universidad Nacional, en Barva, Heredia. La finca presenta una altura de 1.220 m.s.n.m., una precipitación anual de 2.182 mm y una temperatura promedio anual de 19 °C (Hilje, 1985). El área de potrero se encontraba rodeada de cafetales y charrales y era utilizada para el mantenimiento de ganado vacuno. La zona seleccionada presentaba características físicas y topográficas relativamente homogéneas.

* Por esta razón el presente trabajo explica con bastante extensión los métodos estadísticos utilizados.

Los arbustos de *P. guineense* alcanzaban un tamaño no mayor de un metro, aunque sus dimensiones no reflejaban adecuadamente la edad de las plantas, por cuanto, periódicamente (al menos una vez por año) las plantas eran cortadas a ras del suelo, junto con la vegetación acompañante, y, con la misma periodicidad retoñaban, produciendo flores, frutos y agallas.

En la zona anterior, se delimitó un área rectangular de 20 m X 100 m. Usando cuerda y estacas, se trazaron 125 cuadrículas de 16 m² (4 X 4 m) cada una; se contaron las plantas con y sin agallas presentes en cada una de ellas.

Para la determinación del patrón de distribución de los arbustos de *P. guineense*, se empleó primero un método general de distribuciones estadísticas, que consiste en encontrar un modelo matemático de distribución de frecuencias (que mejor describa los datos) y la estimación de índices de dispersión. Los modelos o distribuciones más empleados son la distribución de Poisson (cuyos parámetros varianza y media tienen una relación = 1), y que describe a un patrón aleatorio; la binomial negativa (varianza mayor que la media), para patrones agregados; y la binomial positiva (varianza menor que la media), para patrones uniformes.

Ludwig y Reynolds (1988) describen y analizan varios de los métodos basados en datos procedentes de muestras de cuadrículas contiguas, a los cuales ellos designan como «métodos de varianza-cuadrícula» (quadrat-variance methods). Dichos métodos, analizan los cambios en la media y la varianza que ocurren en el número de individuos por unidad de muestreo, sobre un ámbito de diferentes tamaños de cuadrículas o bloques. Se supone que las muestras de organismos provienen de comunidades continuas, empleando una faja de cuadrículas adyacentes (a manera de transecto) (Ludwig y Reynolds, 1988).

El primero de esos métodos, aquí utilizado, es de varianza-cuadrícula por bloques («blocked-quadrat variance») (Greig-Smith, 1983). El procedimiento consiste en combinar cuadrículas contiguas, progresivamente, obteniéndose las respectivas varianzas y estudiando gráficamente el comportamiento de las mismas. De esta manera se

podría identificar la intensidad y el «grano» del patrón de dispersión. El primer término se refiere al ámbito de densidades presentes y el segundo, a la distancia entre grupos de individuos. Puesto que siempre se combinan pares de cuadrículas adyacentes, el número de bloques (N) aumenta como un exponente de 2 (2ⁿ), lo cual constituye en sí una limitante en el número de cuadrículas a utilizarse (Ludwig y Reynolds, 1988). Otros inconvenientes del método son analizados por Pielou (1977).

El segundo método empleado, una modificación del método anterior —que no presenta algunos de sus inconvenientes—, es el de Hill («two-term local quadrat variance»), el cual estima varianzas para todos los tamaños de bloques posibles, hasta un tamaño predeterminado, generalmente menor o igual que N/2 (Ludwig y Reynolds, 1988). Estos autores recomiendan que no se estimen varianzas para tamaños mayores de N/10. Varianzas estimadas de cuadrículas o bloques muy grandes, resultarían muy imprecisas al disminuir progresivamente sus grados de libertad. Lo anterior también se aplica para el método de Greig-Smith.

Finalmente, se aplicó el procedimiento de Goodall y Ludwig («paired-quadrat variance»), también descrito en Ludwig y Reynolds (1988). Con este método, se seleccionan pares de cuadrículas a espacios o distancias específicas a lo largo del transecto. Se estiman las varianzas de todos los pares posibles de cuadrículas, a un espacio o distancia determinado. Puesto que las cuadrículas son de tamaño fijo, sólo las distancias entre cuadrículas contribuyen a la varianza. En el caso de los dos métodos anteriores, tanto el espacio como el tamaño de las cuadrículas contribuyen con la varianza (Ludwig y Reynolds, 1988). También se recomienda que se estimen varianzas para distancias no mayores de N/10. Para los tres métodos de varianza-cuadrícula, se graficaron las varianzas (eje de las coordenadas) vs. respectivo tamaño o distancia de las cuadrículas (eje de las abscisas).

RESULTADOS Y DISCUSION

Un total de 754 arbustos fueron contados en el área, con un promedio de 6,0 individuos por cuadrícula. El 40,9% de las plantas presentaban agallas de tallo en las ramas jóvenes. Los resulta-

CUADRO 1
Distribución de frecuencias de la población de
Psidium guineense (Nº. de plantas por
 cuadrícula de 16 m²) y de las plantas con
 agallas, en Barva de Heredia

PLANTAS POR CUADRICULA	Nº. DE CUADRICULAS OBSERVADAS	Nº. DE PLANTAS CON AGALLAS
0	3	0
1	11	5
2	8	6
3	7	2
4	6	8
5	19	39
6	12	35
7	19	55
8	15	27
9	9	34
10	7	33
11	4	31
12	1	1
13	2	12
14	1	7
15	1	13
TOTAL	125	308

dos sobre la frecuencia de las plantas encontradas se muestran en el cuadro 1. La distribución de las plantas con y sin agallas se presenta en la Fig. 1.

Como primera alternativa de análisis, se utilizaron modelos de distribución, por ejemplo, se comparó la distribución real y una hipotética como la de Poisson, y luego se empleó la prueba de Chi-cuadrado para determinar la bondad de ajuste entre ambas distribuciones. Con lo anterior se quiso probar la hipótesis de no aleatoriedad en la dispersión del organismo, en nuestro caso *P. guineense*. Tal procedimiento nos dio el siguiente resultado: una relación varianza/media (10,22/6,0) o índice de dispersión de 1,69. Este valor, por ser mayor a la unidad, indica que nos encontramos ante una población de arbustos con un patrón de dispersión agregado. El valor de Chi-cuadrado total observado y tabular fueron 88,31 y 26,76 respectivamente ($p < 0,05$, 11 g.l., al agrupar frecuencias menores de 5). Por lo tanto existe evidencia de que *P. guineense* no se distribuye aleatoriamente y que conviene emplear otro modelo matemático más apropiado. Por tener un índice de dispersión mayor que la unidad, la distribución binomial negativa podría ser el modelo adecuado. Las rutinas POISSON.BAS y NEGBINOM.BAS de los programas computa-

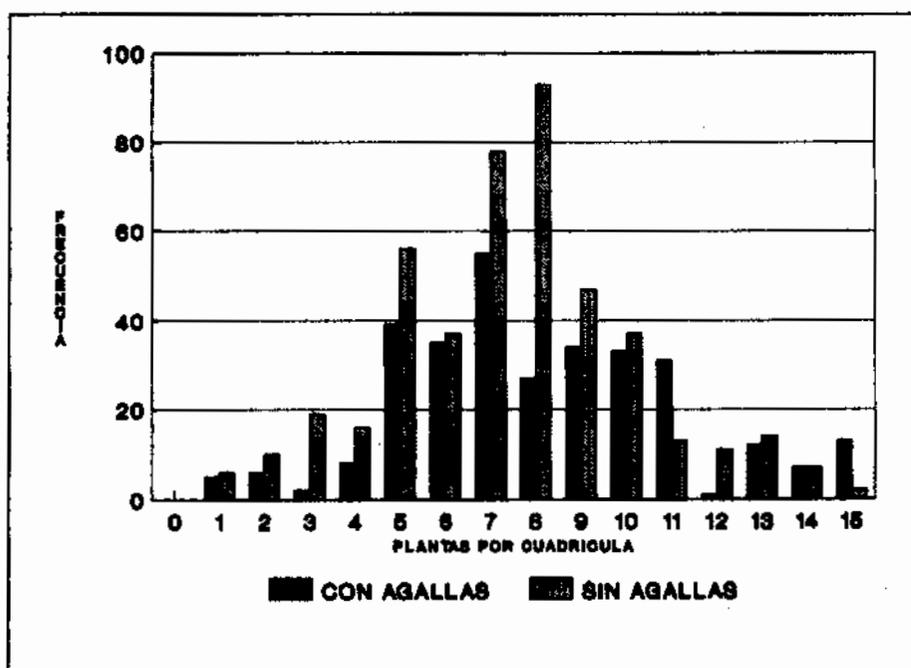
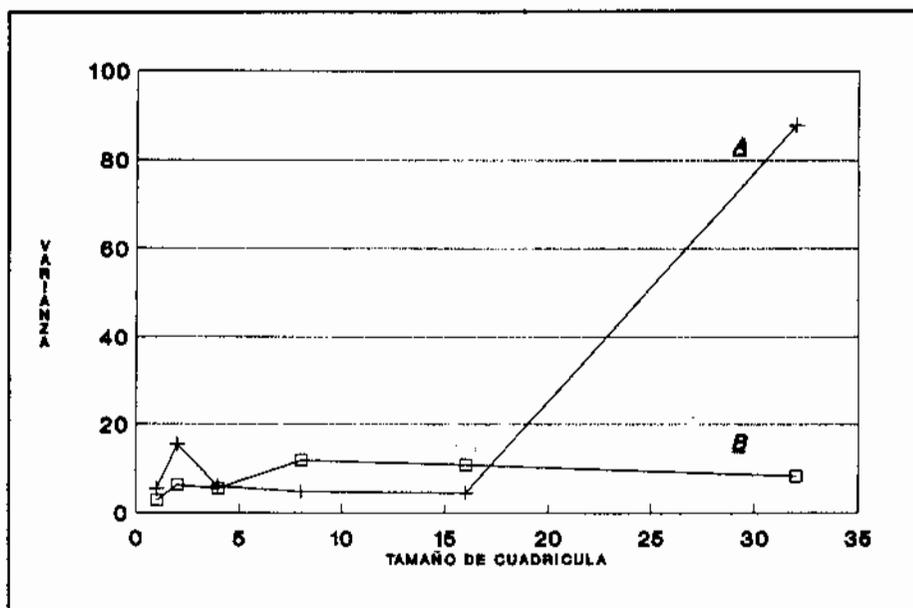


FIGURA 1.
 Distribución de frecuencias de las plantas de *Psidium guineense* con y sin agallas. Barva, Heredia.

FIGURA 2. Análisis del patrón de distribución espacial de arbustos de *Psidium guineense* con y sin agallas de ramas, utilizando el método de Greig-Smith. A = Arbustos con y sin agallas, B = Arbustos sólo con agallas.



cionales antes mencionados, hacen esta labor sumamente fácil.

El patrón de distribución de las plantas con agallas, analizado de forma similar, nos indica que éstas no se distribuyen aleatoriamente ($\chi^2 = 45,91$ vs. $\chi^2_1 = 26,76$, $p < 0,005$, con 11 g.l. al combinar las frecuencias menores de 5). Al examinar los mismos datos con la rutina NEGBINOM.BAS, se observa que el modelo binomial negativo describe apropiadamente la distribución de plantas con agallas ($\chi^2 = 53,04$ contra $\chi^2_1 = 26,76$, $p < 0,005$ y 11 g.l.) y se obtiene un índice de dispersión de 1,14, o ligeramente agregado.

Nótese que con este tipo de análisis de comparación de frecuencias, más que todo se aceptan o rechazan las hipótesis sobre si la distribución de los datos experimentales siguen una u otra distribución de frecuencias; también por lo general se obtienen índices de dispersión o agregación, pero ninguna información, quizás con más valor biológico o ecológico, sobre la intensidad de la agregación, separación y distribución de los agregados. Para obtener parte de esa información, utilizando comparación de frecuencias, se tendría que recurrir a análisis estadísticos más detallados, como las técnicas desarrolladas por Taylor, Lloyd, Iwao y otros

más descritos en la literatura (Elliot, 1977; Pielou, 1977; Southwood, 1978; Krebs, 1989).

Otro problema con el análisis de frecuencias, radica en que éste es apropiado para organismos que se presentan en forma discreta, en lo que han sido llamadas «unidades de muestreo naturales», como por ejemplo troncos caídos, hojas, etc. (Ludwig y Reynolds, 1988). Para organismos que se encuentran en hábitat continuos o no discretos, donde algún tipo de unidad de muestreo arbitraria deba ser empleada, tal como el método de cuadrícula utilizado con *P. guineense*, los resultados son generalmente influidos por el tamaño y la forma de la unidad de muestreo escogida (Greig-Smith, 1983; Ludwig y Reynolds, 1988). Por tal razón utilizamos aquí métodos que contemplan cambios en tamaño de cuadrícula, manteniendo una forma rectangular.

En la Fig. 2, se ilustra el comportamiento de las varianzas en el número de arbustos de *P. guineense* con y sin agallas, contenidos en cuadrículas de diferentes tamaños, al utilizarse el procedimiento de Greig-Smith. Los detalles matemáticos de cómo calcular tales varianzas se pueden encontrar en Greig-Smith (1983) y en Ludwig y Reynolds (1988). Los valores aquí ilustrados se

obtuvieron empleando la rutina BQV.BAS (del programa de computación ya mencionado); tal rutina estima también las varianzas del método de Hill.

Greig-Smith (1983) destaca dos aspectos importantes en las figuras como la anterior: la posición del pico, la cual refleja la escala o escalas presentes y la altura de los picos, que indica la intensidad del patrón o el contraste de fases. En nuestro caso, para el número total de arbustos con y sin agallas, se revela la existencia de un pico, de poca intensidad, en la cuadrícula de tamaño 2 (bloques de dos veces el tamaño original), lo que indica la existencia de parches o agregados de arbustos poco definidos.

Con cuadrícula de tamaño 32 (por el tamaño original), la varianza alcanzó su valor máximo; no se pudo estudiar el comportamiento de varianzas de cuadrículas de mayores dimensiones, por las limitaciones propias del método (el número máximo de cuadrículas adyacentes que se combinan debe ser un exponente de 2 e igual a $N/2$, de manera que si $N = 125$, entonces $N/2 = 62,5 < 64 = 2^6$).

Para el número de plantas con agallas, la

conducta de las varianzas de cuadrículas de diferentes tamaños, obtenidas según el método anterior (Fig. 2) demuestra también la presencia de un pico de poca intensidad, en la cuadrícula de tamaño 2. Para tamaños de cuadrículas mayores, las varianzas aumentan sólo un poco, hasta un máximo en la cuadrícula de tamaño 8; luego se mantienen relativamente uniformes. Esto último indica que no existe ningún otro patrón de agregación mayor, o sea, un conjunto de agregados.

El comportamiento de las varianzas obtenidas con el método de Hill, se ilustra en las Figs. 3 y 4, junto con las encontradas mediante el uso del método de Ludwig y Goodall («paired-quadrat variance») (Ludwig y Reynolds, 1988). Para este último método se utiliza la rutina BQV.BAS, y se estiman las varianzas de todos los pares posibles de cuadrículas de tamaño fijo, seleccionadas a una distancia específica. Las distancias entre las parcelas son el único componente que contribuye a las varianzas, en lugar de espacio y tamaño como ocurre con el método de Greig-Smith (Ludwig y Reynolds, 1988).

Como se nota en las Figs. 3 y 4, siguiendo la recomendación de Ludwig y Reynolds (1988) sólo

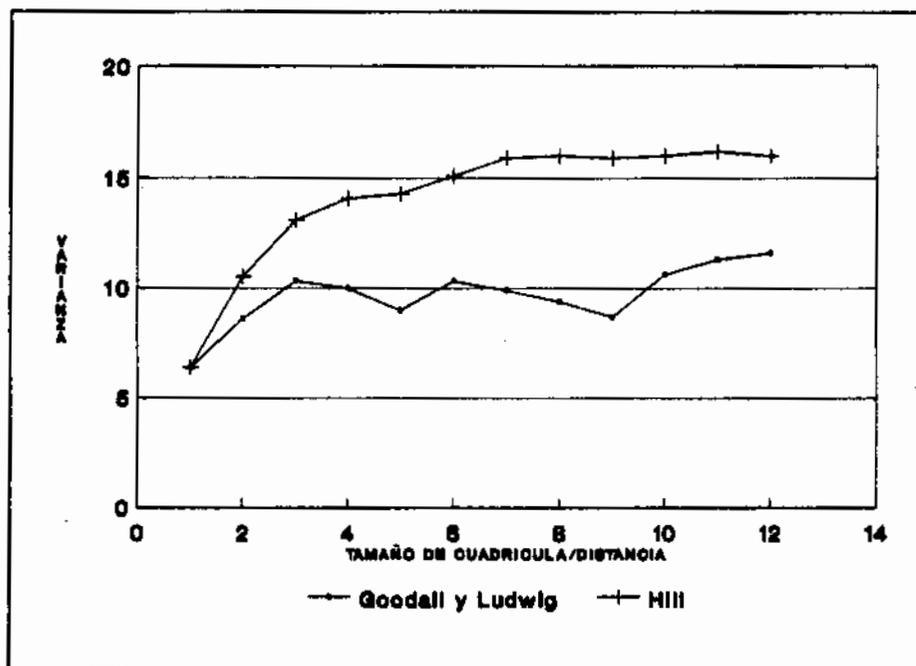


FIGURA 3. Análisis del patrón de distribución espacial de *Psidium guineense* con y sin agallas, utilizando métodos de varianza-cuadrícula. A = Método de Hill, B = Método de Goodall y Ludwig.

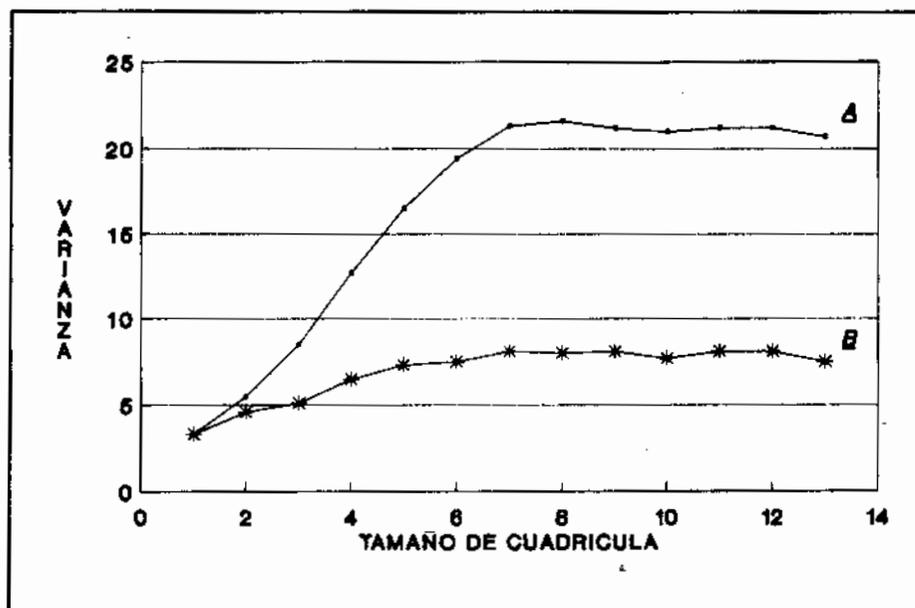


FIGURA 4. Análisis del patrón de distribución espacial de arbustos de *Psidium guineense* sólo con agallas, utilizando métodos de varianza-cuadrícula. A = Método de Hill, B = Método de Goodall y Ludwig.

se calcularon las varianzas de 13 (N/10) cuadrículas o distancias diferentes. Observamos en la Fig. 3 (para los datos de todos los arbustos con y sin agallas), contrario a lo ilustrado en la Fig. 2, que las curvas son relativamente llanas, sin picos o depresiones, que demuestran la presencia de agregados distinguibles o compactos, y a gran distancia entre ellos. La curva del método de Hill sugiere agregados de poca intensidad en cuadrículas que oscilan entre los tamaños 1-5, pero relativamente uniformes a tamaños mayores de 7. El procedimiento de Goodall y Ludwig también detecta ese pico, pero sugiere otro de igual intensidad entre las distancias 5-9.

Al ilustrar la conducta de las varianzas de las cuadrículas que sólo contenían arbustos con agallas (Fig. 4), obtenidas con los últimos dos métodos, se distinguen dos aspectos. Primero, la diferencia en magnitud en las varianzas estimadas, siendo mayores éstas con el método de Hill; segundo, ambas curvas, luego de obtener un máximo en su valor, se mantienen muy constantes. Además, en ninguna de las curvas se advierte pico o agregado alguno.

En general, al interpretar gráficos de tamaño/distancia de parcelas contra sus respectivas varianzas, Ludwig y Reynolds (1988) indican que cuando un organismo tiene una dispersión al azar,

las varianzas fluctuarán aleatoriamente entre los diferentes tamaños de cuadrículas o distancias. Con una distribución uniforme, las varianzas serán pequeñas y con poca fluctuación; mientras que con patrones agregados, las varianzas tenderán a presentar picos en los bloques o espacios equivalentes al radio del área promedio que ocupa un agregado. La distancia promedio desde el centro de un agregado a otro, será el doble del tamaño del bloque. Según la Fig. 3, la distancia promedio entre agregados de *P. guineense* sería de 24 m (dos veces el tamaño de bloque 3 por la longitud de cuadrícula original); lo anterior si juzgamos que los picos, aunque pequeños, están representando verdaderos agregados.

Considerando que la zona estudiada presentaba características de hábitat relativamente uniformes y la ausencia de otras especies vegetales competidoras, este tipo de agregación de *P. guineense* podría atribuirse al tipo de reproducción de la especie. Se sabe que esta planta se reproduce por semillas, aunque es probable que también presente reproducción asexual, por medio de estolones. Si la dispersión de semillas ocurre a poca distancia de la planta original, por cuanto la mayoría de los frutos caen al suelo cuando maduran (Suárez y Calvo, 1988), se podría atribuir a ello el

patrón agregado en cuadrículas de tamaño relativamente pequeño. Se desconoce si los frutos de esta planta son consumidos por el ganado, como sí ocurre con su congénere *P. guajava* (Somarriba, 1985). Tampoco se sabe si las aves juegan algún papel importante en la dispersión de las semillas de esta especie. Según Matteucci y Colma (1982), tanto en poblaciones donde se reproducen vegetativamente como en aquéllas cuya dispersión ocurre a corta distancia se puede presentar el patrón espacial agregado.

La distribución de frecuencias de las plantas con y sin agallas (Fig. 1) revela, que el número de plantas con agallas siempre fue menor que el correspondiente sin agallas, hasta que el número total

de plantas por cuadrícula fue de 10. A partir de este número parece invertirse la situación, puesto que el número de plantas con agallas resultó igual o mayor (con las excepciones de 12 y 13 plantas por cuadrícula). Este resultado podría explicarse por el hecho de que estas agallas son producidas por microhimenópteros (Suárez y Esquivel, 1991) y parece lógico esperar que el número de plantas infectadas con agallas sea mayor ahí donde la densidad de la población vegetal es mayor. Las pequeñas avispas posiblemente tienen más éxito reproductivo cuando inducen agallas en los agregados más densos, donde la cercanía de plantas y ramas significa una ventaja para la oviposición de las avispas.

REFERENCIAS

- ELLIOT, J.M. 1977. Some Methods for the Statistical Analysis of Samples of Benthic Invertebrates. Freshwater Biological Association, Scientific Publication Nº. 25. 159 pp.
- FORMAN, R.T.T. y D.C. HAHN. 1980. Spatial patterns of trees in a Caribbean semievergreen forest. *Ecology* 61(6): 1.267-1.274.
- GREIG-SMITH, P. 1983. Quantitative Plant Ecology. 3rd. ed. University of California Press, Berkeley. 359 pp.
- HILJE, L. 1985. Insectos visitantes y eficiencia reproductiva de *lantana camara* L. (Verbenaceae). *Brenesia* 23: 293-300.
- KREBS, C.J. 1989. Ecological Methodology. Harper & Row, New York. 654 pp.
- LUDWIG, J.A. y J.F. REYNOLDS. 1988. Statistical Ecology. A Primer on Methods and Computing. Wiley-Interscience, New York. 337 pp.
- MATTEUCCI, S.D. y A. COLMA. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C. 168 pp.
- PIELOU, E.C. 1977. Mathematical Ecology. Wiley-Interscience, New York. 385 pp.
- SOMARRIBA, E. 1985. Arboles de guayaba (*Psidium guajava* L.) en pastizales. II. Consumo de fruta y dispersión de semillas. *Turrialba* 35(4): 329-332.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1978. Ecological Methods. 2nd. ed. London Chapman and Hall. 524 pp.
- SUAREZ, E. y R. CALVO. 1989. Formación de agallas en los frutos de guísaro (*Psidium guineense* Swartz) (Myrtaceae) y su relación con los microhimenópteros *Prodecatoma* sp. (Eurytomidae) y *Torymus* sp. (Torymidae). *Brenesia* 31: 43-52.
- SUAREZ, E. y C. ESQUIVEL. 1988. Fenología del guísaro (*Psidium guineense* Swartz) en Barva de Heredia, Costa Rica. *Brenesia* 27-28: 19-26.
- SUAREZ, E. y C. ESQUIVEL. 1991. Fenología y desarrollo de las agallas de las ramas del guísaro (*Psidium guineense* Swartz) y su relación con las avispas *Chrysonotomya* sp. (Eulophidae), *Sycophila* sp. (Eurytomidae) y *Torymus* sp. y *Torymoides* sp. (Torymidae), en Heredia, Costa Rica. (EN PRENSA, UNICIENCIA).