CAPÍTULO 2
Muestreo, disposición espacial y abundancia

Fernando Spaccesi

Relevamiento de datos: el muestreo

Tengo mis resultados hace tiempo,
pero no sé cómo llegar a ellos

—Carl Gauss

Introducción

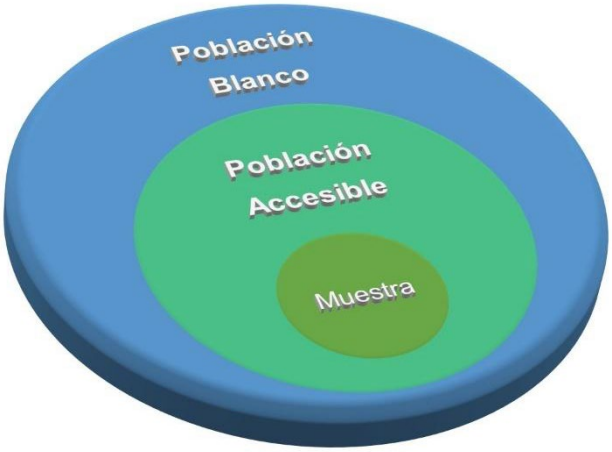
Uno de los propósitos esenciales del ecólogo de poblaciones es analizar un fenómeno natural desde la perspectiva estadística, como por ejemplo la disposición espacial, el crecimiento numérico, el comportamiento de una especie, etc. Para esto necesita saber el número de individuos (animales o vegetales) que existen en una determinada área de estudio. Muchas veces se hace difícil llevar a cabo un censo; es decir, una enumeración completa de todos los individuos que componen una población, debido a que el tamaño poblacional suele ser muy grande. Además, existen limitaciones de tiempo, de dinero, de falta de personal capacitado o de inaccesibilidad al hábitat. La alternativa a esta problemática consiste en tomar una muestra o subconjunto finito representativa de esa población disponible o accesible para obtener resultados; es decir, tener una enumeración incompleta que nos ayude a estimar parámetros e inferir el verdadero tamaño poblacional, y poder así llegar a conclusiones. La toma de la muestra requiere de ciertas técnicas de muestreo que se aplican a una extensa gama de problemas en función de los objetivos, las características de la especie y del ambiente, la región o área de interés y el periodo de tiempo. Es por eso por lo que se debe hacer un buen diseño o plan de muestreo que incluya determinar la unidad de muestreo, el tamaño y forma de la muestra, el tipo de muestreo y el método para colectar los datos; considerando la disposición espacial y sin perder de vista el problema de la escala. Todo esto ha desarrollado una **Teoría del Muestreo** que veremos a continuación (Alperin, 2013).

La población y la muestra

Una **población biológica** en ecología puede definirse como un conjunto de individuos de la misma especie que habita una misma área. Esta puede estar formada por un número finito de elementos o por un gran número de individuos (infinitos) que hace que la descripción exacta de sus propiedades sea un propósito prácticamente inaccesible. Para iniciar un estudio biológico se deben tener claro no solo el propósito de la investigación, sino también definir la **población blanco u objetivo**, que es aquella sobre la que se realizarán las inferencias o extrapolaciones con base a los datos que se obtienen en el muestreo. A la población blanco también se la llama población estadística y es la totalidad de valores, cualidades o aproximaciones de estadísticos que son motivo del estudio. Por ejemplo, medidas como la media ($\bar{x}$) y la varianza (S^2), proveniente del tamaño de una muestra (n), son los estimadores a los parámetros de la distribución de la población total (N). La **muestra biológica** es la parte representativa de la población obtenida por un procedimiento que permita que cualquier individuo tenga la misma probabilidad de ser elegido (equiprobabilidad) dentro de unos márgenes de error calculables y aceptables (Figura 2.1).

Figura 2.1

Una muestra será o no representativa si fue seleccionada al azar. La población accesible es el conjunto de sujetos que pertenecen a la población blanco disponibles para la investigación



Una muestra representativa que reúna aproximadamente las características de ese universo de estudio dará exactitud analítica, precisión y confiabilidad a los resultados. Dicha muestra parte de un conjunto de supuestos y condiciones iniciales que veremos más adelante. No solo depende de la técnica de muestreo sino de la conservación de esta. La muestra es también un conjunto de unidades muestrales (réplicas). Un error frecuente es el de confundir ambos términos, denominando muestra a lo que en realidad es una simple unidad de muestreo. La **unidad muestral** es la

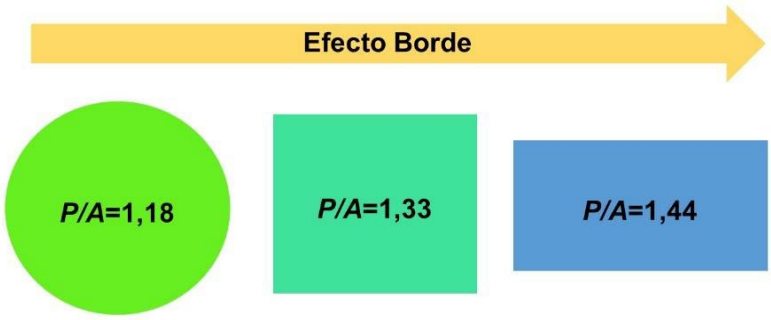
unidad seleccionada cuidadosamente de la población para la aplicación de la técnica de investigación. Puede ser un elemento poblacional único o un conjunto de elementos; mientras que los valores medidos de la observación serán nuestros datos biológicos (Otzen y Manterola, 2017).

Forma de la unidad muestral

Teniendo en cuenta que la proporción de la población dentro de cada unidad muestral debería ser constante y todos los individuos tener la misma probabilidad de entrar en la muestra; la **forma de la unidad muestral** tendría que ser de dimensiones iguales. Las figuras circulares, hexagonales, cuadradas y rectangulares –en ese orden–, reducen significativamente el **efecto de borde** o relación perímetro/superficie-volumen (*P/A*), que podría estar perjudicando la toma del dato. El efecto borde es consecuencia de errores en la estimación que se cometen al tener que decidir si un individuo está dentro o fuera de la unidad de muestreo. En la práctica es un problema frecuente, sobre todo en terrenos irregulares, de gradientes o ecotonos (Figura 2.2).

Figura 2.2

Diferentes formas de unidades de muestreo y su relación con el efecto borde. Las tres unidades tienen la misma superficie, pero distinta relación perímetro/área (P/A)



Con unidades circulares se pueden obtener datos con medidas de dispersión respecto a su promedio menores que con unidades cuadradas. Sin embargo, esto se relaciona con el patrón espacial de las especies y con la forma de los manchones. Por otro lado, es difícil obtener unidades circulares a menos que se trate de unidades muestrales preformadas, pequeñas y transportables. Con rectángulos largos y delgados o cuadrados muy pequeños el error de borde es considerable. Las unidades rectangulares tienen la ventaja que es más fácil de evaluar las variables, incluso es posible tomar las medidas desde afuera de la unidad, lo cual es importante cuando hay que mantener las condiciones intactas dentro de la unidad para efectuar mediciones posteriores (Matteucci y Colma, 1982).

Tamaño o número de las unidades muestrales

El **tamaño de la muestra** o tamaño muestral es el **número de unidades muestrales** o elementos que constituyen la muestra. Debe definirse partiendo de los recursos disponibles y de los requerimientos que tenga el análisis de la investigación. Dado el gran costo del muestreo (especialmente en tiempo y personal), la elección del tamaño muestral tiene que llegar a ser un compromiso entre la calidad de la información obtenida y la distribución del esfuerzo invertido. Un número reducido de unidades de muestreo supone un incremento notable del error en las estimas, por lo que en general será necesario considerar un mínimo en función del error que estemos dispuestos a asumir. Por tanto, tiene que ser lo suficientemente grande y representativa para garantizar la calidad de la estimación de la característica poblacional que se desea conocer. El número de unidades de muestreo que formarán la muestra debe estar determinado por la variación existente entre las unidades de muestreo. Naturalmente, estos aspectos están estrechamente vinculados con el conocimiento que se tenga de la población muestreada, especialmente con la homogeneidad o heterogeneidad de la población. Cuanto mayor es la variabilidad o heterogeneidad de la población, mayor debe ser el tamaño de la muestra y más precisa será la estimación de la variable considerada (Elliott, 1983). Es totalmente imposible determinar el número de muestras necesarias para un estudio, sin hacer antes un muestreo exploratorio o preliminar, que veremos más adelante. Pero un mismo método de muestreo dará resultados muy distintos según la población tenga un arreglo o disposición espacial al azar, agregada o regular. Esto obliga a decidir cuidadosamente el método de muestreo y la escala de muestreo; es decir, el tamaño relativo de cada unidad muestral.

Existen métodos para determinar el tamaño de la muestra o número de unidades muestrales, por ejemplo:

A) Índice de precisión (*D*): donde el tamaño y la precisión están íntimamente ligados. La precisión es cuánto se aproximan las estimaciones al valor esperado, siendo alta cuanto más cercanos son entre sí estas estimaciones. Esto también tiene que ver con la exactitud de los datos y cuánto se aproximan al valor real; es decir, el valor será alto cuanto más se acerque las estimaciones. El nivel de precisión (*D*) es el margen de error requerido o sesgo; es decir, el error estándar (*E*) alrededor de la media ($\bar{x}$) de la población:

$$D = \frac{E}{\bar{x}}$$

El error estándar se calcula como:

$$E = \frac{S}{\sqrt{n}}$$

Donde *S* es la desviación estándar de la estimación, y *n* es el número de unidades muestrales en que se basó dicha estimación. Para una desviación estándar (*S*) dada, el error estándar (*E*) es una función lentamente decreciente del número de muestras (*n*). Los valores de *D* que suelen

emplearse en ecología oscilan entre 0,1 y 0,4. A primera vista puede parecer excesivo admitir un error del 40% en una estima, pero nótese que una ligera disminución del valor de *D* en la ecuación anterior tiene como consecuencia un incremento muy notable del valor de *n*. Por lo general, la estimación es del 5% al 15% en investigación y del 20% a 25% en toma de decisiones. Entonces, el valor de *D* se calcula como:

$$D = \frac{S/\sqrt{n}}{\bar{x}} = \frac{\sqrt{S^2/n}}{\bar{x}}$$

Donde S^2 es la varianza. Si despejamos *n* se obtiene:

$$D * \bar{x} = \sqrt{S^2/n}$$

$$n * (D * \bar{x})^2 = S^2$$

$$n = \frac{S^2}{D^2 * \bar{x}^2}$$

Si tenemos los estadísticos y aceptemos o prefijamos para un error estándar (*E*) determinado; por ejemplo, en un 10% alrededor de la media o *D* = 0,1; el número de unidades muestrales (*n*) que buscamos obtener estará dado por la siguiente relación:

$$n = \frac{1}{0{,}1^2} * \frac{S^2}{\bar{x}^2} = 100 * \left(\frac{S^2}{\bar{x}^2}\right)$$

La fórmula anteriormente expuesta supone que la población cuya densidad deseamos estimar tiene: **1) disposición al azar,** condición poco frecuente o muy rara vez es cumplida bajo condiciones naturales. En esta disposición, la ocurrencia de un individuo no afecta la presencia de otro y existe una probabilidad uniforme (igual) de que un individuo ocupe cualquier lugar en el espacio. La distancia entre muestras sucesivas no es importante. Puede usarse cualquier tamaño de unidad muestral sin que se altere la exactitud de la estimación. Es arbitrario e indistinto, se elige sólo por conveniencia práctica. Si los individuos a contar son pequeños o muy abundantes es preferible utilizar unidades pequeñas. Si los individuos son grandes o muy espaciados las unidades grandes resultan más adecuadas. Si se toma una muestra de esta población seleccionando pequeñas parcelas o cuadrados –no demasiado pequeñas por errores de borde–, la razón varianza/media permanecerá inalterada o igual a 1 cualquiera que sea el tamaño de la unidad muestral. La **relación varianza/media** ($S^2/\bar{x}$), es un método analítico que veremos con detalles más adelante y que nos proporciona una idea de la disposición de los individuos en el espacio o por unidad de muestreo, teniendo en cuenta el valor de la media, la desviación estándar de las muestras y el margen de error siempre presente (Martella et al., 2012). Una muestra muy pequeña hará disminuir significativamente la varianza pues permitirá variaciones entre 0 y unos pocos individuos por unidad de muestro. Las ventajas de las muestras pequeñas son: a) puede ser colectado un número mayor de unidades de muestreo con el mismo esfuerzo por unidad de

tiempo, b) al aumentar el número de muestras pequeñas también aumentan los grados de libertad en comparación con pocas grandes, y por lo tanto el error estadístico se reduce; y c) dado que pequeñas unidades muestrales cubren un amplio rango de un hábitat que pocas muestras grandes, el tomar las primeras es más representativo.

Ahora, si la **2) disposición espacial es agregada o contagiosa** —el arreglo más frecuente de encontrar en la naturaleza— el tamaño de cada unidad de muestra es semejante al área media de los agregados de individuos y la razón varianza/media será mayor a 1 con una amplia varianza ($S^2 > \bar{x}$). Es decir, existirán unidades de muestreo con el máximo de individuos y otras prácticamente sin ellos (Sutherland, 1996). Cuando una población tiene una disposición espacial agregada, la relación entre el número de unidades muestrales, el área de cada una de dichas unidades, la varianza y la media está dada por:

$$n = \frac{1}{\frac{\bar{x} + 1/k}{D^2}}$$

donde *k* es:

$$k = \frac{\bar{x}^2}{S^2 - \bar{x}}$$

Siendo S^2 la varianza, $\bar{x}$ la media de la población, *D* el error estándar sobre la media y *k* un parámetro de dispersión de la distribución binomial negativa para la disposición espacial agregada. Cuanto menor es *k*, mayor es el grado de agrupamiento de los individuos y viceversa. Después de estimados estos parámetros se puede decidir cómo distribuir mejor un esfuerzo: si en un mayor número de unidades muestrales de menor área o, contrariamente, en un menor número de unidades muestrales de mayor área cada una para una varianza especificada. Cuando la dispersión es contagiosa, en general, conviene que las unidades de muestreo sean pequeñas ya que son más eficientes que las grandes (Rabinovich, 1980).

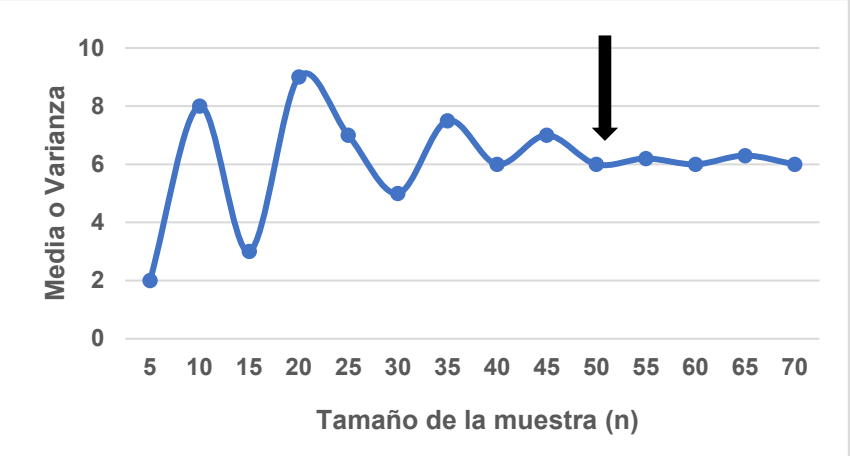
Si la **3) disposición espacial es regular o uniforme** la densidad en general es alta. La unidad de muestra puede reducirse bastante. Una unidad de muestreo excesivamente grande puede llegar a tomar un número casi constante de agregados por lo que el promedio de los individuos tendrá una muy baja dispersión. Este patrón da una relación varianza/media menor a 1; ya que al estar distribuidos regularmente la varianza será mucho menor ($S^2 < \bar{x}$). Dado que es casi imposible determinar *a priori* la escala de estos arreglos y cómo se repiten muchas veces a escalas mayores, se eligen arbitrariamente el tamaño de cada unidad de muestra (Elliot, 1983).

B) Método de la media acumulada: es un método gráfico, sencillo, que consiste en representar el valor de la media (o de la varianza) en función del número de unidades de muestreo. Inicialmente son pocas unidades muestrales y los valores de la media (o de la varianza) fluctúan u oscilan de forma acentuada y ampliamente. A medida que aumenta el número de unidades muestrales (*n*), la media baja el promedio de individuos por muestra, tendiendo a estabilizarse.

El tamaño óptimo se corresponde con el valor de *n* para el cual la media (o la varianza) dejan de fluctuar más allá de unos límites previamente establecidos; es decir, se "ameseta". Se puede elegir entonces como tamaño de la muestra, el número mínimo de unidades muestrales al cual el valor de la media ha minimizado la amplitud de oscilación. Sin embargo, esta decisión es subjetiva y da sólo una indicación aproximada del tamaño de muestra adecuado (Matteucci y Colma,1982). Un inconveniente de este método es que para su aplicación hay que tomar más unidades de muestreo de las necesarias, y por tanto sólo es útil para comprobar a *posteriori* que el tamaño muestral no es insuficiente. Las categorías más comunes requieren menor número de unidades muestrales que las categorías más raras (Figura 2.3).

Figura 2.3

Método gráfico para estimar el tamaño óptimo de la muestra. La flecha indica donde se estabiliza para tomar una decisión



El muestreo

El **muestreo** es el método que consiste en un conjunto de reglas, procedimientos y criterios mediante los cuales se selecciona una proporción o componente de una población en estudio, de tal manera que sea representativa con respecto a las propiedades que deseamos analizar dentro de los límites medibles de error (Martella et al., 2012; Alperin, 2013). El muestreo tiene por objetivo estudiar las relaciones existentes entre la distribución de una variable "y" en una población "z". Para ello es fundamental definir los criterios de inclusión (características demográficas, temporales, geográficas, etc. de los sujetos que componen la población de estudio) y de exclusión (características de los sujetos que pueden interferir con la calidad de los datos o la interpretación de los resultados). Hay muchas maneras de tipificar los muestreos para estudios de poblaciones, pero podemos visualizar las siguientes como los tipos principales de **factores que afectan** nuestra decisión sobre **el diseño de muestreo**: 1) el tipo de medida a realizar y la disposición espacial de los organismos, 2) la selección de

la unidad de muestreo, la forma y tamaño de la muestra, y 3) la selección del tipo de muestreo *sensu stricto;* es decir, dónde y cómo situar las unidades de muestreo. Estos aspectos son completamente interdependientes. Pero; además, hay otros factores para tener en cuenta que afectan al muestreo, por ejemplo: a) Efecto de la variación temporal: la disposición temporal afecta a los resultados debido a que cada especie tiene su propio ritmo de actividad diurna o nocturna, comportamiento y desplazamiento en el caso de animales, y b) Efectos metodológicos, instrumentales y personales: una vez establecido un diseño muestral en la selección de las unidades de muestreo y qué tipo de muestreador utilizar; al llevarlo a la práctica son manejados, manipulados o leídos por personas que a su vez en la colecta y contaje de los individuos representa una operación que suele afectar la eficiencia del muestreo. Rara vez dos personas medirán lo mismo en un mismo lugar o área, debido a que existe un efecto de la variabilidad del observador o subjetividad. Asimismo, la técnica de recolección o de captura de la muestra biológica tendrá su efecto en los resultados si difieren los aparatos. Por otro lado, la misma variabilidad en la respuesta en animales a un tipo de trampa tendrá también un efecto diferente a ser capturado. Como todos los métodos darán resultados diferentes, hay que hacer una homogeneización en la metodología. Sea cual fuere el procedimiento se debería poder replicar el diseño por cualquier otro investigador que deseara realizar la experiencia. Lo mismos ocurre en la variabilidad analítica producidas en los laboratorios y el error introducido durante la preparación o procesamiento de la muestra (Rabinovich, 1980).

Un concepto para tener en cuenta, y que no debe confundirse con el muestreo, es el de **monitoreo**. Este consiste en la recopilación y análisis de mediciones repetidas para evaluar cambios en la población hacia cumplimientos de un objetivo de manejo; por ejemplo, en control de plagas o conservación de especies, causadas también por anormalidades en el ambiente. Está diseñado y tiene sentido si hay una estrategia de gestión.

El muestreo preliminar

En todo muestreo hay que realizar una serie de etapas o pasos para poder adoptar decisiones referentes a la selección de alternativas posibles. Antes de iniciar un trabajo de investigación se debería hacer un **muestreo exploratorio** o preliminar, salvo si existen estudios previos o conocimientos obtenido de experiencias anteriores. Esto tiene como objetivo poner a prueba las herramientas requeridas para el muestreo propiamente dicho. Calcular el tamaño de la muestra, determinar cuántas unidades muestrales son necesarias, dónde y cómo disponerlas, estimar del tiempo de muestreo y los costos en dinero; es decir, permite armar un protocolo definitivo de muestreo (Alperin, 2013).

Diseño de muestreo

La selección del tipo de muestreo propiamente dicho es el diseño o **plan de muestreo** en cual se va a llevar a la práctica el contaje de los individuos. Debe formularse en las etapas iniciales del trabajo, debido al rol fundamental que ocupa. Una vez puesto en marcha o llevado a la práctica, el plan pasa a ser un programa de muestreo. Todo programa de muestreo es un proceso que se repite (iterativo), y que se estabiliza con la práctica (asintótico). Cualquier investigación fracasa si no se tiene un buen plan de muestreo. Un muestreo inadecuado no se reemplaza con ningún procedimiento experimental o estadístico. El cuidado que se tenga en la planificación del muestreo trae aparejadas el ahorro de dos insumos básicos, ya mencionados, para los trabajos de investigación profesional: tiempo y dinero. Un muestreo bien planeado evita que se tome información redundante y se olvide relevar información vital cuando se muestrean las unidades (Rabinovich, 1980). Los criterios para tener en cuenta para un muestreo planificado correctamente contemplan:

1) Establecer explícitamente el **objetivo del estudio**, incluyendo la formulación de las **hipótesis** de investigación y lo que se espera que indiquen los datos a verificar. Esto permite la elección del método de muestreo.

2) **Delimitar** perfectamente en **espacio y tiempo** la población objetivo que se va a muestrear, en función de la variación ambiental (vegetación, topografía, clima, etc.) y la accesibilidad a la zona de estudio.

3) Definir, describir y listar los elementos de la población (**marco muestral**).

4) Especificar los **datos a recolectar** y qué observaciones y/o medidas se van a realizar.

5) Evaluar las fuentes de **variabilidad** que presentan los **datos,** ya sea a través de experiencias anteriores o por algún marco teórico. Característica de la especie, si la población es homogénea o heterogénea, ciclos de vida, comportamientos, si es estable o sus cambios son fácilmente medibles, etc.

6) Convenir la cantidad o peso de material que se va a recolectar en cada punto de muestreo; es decir, fijar el modo de recolectar datos, el método de medida y volumen de material. Establecer el **método de muestreo** (equiprobable), lugar y frecuencia de toma de muestra. Acordar también instrumentos de medición (cinta métrica, calibre, multiparamétricos, etc.) y muestreadores (redes, dragas, trampas, etc.).

7) Estipular la **precisión y exactitud** requeridas en el estudio.

Luego, los datos deben ser convertibles a una unidad de área o volumen estándar. Si desaseamos conocer la densidad de la especie y se la midió en cm^2 o mm^3 es conveniente llevarla, por regla de tres a m^2 o a L, dependiendo de la especie y el medio.

Métodos y tipos de muestreo

Elegir el **método de muestro** apropiado es fundamental para emplear correctamente los métodos estadísticos e inferir los parámetros poblacionales a partir de una muestra, así como para estimar valores medios y la variabilidad. Establecer el método adecuado se basa en conocer la ecología de la población a estudiar y los patrones de comportamiento relevantes de la especie, las características ambientales, la accesibilidad al lugar de muestreo, la dificultad para tomar una muestra, el costo del equipamiento, el tiempo y dinero disponibles. El método de muestreo depende de la heterogeneidad espacial y temporal con que se presenta la población de una especie dada. Es fundamental conocer la finalidad del muestreo; ya que, por ejemplo, cuando lo que interesa saber son estimaciones del tamaño de la población en un lugar dado, pero en diferentes momentos del tiempo (como cuando se desea construir una tabla de vida), un tipo de muestreo apropiado puede resultar eficiente para estos fines, pero completamente inapropiado para un estudio de la disposición espacial (tamaño de la población en un momento dado, pero en diferentes lugares del espacio). En el primer caso interesa minimizar la varianza, es decir, nos interesa una buena precisión; en el segundo caso no nos interesa minimizar la varianza, ya que ella es en sí misma una propiedad que deseamos estimar (Rabinovich, 1980). Los métodos para seleccionar una muestra representativa son numerosos, según el número de muestras tomadas de una población se clasifican en:

A) Muestreo simple: se toma únicamente una muestra de la población. El tamaño debe ser lo suficientemente grande para extraer una conclusión. El problema es que tomar una muestra grande muchas veces cuesta demasiado dinero y demanda mucho tiempo.

B) Muestreo doble: se realiza cuando el resultado del estudio de la primera muestra no es concluyente. Entonces se saca una segunda muestra de la misma población. Las dos muestras se combinan para analizar los resultados. La ventaja del muestreo doble es que permite comenzar con una muestra relativamente pequeña para ahorrar costos y tiempo. Si la primera muestra arroja un resultado definitivo, no hace falta tomar la segunda muestra.

C) Muestreo múltiple: es semejante al procedimiento del muestreo doble, excepto que el número de muestras sucesivas requerido para llegar a una decisión es más de dos muestras.

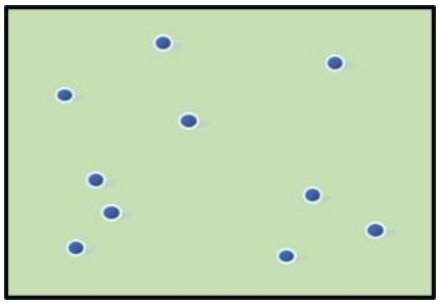
En referencia a la **forma de situar las unidades de muestreo** en el área de estudio; es decir, la manera de colocarlas físicamente en un lugar determinado, podremos distinguir *a priori* dos grandes categorías en cuanto a los procedimientos (Rabinovich, 1980; Otzen y Manterola, 2017):

A) Muestreos probabilísticos: también llamados aleatorios o estadísticos. La selección de los elementos que conforman la muestra debe efectuarse de manera tal que cada elemento de la población tenga igual oportunidad de ser elegido (Teoría de Probabilidades) y la obtención de estas es objetiva. Es el método más recomendable si se está haciendo una investigación cuantitativa. Los muestreos aleatorios permiten realizar inferencias dado que se puede medir el error muestral como probabilidad bajo la curva normal. Los tipos más comunes de muestreo aleatorio son:

1) Muestreo aleatorio simple: las muestras están distribuidas al azar en el espacio o en el tiempo. La selección se realiza de modo que todas las muestras posibles de tamaño *n* tengan la misma probabilidad de ser elegidas y que cada elemento de la población *N* tenga una oportunidad igual de ser incluido en la muestra. Es el método ideal para cualquier análisis estadístico posterior de los datos. La condición para aplicarlo es que la población sea homogénea respecto a la variable de interés. Es un método sencillo de comprender, aunque en la práctica en el campo puede ser complicada. Presunta de algunos inconvenientes en zonas heterogéneas, ya que el error de muestreo puede ser considerable. Algunas porciones de la zona pueden resultar subrepresentadas y varias unidades de muestreo pueden caer en sitios inaccesibles o muy deteriorados. Por ello, este modelo ha sido descartado para el estudio de zonas extensas, pues superficies relativamente grandes se quedan sin muestrear o bien las muestras aparentan estar agrupadas. Es un método adecuado, entonces, para superficies pequeñas y cuando se desea obtener información global acerca de las variables consideradas. Con esta técnica no se pueden detectar variaciones dentro de la zona de estudio, puesto que todos los datos se promedian. Una vez realizado el muestreo básico es posible agregar cualquier número de unidades muestrales siempre que esto se haga al azar; es decir, el modelo es abierto. Los muestreos aleatorios simples se pueden realizar en superficies superponiendo una cuadrícula o grilla cuadrada o rectangular. Se puede empezar en elegir un punto al azar en el campo a partir del cual se camina una distancia cuya longitud se ha escogido al azar y en una dirección también escogida al azar; en el punto de destino se toman los datos y a partir de allí se repite el procedimiento. Cada unidad de muestreo se puede identificar con un número utilizando una tabla de números aleatorios, función *random* de calculadoras o programas en computadora. Queda descalificada por completo la técnica de ubicar unidades muestrales arrojándolas con los ojos cerrados o por encima del hombro, ya que se ha comprobado que la muestra así obtenida no es aleatoria. Este modelo permite obtener el valor promedio de las variables consideradas y estimar la precisión de este promedio (desviación estándar de la muestra). Como hemos visto la estimación de la precisión es deseable para el estudio de una población e imprescindible para comparar objetivamente dos poblaciones, ya que la diferencia entre las medias de dos poblaciones puede ser considerable y, sin embargo, no ser significativa debido al gran error de muestreo (Matteucci y Colma, 1982). El muestreo aleatorio simple (Figura 2.4) puede ser: **I) Con reposición:** cuando una unidad seleccionada en una extracción se devuelve a la población y puede participar en las siguientes extracciones, pudiéndose sacar dicha unidad dos veces o más. La composición de la población siempre es la misma y el elemento puede ser seleccionado nuevamente. Al no modificarse la composición de la población el elemento puede ser elegido en cada extracción con la misma probabilidad, y **II) Sin reposición**: una vez extraída una unidad, no se la vuelve a tomar en cuenta para las siguientes extracciones. La población se modifica después de cada remoción y las probabilidades de elegir cada elemento no permanecen constantes. Este es un muestreo al azar no restringido que se puede utilizar siempre y cuando los datos no estén estratificados.

Figura 2.4

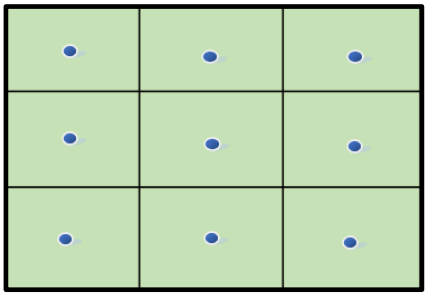
Muestro aleatorio simple



2) Muestreo sistemático: la distancia entre los puntos de muestreo es uniforme en el espacio y/o tiempo. Si la zona a estudiar es muy extensa, el primer punto se ubica al azar, y a partir de allí se camina un número uniforme de pasos para efectuar cada medición en los ángulos de un retículo imaginario o red cuadriculada. Las muestras o unidades muestrales se ubican en un patrón regular en toda la zona de estudio. Permite detectar variaciones espaciales en la población, pero no se puede obtener una estimación exacta de la precisión de la media de la variable considerada. Al comparar dos poblaciones tampoco se puede evaluar la significación de las diferencias entre las medias de ambas. A veces, el grado de variación en algunas porciones de la zona muestreadas sistemáticamente es mayor que en otras y habría que muestrearlas con mayor intensidad. Este modelo es preferido no sólo porque permite detectar variaciones, sino también por su aplicación más sencilla en el campo; y está menos expuesto a los errores de selección de los puntos de muestreo. Generalmente, proporciona muy buenos resultados, según el patrón espacial de los individuos da una mejor estimación que el muestreo aleatorio, es menos costoso y requiere de menos tiempo que otros métodos. Este muestreo es muy utilizado en poblaciones vegetales con el objetivo del trabajo que requiere un porcentaje areal y un tamaño de la población grande. Cuando la población está ordenada, asegura cobertura de unidades de todos los tipos, pero cuando la población tiene un comportamiento cíclico puede ser poco representativa o sesgada (Figura 2.5).

Figura 2.5

Muestro sistemático



Los transectos son variantes del muestreo sistemático. Las unidades de muestreo se colocan a menudo muy próximas unas de otras, lo que ocasiona generalmente la falta de independencia

en los datos obtenidos. En vez de utilizar un retículo para la disposición de las muestras se emplea una línea. En este caso la unidad muestral adopta la forma de una línea sobre la cual se miden longitudes de intercepción con el material a muestrear. Cuando se utiliza este tipo de unidad, se colocan muchas repeticiones paralelas partiendo de puntos ubicados al azar sobre un transecto base. Es decir, se ubican sistemática o preferencialmente unidades muestrales a distancias o intervalos regulares a lo largo del transecto, perpendiculares a la estructura y se mide la variable deseada en cada una de dichas unidades regulares. Es necesario tomar muchos transectos para obtener estimaciones de desviaciones estándar. La precisión es mayor si se miden muchos transectos cortos que si se miden pocos largos, pero la unidad debe ser lo suficientemente larga para incluir las fases del patrón de las especies. El transecto como unidad muestral es un caso particular de unidad sin límites, que evita los problemas de selección de la forma y el tamaño, pero no de la unidad bidimensional. El modelo de muestreo es cerrado; es decir, una vez planificado no es posible agregar un número cualquiera de unidades muestrales. Si es necesario incrementar el número de unidades ello debe hacerse en razón exponencial (Matteucci y Colma, 1982). El transecto tiene gran utilidad cuando se quiere estudiar la influencia de gradientes ambientales (la altitud o la orientación) en regiones amplias, reflejado en una variación notable de la vegetación. Como unidad muestral, se utiliza para medir algunas variables como la cobertura, área basal o diámetro de la copa; o en cuerpos lineales como playa de arenas en intermareales para muestreos de invertebrados.

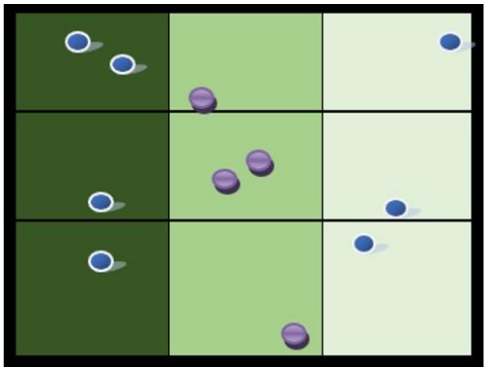
A veces en los muestreos biológicos se combinan métodos aleatorios y sistemáticos. Son muestreos “parcialmente al azar”. Inicialmente se seleccionan grandes parcelas de forma sistemática y, dentro de cada una de ellas, se eligen al azar las unidades de muestreo en una segunda fase.

3) Muestreo estratificado: se usa cuando se realiza una investigación en una población que naturalmente está dividida en estratos o capas de diferentes tamaños, clases o grupos (subpoblaciones) conforme a algún criterio; por ejemplo, de vegetación (especies dominantes o fisonomía), litológico (unidades de rocas estratificadas) o topográfico (horizontes y cambios de color de suelo). Estratificar una población consiste en dividirla, “antes” de la extracción de la muestra, en subconjuntos homogéneos –respecto de caracteres determinados *a priori*–, llamados estratos o subpoblación. Los estratos deberán ser lo más homogéneos posibles en el interior y heterogéneos entre sí respecto de la característica en estudio. Además, no se superponen o traslapan; es decir, que exista en cada uno la menor variabilidad posible y de que haya grandes diferencias de unos a otros estratos. Como los estratos son más homogéneos que la población como un todo y resulta importante que en la muestra haya representación de todos y cada uno de los estratos, se debe utilizar una estrategia de muestreo que garantice la inclusión de elementos de cada estrato. Dentro de cada estrato el muestreo será aleatorio simple o sistemático. Al tener una población dividida en partes y aplicarle a cada parte o estrato la selección por muestreo aleatorio simple, se obtiene un muestreo aleatorio estratificado. El tamaño muestral en cada estrato también puede variar y ser proporcional o no al tamaño del estrato. La selección de la muestra se efectúa de manera independiente en el interior de cada estrato. Esto conlleva a que

la varianza en cada estrato sea pequeña y se reduce posibles desbalances. Un ejemplo es el muestreo de una población estratificada por edades. Como parte de este se toma una submuestra a partir de cada estrato mediante un procedimiento aleatorio simple, de modo que para obtener la muestra general se combinan las submuestras de todos los estratos. Es decir, que las unidades en la muestra se asignan entre los estratos y en proporción con el número de unidades en cada estrato de la población. A una muestra seleccionada de esta forma se le denomina muestra estratificada proporcional. Otras veces la razón de muestreo; es decir, la razón del tamaño de la población correspondiente al tamaño de la muestra, en cada estrato está inversamente relacionada con la homogeneidad de las unidades del estrato. Mientras más homogéneo sea el estrato, menor será su proporción incluida en la muestra. A una muestra obtenida de esta forma se le denomina muestra estratificada desproporcionada. Cuando las unidades en un estrato son más homogéneas, resulta necesaria una submuestra más pequeña para asegurar la representatividad. En consecuencia, el costo de muestreo se reduce. Con el muestreo aleatorio estratificado disminuye la posibilidad de que existan zonas sin muestras o zonas con alta concentración de muestras. Es pertinente mencionar que en el muestreo espacial los individuos que pertenecen a un estrato tienen como elemento común un espacio delimitado, por lo cual no son necesarios los valores homogéneos de otras variables (Figura 2.6).

Figura 2.6

Muestreo estratificado

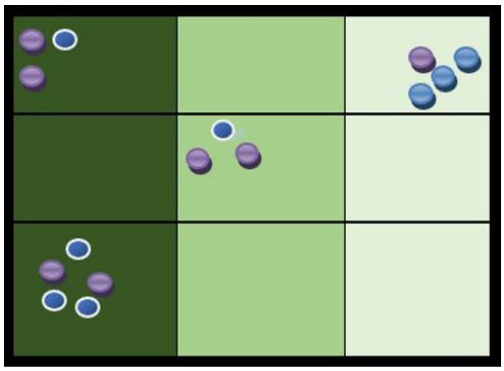


La información contenida en una fotografía aérea o fotointerpretación se utiliza para estratificar una zona de estudio. Permite subdividirla en unidades homogéneas en cuanto a relieve, topografía y estructura de la vegetación. El muestreo estratificado en zonas extensas heterogéneas, en el que en cada estrato se ubica una unidad muestral no aleatoria equivaldría a un muestreo preferencial por un hábitat especializado. Cuando se recurre a la estratificación antes de un muestreo aleatorio, se incrementa la precisión de las estimaciones con respecto al muestreo aleatorio de la zona sin estratificar. Además, es posible adecuar el tamaño de la muestra a la superficie ocupada por cada estrato. Si las superficies son muy distintas, un muestreo aleatorio sin estratificación produce sobremuestreo de los estratos pequeños y submuestreo de estratos más grandes (Rabinovich, 1980; Matteucci y Colma, 1982)

4) Muestreo de conglomerados: se utiliza en poblaciones que naturalmente están agrupadas en conjuntos, bloques, áreas o zonas y divididas en subpoblaciones llamadas conglomerados, racimos o clúster. Los conglomerados son grupos de elementos que existen naturalmente y no los define el investigador. Cada conglomerado presenta la misma variabilidad de la población y son muy parecidos entre sí. El concepto de conglomerado es opuesto al de estrato dado que los estratos son homogéneos al interior y diferentes entre sí. Debido a la heterogeneidad interna, la totalidad de los elementos del conglomerado representan fielmente a la población, de modo que conviene incluirlos a todos en la muestra. Como todos los conglomerados son equivalentes, la selección de los conglomerados que integran la muestra se realiza al azar o con un método sistemático. Se selecciona una muestra no de sujetos, sino de grupos de individuos. Sin embargo, los elementos individuales dentro de cada conglomerado tienden a ser iguales y, si bien no se muestrean todos los conglomerados, la variación entre los elementos obtenidos de los seleccionados es frecuentemente mayor que la que se obtiene muestreando la población entera mediante muestreo aleatorio simple. Una muestra de conglomerados usualmente produce un mayor error muestral y es menos precisa en las estimaciones que una muestra aleatoria simple del mismo tamaño, pero es menos costosa y más rápida de muestrear. El muestreo por conglomerados es adecuado si la población objetivo es grande, tiene gran extensión areal, si las unidades de estudio están geográficamente dispersas, y la variabilidad local y regional son aproximadamente iguales. La desventaja del método es que el error estándar es mayor que en otros tipos de muestreo y su cálculo es complejo. Las diferencias entre los conglomerados son generalmente pequeñas y las unidades dentro de cada uno son, normalmente, más heterogéneas (Figura 2.7).

Figura 2.7

Muestreo por conglomerados

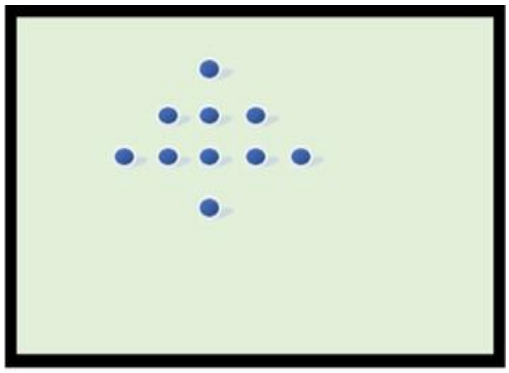


B) Muestreos no probabilísticos: son los que se usan en forma empírica, intervienen opiniones y criterios personales o simplemente razones de comodidad al momento de elegir los elementos que conforman la muestra. Los elementos se seleccionan también por conveniencia. Son menos laboriosos, más económicos y de fácil realización, pero son poco válidos y confiables o reproducibles; debido a que la muestra no es representativa y las unidades que componen la población no tienen la misma posibilidad de ser seleccionada. La información obtenida sólo

puede referirse a la muestra y no sirve para hacer inferencias sobre la población porque no se puede utilizar la teoría de probabilidad para medir el error de muestreo. Es decir, sólo sirven para describir la muestra y no dan certeza de que cada sujeto de estudio represente a la población blanco. A veces, la economía y la factibilidad del muestreo limita la obtención de una muestra bajo criterios aleatorios y se busca la representatividad de la población tomando en cuenta estas restricciones (Figura 2.8). Por estos motivos, los muestreos no probabilísticos se comentarán, pero no se centrará en profundidad.

Figura 2.8

Muestreo no probabilístico



1) Muestreos de juicio, opinión, intencional o deliberado: los elementos de la muestra son seleccionados mediante juicio personal, según los objetivos del investigador. Las ventajas de este muestreo son comodidad y bajo costo. Se utiliza en escenarios en los que la población es muy variable y consiguientemente la muestra es muy pequeña.

2) Muestreos por cuotas: requieren conocer la población y/o los individuos más representativos o adecuados para la investigación. El investigador selecciona la muestra determinando o fijando la cantidad o "cuotas" que consisten en un número de individuos que reúnen unas determinadas condiciones o variables a estudiar. Por ejemplo, 20 individuos de 25 a 30 años, raza “x”, de sexo macho y que habita en tal espacio. Una vez determinada la cuota se eligen los primeros que se encuentren que cumplan esas características.

3) Muestreo casual incidental o por conveniencia: se seleccionan directa e intencionalmente a los individuos de la población que formarán la muestra porque el investigador cree que son convenientes para su estudio, o porque se tiene fácil acceso y proximidad a esta. Los individuos de la muestra se obtienen sin ningún plan, son elegidos producto de circunstancias casuales. Permite seleccionar aquellos casos accesibles que acepten ser incluidos. Se usa en estudios exploratorios y en pruebas piloto.

4) Muestreo accidental, por comodidad o consecutivo: los individuos de la muestra se obtienen sin ningún plan, son elegidos producto de circunstancias casuales, de tal modo que quienes realizan el estudio eligen un lugar, a partir del cual reclutan los sujetos a estudio de la población que accidentalmente se encuentren a su disposición. Se fundamenta en reclutar casos hasta que se completa el número de sujetos necesario para completar el tamaño de muestra deseado. Es

similar al muestreo por conveniencia, excepto que intenta incluir a todos los sujetos accesibles como parte de la muestra.

5) Muestreo bola de nieve: la premisa es que los elementos se relacionen entre sí. Se localizan algunos individuos de la población, los que cumplan con los criterios de admisión, y estos conducen a otros que llevan a otros y así hasta tener una muestra de tamaño suficiente. Se usa en estudio de poblaciones "marginales", enfermedades raras, etc.

La submuestra

Un aspecto pertinente al estudio del muestreo es **el submuestreo** o la submuestra. El submuestreo hace referencia a la toma de “muestras dentro de muestras”, situación que tiene lugar cuando estas últimas son abundantes o el gasto de energía en procesar las unidades muestrales son considerables y excesivo cuando el tiempo apremia al momento de obtener resultados preliminares. Un ejemplo típico de tal situación ocurre en unidades muestrales con volúmenes de agua o sedimentos de arroyos o ríos, tomados para evaluar el plancton o el bento invertebrados, respectivamente. En estos casos, en el laboratorio se divide la muestra de agua (volumen en litro) en partes pequeñas al tomar alícuotas representativas (en ml); mientras que el sedimento se fracciona (por ejemplo, con el método de Folsom) en partes prácticamente iguales (50:50). Se observa esa alícuota o fracción y después, por regla de tres simple, se lo lleva al volumen o superficie total de muestreador (en cm^2). La implementación de este proceso puede realizarse verificando la representatividad del submuestreo de igual forma como se hace con las muestras. Luego, se pueden promediar el total de las muestras con sus desvíos estándares.

La pseudomuestra o pseudoréplica

Hasta aquí hemos abordado cuestiones generales relacionadas con los procedimientos de obtención de datos en la investigación ecológica observacionales y descriptivas. Pero existen estudios ecológicos experimentales de campo y sobre todo de laboratorio que requieren de un diseño de experimentos, con sus respectivas técnicas de muestreo. Se lo conoce como **experimentos manipulativos** donde se pueden cambiar las condiciones que influyen en un fenómeno o sistema bajo estudio. De modo que es posible observar el efecto del cambio de un factor ambiental investigado sobre la **unidad experimental**, que es la división más pequeña de material experimental que recibe o sobre los que se aplica el tratamiento (Krebs, 1999). Un requerimiento importante de la experimentación es que entre los tipos de tratamientos de un experimento debe figurar uno de control, que sirva de comparación para el análisis de los efectos. Generalmente, el grupo control consiste en un no-tratamiento.

El concepto de unidad experimental está íntimamente ligado al de replicación. En estos casos se requieren réplicas independientes y varios tratamientos de control para aislar la razón por la

cual ocurre algo en un experimento, a partir de la comparación de dos tratamientos que difieren por un factor. Los tratamientos experimentales necesitan ser replicados apropiadamente; no es posible tener sólo una réplica por tratamiento. Replicar consiste en disponer al menos de dos unidades experimentales por cada tipo de tratamiento. Precisamente uno de los principales problemas de la realización de estudios experimentales en ecología y en las ciencias ambientales reside en la incorrecta consideración de lo que constituye una unidad experimental, circunstancia que se conoce como **pseudoreplicación**. La pseudoreplicación genera problemas de independencia de los datos, requisito necesario para la aplicación de numerosas pruebas estadísticas, e invalida por tanto las conclusiones extraídas del experimento (Hulbert, 1984). La pseudoreplicación consiste en considerar como unidades experimentales lo que no son más que submuestras tomadas dentro de cada unidad experimental. Se produce frecuentemente en los casos en los que sólo existe una réplica por tratamiento. Las distintas observaciones realizadas dentro de cada unidad experimental no son independientes o se repiten a lo largo del tiempo en las mismas unidades experimentales.

La disposición espacial

Mi vida parecía ser una serie de sucesos y accidentes.
Sin embargo, cuando miro hacia atrás, veo un patrón

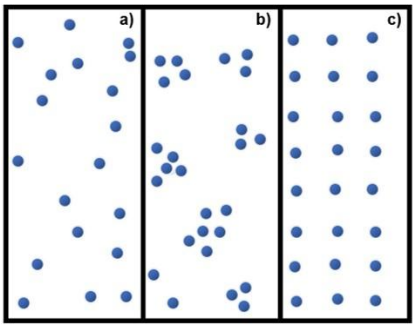
—Benoît Mandelbrot

Introducción

La disposición o arreglo espacial es una de las propiedades emergentes a nivel poblacional. El estudio de las causas y formas de distribución de las poblaciones en el espacio es propio de dos ramas complementarias de la biología: la ecología y la biogeografía. Si bien tiene alcances distintos, nos limitaremos al aspecto ecológico que va de pocos centímetros a hasta varios kilómetros. Son muchos los factores que influyen en el arreglo espacial de los individuos como la escala a la cual se las estime, la estructura del hábitat; es decir, el ambiente homogéneo o heterogéneo, y las interacciones: positivas, negativas o neutras entre organismos. Puede variar también temporalmente y hasta tener diferentes arreglos en distintas etapas del desarrollo de los individuos (ciclo de vida), como el caso de muchos insectos holometábolo; es decir, con crecimiento morfológicamente diferenciado en larva, pupa y adulto. Una vez conocidas las principales causas de la disposición de los individuos, se está en condiciones de describir cuantitativamente la distribución espacial correspondiente a algunos modelos (Begon et al. 2006). En la naturaleza existe tres tipos de patrones en el arreglo espacial: azar, agregada y regular, con sus respectivos supuestos (Figura 2.9).

Figura 2.9

Disposición espacial: a) azar, b) agregada, c) regular



A) Disposición espacial al azar o aleatoria: todos los puntos del espacio tienen la misma probabilidad de ser ocupados por un individuo de la población. La presencia de un individuo en un punto dado no afecta la ubicación de otro individuo de la población; es decir, las interacciones son neutras. Es común en ambientes que varían muy poco o son homogéneos. Los individuos se distribuyen en una curva normal con muy poca dispersión de los datos; es decir, muy pocas muestras con mucha cantidad de individuos. Es una disposición que rara vez se encuentra en la naturaleza, pero ocurre; por ejemplo, en algunas plantas en los campos o en puestas de huevos de algunos insectos sobre cultivos.

B) Disposición agregada, agrupada o contagiosa: al encontrar un individuo aumenta la probabilidad de encontrar otro en la cercanía. Se va a encontrar una gran dispersión de la varianza; es decir, un número relativamente grande de unidades de muestras con pocos individuos y un número relativamente grande con muchos individuos. Si el ambiente es heterogéneo o hay un gradiente puede haber interacciones neutras y positivas. Si el ambiente es homogéneo debería haber interacciones positivas. Dentro de las interacciones positivas se pueden formar grupos para hibernar o estivar, consumir alimentos, con fines de reproductivos, grupos sociales, para protección de depredadores, etc. Es la disposición más común en la naturaleza; por ejemplo, los cardúmenes de peces o los conglomerados de mejillones.

C) Disposición regular o uniforme: la dispersión de los individuos es aún más escasa que al azar y las muestras tienen aproximadamente el mismo número de individuos. El ambiente puede ser homogéneo, pero las interacciones son negativas entre los individuos, como por ejemplo la competencia. No es muy común encontrar este patrón en la naturaleza, pero existen ejemplos en colonias de pingüinos que cuidan de sus huevos marcando territorio o en plantas aromáticas que presentan el fenómeno de alelopatías (Begon et al. 2006).

Métodos para estimar la disposición espacial

Existen varios métodos para determinar el patrón de disposición espacial, pero obligan a tener cuidado en su estimación porque no sólo cambia entre especies, sino que la misma puede variar según las circunstancias. Algunos de los más usados son los siguientes:

A) Relación varianza/media: en la sección de "Relevamientos de datos: el muestreo", hemos visto cómo el patrón de disposición espacial de una especie puede determinarse a partir de un método sencillo de la relación varianza/media (Elliot, 1983). Este método también se lo conoce como **coeficiente de dispersión (I_D).** Está calculado en base a los datos de densidad en un muestreo preliminar. De este modo, es posible determinar el tipo de disposición espacial que presenta una población en determinado momento y/o que poseen distintas poblaciones de esta o de diferente especie. La ecuación I_D es igual a:

$$I_D = \frac{S^2}{\bar{x}}$$

Donde S^2 es la varianza y $\bar{x}$ la media de los individuos.

$$\text{Si } I_D \begin{cases} = 1; \text{la disposición es al azar } (S^2 = \bar{x}) \\ > 1; \text{la disposición es agregada } (S^2 > \bar{x}) \\ < 1; \text{la disposición es regular } (S^2 < \bar{x}) \end{cases}$$

El valor I_D es una aproximación al tipo de disposición, pero no tiene un sustento estadístico; es decir, tenemos que ser más precisos y testear si es significativo o no el valor, y cuánto de la distribución se aparta de 1 o de una disposición al azar. Para poner a prueba esta hipótesis nula, siendo las alternativas la disposición regular y agregada, se tiene en cuenta que la índice varianza/media, multiplicado por n-1 tiene una distribución semejante a la de Chi cuadrado (χ^2), (Krebs, 1999):

$$\chi^2 = I_D * (n-1) = \frac{s^2 * (n-1)}{\bar{x}} = \frac{\sum(x-\bar{x})^2 * (n-1)}{\bar{x} * (n-1)} = \frac{\sum(x-\bar{x})^2}{\bar{x}}$$

Para muestras pequeñas (n <30), en Tabla de Chi cuadrado (χ^2):

Si el valor de χ^2 es < que el valor tabulado para P=0,975 la disposición es regular.

Si el valor de χ^2 es > que el valor tabulado para P=0,025 la disposición es contagiosa.

Si el valor de χ^2 cae en medio de estas dos, la disposición es al azar.

Para muestras grandes (n >30), la distribución de Chi cuadrado (χ^2) se aproxima a una curva normal (pruebas de 2 colas), al 0,05 nivel de confianza (5% ó 95% de confianza) y estimamos el desvío de la distribución normal (d):

Si d para una distribución normal es > 1,96 (media más dos desvíos estándar), la disposición es contagiosa.

$$d = \sqrt{2 * x^2} - \sqrt{2 * (n-1)}$$

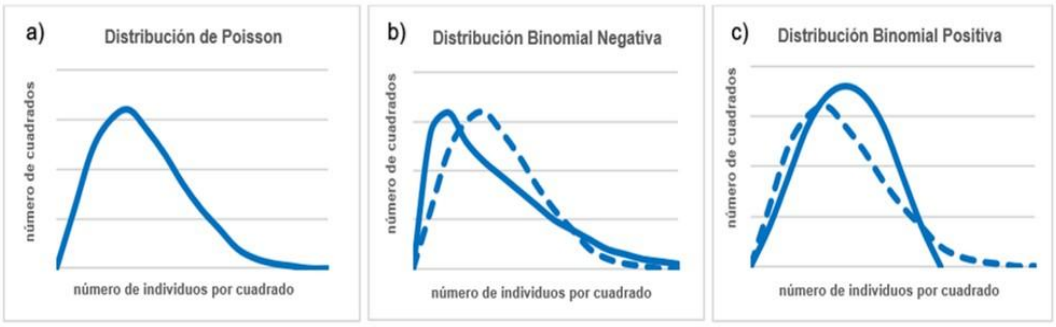
Si *d* es < -1,96 es regular.

Si *d* cae entre estos valores, es al azar.

Asimismo, la **disposición espacial** puede ser descripta **en términos matemáticos** a través de ajustes a alguna de las distribuciones de probabilidades de variables discretas de la familia binomial, que nos dice el porcentaje en que es probable obtener un resultado entre dos posibles, al realizar un número *n* de pruebas (Figura 2.10). Luego, tendremos las frecuencias observadas y las estimadas. Se calcula la probabilidad de las frecuencias teóricas de las clases con *x* individuos por muestra, y estas probabilidades se multiplican por el total de muestras para obtener las frecuencias calculadas por el modelo. Las frecuencias calculadas se comparan con las observadas mediante la prueba de Chi cuadrado (χ^2) de bondad de ajuste para 0,05 ó 0,01 de precisión. Finalmente, veremos si se rechaza o no el modelo planteado. Para explorar cada modelo matemático y ecuaciones consultar a Krebs (1999).

Figura 2.10

Distribución estadística. Disposición espacial: a) azar, b) agregada, c) regular

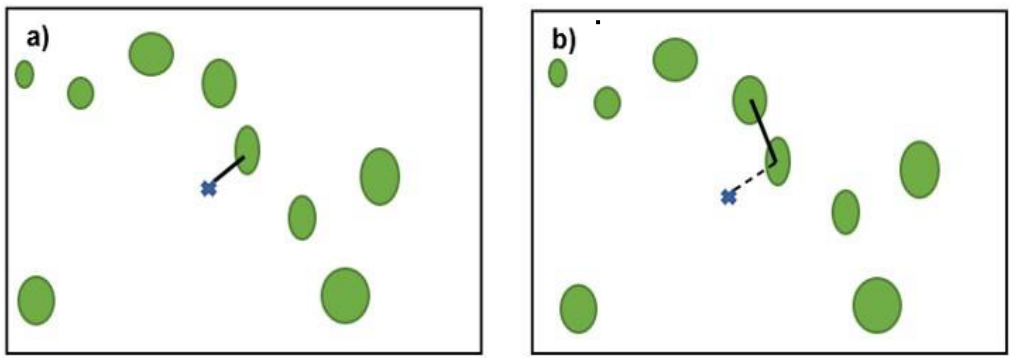


B) Medidas de distancia: son índices utilizados para estimar la disposición espacial como así también las densidades de organismos sésiles en poblaciones vegetales (Matteucci y Colma, 1982). Están basados en relacionar, por ejemplo: a) la distancia entre un punto situado al azar y el individuo más cercano, y b) la distancia entre un individuo elegido al azar y su vecino más próximo (Figura 2.11).

Figura 2.11

a) punto-individuo, y b) individuo-vecino

Individuos ; punto ubicado al azar ; distancia



Según la prueba de Hopkins y Skellam (1954), si la disposición espacial es aleatoria, la distribución de las distancias entre puntos e individuo es idéntica a la distribución de las distancias entre individuos. Con este fundamento definen el siguiente índice *H* que es igual a la razón entre la sumatoria de las distancias al punto situado al azar sobre el terreno y el árbol más cercano al cuadrado (x_i^2); y la sumatoria de las distancias de un árbol seleccionado al azar y su vecino más próximo al cuadrado (r_i^2), respectivamente.

$$H = \frac{\sum {x_i}^2}{\sum {r_i}^2}$$

La selección aleatoria del punto para la medición de la distancia y la selección del árbol deben ser independiente entre sí. Este índice es a menudo llamado índice *F* de Hopkins, ya que siguen distribuciones *F* (Tabla de Fisher-Snedecor) para 2n (grados de libertad) en numerador y denominador.

Si *H* toma valores menores al tabulado para $F_{0,025}$ ó *H* < 1; la disposición es regular.

Si *H* es mayor que el valor de $F_{0,975}$ ó H > 1 la disposición es agregada.

Si *H* cae entre ambos valores, la disposición es al azar (hipótesis nula de un patrón de disposición).

C) Métodos de regresión: son métodos que permiten estimar la disposición espacial de una población a lo largo del tiempo o en sus distintos estados de desarrollo a partir de información de varios muestreos de la población (Southwood y Henderson 2000). Para cada muestreo se obtiene una media ($\bar{x}$) y una varianza (S^2), de modo que se hace una regresión y se observa cómo varía la varianza en función de la media, por ejemplo:

1) Método o Ley de potencia de Taylor: para la disposición espacial, Taylor (1961) propone un tipo de relación matemática entre dos magnitudes: la varianza (S^2) y la media o densidad media ($\bar{x}$). La expresión exponencial se transforma en logarítmica para obtener la ecuación lineal que permite cuantificar el grado de agregación mediante la pendiente del modelo:

$$S^2 = a * \bar{x}^{\,b}$$

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

Donde *a* es la ordenada al origen o factor de muestreo, y *b* es la pendiente o parámetro de agregación, considerado constante para una especie dada en un ambiente determinado.

$$\text{Si } b \begin{cases} = 1; \text{la disposición es al azar} \\ > 1; \text{la disposición es agregada} \\ < 1; \text{la disposición es regular} \end{cases}$$

2) Método de Iawo: Lloyd (1967) propone el concepto de agregación media refiriéndose al número medio de individuos en relación con un individuo que no está incluido en dicha media, cuando todos están ubicados en una misma área. La intención de la medida es la de indicar los posibles efectos de interferencia o competencia que pudiesen derivarse de un encuentro al azar. Es un método que se aplica, por ejemplo, sobre individuos que se mueven libremente en un hábitat continuo y uniforme, sin mostrar territorialidad. Iawo (1968) demostró que la agregación media de Lloyd se relaciona con la densidad media en forma lineal. La agregación media, entonces, es un parámetro que se define como el número de individuos por individuos en la muestra, y se expresa:

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

Donde $x^{\star}$ es la agregación media como variable dependiente, $\bar{x}$ es la media de la densidad como variable independiente, y s^2 es la varianza. Así la ecuación de regresión lineal entre la agregación media y la densidad media es:

$$x^{\star} = \alpha + \beta * \bar{x}$$

Donde ***α* es el índice de agregación básica** u ordenada al origen y factor de muestreo. Es la intersección del eje $x^{\star}$ e indica si el componente básico de la distribución es un individuo aislado ($\alpha = 0$) o un grupo de individuos ($\alpha > 0$) que puede resultar de una preferencia por lugares del hábitat particularmente favorables. En general, se debe a características propias de la especie; por ejemplo, colección de huevos en grupos o interacción positiva entre individuos. En teoría, este índice no puede ser negativo, pero en algunos casos se obtienen valores negativos por extrapolación de la regresión lineal entre 0 y -1. Esto sucede en interacciones negativas o repulsivas entre individuos, como por ejemplo la territorialidad ($\alpha < 0$). El valor de α puede variar con el tamaño de la muestra, pero aún con esta limitación refleja el grado de contagio, positivo o negativo, el cual se considera inherente a la especie. ***β* es el coeficiente de agregación por densidad o pendiente.** Es un coeficiente de regresión que indica cómo se distribuyen los individuos o grupos de individuos en el espacio, si el ambiente es heterogéneo o no, en relación con su densidad poblacional.

$$\text{Si } \beta \begin{cases} = 1; \text{la disposición es al azar} \\ > 1; \text{la disposición es agregada} \\ < 1; \text{la disposición es regular} \end{cases}$$

Las interpretaciones del modelo de Iwao se mencionan en Tabla 2.1 y Figura 2.12.

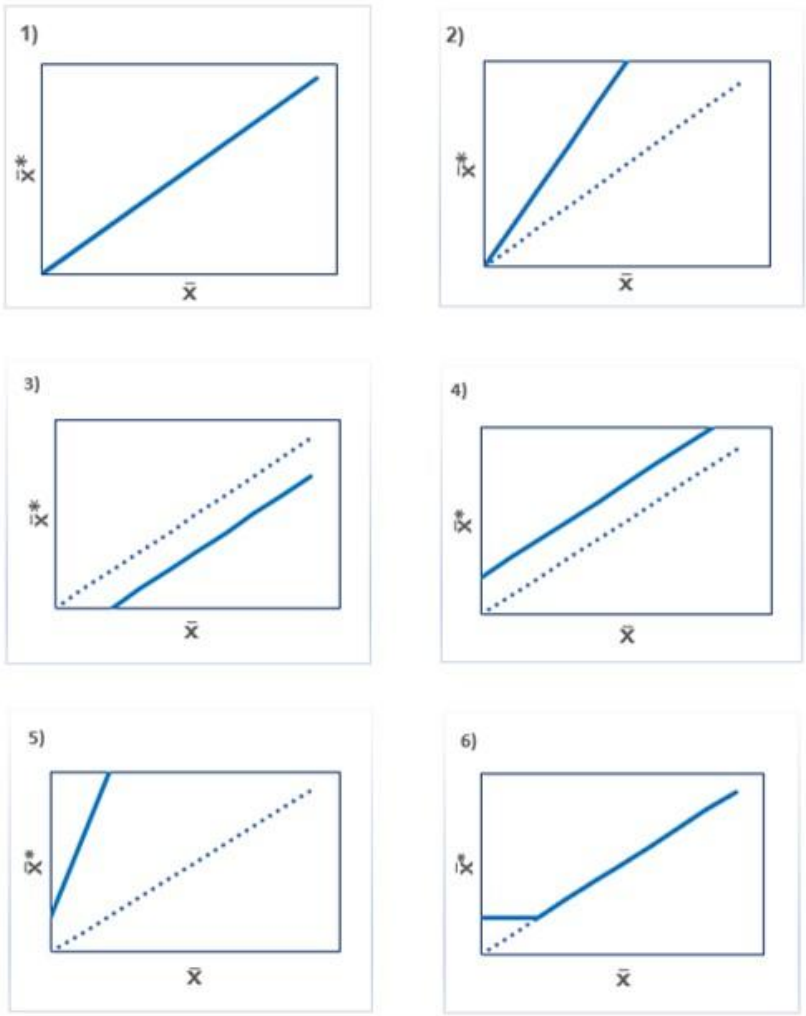
Tabla 2.1

Tipo de interacciones y disposición espacial según modelo de Iwao (1968)

Ejemplo	Interacciones	Disposición
1	α = 0 interacciones neutras β =1 ambiente homogéneo	AZAR (individuos al azar)
2	α = 0 interacciones neutras β > 1 ambiente heterogéneo	AGREGADA (individuos agregados)
3	α < 0 interacciones negativas β =1 ambiente homogéneo	REGULAR (individuos uniformes)
4	α > 0 interacciones positiva β =1 ambiente homogéneo	AGREGADA (grupos de individuos al azar)
5	α > 0 interacciones positiva β >1 ambiente heterogéneo	AGREGADA (grupos de individuos agregados)
6	α > 0 con densidad máxima β =1 ambiente homogéneo	REGULAR (grupos de individuos uniformes)

Figura 2.12

Regresiones de Iwao. Densidad media ($\bar{x}$), agregación media (x) y disposición de los individuos y grupos de individuos (Ejemplos 1; 2; 3; 4; 5 y 6; ver texto)*



La abundancia poblacional

Más es menos. Menos es más
—Ad Reinhardt

Ad, menos es un aburrimiento
—Robert Venturi

Introducción

En ecología saber cuántos organismos componen una población en un área o en un ecosistema en particular es fundamental, no sólo para elucidar los mecanismos interactuantes de regulación poblacional, sino también desde la comprensión de fenómenos etofisiológicos hasta de índole biogeográficos. El aspecto descriptivo de la ecología se centra básicamente en la evaluación del **tamaño poblacional,** en el reconocimiento y exposición de la importancia numérica de las distintas especies y cómo se reparten. La **abundancia (*N*)** es el tamaño o número de individuos que componen un lugar en un tiempo determinado. Es uno de los parámetros, atributos o caracteres estructurales de una población. Puede ser determinada por factores externos en el ambiente y variar en un hábitat local, de una estación a otra y de un año a otro.

En general, se pueden distinguir tres tipos de factores biológico que determinan la abundancia: la dispersión, el comportamiento y las relaciones con otros organismos (Rabinovich,1980). Su estudio suele encararse desde un punto de vista estadístico; es decir, basado en cierto número de muestras. La representación gráfica de los cambios en abundancia que se producen en la población en función del tiempo es lo que se conoce como **curvas poblacionales**. Pueden ser: a) curvas poblacionales parciales: si se representa por separado la abundancia de diferentes sectores de la población (sexos, edades, castas, etc.), y b) curvas o histogramas generacionales: si se obtiene información por un largo período de tiempo y acerca de las distintas edades que conforman la población.

Escalas de abundancia

Una de las cuestiones que se deben resolver al tratar de evaluar el tamaño poblacional es la escala de medidas de abundancia a emplear. Se pueden clasificar en:

A) Escala Nominal: se restringe al registro de presencia o ausencia de la especie o individuos de la población.

B) Escala Proporcional u Ordinal: se basa en el rankeado u ordenamiento de la abundancia. Por ejemplo, muy abundante, abundante, escaso o rara.

C) Escala Absoluta: involucra un conteo total o estimación del tamaño poblacional para un área determinada.

Formas de expresar la abundancia

A) Tamaño poblacional (*N*): como ya se mencionó, es el número de individuos absoluto de la población.

B) Densidad poblacional (*D*): Es la abundancia o número de individuos por unidad espacial (superficie o volumen). Se trata de una estimación que se realiza habitualmente contando el número de individuos en las unidades de muestreo. La densidad de individuos en el área de estudio es extrapolada a partir de la media estimada (y de su intervalo de confianza). A menudo resulta más útil que el tamaño absoluto de la población, ya que la densidad determina aspectos fundamentales como la competencia por los recursos (Begon et al, 2006). Se utiliza cuando la especie en cuestión está formada por individuos que pueden ser fácilmente cuantificables. Puede expresarse como:

1-Densidad absoluta: expresa la cantidad o número de individuos (organismos) por unidad espacial de área o volumen (individuo/m^2, célula/ml). Es decir:

$$D = \frac{N}{S}$$

donde *N* es la abundancia de la población y *S* la superficie que ocupa la misma. Esta a su vez puede ser: **a) cruda o bruta** cuando se refiere a una unidad considerando todo el espacio, y **b) específica o ecológica** cuando expresa el tamaño poblacional o número de individuos por área disponible. Por ejemplo, una población de monos que usan la selva referida a toda la superficie, incluyendo un curso de agua, es una densidad cruda o bruta; mientras que la ecológica se referiría solo al área cubierta por la selva.

2-Densidad relativa: es el número de organismos de una población relativo al número de organismos de otra población; es decir, indica si una población es más o menos abundante que otra y si está cambiando en tiempo o espacio. Expresa la abundancia en función de una unidad de esfuerzo relativizado. Es de uso frecuente, más fácil de tomar, pero se aumenta la varianza. Por ejemplo, parásitos/huésped.

C) Biomasa: es la masa de organismos por unidad espacial (kg/ha). Se estima; por ejemplo, mediante el peso seco de los organismos. Al comparar especies de distintos tamaños, las diferencias de abundancia pueden ser mejor reflejadas por sus biomasas relativas que por los números de individuos. Se utiliza cuando los individuos son muy pequeños (invertebrados) o cuando no es posible identificar individuos (plantas de desarrollo clonal).

D) Cobertura: es la proporción o porcentaje de superficie ocupada o recubierta por la proyección vertical u ortogonal de las partes aéreas de los organismos (vegetación). Resulta especialmente útil cuando no se pueden identificar los individuos con facilidad (organismos modulares). La cobertura puede calcularse mediante diversos métodos como la clásica estima visual, "a ojo", y por tanto de manera subjetiva. Consiste en asignar un valor de cobertura de acuerdo con una escala de referencia. También con técnicas de unidades muestrales lineales y puntuales. Es un método ampliamente utilizado en estudios de competencia y fitosociología (ejemplo, escala de Braun-Blanquet).

E) Frecuencia: es la probabilidad de ocurrencia de una especie en un área dada. Es la proporción de unidades de muestreo que contienen al menos un individuo (número de unidades de muestreo donde se encuentra la especie dividido por el número total de unidades de muestreo). Este tipo de medida consiste esencialmente en anotar la presencia o ausencia de individuos de la especie en cada unidad de muestreo. Es una estima que se obtiene de forma fácil y rápida, ideal para estudios preliminares descriptivos. No obstante, hay que tener en cuenta que es dependiente del tamaño de la unidad de muestreo (Matteucci y Colma, 1982).

Métodos para evaluar la abundancia

Existe una gran variedad de **metodologías** para el conteo de las poblaciones que permiten evaluar la abundancia poblacional. La selección de determinado método depende de los objetivos para lo cual se quiere conocer la abundancia; tiene ventajas y limitaciones de tiempo y costo. Podemos diferenciar dos grandes grupos metodológicos:

A) Métodos directos: con observación de los organismos y conteo directo de los individuos. Proporciona una medida del tamaño poblacional en relación con un área o volumen determinado conocido. Involucra un conteo total, completo, medible a escala absoluta. Permite obtener el parámetro real de la población. Por ejemplo, 12 grillos/m^2.

B) Métodos indirectos: estimadores de la abundancia de una población en base a las manifestaciones o de los individuos por unidad espacial o temporal. Por ejemplo, 50 cantos de grillos/hora. Otros indicios de la presencia son cadáveres, huellas, heces, galerías, madrigueras, hormigueros y daños a plantas.

El registro de todos los individuos de la población nos daría una certeza absoluta sobre el tamaño de dicha población. Sin embargo, esta metodología es bastante difícil de aplicar y, por lo tanto, generalmente se emplean diferentes métodos para estimar la abundancia como los siguientes:

A) Censos: Es el recuento del número total de individuos de una población. Contar animales resulta por lo general bastante más complicado que contar plantas. Los animales no sólo huyen o se esconden ante el observador, lo que dificulta las tareas de censo, sino que en muchos casos

simplemente no se dejan ver, por lo que para detectar su presencia es necesario recurrir a evidencias indirectas (nidos, restos, cuevas, etc.) o, más frecuentemente, a su captura mediante diversos procedimientos de trampeo o muestreos. El censo es más factible en el caso de individuos grandes de poblaciones pequeñas y aisladas en áreas abiertas, donde no hay migración de individuos (Tellería, 1986). Algunas formas de llevar a cabo censados poblacionales son:

1) Mapeo territorial: es método comúnmente utilizado para el censado espacial, frecuente en estudios y manejo de fauna silvestre. En general, requiere relevamientos repetidos hasta que todos los individuos sean censados. Por ejemplo, en estudios de aves.

2) Contaje por ahuyentamiento: es un censado espacial e instantáneo. Se requiere de dos grupos de trabajo: unas personas empujan o se encargan de ahuyentar a la población y otras personas deben estar estacionadas para controlar y contar el número de animales que pasan, entran o dejan un área. Las áreas deben ser adecuadas de manera que todos sus bordes puedan ser controlados y que el equipo de observadores pueda controlar sus límites y al menos llegar al próximo observador. Una variante es el método de barrido donde el observador pasa por un área llevando una línea imaginaria barriendo el área en busca de animales de una población. Frecuentemente utilizado para el conteo de poblaciones de grandes mamíferos como venados.

3) Censos aéreos: suelen emplearse con una concentración de animales grandes como en aves y mamíferos. Un auxiliar de este tipo de censo es la fotografía aérea de la población para sacar una imagen, en la cual se marca cada punto que representa un ejemplar y luego son contadas.

4) Censado por captura total o exterminación: suele emplearse en determinadas circunstancias en las que es necesario exterminar una especie. Es costosa en recursos y tiempo. Por ejemplo, en caso de epidemias en una población, eliminar individuos viejos para introducir poblaciones renovadas, frenar el curso de agua de un arroyo y contar los peces muertos una vez seco el cauce, etc.

B) Métodos de captura

1) Captura, marcado y recaptura: mediante trampas se capturan individuos que son marcados y devueltos a su ambiente. Después de un cierto período de tiempo, suficiente para que los marcados se mezclen con el resto de la población, se realiza una nueva captura y se establece la proporción entre animales marcados y no marcados. Conocido el número de individuos marcados inicialmente, se puede determinar el tamaño de la población a partir de dicha proporción. Se utiliza en organismos muy móviles como peces, reptiles y micromamíferos (Krebs, 1999). Estos pueden ser: **a) Modelos cerrados:** la mayoría de los métodos que contemplan este sistema de estimación, parten de los siguientes supuestos:

I) no se producen movimientos de entrada y/o salida de individuos (inmigración/emigración).

II) no hay natalidad ni mortalidad entre los períodos de muestreo, o sea que la supervivencia es igual a 1 y la tasa de mortalidad igual a 0.

III) las marcas deben permanecer durante todo el período de muestreo.

IV) las marcas no deben afectar a los individuos ni a su comportamiento. Tanto por la actividad de marcado como por la presencia de la marca misma.

V) los individuos marcados deben distribuirse al azar en la población.

VI) todos los individuos (marcados y no marcados) deben tener la misma probabilidad de ser muestreados. Un ejemplo es el **Método o índice de Lincoln-Petersen**, cuya técnica se basa en una sola marca y captura. Para obtener el tamaño de la población se obtiene una muestra inicial (*M*) de la población (captura), se marcan los individuos (marcado) y se liberan nuevamente en la población (liberación). Luego, se realiza otro muestreo (recaptura) donde se contabilizan el número total de individuos capturados (*C*) y el número de individuos de esta captura con marcas de la primera (*R*). De cumplirse las suposiciones arriba expuestas, debe esperarse que se cumpla la siguiente proporción: el número total de individuos de la población (*P*) es proporcional al número de individuos de la primera captura (*M*), como el número total de individuos de la segunda captura (*C*) es proporcional al número de individuos recapturados con marcas de la primera captura (*R*), expresado de otra forma (Southwood y Henderson, 2000):

$$\frac{P}{M} = \frac{C}{R}$$

Si despejamos a *P*, se obtiene:

$$P = \frac{M * C}{R}$$

Esta expresión (estimación de Petersen) es un estimador sesgado ya que tiende a sobreestimar el tamaño de la población; por lo que Seber (1982) propuso una ligera modificación que mejora notablemente las estimas:

$$P = \frac{(M+1)*(C+1)}{(R+1)} - 1$$

b) Modelos abiertos: es para poblaciones en las que ocurren los procesos de nacimientos, muertes y movimientos de migración. Un ejemplo es el **Modelo de Jolly-Seber**, el método consiste en realizar diversas sesiones de marcaje y recaptura, y estimar el tamaño de la población para los diferentes días de captura (a excepción del primero y el último). El fundamento de la estima es similar al método de Petersen, pero a diferencia de aquél, dado que la población es abierta, no se conoce el número de animales marcados en cada momento, por lo que es necesario utilizar la información de posteriores capturas para estimarlo. A partir de este modelo se pueden obtener para cada muestreo parámetros como el tamaño poblacional, tasa de supervivencia, de reclutamiento y probabilidad de capturas. Este modelo tiene en cuenta, en forma absoluta, las pérdidas de individuos del sistema, pues no puede distinguir entre individuos muertos o emigrantes, salvo que la especie lo permita. En cambio, si puede hacerlo entre reclutados (inmigrantes) y nacidos, en base al análisis de la estructura de edades. La eficiencia del modelo de Jolly aumenta en relación directa al número de muestreos y de recapturados.

2) Captura con remoción: se basan en tomar series de muestras donde los individuos no se devuelven a la población. Suelen ser poblaciones bajo explotación o cosecha. Se reduce el tamaño de la población y tasa de captura en las muestras sucesivas. Si la tasa de reducción de capturas por remoción es constante, esto puede medirse y usarse para estimar el tamaño de la población (Sutherland, 1996). Las principales condiciones para poder usar esos métodos son:

I) la capturabilidad de la población no debe mostrar tendencias estacionales durante el período de muestreo.

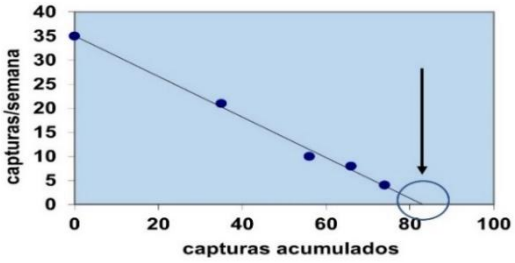
II) todos los individuos deben tener igual probabilidad de captura.

III) no debe hacer excesos significativos de reclutamiento sobre la mortalidad normal (o viceversa) durante el experimento, salvo que puedan ser cuantificados. Un ejemplo es el **Método de Regresión de Hayne** o de Leslie-Davis: se basa en la relación lineal inversa entre el número de individuos capturados en cada ocasión con la captura previa o total acumulado. Se observará una relación decreciente que puede ser ajustada a la ecuación de una recta mediante una regresión lineal (Tabla 2.2 y Figura 2.13). Es un método gráfico ya que el punto de corte con el eje de abscisas se corresponderá con el tamaño inicial de la población; es decir, el punto en el que no hay más capturas porque todos los individuos han sido ya capturados. Se utiliza para especies cinegéticas o de interés comercial en piscicultura (Southwood y Henderson, 2000).

Tabla 2.2 y Figura 2.13

Estimación del tamaño poblacional mediante el método de capturas acumuladas

Semana	Número de capturas	Capturas acumuladas
1	35	0
2	21	35
3	10	56
4	8	66
5	4	74



C) Conteos en transectos

Este método, mencionado en la sección “Relevamiento de datos: el muestreo”, no son censos, sino son esfuerzos estandarizados y sistemáticos. Permiten generar una lista de especies en un relevamiento biológico, medir tendencias anuales o estacionales en la sucesión de hábitats, preferencias de ambientes o para estimar el tamaño de una población en organismos sésiles, poco móviles o detectables antes de que se muevan (Thomas et al., 2002). Por ejemplo, el transecto o taxiado de ancho fijo (se determina el ancho antes del censo) se basa en el registro de individuos observados (n) dentro de una distancia (W) o ancho de banda a cada lado de la línea media de itinerario (L) o largo total conocido del transecto (Figura 2.14). En el caso de animales, para que este método sea válido, se asume que todos los individuos dentro de la faja son contados y

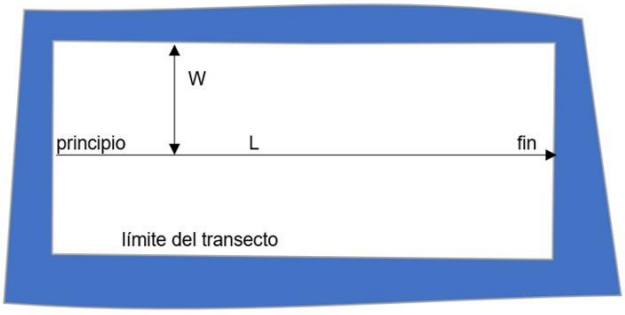
que la presencia de uno a lo largo del transecto no afectará la presencia o ausencia de otro individuo. Para estimar la densidad se debe emplear el siguiente algoritmo o ecuación:

$$D = \frac{n}{2 * W * L}$$

La multiplicación *2 W* por *L* es igual a la superficie muestreada.

Figura 2.14

Esquema del transecto de ancho fijo



D) Métodos de distancias

Estos métodos fueron descriptos para la sección “La disposición espacial”. Para el análisis de la abundancia, se basan en que la densidad es proporcional al área media de cada individuo. El área media (*AM*) es la cantidad promedio de espacio disponible para un individuo (planta) o $AM = (C * d)^2$. Siendo *d* distancia promedio, *C* una constante de proporcionalidad empírica y teóricamente demostrada (Matteucci y Colma, 1982). En el método de distancia entre un punto situado al azar y el individuo más cercano, el área media (*AM*) por planta puede ser estimada a partir de distancia media entre un punto y una planta o $AM = (2 * d)^2$; mientras que, con el método de distancia entre un individuo elegido al azar y su vecino más próximo, la distancia media entre plantas es $AM = (1{,}67 * d)^2$. La densidad (*D*) se calcula como *1/AM*.

Como se ha mencionado a lo largo de este capítulo, es muy difícil contabilizar todos los individuos de una población. Por consiguiente, la metodología más utilizada para estimar abundancia es el **muestreo**, es decir, la toma de una muestra de la población bajo estudio. Para ello, es fundamental elegir una muestra suficientemente representativa de la población, compuesta por un número de réplicas adecuado.

Referencias

Alperin, M. (2013). *Introducción al análisis estadístico de datos geológicos*. Editorial: Universidad Nacional de La Plata (EDULP). https://doi.org/10.35537/10915/34221

Begon M., Townsend C., y Harper J. (2006). *Ecology From Individuals to Ecosystems.* Editorial: Blackwell Publishing Ltd.

Elliott, J. (1983). Some methods for statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Editorial: Freshwater biological association.

Hopkins, B. y Skellam, J. (1954). A new method for determining the type of distribution of plant individuals. *Annals of Botany*, *18* (2), 213-227. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083391

Hulbert, S. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, *54* (2),187-211. https://doi.org/10.2307/1942661

Iwao, S. (1968). A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. *Researches on Population Ecology, 10* (1), 1-20. https://doi.org/10.1007/BF02514729

Krebs, C. (1999). *Ecological Methodology*. Editorial: Benjamin/Cummings, Menlo Park, California.

Martella, M., Trumper, E., Bellis, L., Renison, D., Giordano, P., Bazzano, G., y Gleiser, R. (2012). Manual de Ecología Poblaciones: Introducción a las técnicas para el estudio de las poblaciones silvestres. *Reduca 5* (1), 1-31.

Matteucci, S. y Colma, A. (1982). *Metodología para el estudio de la vegetación*. Editorial: Secretaría General de la O.E.A. Washington D.C.

Otzen, T. y Manterola, A. (2017). Técnicas de muestreo sobre una población a estudio. *International Journal of Morphology*, *35* (1), 227-232. http://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022017000100037

Rabinovich, J. (1980). *Introducción a la ecología de poblaciones animales*. Editorial: Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología, México.

Seber, G. (1982). *The estimation of animal abundance and related parameters*. Editorial: The Blackburn Press.

Southwood, T. y Henderson, P. (2000). *Ecological Methods*. Editorial: Blackwell Science, USA.

Sutherland, W. (ed.) (2006). Ecological Census Techniques: a handbook. Editorial: Cambridge University Press. UK. https://doi.org/10.1017/CBO9780511790508

Taylor, L. (1961). Aggregation, variance and the mean. Springer, *Nature 189* (4776), 732-735. https://doi.org/10.1038/189732a0

Tellería, J. (1986). Manual para el censo de los vertebrados terrestres. Editorial: Raíces. Madrid, España.

Thomas, L., Buckland, S., Burnham, K., Anderson, D., Laake, J., Borchers, D. y Strindberg, S. (2012). *Distance sampling*. Encyclopedia of Environmetrics Editorial: John Wiley & Sons, Ltd https://doi.org/10.1002/9780470057339.vad033.pub2