

mellom artene. En kan imidlertid ikke helt utelukke at området i 1974 og i 1979 var lite egnet for *B. saxatile*, men bedre egnet i 1976. Området vil nemlig kunne forandre seg en del fra det ene året til det andre p.gr.a. flom. Noen påfallende fysiografiske og biologiske endringer i det studerte området har imidlertid ikke kunnet observeres.

Ingen av de eksemplene som er nevnt her viser entydig en interspesifikk konkurranse innen slekten *Bembidion*. Likevel åpner disse eksemplene sammen med flere andre, som ikke er nevnt her, muligheten for at den interspesifikke konkurransen i større grad enn Thiele (1977) hevder, influerer på artenes fordeling i naturen. For å kunne si noe mer sikkert om dette, må det mest fruktbare være å foreta eksperimenter og helst i naturen.

Litteratur

- Andersen, J. 1970a. Habitat choice and life history of *Bembidiini* (Col., Carabidae) on river banks in Central and Northern Norway. – Norsk ent. Tidsskr. 17:17–65.
- 1970b. New records of *Bembidion mckinleyi scandinavicum* Lth. (Coleoptera: Carabidae) in Fennoscandia. – Astarte 3:37–39.
- 1978. The influence of the substratum on the habitat selection of *Bembidiini* (Col., Carabidae). – Norw. J. Ent. 25:119–138.
- Lindroth, C. H., 1949. Die fennoscandischen Carabidae III. – Göteborgs K. Vetensk.- o. Vitterh. samh. Handl. Ser. B4.
- Murdoch, W. W., 1963. The population ecology of certain carabid beetles living in marshes and near fresh water. 234 pp. D. Phil. Thesis, Oxford University.
- Thiele, H.-U., 1977. Carabid beetles in their environments. Zoophysiology and Ecology 10. Berlin (Springer).

Aggregationsindex – Vad har det med ekologi att göra?

BARBARA SOHM EKBOM

Ekbom, B. S.: Aggregationsindex – Vad har det med ekologi att göra? [Aggregation Indices – What do they have to do with ecology?]- Ent. Tidskr. 100:155–158. Lund, Sweden 1979. ISSN 0013-886x.

A short survey is made of several methods for measuring aggregation. The methods presented are Variance–mean ratio, 'k' of the negative binomial, Lloyd's mean crowding and patchiness indices, Iwao's regression method, Morisita's index and standardization by Smith-Gill, Green's index, and Taylor's power law. The various indices are applied to data dealing with the greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*) and its parasite *Encarsia formosa*. The hypothesis which the data is to test should dictate the index used.

B. S. Ekbom, Dept. of Plant and Forest Protection, Swedish Univ. of Agric. Sciences, Box 7036, S-750 07 Uppsala, Sweden.

Inledning

En av de viktigaste oppgifterna och ett av de svårare problemene, en tillämpad eller jordbruksentomolog har, är att räkna insekter. Att kunne uppskatta en populations storlek är ett centralt behov for att kunne säga något om behov av åtgärder mot ett skadedjur. En vettig prognos av populationens utveckling är naturligtvis næsta steg, men innan man kan forutspå den dynamiska utvecklingen måste man kunne få ett grepp

om nulåget. Problemet rörande populationskattning är inte heller ointeressant for en mer 'sann' ekolog. Åndringer i en arts antal och ålderssammansætninger är viktiga ledtrådar till de påverkannde faktorene i en insekts miljø.

Aggregationsbeteende kan spela en framtrådende roll i predation og parasitering. En parasit kan dras till en ansamling av værdjur eller en rovinsekt kan åndra beteende når den upptåcker en klump av bytesdjur. Dessa är aggregationsbe-

Tab. 1. Aggregationsindex. V = varians, m = medeltal, N = antal provenheter, andra symboler förklaras i texten.

Aggregation indices. V = variance, m = mean, N = number of samples, other symbols are explained in the text.

Varians – medeltal förhållande: V/m

Negativ binomial: ${}^*k' = m^2/(V-m)$

Lloyds "mean crowding": $\bar{m} = m + (V/m-1)$

Lloyds "patchiness": \bar{m}/m

Iwao: $\bar{m} = \alpha + \beta m$

Morisita: $I_s = N(\sum x^2 - \sum x)/((\sum x)^2 - \sum x)$

Green: $C_x = (V/m-1)/(\sum x-1)$

Taylor: $V = am^b$

teende som kan höja effekten av de naturliga fienderna. (Hassell & May 1973, Hassel & May 1974, Broadhead & Cheke 1975).

Aggregationsindex

Det kanske enklaste aggregationsmättet är förhållandet mellan variansen och medeltalet (Pielou 1977). Variansen är ett mått på spridningen bland proven. Om en art fördelar sig i ett regelbundet mönster då är variansen nära eller lika med noll. Den matematiska modellen som används för att beskriva en slumpmässig fördelning är Poisson-fördelningen där variansen är lika med medeltalet. Förhållandet mellan variansen och medeltalet kan då jämföras med 1, som blir kalkylens värde om fördelningen är slumpartad.

Ett index som har varit ofta använt men numera ifrågasätts starkt av många (Taylor et al. 1979) är parametern ${}^*k'$ i den negativa binomialfördelningen. Man kan också räkna ut ${}^*k'$ med hjälp av variansen och medeltalet (Tab. 1) (andra metoder för gemensamma ${}^*k'$ finns också) (Bliss & Fisher 1953, Bliss & Owen 1958). Låga ${}^*k'$ -värden betyder markerad aggregation och höga ${}^*k'$ -värden visar en tendens till slumpmässig fördelning. Parametern ${}^*k'$ har använts för att beskriva en mångfald av ekologiska situationer och har varit både mycket kritiserad (Taylor et al. 1979) och uppskattad (Patil & Stiteler 1974) p g a denna flexibilitet. En annan fördel med ${}^*k'$ är att ekvationer för "sample"-storlek och vissa "samplings"-metoder finns (Karandinos 1976, Onsager 1976).

Man kan vidare använda ett mått som heter "Lloyds mean crowding index" (Lloyd 1967). Den matematiska formeln finns i Tab. 1. Resultaten kan beskrivas som medeltalet av antal individer i en enhet per individ, dvs något slags mått av medelträngsel. Man kan också titta på förhållandet mellan "mean crowding" och medeltalet, \bar{m}/m . Lloyd kallar detta för "patchiness".

Iwao (1968) föreslår att man gör en linjär regression på \bar{m} och m . ($\bar{m} = \alpha + \beta m$). α skall vara ett mått av medelantal individer per klump medan β är ett mått av ansamlingarnas fördelningen eller ett aggregationsindex. När en ansamling är bara en individ dvs $\alpha = 0$, då är $\beta = 1 + 1/{}^*k' = \bar{m}/m$.

Lloyds "patchiness"-index är mycket likt ett index efter Morisita (1959) (Tab. 1). Morisita vill ha ett index som är oberoende av medeltal individer per samplingsenhet och antal samplingsenheter. I_s är lika med 1 när fördelningen är slumpmässig och kan vara så högt som N (antal sampling enheter) när fördelningen är maximalt aggregerad. $I_s = 1 + 1/{}^*k' = \bar{m}/m$. En metod för standardisering av detta mått har föreslagits av Smith-Gill (1975). Indexet skall då vara -1 när fördelningen är helt regelbunden, 0 när fördelningen är slumpmässig och $+1$ när fördelningen är maximalt aggregerad.

Ett annat index som har föreslagits är Greens index (Green 1966) (Tab. 1). Detta index är intressant därför att det ger värden som också är oberoende av populationens täthet, 0 med en slumpvis fördelning och 1 med den maximala klumpningen.

Det sista indexet som kan nämnas har presenterats av Taylor (1961). I Taylors ekvation, den s k "power law", som finns i Tab. 1, är parametern "b" aggregationsindexet. Taylor påstår att varje djurart (och även några växter) har ett eget "b"-värde som återkommer i alla situationer. Han har t o m visat att hans modell kan beskriva 147 av 156 olika datauppsättningar (Taylor et al. 1978). Vid slumpmässiga fördelningar är $a = b = 1$.

Myers (1978) har i en undersökning av alla dessa modeller utom Taylors visat att bara Greens index och Smith-Gills standardisering av Morisitas index är oberoende av populationens täthet. Förhållandet V/m är bara svagt korrelerat med tätheten och kan möjligtvis användas i samband med de andra indexen.

Tab. 2. Aggregationsindex (se Tab. 1) beräknade för växthus vita flygaren (*Trialeurodes vaporariorum*) och dess parasitoid (*Encarsia formosa*) i fem olika tomatväxthus (F74, etc) 1974 och 1975. "Blackscales" = parasiterade *T. vaporariorum*-larver. Värdet inom parentes är determinationskoefficienten (r^2).

Aggregation indices (see Tab. 1) calculated for the greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*) and its parasitoid (*Encarsia formosa*) from five tomato greenhouses (F74, etc.) 1974 and 1975. "Blackscales" = parasitized *T. vaporariorum*-larvae. The values in parenthesis are the coefficients of determination (r^2).

	Trialeurodes vaporariorum		Encarsia formosa	
	vuxna	larver	vuxna	"blackscales"
F74 Smith-Gill	0.529	0.559	0.542	0.604
Iwao	13.44 (0.80)	22.7 (0.93)	14.88 (0.64)	59.7 (0.83)
Taylor	1.98 (0.96)	2.56 (0.99)	2.25 (0.86)	2.63 (0.86)
"k"	0.115	0.0865	0.103	0.0385
J74 Smith-Gill	0.537	0.512	0.494	0.516
Iwao	4.13 (0.21)	5.26 (0.98)	2.48 (0.96)	8.26 (0.68)
Taylor	2.00 (0.84)	2.08 (0.95)	1.44 (0.99)	1.96 (0.88)
"k"	0.178	0.432	0.614	0.73
S75 Smith-Gill	0.503	0.534	0.574	0.538
Iwao	4.06 (0.11)	11.33 (0.22)	14.00 (0.37)	-0.20 (0.00)
Taylor	1.24 (0.59)	1.66 (0.73)	1.26 (0.85)	1.96 (0.88)
"k"	1.44	0.068	0.377	0.130
B75 Smith-Gill	0.521	0.509	0.495	0.514
Iwao	17.88 (0.84)	2.09 (0.64)	3.1 (0.80)	1.65 (0.97)
Taylor	1.52 (0.90)	1.69 (0.84)	1.39 (0.96)	1.38 (0.95)
"k"	0.262	0.517	0.507	0.593
A75 Smith-Gill	0.488	0.525	0.519	0.534
Iwao	6.33 (0.85)	4.61 (0.85)	9.7 (0.91)	3.42 (0.87)
Taylor	1.48 (0.96)	1.70 (0.97)	1.62 (0.94)	1.57 (0.99)
"k"	0.257	0.301	0.184	0.219
Samtliga hus				
Iwao	$\bar{m} = -1.52 + 10.18m (0.68)$	$\bar{m} = 76.43 + 5.38m (0.64)$	$\bar{m} = -2.37 + 10.34m (0.64)$	$\bar{m} = 34.62 + 7.94m (0.30)$
Taylor	$V = 6.25 m^{1.73} (0.93)$	$V = 4.44 m^{1.95} (0.91)$	$V = 5.66 m^{1.64} (0.92)$	$V = 9.24 m^{1.69} (0.88)$

Ett exempel

Tab. 2 visar resultaten av en analys av 5 tomatväxthus. Mer data finns men har ännu inte bearbetats. Enbart indexen som går att visa på ett överskådligt sätt har tagits med. Smith-Gills index är ett genomsnitt för hela försöksperioden. "k" är den gemensamma "k" (Bliss & Owen 1958), också för hela försöksperioden. "k"-värden är dock, i de flesta fallen, ingen bra beskrivning av data. Det gick inte heller att få fram ett gemensamt "k" för alla 5 hus. Taylors och Iwaos index räknades ut både för varje enskilt hus och för alla data tillsammans.

Taylors index är, överlag, indexet som visar bäst anpassning till data. Det är tyvärr inte möjligt att använda Taylors index för att få veta det

antal stickprov som behövs för att uppskatta en populations storlek. Det går däremot med "k". Men i detta fall är "k" värdena mycket låga och om man räknar antalet nödvändiga stickprov för en bra säkerhet upptäcker man snart att man måste räkna insekter på varenda planta i växthuset. Man kan därför förkasta hypotesen om en "samplings" metod.

Taylors "b" för de båda utvecklingsstadierna hos parasiten är mycket lika. De är också mindre än "b" för båda stadier hos vita flygaren. Ett aggregationbeteende finns troligen hos parasiten, möjligen som svar på värdjurets hopklumpning men inte i samma omfattning. Iwaos α ger ytterligare information. α för ungstadier av vita flygare och *Encarsia formosa* är höga, vilket in-

nebär att "klumpar" innehåller många djur, t ex vita flygare lägger sina ägg i ansamlingar och att *Encarsia formosa* hittar flera larver i dessa ansamlingar när den lägger sina ägg.

Slutsats

Frågan som finns i titeln har ännu inte besvarats. Vad har aggregationsindex med ekologi att göra? Olika index används till olika ändamål. Index som Greens, Smith-Gills och framförallt "k" kan möjliggöra ett smidigt sätt att presentera data. Taylors och Iwaos index inbjuder däremot till en bredare användning av data och kan stimulera forskarens tankar till mer genomgripande ekologiska teorier.

Litteratur

- Bliss, C. I. & Fischer, R. A. 1953. Fitting of the negative binomial distribution to biological data and note on the efficient fitting of the negative binomial. – *Biometrics*. 9:176–200.
- Bliss, C. I. & Owen, A. R. G. 1958. Negative binomial distributions with a common k. – *Biometrika*. 45:27–58.
- Broadhead, E. & Cheke, R. A. 1975. Host spatial pattern, parasitoid interference and the modelling of the dynamics of *Alaptus fuscus*, a parasitoid of two *Mesoposocus* species. – *J. Anim. Ecol.* 44:767–794.
- Green, R. H. 1966. Measurement of non-randomness in spatial distributions. – *Res. Pop. Ecol.* 8:1–7.
- Hassell, M. P. & May, R. M. 1973. Stability in insect host-parasite models. – *J. Anim. Ecol.* 42:693–726.
- 1974. Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. – *J. Anim. Ecol.* 43:597–594.
- Iwao, S. 1968. A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. – *Res. Pop. Ecol.* 10:1–20.
- Karandinos, M. G. 1976. Optimum sample size and comments on some published formulae. – *Bull. Ent. Soc. Am.* 22:417–421.
- Lloyd, M. 1967. Mean Crowding. – *J. Anim. Ecol.* 36:1–30.
- Morisita, M. 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. – *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E.* 2:215–235.
- Myers, J. H. 1978. Selecting a measure of dispersion. – *Environ. Ent.* 7(5):619–621.
- Onsager, J. A. 1976. The rationale of sequential sampling, with emphasis on its use in pest management. – U.S. Dept. of Agriculture. Technical Bulletin No. 1526.
- Patil, G. P. & Stiteler, W. M. 1974. Concepts of aggregation and their quantification: A critical review with some new results and applications. – *Res. Pop. Ecol.* 15:238–254.
- Pielou, E. C. 1977. *Mathematical Ecology*. New York (John Wiley & Sons).
- Smith-Gill, S. J. 1975. Cytophysiological basis of disruptive pigmentary patterns in the leopard frog *Rana pipiens* II. Wild type and mutant cell specific patterns. – *J. Morph.* 146:35–54.
- Taylor, L. R. 1961. Aggregation, variance and the mean. – *Nature* 189:732–735.
- Taylor, L. R., Woiwood, I. P. & Perry, J. N. 1978. The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. – *J. Anim. Ecol.* 47:383–406.
- 1979. The negative binomial as a dynamic ecological model for aggregation, and the density dependence of "k". – *J. Anim. Ecol.* 48:289–304.