

Información y diversidad específica en las comunidades de organismos

por

RAMÓN MARGALEF

Una propiedad de importancia esencial en el estudio de la estructura, dinamismo y evolución de las comunidades naturales es la *riqueza de especies*, expresable por medio de un *índice de diversidad* tal que sea independiente de la amplitud de la muestra sobre la que se determina.

Se han empleado diferentes índices de diversidad (MARGALEF, en prensa, y lugares allí citados) cuya aplicabilidad se basa en que los números de individuos de las distintas especies en las comunidades naturales suelen seguir una regularidad sencilla; precisamente, según sea el tipo de distribución que se acepte, resulta recomendable una u otra de las expresiones propuestas como índice de diversidad. Es muy deseable encontrar una expresión de dicho índice que sea independiente del ajuste de la comunidad en estudio a un tipo de distribución prefijado.

No es necesario esforzarse mucho para ver la relación que existe entre la riqueza o diversidad específica de una comunidad y la «información» suministrada por una muestra de la misma. Puede ser interesante explorar las posibilidades que la teoría de la información (y entropía) ofrece para buscar un nuevo índice de diversidad aplicable a todos los casos, es decir, independiente de que la distribución de individuos en especies se ajuste a un patrón determinado. Por otra parte, la generalización de un concepto científico —en este caso de la física a la biología— suele representar un progreso; la teoría de la información parece particularmente prometedora a este respecto (cf. QUASTLER, ed., 1953).

Cualquier muestra de una comunidad puede considerarse como un sistema de N partículas (=individuos), N_1 de las cuales pertenecen a una clase (=especie) 1, N_2 a otra clase 2, N_s a la clase s . Entonces es direc-

tamente aplicable la expresión de BRILLOUIN (1951), que define la entropía de este sistema por el valor negativo del logaritmo de la probabilidad de cualquier distribución particular equiprobable :

$$B = \log \frac{N!}{N_1! N_2! \dots N_s!} \quad (1)$$

Así, en términos generales, la «entropía» de tal sistema crece con el valor de N . Para que tenga sentido la comparación de dos colectivos, es preciso referir su contenido de información o de entropía a cierto valor, por ejemplo, a un espacio unidad, al máximo posible de entropía o al número de elementos N . En el último caso, tenemos la entropía media por individuo :

$$B_N = \frac{1}{N} \log \frac{N!}{N_1! N_2! \dots N_s!} \quad (2)$$

BRANSON (1953) ha aplicado ideas semejantes al análisis de la estructura de las proteínas, en las que cada molécula consiste en N aminoácidos que pertenecen a diferentes tipos. En el caso de las proteínas existe la complicación que resulta del orden fijo de concatenación de los elementos ; este problema se puede presentar en el análisis de comunidades vegetales arraigadas, con estructura espacial fija, así como también en el caso de organismos planctónicos coloniales ; pero falta en el ejemplo más simple que podemos tomar como punto de referencia, constituido por células dispersas en un líquido con turbulencia notable —caso del fitoplancton—.

La expresión (2) corresponde a la «entropía» media por elemento. Análogamente podría calcularse la «información» ; pero quizás es mejor seguir empleando aquélla, porque sus valores muestran correlación positiva con los índices de diversidad habituales (figura). El cálculo es sencillo, pues ya se tienen tabulados los logaritmos de los factoriales, o bien se obtienen mediante las conocidas expresiones aproximadas :

$$\log_{10} N! = (N + \frac{1}{2}) \log_{10} N + \frac{1}{2} \log_{10} 2\pi - (N - \frac{1}{2}) \log_{10} e$$

$$\log_e N! = N(\log_e N - 1)$$

Resulta fructífero desarrollar algunas consideraciones en torno al concepto de información, inverso precisamente del de entropía. Al estudiar una comunidad, vamos recolectando e identificando ejemplares uno tras otro. Cada uno de ellos aumenta algo la información que sobre dicha comunidad poseemos ; pero el aumento no es uniforme : los primeros ejemplares tienen mayor valor informativo y llega un momento en que la adición de nuevos individuos añade muy poco a lo que sabemos sobre la composición biótica del colectivo. En una comunidad pobre en especies, pronto decae la información adicional proporcionada por nuevas capturas ; basta una pequeña muestra para conocerla, la información media de cada

individuo es grande, lo cual corresponde a un valor de «entropía» bajo y a un índice de diversidad también bajo. En una comunidad del tipo de un bosque tropical, de índice de diversidad muy elevado, las nuevas recolecciones siguen poseyendo notable valor informativo, por lo que la información relativa suministrada por cada individuo es pequeña. La entropía es alta y en este ejemplo toma la forma de «aparente» desorden (el orden subyacente en la estructura de la comunidad queda aquí excluido, dada la forma en que formulamos el problema).

La figura, relativa al fitoplancton superficial de la Ría de Vigo, puede ilustrar sobre uno de los aspectos de dicho desorden. En el cartograma se advierten dos comunidades distintas —comprobadas y estudiadas aparte— con una zona de fricción o mezcla entre ambas, donde, precisamente, aumentan los valores del índice de diversidad y de entropía por individuo (desorden).

Al principio de este artículo se han referido el índice de diversidad o la entropía a un espacio determinado ocupado por una comunidad, de cuya heterogeneidad se prescinde. Al comentar el concepto de información se ha planteado una de las posibilidades prácticas de efectuar el estudio, que consiste en la identificación sucesiva de individuos, a partir de un punto, como ocurrirá generalmente cuando se trate de estudiar los árboles de un bosque y como se esquematiza en cada uno de los dos ejemplos siguientes, donde unas mismas letras simbolizan individuos de la misma especie :

| | |
|-----------------|-----------------|
| g b l m h a h | x y i z A B C |
| g b a g h i h | B l m n o p D |
| g a b c a h i | G k b c d q p |
| h g a (a) d i n | B j i (a) e r E |
| f f f e a j n | J c h g f s F |
| t f a d j k k | I w e v u t G |
| s r r q p j o | q l F C H q D |

Estos esquemas pueden representar comunidades desarrolladas en un plano y con sus elementos equidistantes. Partiendo del centro (a) podemos ir ampliando sucesivamente, por coronas concéntricas, el espacio estudiado. La información por individuo decrece a medida que ampliamos el área, paralelamente al aumento de la diversidad específica :

| N | B | B | $1/B$ | N | B | B | $1/B_N$ |
|-----|-------|------|-------|-----|-------|------|---------|
| 1 | 0 | | | 1 | 0 | | |
| 9 | 4.26 | 0.47 | 2.10 | 9 | 5.56 | 0.62 | 1.62 |
| 25 | 20.05 | 0.82 | 1.21 | 25 | 24.59 | 0.98 | 1.02 |
| 49 | 49.10 | 1 | 0.99 | 49 | 58.42 | 1.19 | 0.84 |

Podemos considerar a B_N , o a su inverso, como una variable *función del área recorrida*.

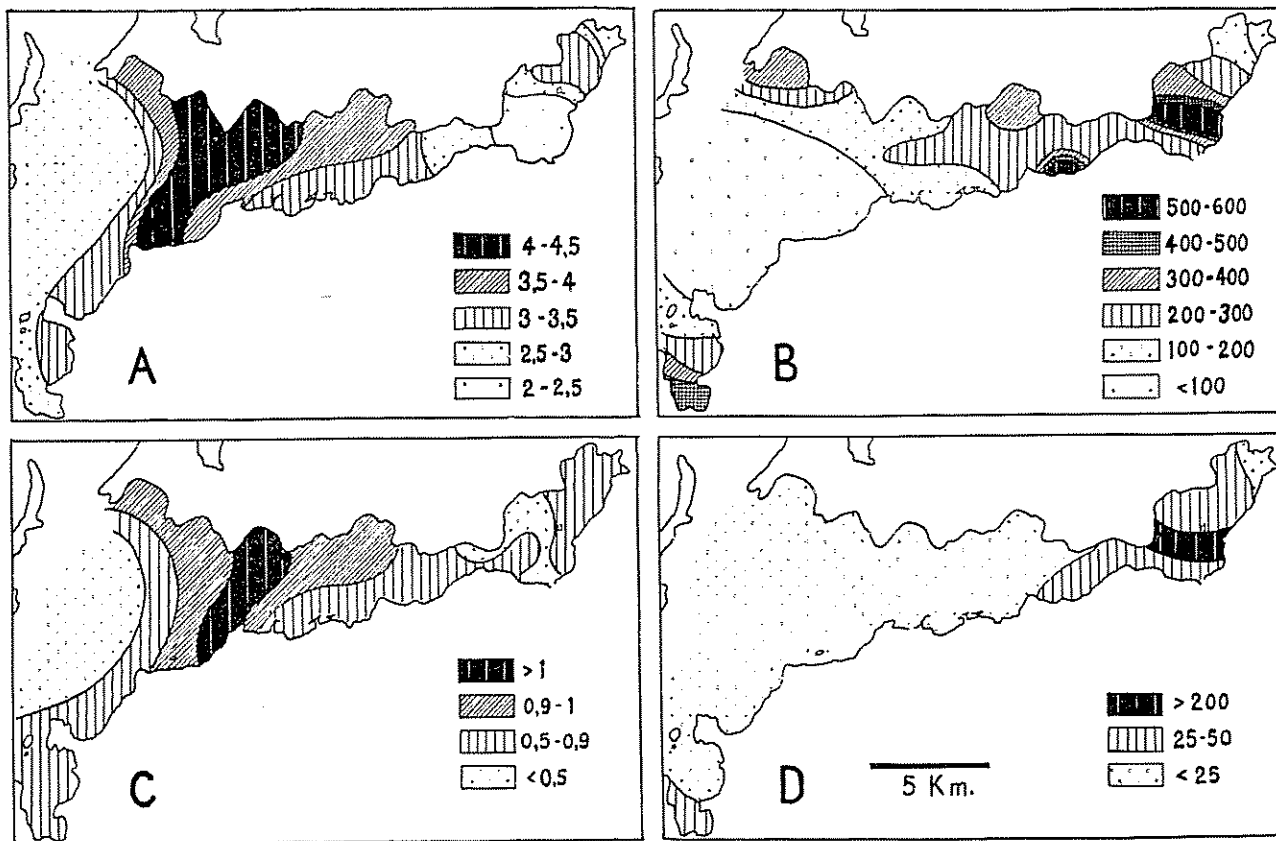
Dicha función puede ser muy útil para el estudio de la estructura espacial de las comunidades y su posible heterogeneidad. En una comunidad uniforme en el espacio, el valor de $1/B_N$ decrece paulatinamente, aproximándose a una constante propia de la comunidad. Precisamente, el área (o volumen) que corresponde a un valor convencional de la función, muy próximo a dicha asíntota, podría ser la mejor definición de *área mínima* (o *volumen mínimo*). Si el área explorada se amplía hasta el punto de incluir manchas de otras comunidades diferentes, al cruzar el límite de las mismas, se produce un aumento de la heterogeneidad o diversidad, o disminución de $1/B_N$, que se manifiesta por una inflexión en la función. La marcha de la función derivada indica claramente la inclusión de una área heterogénea.

Ciertamente, la estructura de una comunidad no es concéntrica, sino que las variaciones en su composición son diferentes según la dirección que se siga a partir del punto inicial, lo cual introduce dificultades al intentar llevar a la práctica la sugerencia contenida en líneas anteriores. En los casos más simples —plancton—, la relación entre el incremento de volumen y el decrecimiento de la información media por individuo, es una medida de la heterogeneidad en torno al punto que se considere. En otros casos más complejos, no parece dudoso que pueda asignarse a cada punto un sistema de vectores, representativo cada uno de ellos de ciertas propiedades que ofrece la obtención de información en aquel sentido y dirección; su valor numérico puede ser, sencillamente, la distancia en la que la información media de cada individuo identificado alcanza un determinado valor.

La vegetación arraigada ofrece un campo de estudio adecuado al desarrollo de estas ideas. Aquélla posee una estructura espacial fija, de manera que sus comunidades pueden contener una mayor cantidad de información y, posiblemente, exigirán el empleo de otras fórmulas más complicadas, pudiendo servir de guía en su búsqueda los estudios de BRANSON sobre la estructura de las proteínas.

Pero semejantes investigaciones no sólo han de tener interés teórico, sino que deben resultar aplicables a la práctica. La expresión de BRILLOUIN puede substituir ventajosamente a los índices de diversidad corrientemente usados (figura). Igualmente puede aplicarse en el estudio de la heterogeneidad, formulando el problema en términos asequibles a la práctica planctológica.

Las muestras de plancton son ejemplos de colectivos en los que se puede prescindir de cualquier estructura interna, considerándolos formados por N_1 elementos de la clase 1, N_2 de la 2, etc., distribuidos en un volumen fijo de agua. Disponemos, por ejemplo, de dos muestras, A y B , obtenidas en sendos puntos separados por la distancia L . Siguiendo las ideas expuestas, podemos calcular la entropía (o la información) media por individuo en A y luego, considerando a A como punto de partida,



Fitoplancton superficial de la ría de Vigo, en 25 de agosto de 1955. Se podían distinguir dos comunidades, con la zona de mezcla particularmente amplia a lo largo de la orilla septentrional de la Ría.

A. índice de diversidad, $d = \frac{S-1}{\log_{10} N}$ — B. Entropía, expresión de Brillouin. Fórmula (1) del texto (logaritmos de base 10).

C. Entropía por célula. Fórmula (2) del texto. — D. Concentración total del fitoplancton, células por mililitro.

ampliar la muestra uniéndole la B, lo cual hará variar más o menos la diversidad o la entropía inicial o, en otros términos, permitirá obtener una información suplementaria, variable según que la heterogeneidad entre A y B sea mucha o poca. Podemos usar, sencillamente, la entropía por elemento, que vale, respectivamente :

$$B_{N(A)} \quad \text{y} \quad B_{N(A,B)}$$

la pendiente de la curva que expresa su variación (derivada) será

$$H = \frac{B_{N(A,B)} - B_{N(A)}}{L} \quad (3)$$

y es una *medida de la heterogeneidad* entre los dos puntos. *H* es una cantidad vectorial, no sólo difiere según la dirección, sino también según el sentido : es distinta de A a B que de B a A, puesto que es muy poco probable que se dé :

$$B_{N(A)} = B_{N(B)}$$

Una simplificación, matemáticamente muy tosca, pero que el biólogo acepta sin gran reparo, consiste en calcular un valor de *H* de «ida y vuelta», es decir, igual en los dos sentidos, que puede ser

$$H' = \frac{B_{N(AB)} - \left(\frac{B_{N(A)} + B_{N(B)}}{2} \right)}{L} \quad (4)$$

Los esquemas físicos se pueden aplicar sin mucho recelo a sistemas biológicos sincrónicos o en los que se puede prescindir, sin inconveniente, del tiempo. Por esta razón, los conceptos desarrollados anteriormente son aplicables en la práctica, por ejemplo, al estudio de la heterogeneidad en la distribución del fitoplancton en la Ría de Vigo en un momento determinado. Puede ser ahora de interés ver lo que pueden ofrecernos dichos métodos cuando se trata de investigar la dinámica de las poblaciones, o su estructura en el tiempo. De hecho, cuando estudiamos una comunidad, identificando un individuo tras otro, acumulamos información según una serie temporal ; pero escapamos a mayores dificultades fijando previamente la muestra (plancton) o considerando que no varía mientras la analizamos (bosque).

Muy de otra índole son los problemas que ofrece el análisis temporal de las poblaciones. Desde el punto de vista de la teoría de la información y de la entropía son oportunas las siguientes consideraciones.

Cuando los individuos de una comunidad se multiplican, pero de tal manera, que la razón de aumento es idéntica para todas las especies, la entropía o información media por individuo varía poco. En la realidad de la Naturaleza, lo más probable es que la intensidad de multiplicación sea más o menos diferente de unas especies a otras, de forma que varía

la proporción numérica entre la representación de las diversas especies. Este hecho conduce a una *disminución* de la entropía o aumento de la información media por individuo. Ejemplos previamente analizados (fitoplancton, tintinidos del plancton), confirman que, en condiciones *normales*, el dinamismo natural de toda comunidad conduce a una gradual *disminución del índice* de diversidad o *de la entropía* por individuo.

Para un análisis más avanzado de la dinámica de la población mixta no basta comparar los índices de diversidad en tiempos sucesivos, pues podrían resultar valores similares con diferentes combinaciones específicas, sino que se recurre a un procedimiento análogo al propuesto para apreciar la heterogeneidad espacial, pero que en la presente aplicación resulta más criticable. El *índice de discontinuidad* se calcula en un solo sentido y vale

$$V = \frac{B_{N(t_1, t_2)} - B_{N(t_1)}}{t_2 - t_1} \quad (5)$$

en que t_1 y t_2 son tiempos sucesivos.

Quizá las consideraciones prácticas anteriores se puedan extender a aspectos más teóricos. Las comunidades de organismos, en virtud de la reproducción y, concretamente, por la diversa velocidad de multiplicación de las distintas especies, constituyen sistemas de elementos con estados sucesivos caracterizados por una disminución de la entropía; por lo menos de la entropía por individuo, y, puesto que el número total de individuos en cualquier biótomo varía poco, una disminución real de la entropía de su conjunto. En suma, se pasa de estados más probables a estados menos probables. La acción antientrópica de la vida resulta, en este caso, de la multiplicación diferencial de elementos heterogéneos, y es posible que este fenómeno, aquí tan evidente, no sea más que un modelo de lo que ocurre en la intimidad de la estructura de la materia viva, algunas de cuyas propiedades desconcertantes dependen directamente de la capacidad de reproducción —y reproducción diferencial— de sus elementos constitutivos. Selección natural y multiplicación diferencial son dos conceptos generalmente asociables. Por tanto, la selección natural debe considerarse como realmente creadora, porque conduce a estados de probabilidad menor.

Pero estas ideas generales abarcan seguramente a un solo aspecto de la comunidad. Porque en su seno operan también relaciones de tipo vario entre sus diversos elementos. Cuanto más complejas sean ellas, cuanto más variados y múltiples sean los caminos que puede recorrer la energía, desde que penetra en el sistema hasta que lo abandona, mayor es la estabilidad de la comunidad, y ésta podría ser una condición para su equilibrio (MAC ARTHUR, 1955). Los sistemas más estables serían aquellos que se pueden convertir en otros «equivalentes» a través de un gran número de posibles transformaciones, o sea, podría decirse, los caracterizados

por una gran resonancia interna. Una comunidad, para hallarse en este caso, debería constar de muchas especies, o bien éstas deberían mostrar una acentuada indiferencia de régimen alimenticio. Pero nótese bien que semejante situación es opuesta a aquella a la que conduce la sucesión natural, que limita el número de especies y tiende a una mayor eficiencia nutritiva, opuesta a la polifagia. Sin embargo, el número de especies no puede descender por debajo de un mínimo que requiere el mantenimiento de la estructura de la biocenosis (autótrofos, fitófagos, zoófagos, etc.), de manera que ha de llegarse a un compromiso o estado de tensión entre las varias tendencias opuestas. Por tanto, la disminución paulatina del índice de diversidad (d , B_N) correlativa de la marcha de la sucesión ha de aceptarse con todas las limitaciones que se deducen de este último párrafo.

S U M M A R Y

The «indices of specific diversity» of natural communities, as generally used, are based on a very general pattern of numerical distribution of individuals into species. From information theory we can borrow expressions that are free from any postulate of such sort. The expression of BRILLOUIN (1), for example. As «diversity index» we can use the «mean entropy per individual», as given in expression (2), where a community has a total of N individuals, N_i of which belong to species 1, N_2 to species 2, etc. The results obtained are in fair agreement with those supplemented by other diversity indices (fig. A, C) and of wider application.

If entropy or information are studied in a concrete community, starting from a point, and following a definite path, their value in function of the explored space may be useful in detecting heterogeneity in the spatial structure of the whole community. For practical purposes, the simple expressions (3) and (4) give the heterogeneity between points A and B separated by a distance L .

When time is involved, a similar expression (5) may be accepted for practical purposes, but theoretically is more subjected to criticism. Natural succession, through differential multiplication of species, leads to a diminution of mean entropy (2). A peculiar property of life is the «antientropic» effect of differential multiplication of structural elements, from molecules to individuals (including also natural selection). In natural communities, diversity indices do not drop indefinitely, but they reach a state of dynamic equilibrium with an opposite trend towards adequate stability, that should be attained with a minimum amount of specific diversity, depending on ecological niches in the biotope.

BIBLIOGRAFÍA

- BRANSON, H. R. — 1953. Information theory and the structure of proteins. Cf. QUASLER (1953): 84-104.
- BRILLOUIN, L. — 1951. *J. Appl. Physics*, 22: 334-337, 338-342 (no asequible directamente)
- MAC ARTHUR, R. — 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology*, 36: 533-536
- MARGALEF, R. — La diversidad de especies en las poblaciones mixtas naturales y en el estudio del dinamismo de las mismas (en prensa) *Publ. Univ. Barcelona*.
- QUASLER, H., edit — 1953. *Information Theory in Biology*. Univ. Illinois Press, Urbana. 273 págs.
- WIENER, N. — 1948. *Cybernetics*. John Wiley & Sons. New York. 194 págs.