
UNA PARADOJA SOBRE UNIFORMIDAD
VS. ORDEN Y ESTABILIDAD EN LA
MEDIDA DE LA DIVERSIDAD DE
ESPECIES SEGÚN LA TEORÍA
DE LA INFORMACIÓN

DAVID A. SIQUEIROS BELTRONES

ABSTRACT. On the basis of the species diversity concept coined from information theory, the views on order and uniformity in a taxocenosis are contrasted following the observed and theoretical maximum values of H' . The value of H' as a measure of information (in bits/taxon within a taxocenosis) is discussed in terms of the entropy of the system. The highest values of H' show a tendency toward an improbable and thus unstable state in nature, whilst modal values depict a hierarchical order, typical of biotic associations.

KEY WORDS. Information theory, H' , species diversity, taxocenosis, diatom, uncertainty, entropy, stability, hierarchy, probability.

INTRODUCCIÓN

Desde hace varias décadas, el concepto de la diversidad de especies y su medida han representado algunos de los problemas ecológicos de mayor interés (Magurran 1988). La medida de la diversidad ha sido estimada por los ecólogos sobre la base de múltiples índices derivados según los propósitos de estudios varios; un sumario comparativo de éstos (Washington, 1984) muestra los esfuerzos por adaptar, sin mucho éxito, los índices disponibles a estudios particulares. Consecuentemente, se ha sugerido que los índices propuestos para medir la diversidad sólo serían considerados apropiados para cada estudio en particular (Peet 1974), lo que los sujeta a interpretaciones restringidas.

De acuerdo con lo anterior, es necesario tomar conciencia acerca del concepto de diversidad relacionado con las formas de medirla u observarla, para entonces interpretar sus mediciones, más que proceder sobre

la base de meras definiciones. La descripción de las taxocenosis ha sido realizada por aproximación mediante análisis numéricos y la subsecuente estimación de parámetros de las comunidades o asociaciones, es decir, se aplican índices varios que se interpretan con sentido ecológico. Así, muchos investigadores, especialistas y no especialistas, por ejemplo los conservacionistas, consideran la riqueza específica como sinónimo de diversidad (Magurran 1988).

Índices como el $1-\lambda$ o diversidad de Simpson (1949), el H' de Shannon (Brower *et al.* 1998), y la J' (equidad) de Pielou (1969), describen las comunidades o asociaciones en términos del número de especies y de la importancia (numérica o en biomasa) o uniformidad con que se distribuyen los individuos o la biomasa entre los taxa, lo que refleja el grado de complejidad de la asociación. Por ejemplo, analizando asociaciones de diatomeas bentónicas, estos índices han sido propuestos sobre bases empíricas como los más representativos de la diversidad (Siqueiros Beltrones, 1990). De esta manera, el estudio de asociaciones mediante el análisis conjunto de los parámetros clásicos, como diversidad de especies, riqueza, y dominancia, ha ayudado a definir patrones ecológicos durante el desarrollo de taxocenosis varias. Con base en esta premisa, se han estudiado asociaciones de diatomeas bentónicas, tanto en condiciones de laboratorio como en el ambiente natural (Siqueiros Beltrones 2002a), con el propósito de comprender las interacciones entre los grupos taxonómicos que integran una comunidad. Así, una diversidad elevada de las asociaciones de productores primarios podría representar un mayor potencial de los recursos, derivado de la heterogeneidad del hábitat que afectaría las poblaciones en otros niveles tróficos. Asimismo, podría buscarse una interpretación en términos de la estabilidad real en el hábitat, de acuerdo con los valores de diversidad y sus variaciones en espacio, o bien como indicador de sus fluctuaciones en el tiempo, tanto de alta frecuencia (sucesionales) como de baja frecuencia (estacionales), según el tiempo generacional de los organismos en estudio.

En este sentido, el índice de diversidad de Shannon (H'), ha sido el más utilizado, incluso más que el de Simpson (Washington 1984; Magurran 1988; Siqueiros Beltrones 1990, 2002a) y, quizá lo sigue siendo. Sin embargo, a pesar de su propiedad de permitir la comparación entre diversos estudios, ha existido mucha subjetividad en el uso de H' debido principalmente a su sobrestimación y a las pobres interpretaciones ulteriores (Siqueiros Beltrones 2002b). Esto es, su uso a manera de una "bala mágica" (Washington, 1984) y su similitud con los parámetros estadísticos que condensan información, ha propiciado un manejo inadecuado (Siqueiros Beltrones, 1990) incluso en trabajos recientes. En consecuencia, su confiabilidad como descriptor de taxocenosis o comunidades ha ido perdiendo terreno, al enfocar su cálculo como un objetivo y no como un medio para

derivar teoría ecológica. Los valores de H' no deben ser utilizados sólo para indicar mayor o menor diversidad en una u otra muestra (o taxocenosis), para luego buscar alguna correlación con otras variables, ya sean bióticas o abióticas; sin embargo, por lo general es hasta ahí a donde llega su empleo y su magro aprovechamiento. Al menos, se deberían identificar patrones, sobre la base del análisis, que vinculen la teoría de la información con algún campo de teoría ecológica o biogeográfica. En este análisis se contrastan los significados de los valores de diversidad calculados sobre la base de la teoría de la información (H' teóricos y observados), con el objetivo de aclarar su significado en términos de la entropía del sistema y las características de las propias asociaciones, tales como orden, uniformidad y estabilidad.

LA INTERPRETACIÓN DE H'

En virtud de que la teoría de la información no redituó buenos resultados al ser aplicada en psicología y sociología (von Bertalanffy 1968), emerge la advertencia de que su potencial contribución a la teoría ecológica igualmente pudiera haber sido sobrestimada, por lo que su uso, acaso inadecuado, en este campo bien puede ser síntoma de que carece de un significado ecológico. Ahora bien, antes de dictaminar en este sentido (lo cual se extendería a otros índices, sobre todo aquellos basados en teoría de la información) es menester hacer un análisis sobre el uso, el significado y las implicaciones del valor de H' como medida de la diversidad (Siqueiros Beltrones 2002b). De acuerdo con este planteamiento, uno de los problemas a resolver por el usuario del índice consiste en definir hacia dónde debe dirigirse la interpretación de los valores de diversidad calculados.

Al igual que toda investigación científica de índole ecológica, el concepto y las medidas de diversidad de especies basadas en la teoría de la información deben ser dirigidas hacia la elaboración de teoría ecológica, es decir, qué dicen acerca de una taxocenosis y del sistema. Para manejar con pertinencia lo anterior, es imprescindible conocer las bases sobre las que se sustenta el concepto de diversidad, pero, sobre todo, entender su relación con el cálculo de H' . Así, en primer lugar, este parámetro derivado de la teoría matemática de comunicaciones, como una medida en teoría de la información (Shannon, 1949), sin sentido ecológico alguno, no resultó del todo ajeno a la biología (en neurología) gracias a las aportaciones de N. Wiener (Alanís 1978). Esta similitud es más sorprendente aún al observarse la similitud algorítmica con el cálculo de la entropía (Weaver 1949).

De acuerdo con lo anterior, la H' fue propuesta originalmente como una medida de la información ($H' = - \sum p_i \log_2 p_i$), pero no en el sentido de un significado específico, sino del potencial en un mensaje, lo que éste podría decir (Weaver, 1949). Esto eventualmente se utiliza para determinar la

libertad de utilizar los símbolos implicados, no sujetos a redundancia estadística, en un mensaje dado. Igualmente, se le considera una medida de la incertidumbre en ese mensaje, equiparada con la libertad de escoger. Con ello se determina qué tanto sería información: H' observada / H' máxima o potencial (entropía relativa) y qué tanto sería redundancia: aquello que sobre la base de las proporciones utilizadas (p_i) sería redundancia: $[1 - (H'_{\text{obs}}/H'_{\text{max}})]$.

Un valor calculado de H' mide un grado de incertidumbre dentro de la información (mensaje) analizada, mismo que se deriva de la decisión entre dos opciones o respuestas a cada pregunta (von Bertalanffy 1968). De ahí la necesidad de apegarse al algoritmo original que se basa en la lógica binaria (Shannon 1949), la que caracteriza los procesamientos de la informática y gran parte de la electrónica. Aunque se ha afirmado que al utilizar H' como índice de diversidad carece de importancia el que se use una base logarítmica u otra, sean bits, nats, o decits de información (Brower *et al.* 1998; Magurran 1988), su interpretación ulterior se basa en información binaria, según fue concebido el algoritmo original.

De acuerdo con lo anterior, las inferencias surgidas del análisis de la diversidad de especies están estrechamente vinculadas a los taxa que componen dicha diversidad, mientras que las unidades propuestas para H' , i.e., *bits/seg* y *bits/símbolo*, han sido adaptados a ecología como *bits/individuo* (Margalef 1982). Sin embargo, para tener sentido, un símbolo equivaldría a un taxón, usualmente de categoría especie, es decir, la información habría de medirse como *bits/taxón* dentro de una muestra de una comunidad, asociación, o taxocenosis, pero no de un individuo. Con ello se representaría la entropía del conjunto de probabilidades o H' de los distintos taxa, es decir, la información, incertidumbre, u opciones, también referida como entropía promedio en (el mensaje) la muestra examinada (Shannon 1949).

Ahora bien, en una muestra hay (casi) siempre pocos taxa muy abundantes y abundantes, y muchos raros o poco comunes, por lo que los distintos taxa en una muestra tendrán incertidumbre para ser seleccionados en un momento dado. En consecuencia, el concepto de *entropía promedio* es también cuestionable, ya que H' en el algoritmo es únicamente una sumatoria de todas las probabilidades individuales (de cada taxón). Es, no obstante, una medida de la entropía, de la incertidumbre, u opciones, producto del orden o desorden en la muestra, y derivado de las distintas probabilidades de los taxa. Entonces, un valor promedio se entendería mejor como una H'_{max} ($= \log_2 S$), en donde las probabilidades promedio de todos los taxa en la muestra sumarían el valor máximo posible de entropía cuando todos los taxa estarían representados igual numéricamente.

Por otra parte, los valores medios o promedio no son siempre la mejor representación estadística, no sólo por la distinta escala del juego de datos (v.gr., ordinal o nominal vs. intervalo y proporción), sino por su significado y aplicación. Aunque al tratar con teoría de la información el significado no es el propósito, sino la libertad de opción (Shannon 1949), nuestra interpretación ecológica requiere que el valor calculado de H' *sí tenga significado*.

En ecología, H' como medida de la diversidad de especies se adoptó como indicador de la incertidumbre de que un determinado espécimen tomado al azar de una muestra de una comunidad (o taxocenosis) pertenezca a una cierta especie. Cuando los valores de H' son altos la incertidumbre será alta, debido a que muchas especies estarán igualmente representadas y la diversidad será alta; un valor bajo indicará poca incertidumbre, o mayor certidumbre de que los individuos recolectados pertenezcan a una misma especie, i.e., las dominantes, y entonces la diversidad será baja. Resulta entonces necesario entender las implicaciones de este tipo de respuesta y ver cómo se integran a la teoría ecológica.

Recapitulando las bases de la teoría de la información, en sistemas de comunicaciones la incertidumbre representada por H' se relaciona o es análoga con la entropía, misma que se aplica como la medida del desorden dentro de un sistema (Weaver 1949). Es decir, se establece una relación directa: a mayor H' \leftrightarrow mayor incertidumbre \leftrightarrow mayor información \leftrightarrow mayor entropía \leftrightarrow mayor desorden. Si lo anterior es cierto para un sistema determinado, entonces, al adoptar la teoría de la información para analizar diversidad, el esquema que conlleva habrá de ser aceptado también en ecología. En este caso se agregaría que la mayor diversidad implica una mayor complejidad estructural de la taxocenosis y, consecuentemente, mayor estabilidad (Brower et al., 1998).

De acuerdo con lo anterior, mayor H' \leftrightarrow mayor diversidad \leftrightarrow mayor complejidad estructural \leftrightarrow mayor incertidumbre \leftrightarrow mayor información \leftrightarrow mayor entropía \leftrightarrow mayor desorden \leftrightarrow ¿mayor estabilidad? Normalmente asociamos estabilidad con orden. Entonces quedaría en términos contradictorios el concepto mismo de organización característico de los sistemas vivos. Éstos manifiestan un sentido contrario a la entropía, es decir, reflejan negentropía, la que aumenta con la organización y el orden. De hecho hay discrepancia entre lo que entiende por información (H') Shannon (1949) y la interpretación de von Bertalanffy (1968); para este último (mayor) información \leftrightarrow (mayor) negentropía.

La concepción generalizada de entropía es que existe la tendencia de ésta a incrementarse en los sistemas, es decir, va hacia el desorden; mientras que la organización propia de los seres vivos tiende a disminuirla, esto es, va hacia el orden. Si bien, de acuerdo con el algoritmo ($H' = -\sum p_i \log_2 p_i$)

los valores de H' aumentan con el potencial de la información en comunicaciones, en ecología denotan un incremento en diversidad; en ambos casos implica un aumento en la entropía de los sistemas y, consecuentemente, un mayor desorden. Se plantea entonces que una cierta base empírica es necesaria para establecer referencias, es decir, cómo se manifiesta en términos de orden, en la praxis, la diversidad medida con base en la teoría de la información (H').

REFERENCIA EMPÍRICA

En teoría ecológica una elevada diversidad refleja, supuestamente, una comunidad estable (Pielou 1968). Para evidenciar la aparente paradoja entre la diversidad de especies (H') y la estabilidad, se necesita contrastar una imagen de orden y uniformidad en una taxocenosis. En nuestra propia experiencia, de acuerdo con la riqueza de especies máxima observada en una muestra con $S = 64$ (López Fuerte y Siqueiros Beltrones no publicado), la diversidad observada ($H' = 4.43$) se deriva de una distribución muy heterogénea (figura 1a). Esta es una distribución típica, que ejemplifica la gran mayoría de las muestras de este tipo.

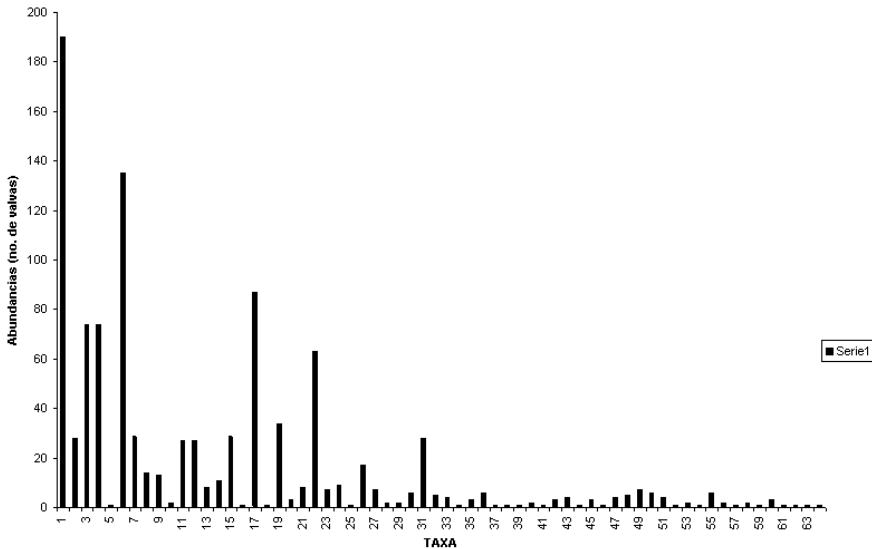


Figura 1a.- Distribución observada de abundancias relativas ($N = 1000$) entre 64 taxa de una muestra de diatomeas bentónicas con $H'_{obs} = 4.43$

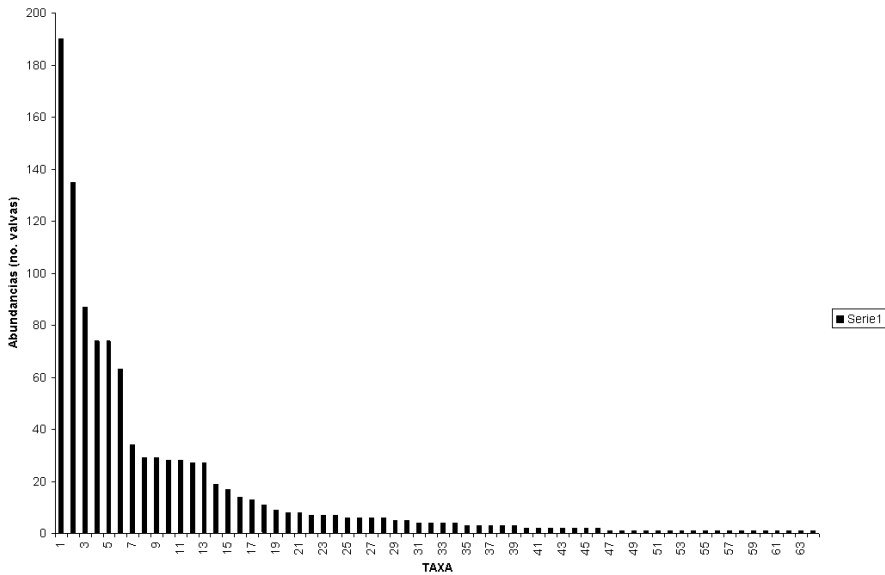


Figura 1b.- Distribución ordenada de abundancias relativas (N = 1000) entre 64 taxa de una muestra de diatomeas bentónicas con $H'_{obs} = 4.43$

La diversidad máxima posible (teórica) con la misma riqueza de especies sería $H' = 6.0$, con una equidad máxima ($J' = 1$). Este esquema (figura 2) parece más ordenado que cualquier otra opción, dada la clara uniformidad en la distribución de la abundancia entre los taxa. Sin embargo, de acuerdo con las equivalencias propuestas en teoría de la información, dicha uniformidad (máxima diversidad $H' \leftrightarrow$ máxima entropía) habría de denotar un máximo desorden para una taxocenosis, lo que se antoja paradójico según la figura 2.

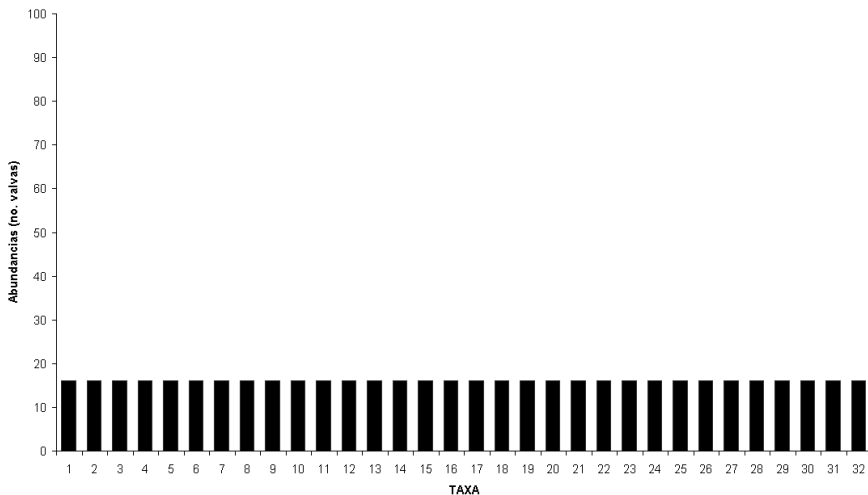


Figura 2.- Distribución teórica de abundancias relativas (N=1000) entre (32 de) 64 taxa de diatomeas bénticas de una muestra con $H'_{max} = 6$

De hecho, resulta muy improbable que tal diversidad, o algo aproximado, refleje una taxocenosis (o comunidad) estable, ya que no ocurre en la naturaleza. Las distribuciones jerarquizadas de los otros ejemplos estudiados (como el de la figura 1b), por el contrario representan la gran mayoría de los casos. En éstos se encuentran casi siempre unas cuantas especies muy abundantes, pocas especies comunes y muchas especies poco comunes o raras.

Entonces, ¿cómo sería la relación entre estabilidad y la diversidad de una taxocenosis? Las distribuciones heterogéneas representadas en la figura 1a y 1b son derivadas de observaciones directas y altamente probables, por tanto, reflejan una estructura que es realmente estable. En la gran mayoría de las observaciones se ha registrado dicha distribución (log-normal) de la abundancia entre los taxa. Esta distribución jerarquizada de las taxocenosis y comunidades es más la regla que la excepción en gran número de sistemas (Margalef 1982) y refleja la estabilidad en los sistemas, así como los cambios en entropía del sistema que se llegan a notar en las taxocenosis como altibajos en H' .

Las distribuciones estables pueden significar valores de diversidad de entre $1 < H' < 5$. Así, en la distribución de las frecuencias de 889 valores de H' derivados de distintas investigaciones con diatomeas (Siqueiros Beltrones 1998) los valores más comunes (50 por ciento) cayeron entre 2.6 y 3.8, los que pueden ser considerados valores modales de diversidad. Otro subconjunto de valores de este mismo estudio varió entre 4.2 y 5, que se sitúa entre los máximos.

Por otra parte, en uno de los pocos estudios sobre sucesión de especies con diatomeas del bentos se observaron experimentalmente valores de H' entre 2.9 y 3.74, y entre 3.45 y 4.33, a siete días de colonizado el sustrato (Siqueiros Beltrones 2002c). Estos valores variaron de manera alternada entre valores más altos de dominancia y de diversidad en la segunda semana; en la tercera semana H' descendió a 0.7 - 1.4, con una subsecuente recuperación hasta $> 2 - 3.59$.

De acuerdo con lo anterior, cuando los valores de H' son más elevados (comparativamente para cada tipo de estudio) podrían representar, ya sea una alta diversidad en una taxocenosis o, más bien, una determinada etapa en las interminables sucesiones cíclicas de las comunidades. Si dichas comunidades se hayan en equilibrio y, por consiguiente también las taxocenosis que las constituyen, éstas son también estables; la base empírica está dada por su permanencia como comunidades bien identificadas, en las que se distinguen combinaciones particulares de factores.

Ciertamente, la dependencia de los valores de H' en el número de taxa dificulta la comparación entre taxocenosis con riquezas muy dispares, como en estudios con diferente tipo de organismos. No obstante, el uso de una diversidad relativa como J' (equidad) permite este tipo de com-

paración. Así, los valores de H' habrán de utilizarse para calcular la J' con la finalidad de interpretar si la diversidad medida corresponde a la asociación o la comunidad estable, con su poca uniformidad y un orden jerarquizado, o se haya en alguna etapa transicional (valores bajos o altos) que denota inestabilidad. Tales cambios pueden ser analizados, de acuerdo con nuestro juicio e interés particular, con referencia en factores varios según nuestra perspectiva del ecosistema.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Gustavo de La Cruz Agüero sus interesantes comentarios a un manuscrito anterior.

BIBLIOGRAFÍA

- Alanís, J. (1978), "Mis días con Norbert Wiener. La asociación de Rosenblueth y Wiener", *Ciencia y Desarrollo* 22: 111-119.
- Bertalanffy, L. von (1998), *Teoría general de los sistemas*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Brower, J.E., J.H. Zar y C. N. Von Ende (1998), *Field and Laboratory Methods for General Ecology*, 4a ed. NY: W. C. B.-McGraw-Hill.
- López-Fuerte, F. O. y D. A. Siqueiros-Beltrones (2006), "Distribución y estructura de asociaciones de diatomeas en sedimentos de un sistema de manglar". En prensa. *Hidrobiológica* 16 (1).
- Magurran, A.E. (1988), *Ecological Diversity and its Measurement*. London: Croom Helm, London.
- Margalef, R. (1982), *Ecología*. Barcelona: Omega.
- Peet, P.K. (1974), "The measurement of species diversity," *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 285-307.
- Pielou, E.C. (1969), *An Introduction to Mathematical Ecology*. NY: Wiley Interscience.
- Shannon, C. E. (1949), "The mathematical theory of communication," in Shannon, C. E. y W. Weaver (1963), *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana: University of Illinois Press, pp. 29-125.
- Simpson, E. (1949), "Measurement of diversity," *Nature* 163: 688.
- Siqueiros Beltrones D.A. (1990), "A view of the indices used to assess species diversity, in benthic diatom associations," *Ciencias Marinas* 16(1): 91-99.
- Siqueiros Beltrones, D.A. (1998), "Statistical treatment of Shannon-Wiener's diversity index; tests of normality for sample values of diatom assemblages," *Oceánides* 13(1): 1-11.
- Siqueiros Beltrones, D.A. (2002a), *Diatomeas bentónicas de la Península de Baja California; diversidad y potencial ecológico*. México: Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional/Universidad Autónoma de Baja California Sur.
- Siqueiros-Beltrones, D.A. (2002b), "Experiencias en metodología, taxonomía y ética científica en la investigación en biología", *Ludus Vitalis* X(18): 185-195.
- Siqueiros-Beltrones, D.A. (2002c), "Succession in benthic diatom assemblages growing in culture buckets for abalone (*Haliotis* spp.) poslarvae," in *Proceedings, 15th International Diatom Symposium*. Perth, Australia (Sep.-Oct./1998). Koeltz Sci. Pub., pp. 421-441,
- Washington, H.G. (1984), "Diversity, biotic and similarity indices," *Water Res.* 18 (6): 653-694.
- Weaver, W. (1949), "Recent contributions to the mathematical theory of communication," in Shannon, C. E. y W. Weaver, (1963), *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana: University of Illinois Press, pp. 1-28.