

ARTÍCULO DE REVISIÓN

**INTERPRETACIÓN DE LA TEORÍA DE LA INFORMACIÓN (H') COMO
ÍNDICE DE LA ESTRUCTURA COMUNITARIA**

Hernández Almeida, O. U.

Dpto. Plancton y Ecología Marina, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. A. P. 592, La Paz, B.C.S., México, C.P. 23000, e-mail: ubisha78@hotmail.com

RESUMEN. La teoría de la información (TI) se ha usado en disciplinas distintas de la comunicación. Empero, en pocos casos se ha hecho un examen dirigido a observar si en las disciplinas que utilizan la TI se cumplen con los supuestos que la fundamentan y por lo tanto, si los resultados permiten generar teoría. De acuerdo con lo anterior, en este trabajo se examinaron algunas interpretaciones de la TI en ecología considerando los fundamentos de donde emanan sus algoritmos, principalmente H'. Se pudo observar que se usan al menos tres acepciones de la TI para describir fenómenos ecológicos. Que las medidas de la información pueden ser indicadores de diversidad pero es necesario convertirlas. Asimismo, la separación entre las medidas de diversidad e información es conveniente debido a que la última mide una estructura estadística y puede ser empleado para describir la estructura de la comunidad. Esto a su vez permite explorar otras interpretaciones de H', como lo es su capacidad predictiva.

Palabras clave: Teoría de la información, diversidad, entropía, teoría ecológica, complejidad.

Interpretation of Information Theory (H') as an index of community structure

ABSTRACT. Information theory (IT) has been used in the many different disciplines of communication. However, only in few cases an examination for complying with the assumptions of IT have been carried out and thus ensure that the results allow for the generation of theory. In this order, in this review several interpretations of the IT in ecological investigation are examined through consideration of the basis from which the IT algorithms have been derived, mainly H'. It was noted that three versions of the IT are used for describing ecologic phenomena, and that the measurement of information can be used as an indicator of diversity but requires conversion. Likewise, that a discrimination between diversity and information measurements is convenient inasmuch the latter measures statistical structure which can be used to describe community structure. This allows for exploring further interpretations of H' such as its predictive capability.

Key words: Information theory, diversity, entropy, theoretical ecology, complexity.

Hernández-Almeida, O.U. 2008. Interpretación de la teoría de la información (H') como índice de la estructura comunitaria. *CICIMAR Oceánides*, 23(1,2):19-34.

INTRODUCCIÓN

Este trabajo es producto del examen del uso de índices derivados de la Teoría de Información (TI) en el desarrollo de investigaciones en ecología marina. Durante éste, he podido identificar que uno de los problemas principales con el uso de la TI en ecología es que no se tiene una idea precisa de qué es lo que mide y de qué es lo que se quiere medir; lo que tiene como consecuencia interpretaciones pobres y poco precisas. Si además consideramos que varias disciplinas utilizan índices derivados de la TI para describir fenómenos, se puede suponer que las interpretaciones

(matemáticas, entropía, orden/desorden, autoorganización, etc.) dependen de la disciplina (física, química, biología, economía, etc.), lo que contribuye a la confusión en la interpretación de los índices.

Por otra parte, el uso común de la TI en diferentes disciplinas llevó a suponer que, o bien todas tienen algo en común, o que el algoritmo es lo suficientemente general para permitir su uso irrestricto.

De acuerdo con lo anterior, en este ensayo se revisan los usos e interpretaciones más comunes del algoritmo de Shannon (H') en ecología. El trabajo está dividido en cuatro

Fecha de recepción: 31 de agosto, 2007

Fecha de aceptación: 12 de agosto, 2008

partes, la primera aborda el marco desde el cual la ecología ha descrito el fenómeno de la diversidad biológica, el segundo trata el algoritmo derivado de la teoría de la información y sus relaciones con el campo de la termodinámica, el tercero aborda aspectos de las aplicaciones de la teoría de la información como recurso para la descripción de los sistemas biológicos y en la última se presenta una discusión de los posibles usos e interpretaciones de la teoría de la información en la descripción de los fenómenos ecológicos.

La diversidad y sus medidas

"In the ensuing confusion, Hulbert has despaired, declaring diversity to be a non concept. Fortunately his despair is premature"

(Hill 1973)

La diversidad es una característica única del nivel de organización denominado comunidad (Brower & Zar, 1998); ésta ha constituido uno de los temas centrales de la ecología desde hace varias décadas, por lo que el concepto de la diversidad de especies y su medida han representado algunos de los problemas ecológicos de mayor interés (Magurran, 1988).

Históricamente, el concepto de diversidad ha presentado problemas de índole semántica y se ha llegado al extremo de proponer a la diversidad como un "no concepto" (Hulbert, 1971). En general estos problemas son generados por la confusión entre el concepto y las formas de medirlo. El concepto de diversidad tiene como origen definiciones comunes: 1) variedad, desemejanza, diferencia; 2) abundancia, gran cantidad de varias cosas distintas según el diccionario de la Real Academia de la Lengua Española; que han sido traducidas por los ecólogos en medidas intuitivas de diversidad, refiriéndose principalmente al conteo del número de especies en una muestra determinada, es decir, la riqueza y composición específica. Sin embargo, Margalef (1951) estableció que la diversidad debe reflejar el número de especies (riqueza) y el número de individuos por especie (abundancias) y por lo tanto, la diversidad debería ser "una función monótonica que tiene su mínimo cuando todos los elementos pertenecen a la misma clase y el máximo cuando cada uno de

los elementos pertenece a diferente clase". De igual manera, Hulbert (1971) menciona que la diversidad de especies está en función de la riqueza y distribución de sus abundancias (equidad), por lo que al incrementarse la equidad debería aumentar la diversidad aún cuando el número de especies disminuyera ligeramente.

A partir de lo anterior, se ha propuesto que las medidas de diversidad deben incluir riqueza (S) y equidad, por lo que los índices basados en riqueza han quedado relegados mientras que los basados en la proporción de la abundancia de las especies han sido preferidos por su característica de conjuntar en una sola medición la riqueza y la equidad (Magurran, 1988). Estos últimos se han clasificado de acuerdo a la relación entre sus componentes: a) con base en la probabilidad de encuentro interespecífico o de dominancia, debido a que ponderan la abundancia de las especies más comunes y b) con base en la TI, los cuales se usan bajo la premisa de que la diversidad puede ser medida en un sistema natural de manera análoga a como se mide la información contenida en un mensaje (Magurran, 1988). En el primer caso, el índice preferido por su aparente significado ecológico (Whittaker, 1965; Pielou, 1969) es el de Simpson (I) y su complemento $(1 - I)$ o su recíproco $(1/I)$. En el segundo caso, el más utilizado ha sido el de Shannon (H'). La alta aceptación de estos índices se debe a que parecen tener una distribución estadística libre y a que la transferencia de la abundancia de una especie abundante a una menos abundante y el incremento de la riqueza eleva el valor del índice (Van Dam, 1982), lo cual se ha interpretado como un aumento en la diversidad. Sin embargo, las características propias de estos índices también les ha valido muchas de las críticas, pues han sido objeto de un uso inadecuado (Washington, 1984), sin llegar a la interpretación de dichos índices que también es complicada. Según Kay (1984), ello se debe a que no se sabe diferenciar entre las medidas de la información y las medidas de diversidad, además de que no se interpretan correctamente.

Una forma de abordar los problemas anteriores es revisar las bases que fundamentan

el uso de dichos índices, es decir, los supuestos teóricos de los algoritmos.

En el caso del algoritmo propuesto por Shannon (H'), este tiene como supuesto que la fuente de los eventos que van a ser medidos es ergódica, es decir, que cada secuencia de símbolos producidos por la fuente a través del tiempo tiene las mismas propiedades estadísticas. Por otra parte, la fuente debe generar los eventos por un proceso estocástico (proceso gobernado por probabilidades) denominado proceso de Márkov, en donde la probabilidad de un evento depende del anterior, es decir, tiene memoria pero es independiente de la historia de dicho evento (Weaver, 1963). A primera vista éste último supuesto parece ser deseable para su uso en ecología, pues efectivamente sabemos que la abundancia de un organismo puede depender de otro(s), sin embargo, por la manera en que se usa generalmente (en asociaciones de organismos) no se puede decir que la abundancia de una especie dependa directamente de otra, ya que frecuentemente se desconocen el total de las relaciones de un organismo, aunque éstas puedan suponerse. Por otro lado, es incongruente suponer que la abundancia de un organismo es independiente de la de otro(s).

El índice de Simpson (1949) (propuesto por Yule en 1944) también es derivado de mediciones del lenguaje, en específico del vocabulario. Si bien Simpson (1949) no menciona bajo que fundamentos funciona este índice, es posible inferir que trabaja bajo el mismo supuesto que el de Shannon. Según el autor, si la población de la cual se extraen las muestras no tiene una distribución logarítmica, se esperarían una distribución de Poisson en donde todos los grupos dentro de una población estarían igualmente representados, por lo cual la probabilidad de que dos organismos tomados al azar pertenezcan al mismo grupo sería $1/Z$, esto corresponde a la H'_{\max} de la teoría de la información, que según Siqueiros-Beltrones (2005) es la configuración menos probable. De acuerdo con lo anterior, es posible inferir que el índice de Simpson también funciona bajo el supuesto de que la probabilidad de un evento depende del evento previo. Por lo tanto, el índice de Shannon, al igual que el de Simpson, mide probabilidades de distribución,

por lo cual ambos tendrían un significado ecológico válido, y no como argumenta Hulbert (1971), quien dice que el índice de Simpson debe ser preferido por los ecólogos por su significado biológico.

De hecho, si se observa la siguiente ecuación (entropía condicional de Shannon)

$$H[B/A] = \sum_{i=1}^n -P_i[A] \sum_{j=1}^m P_j[B/A_i] \log P_j[B/A_i]$$

se puede observar que el primer término después de la igualdad corresponde a la dominancia de Simpson y el segundo término corresponde a la entropía de Shannon (1949), lo cual es interesante pues ambos se usan para describir propiedades distintas de la comunidad (dominancia y diversidad).

Teoría de la información

"Probability Theory is nothing but common sense reduced to calculation." If we have enough common sense, we may find that we don't need any mathematical theory to tell us what to do"

Jaynes (1963)

Las medidas de la información se remontan a Gibbs y Boltzmann; sin embargo, fue Claude E. Shannon quien derivó la teoría de la comunicación como parte de las matemáticas usadas para descifrar códigos durante la segunda guerra mundial (Ulanowicz, 2001); pero debido a su uso generalizado para medir la información en otro tipo de sistemas, se le ha denominado teoría de la información (Jaynes, 1963).

En esta teoría la información está definida como la medida de la libertad de elección que tiene la fuente al seleccionar un mensaje y se aplica tanto al todo, como a mensajes individuales (Weaver, 1963). Esta definición de información tiene implícito el uso de la probabilidad en la generación de un mensaje, con lo que la elección de uno u otro mensaje está gobernada por las probabilidades. Específicamente por probabilidades que no son independientes, por lo que en cualquier momento la elección de un mensaje se encuentra influenciada por el evento anterior. Así, un sistema que produce una secuencia de símbolos de acuerdo con una determinada probabilidad se denomina proceso estocástico, y si en este proceso la probabilidad de un evento depende

de un evento anterior se denomina proceso de Márkov (cadena de Márkov). Dentro de los procesos de Márkov que pueden generar un mensaje, hay un caso especial que es de suma importancia para esta teoría que son los procesos ergódicos. La característica de los procesos ergódicos es que muestran regularidad estadística conforme aumenta el número de muestra. Es decir, cuando dos personas eligen muestras de maneras diferentes, si el tamaño de muestra es lo suficientemente grande (si el proceso es ergódico) la estimación de las propiedades del sistema será igual en los dos casos. Por lo que la medida de la información que expresa la probabilidad de que un evento (ergódico) se encuentre en un determinado estado y, la probabilidad de que una vez en este estado se elija cierto símbolo, es lo que en termodinámica se conoce como entropía, es decir:

$$H = -\sum p_i \log_2 p_i \quad (1)$$

Dado que el término entropía es de uso común, pero también es común malinterpretarlo, es conveniente revisar qué es la entropía. Este término se deriva del griego *entropiça* (vuelta, evolución, transformación) y fue Clasius en 1865 quien lo utilizó por primera vez. Esta primera definición de la entropía se da en el marco de la formulación de la segunda ley de la termodinámica, la cual fue definida como la capacidad de cambio de la materia. Esto quiere decir que la entropía en un sistema cerrado siempre aumenta hasta que llega al máximo, lo cual se conoce como principio de máxima entropía. Este principio se relaciona con el principio de mínima energía: la energía en un sistema cerrado alcanza su mínimo cuando la entropía del sistema alcanza su máximo (Xu, 1999).

La entropía es una medida física que ha estado sujeta a varias interpretaciones que pueden parecer contradictorias. Por ejemplo, Boltzmann la asocia con desorden, Shannon con información positiva (libertad de elección), Brillouin con información negativa o ignorancia (Brissaud, 2005). Sin embargo, la definición simplista de la entropía dice que es una medida del desorden o del azar en un sistema cerrado, lo cual se ha traducido como el au-

mento de entropía en un sistema automáticamente aumenta el desorden de dicho sistema.

Brissaud (2005) hizo una revisión de las distintas definiciones de entropía y concluyó que las aparentes contradicciones surgen cuando se usa para describir distintos fenómenos en diferentes disciplinas; propone que se debe usar la acepción adecuada al fenómeno que se está observando. Muestra también que las interpretaciones de Shannon y Brillouin son dos aspectos de un mismo fenómeno, el primero tiene el punto de vista del remitente, que quiere comprimir y transmitir un mensaje, y establece que la función H (entropía) mide la información positiva. Mientras que Brillouin, desde el punto de vista del receptor, considera que la función H' mide la falta de información o ignorancia sobre un evento (negentropía) al recibir un mensaje. Asimismo, muestra que la analogía entre la entropía y la información/libertad de elección se mantiene cuando se estudian sistemas con un gran número de elementos. También propone que la entropía tiene tres acepciones dependiendo de la disciplina en que se utilice: a) en termodinámica, como medida de la disipación de la energía; b) en mecánica cuántica, medida de la libertad de elección y c) mecánica estadística, para medir información. Sobre esta base modifica la interpretación (desde el punto de vista de la libertad de elección) de la ecuación de Boltzmann y desliga la entropía de las nociones de orden/desorden:

$$S = \log \Omega \quad (2)$$

En donde W es el número de posibles microestados con la descripción macroscópica de un sistema en equilibrio. Entre mayor es la entropía, mayor es el número de microestados y por lo tanto, es mayor la libertad del sistema con respecto al microestado en el que está, dejando de lado toda mención del desorden del sistema.

De acuerdo con lo anterior y con el propósito del trabajo, es necesario definir bajo qué acepción de la entropía se ha usado la TI en ecología y cuál sería la más adecuada. Elegir la acepción correcta de la entropía para el estudio de un fenómeno hace posible describirlo adecuadamente y como consecuencia se podrían hacer interpretaciones que permitan

generar teoría ecológica y no solo reportar altas o bajas diversidades como se hace comúnmente. Además, permitiría explorar posibles aplicaciones de la TI dentro del campo de la ecología y disciplinas afines.

Aplicaciones de la teoría de la información en ecología

"The moral of this is simply that, question about "interpretation of a formalism", which the positivist philosophy tends to reject as meaningless and useless, are on the contrary of central importance in scientific work"
Jaynes (1963)

La TI se ha usado para describir, desde sistemas genéticos hasta ecosistemas. MacArthur (1955) propuso por primera vez que la TI podía describir fenómenos ecológicos como el flujo de energía en las comunidades. Él interpretó que "la libertad de elección que tiene la energía para seguir las diferentes rutas a través de las redes tróficas es una medida de la estabilidad de una comunidad". Por lo que una especie muy abundante solo tendría un efecto en la comunidad si su energía fuera distribuida entre muchos depredadores (Ulanowicz, 2001). De lo anterior se evidencia que MacArthur utilizó la TI bajo la perspectiva de la mecánica cuántica.

Margalef (1957) utilizó la TI en la descripción de comunidades desde el punto de vista de las abundancias relativas de los organismos (como analogía de los símbolos), en vez de la actividad metabólica o catabólica de los organismos como lo propuso MacArthur (Ulanowicz, 2001). De hecho, Margalef tomó esta idea de un trabajo de Branson (1953) quien desarrolló un estudio sobre el contenido de información en las moléculas de proteínas, consideradas como mensajes, en donde los distintos aminoácidos constituían los símbolos (Margalef, 1975). En este caso se puede inferir que Margalef utilizó la TI bajo la perspectiva de la mecánica estadística, es decir como una medida de la información en los sistemas biológicos.

Así, Margalef (1957) propuso que la TI, se podía usar como una medida de diversidad en las comunidades o poblaciones mixtas (asociaciones). Esta aproximación es por analogía, en donde las especies son equivalentes a los símbolos y las abundancias relati-

vas representan la probabilidad (entropía) que tiene cada uno de los símbolos de ser enviados en un mensaje. Margalef (1957) menciona "cada símbolo tiene un valor cualitativamente diferente y la seriación de los símbolos describe una estructura; ésta consiste en la representación de cada especie y las relaciones de proximidad entre individuos". Con base en lo anterior, Margalef concebía que la información se pudiera medir en distintos niveles, como se muestra en la figura 1.

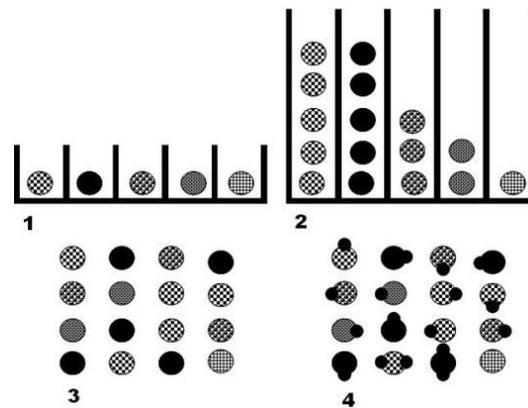


Figura 1. Distintos niveles de información en un sistema ecológico. 1) reconocimiento de las especies (5), 2) contar los individuos que corresponden a cada especie (16), 3) localizar espacialmente las especies y 4) localizar espacialmente los individuos.

Figure 1. Different information levels in an ecological system. 1) species recognition (5); 2) counting the individuals of each species (16); 3) spatial location of species and; 4) spatial localization of individuals.

En la aproximación 3 y 4, Margalef (1957) vierte la idea de que la TI se podría utilizar para estudios de dinámica poblacional; supone que la información obtenida en cada nivel puede ser sumado, lo cual daría la información total. Esto implicaría conocer la localización de los individuos y sus movimientos, siendo este el nivel con mayor cantidad de información; por ello propone que la unidad de la medida de la información debería ser en bits por individuos. Sin embargo, Margalef (1957) argumenta que "es difícil llegar a medir la localización de los individuos, más bien la medida de información más interesante en ecología es el segundo nivel, en donde se cuenta el número de individuos por especie". Con base en ésto, es difícil concebir que los trabajos en donde sólo se cuenta el número de individuos

por especie, se use como unidad de medida bits/individuos. Lo anterior es un ejemplo del uso indiscriminado, de la falta de crítica y comprensión en el uso de los índices. Siqueiros-Beltrones (2005) propone que la unidad de medida adecuada para este nivel de información debería ser bits por especies o taxón (bits/taxón), resolviendo así la incongruencia histórica en cuanto a las unidades en que se reportan los cálculos de diversidad, *i.e.*, de que quien cuente mas individuos (n) garantiza más información (Siqueiros-Beltrones, *com. pers.*).

Por otra parte, Margalef (1957) discutió poco el tema del máximo contenido de información (H'_{max}) argumentando "... de la misma manera en que las comunidades naturales se huye de la equifrecuencia entre las especies, que daría el máximo contenido de información en el sistema; en los diversos idiomas, la frecuencia de letras, fonemas y palabras se aparta también de lo que se considera óptimo.... Esta realidad choca con los prejuicios más o menos bien fundados sobre la tendencia al orden y a la máxima economía que impera en el mundo vivo". De lo anterior se puede inferir que Margalef parecía tener claro que la H'_{max} no podía ser utilizada como punto de referencia para los valores de diversidad, sin embargo, no lo estableció claramente. Ésto junto con las pobres interpretaciones que se hace de los índices, ha propiciado que H'_{max} sea usada como punto de referencia de hacia dónde deben dirigirse los valores de diversidad (H'), cuando más bien los valores observados se deberían alejar de este valor.

El uso inadecuado de H'_{max} como valor de referencia se debe entre otras cosas a pobres interpretaciones y analogías con los sistemas físicos. Por ejemplo, en estadística mecánica la entropía máxima se usa porque tiene la propiedad de que ninguna de las posibilidades es ignorada y por lo tanto es usada como un indicador de objetividad. Sin embargo, solo es usada en eventos en donde no se cuenta con ninguna información previa del evento (Jaynes, 1957).

De acuerdo con Brisaud (2005), para Shannon (información positiva) la entropía máxima significa un mensaje perfectamente

comprimido que no está sujeto a variaciones estadísticas; Brillouin (información negativa) lo interpreta como el grado de ignorancia que tenemos del sistema. Dentro de la mecánica estadística significa que el sistema tendría muchas opciones para elegir su siguiente estado; es decir, no hay una estructura por lo cual las predicciones acerca del estado del sistema se vuelven indefinidas (Jaynes, 1957).

Para los sistemas biológicos la H'_{max} equivaldría a un nivel de referencia homogéneo (Kolasa & Biesiadka, 1984), y si somos críticos, se puede ver que utilizar H'_{max} no tiene ningún sentido. Ya que, estudiando genes o ecosistemas, se pueden observar restricciones fisiológicas, ecológicas y evolutivas, lo cual afecta la distribución de los organismos (o genes). En un estudio ecológico las restricciones se traducen en la estructura de la comunidad. Así, conforme se suman especies y abundancias aumenta la precisión en la medida de las probabilidades, lo cual tiene como consecuencia que el valor observado difiera cada vez mas de H'_{max} .

Por su parte Siqueiros-Beltrones (2005), observó que es incongruente que H'_{max} sea el valor de referencia, argumentando que la entropía máxima (H'_{max}) sería la distribución con mayor desorden pues de acuerdo a las equivalencias propuestas en ecología: mayor diversidad (H') equivaldría a mayor entropía, si ésta se interpreta como desorden estaría en contraposición con la visión de que conforme aumenta la diversidad hay mayor estabilidad, lo cual sería una paradoja. Sin embargo, aunque el argumento de que la H'_{max} no puede ser tomada como punto de referencia es válido, su interpretación de la entropía es poco adecuada (orden y desorden) lo cual lo lleva a esta paradoja, más bien aparente.

Por otro lado se encuentra la escuela que sigue el punto de vista de MacArthur y quienes proponen el uso de la TI para cuantificar patrones en procesos ecológicos (Ulanowicz, 2000).

MacArthur (1955) propone que la TI se podría usar para medir la estructura (interconexión entre los componentes) del ecosiste-

ma. Kay (1984) propone que, como continuación de la aproximación de MacArthur, la TI podría medir la autoorganización de una comunidad o ecosistema. Ambos autores utilizan la TI para describir el intercambio de masa y energía entre las especies que componen los ecosistemas (redes tróficas). Definiendo las redes tróficas como procesos emergentes cuya función principal es disipar y atenuar los gradientes impuestos por el medio (nutrientes, agua, luz, temperatura, etc.).

Para Kay (1984) los ecosistemas son modelos de producción/consumo y para describirlos utiliza la aproximación de Jaynes (1963), quien propone que la TI mide el grado de incertidumbre de obtener un resultado al realizar un experimento, lo cual dependerá de la aproximación: Shannon (información positiva) o Brillouin (información negativa). Para ello Jaynes (1963) conceptualiza un experimento A con N posibles resultados, en donde la probabilidad de que un i ésimo resultado pueda ser observado es $P_i[A]$. Por lo tanto, la incertidumbre promedio que un observador tiene acerca de que un evento (resultado del experimento) ocurra está dada por:

$$H[A] = \sum_{i=1}^n -P_i[A] \log P_i[A] \quad 0 \leq H[A] \leq \log N \quad (3)$$

donde $H[A]$ mide la ganancia promedio de información de observar el evento que ocurre, lo cual incrementa al aumentar el número (N) de posibles eventos; y como se puede observar la función $H[A]$ es la misma expresada por Shannon.

En este punto las aproximaciones de Margalef (1957) y Kay (1984) son la misma; sin embargo, éste último utiliza lo que Shannon (1949) consideró una propiedad interesante de la medida H' . Es decir, suponiendo que hay la posibilidad de dos eventos A y B, para cualquier valor i que A pueda tener, existe una probabilidad condicional p_j de que B tenga un valor j , la cual está dada por

$$p_i(j) = \frac{p(i, j)}{\sum_j p(i, j)} \quad (4)$$

Esta ecuación define una probabilidad condicional de B, en donde $H_A(B)$ sería la en-

tropía promedio de B para cada valor de A, ponderada de acuerdo a la probabilidad de obtener una A en particular. Así, la posibilidad de que el experimento A influya al experimento B y viceversa, puede ser explorado usando probabilidades condicionales $P_i[A/B_j]$, $P_j[B/A_i]$. Por lo tanto, la incertidumbre promedio acerca del experimento B, dado que ya se conoce el resultado de A, está dada por:

$$H[B/A] = \sum_{i=1}^n -P_i[A] \sum_{j=1}^m P_j[B/A_i] \log P_j[B/A_i] \quad 0 \leq H[B/A] \leq H[B] \quad (5)$$

Esta ecuación es conocida como entropía condicional, la cual mide la información promedio que se gana al observar un evento (B), teniendo en cuenta que ya se tenía información del evento anterior (A). Según Kay (1984) este es el contexto adecuado para utilizar el índice de Shannon y establece una analogía entre la TI (entropía condicional) y las redes tróficas, en donde cada compartimento puede ser considerado como productor y consumidor de recursos (modelo producción consumo). Es decir, los recursos son fuentes para los recursos y se podría parafrasear como: la diversidad es fuente de diversidad.

En la analogía de Kay (1984) el experimento A es el compartimento fuente y comprende las especies consumidas, mientras que B es el compartimento consumidor. Por lo que $H[A]$ mide la diversidad con la que una especie está siendo usada como recurso por otra especie. Mientras que $H[A/B]$ mide la diversidad de recursos utilizados por cada especie, promediado por todas las especies consumidoras. Idealmente, los compartimentos deberían corresponder a las especies y los individuos de la población deberían ser termodinámicamente equivalentes. Sin embargo, como Kay (1984) admite, no siempre se cuenta con la información suficiente para cumplir lo anterior, por lo que los compartimentos son agrupaciones convenientes formadas por conjuntos de especies. Ésto no cumple con la idea de representar las interacciones entre los elementos del sistema, que en última instancia quedan supeditados a qué tan naturales sean los compartimentos utilizados. Por otra parte, también es difícil obtener información acerca de los flujos energéticos, por lo que se usan los flujos calóricos y de biomasa, restringiendo así el uso de esta aproximación.

A partir de lo anterior, Kay propone que se puede conocer la estructura de las redes tróficas de los ecosistemas y que éstas pueden ser interpretadas en el contexto de la autoorganización estructural. En ésta, la autoorganización (auto implica que las modificaciones son generadas desde dentro del sistema) de un sistema se refiere a los procesos mediante los cuales sus componentes y las conexiones entre ellos (estructura) son modificaciones de tal forma que aumenta la eficiencia de las funciones primarias. Estas modificaciones pueden ser en la dirección requerida para mantener el sistema en un estado estacionario, o bien pueden servir también para mover al sistema a un nuevo estado estacionario. En el primer caso, el proceso se denomina homeostasis y en el segundo homeorhesis (Kay, 1984).

Las interpretaciones de H' en ecología

"It matters little whether the view of the theorizer is right or wrong: investigation and reserach are stimulated, new facts discover, and new theories composed"
Lovelock (1988)

De acuerdo con Schneider & Kay (1994) los problemas asociados a los índices ecológicos provienen de intentar dar respuestas sencillas a problemas complejos. En relación con ésto último es necesario preguntarse ¿el índice de Shannon (H') mide la diversidad?

La interpretación más común del índice (H') proviene de Pielou (1966), quien sugiere que la heterogeneidad medida por el índice de Shannon puede ser interpretada como la incertidumbre que existe de que un individuo tomado al azar de una población pertenezca a una determinada especie. Sin embargo, esta interpretación está restringida a la forma de calcular el índice y es transferida textualmente de la TI.

MacArthur (1955) interpreta que "la libertad de elección que tiene la energía para seguir las diferentes rutas a través de las redes tróficas es una medida de la estabilidad de una comunidad"; introduciendo por primera vez la interpretación de que la diversidad (de conexiones entre los elementos del sistemas, *i.e.*, especies), podría ser una medida de la estabilidad y con ello inicia el debate de estabili-

dad en los ecosistemas. A partir de lo anterior se originó la aseveración de que la diversidad genera estabilidad. Pero fue tomado como un axioma, sin considerar su origen (estructura trófica) y fue trasladado a cualquier medida de diversidad (desde el número de especies, hasta las abundancias relativas de organismos, biomasa, etc.) sin hacer un esfuerzo por ver si podía o no trasladarse y qué implicaciones podría tener.

Por su parte Margalef interpreta la TI desde distintas perspectivas, sin ser concluyente y en algunas ocasiones parece incongruente. Él afirmó que "...en este aspecto es una prolongación de la estadística, pero suministra un puente de enlace que nos conduce a conceptos como entropía, organización, evolución... ofrece la posibilidad de medir el orden que encierra cualquier sistema y, por lo tanto, es especialmente interesante en el estudio de los sistemas biológicos, cuya principal característica es el orden". De ésto se desprende que, en un principio, Margalef se apegaba a los conceptos de entropía clásica (entropía = desorden). Pero más adelante se refiere a que "la medida de la información es el grado en que los datos recibidos hacen disminuir nuestra ignorancia sobre el sistema en cuestión", por lo que se puede inferir que Margalef usó la acepción (negentropía) acotada por Brillouin (1949) y se aleja de su primera aproximación de orden y desorden. Posteriormente, Margalef (1957) menciona "La organización característica de la vida,..., significa la existencia de un número más o menos elevado de correlaciones (orgánicas) entre los elementos del sistema, por lo que en términos de la TI, organización significaría redundancia. En consecuencia, no es posible considerar la cantidad de información contenida en un sistema como un indicio del grado de orden u organización de sus elementos". Este último comentario hace pensar que Margalef se percata de que la información no sirve para medir la organización o el orden por sí mismo, y transfiere esta posibilidad a la redundancia. Por lo tanto, cabe preguntarse si es válida la inferencia que se hace: mayor información igual a mayor ¿orden, desorden? Finalmente, Margalef menciona "la información calculada por los procedimientos usuales estará en razón inversa con

la organización de una comunidad; es decir, más bien una entropía (entropía = diversidad) que una información..., por tanto, una comunidad de baja diversidad corresponde a una estructura que representa más orden y menos probabilidad dentro del conjunto de la biosfera". Sin embargo esta última aseveración de Margalef podría conducir a que los procesos más desordenados (cerca de H'_{max}) dentro de la biosfera son los más probables. Pero en la naturaleza se puede observar que en el inicio de procesos, *i.e.*, sucesión, en donde la diversidad suele ser baja son comunes, sino es que los más comunes.

De los enunciados anteriores se puede inferir que Margalef tenía dudas respecto a las interpretaciones del índice, las cuales coquetean con la medida de la información desde el punto de vista de la TI (información positiva de Shannon y negentropía de Brillouin) y de la termodinámica (orden, desorden). Así pues, es precisamente este tipo de confusiones en cuanto a la interpretación del índice de donde surgen las aparentes paradojas (mayor H' , mayor diversidad, mayor complejidad estructural, mayor incertidumbre, mayor información, mayor entropía, mayor desorden, ¿mayor estabilidad? (Siqueiros-Beltrones, 2005) y las controversias, *v.gr.*, la diversidad genera estabilidad.

En este punto se puede observar que es imperativo preguntarse ¿qué es lo que estamos intentando medir con este índice (H')? y por lo tanto, cuál sería la acepción más adecuada para interpretarlo.

Entonces, conviene discutir si la entropía es una medida adecuada de la diversidad. Al respecto Jost (2006), menciona que las medidas de la entropía son índices de diversidad razonables, pero esto no es una razón para decir que la entropía es diversidad como estableció Margalef (1957).

Igualar la diversidad con la entropía acarrea varios problemas. Como ejemplo tomemos la definición más sencilla de diversidad (número de especies) y, consideremos una comunidad con 8 y otra con 16 especies, la intuición nos dice que la segunda es más diversa que la primera. Sin embargo, surge el pro-

blema de qué tan bien repartidas están las abundancias entre las comunidades. Para efectos del ejemplo, considérese que se tienen abundancias equiprobables (H'_{max}); por lo tanto, al calcular la entropía de Shannon la diversidad sigue siendo más alta en la segunda ($H'=4$) comunidad que en la primera ($H'=3$). Si bien esto es un indicativo de que es mayor, no cumple con lo observado intuitivamente en donde la segunda es el doble de la primera. Esto se debe a que la entropía calcula la incertidumbre acerca de la identidad de una especie en una muestra y no el número de especies en la comunidad (Jost, 2006). Además, si se escoge H' como índice de diversidad surge el problema de que todas las comunidades que comparten un valor particular del índice son equivalentes con respecto a su diversidad (Jost, 2006) aún cuando éstas puedan tener número de especies y abundancias diferentes.

Por lo anterior, se hace necesario hacer una división y una definición de lo que miden la diversidad y la entropía, como forma de medir la diversidad. Asimismo, hay cada vez más autores que se inclinan por separar la interpretación del algoritmo de Shannon derivado de la TI con respecto a la interpretación desde el punto de vista termodinámico.

En congruencia con lo anterior, Jost (2006), siguiendo la argumentación de Hill (1972) propone que si se quiere medir la diversidad a través de las entropías es necesario transformarlas en tal. Para ello toma como base la familia de diversidad de Hill (1973), quien propone que la medida de diversidad adecuada es el inverso de la función propuesta por Shannon: $N_1 = \exp(-\sum p_i \log(p_i)) = \exp(H)$ (6) mide el número de especies, convirtiendo así la entropía en una medida de diversidad ponderada por las abundancias relativas.

Lo importante de este punto de vista es que nos permite separar las medidas de diversidad de las medidas de entropía (teoría de la información y termodinámica), aun cuando éstas sean válidas como indicadores de diversidad. De esta forma es posible explorar los significados e interpretaciones de la entropía como medida descriptora de sistemas ecológicos.

Una de las primeras interpretaciones de la entropía en ecología (Margalef, 1957) la asocia con orden/desorden. Esta interpretación, si bien es desafortunada porque genera muchas confusiones, fue un avance importante de acuerdo con el estado del conocimiento de la época; entonces los conceptos, las implicaciones y aplicaciones de la entropía, eran poco entendidos. Además de esto, se ajustaba a los conceptos clásicos de la física en donde de acuerdo con Solano-Rojas (1994) las relaciones incluían nociones de determinismo, ley y necesidad, derivadas de la física Newtoniana.

Actualmente se han tenido avances experimentales y conceptuales en física que permiten deslizar la entropía como medida de orden/desorden. De acuerdo con Brissaud (2005), se asocia el desorden (agitación) con la temperatura; por su parte la entropía es una función creciente de la energía. Sin embargo, la confusión que lleva a asociar la temperatura con la entropía se da por el hecho de que en algunas ocasiones éstas varían juntas. Ésto se debe a que la energía es una función creciente de la temperatura y esta relación es lineal en el caso de un gas ideal. Dicho fenómeno es el que lleva a pensar que la entropía es una función creciente de la temperatura; sin embargo, ésto no es cierto en el caso de sistemas en donde la energía es constante (Brissaud, 2005).

Bajo otra perspectiva, la acepción de orden y desorden es relativa al observador, lo cual implica que, diferentes observadores perciben de manera distinta lo que está ordenado y lo que no lo está. De hecho la definición de orden está implícita en el concepto de estructura "distribución y orden de las partes", donde el orden se entiende como "serie o sucesión de cosas". Lo anterior es congruente con las definiciones presentadas en diccionarios de ecología. Consecuentemente, dejar de usar acepciones de orden y desorden en la descripción de los sistemas ecológicos evitaría confusiones. Por su parte, las mediciones enfocadas a describir las propiedades de la estructura de los sistemas ecológicos nos permitirían una mejor comprensión de éstos.

Una vez que se ha separado la medida de la información (entropía) de la diversidad y del orden, se puede pensar en cuál sería su uso e interpretación de acuerdo a las definiciones expresadas anteriormente. Para ello se retoman las acepciones de entropía propuestas por Brissaud (2005).

Por cuestiones de orden comenzaré por la acepción entropía de la mecánica cuántica (medida de la libertad de elección) y mecánica estadística (medida de la cantidad de información) las cuales fueron utilizadas por Shannon (1949) al derivar su algoritmo, además de que estas acepciones comparten la unidad de medida: los bits. Por ejemplo, $H = 3$ bits; si éste se calculó con el logaritmo base dos, la interpretación de la entropía desde el punto de vista de la teoría de la información sería que todos los parámetros necesarios para determinar el estado de una molécula (posición y velocidad) puede ser codificado en tres elecciones binarias o 3 bits; por otra parte, si se ve como libertad de elección la interpretación sería que una molécula puede elegir su próximo estado de entre $2^3 = 8$ posibles estados, o bien tiene la libertad de elegir entre 3 diferentes elecciones binarias para decidir su próximo estado (Weaver, 1963; Brissaud, 2005); de estas interpretaciones se observa la necesidad de apegarse al algoritmo original (Shannon, 1949; Siqueiros-Beltrones, 2005). Esta aproximación es desde el punto de vista físico, sin embargo, desde el punto de vista de la teoría de la información, en un sistema de comunicación, el remitente genera mensajes discretos mediante procesos de Márkov, en donde la probabilidad de la generación de un determinado símbolo depende de un evento previo, lo cual tiene como consecuencia la formación de una estructura estadística. De acuerdo con ésto, la información, desde el punto de vista de la teoría de la comunicación caracteriza la estructura estadística de todo el conjunto de mensajes que una fuente dada puede producir (Weaver, 1963). En otras palabras se está midiendo la probabilidad de una distribución dada (o estructura estadística).

Desde el punto de vista biológico, el índice podría medir la probabilidad de encontrar una determinada estructura estadística (estructura de las asociaciones o taxocenosis) y

así, por analogía, un alto valor del índice significaría que la probabilidad de volver a observar esa misma estructura estadística o distribución es alta. Sin embargo, esta interpretación tiene el problema de que H'_{\max} tendría la máxima probabilidad pero, como ya se argumentó, una distribución de este tipo tiene pocas probabilidades de acontecer en la naturaleza, pues desde cualquier punto de vista (genético, dinámica de poblaciones, ecología de comunidades y ecosistemas) implicaría que no hay restricciones de ningún tipo. De acuerdo con Rubio (1999) esto no es posible; ya que conforme aumenta el nivel de organización se imponen cada vez más restricciones. Por lo anterior, conviene ser crítico en la interpretación de H'_{\max} .

Una H'_{\max} es una distribución en donde todos los elementos tienen la misma probabilidad de ser observados (equiprobable), la implicación biológica de esto es que los elementos del sistema (especies) existirían sin interacciones (energéticas, biológicas, etc.), lo que tendría como consecuencia sistemas sin estructura y, por lo tanto, perdería su capacidad de autoorganizarse. Así, un sistema en donde el valor de H' se acerque a H'_{\max} estaría perdiendo su capacidad de autorregularse, lo cual implica que su estructura está perdiendo identidad (pasando de una mayor a una menor probabilidad de ocurrencia) y por lo tanto se encuentra en los límites para que se dé un cambio en su estructura. Esto sí es congruente con lo observado en la sucesión de sistemas acuáticos. Lo anterior implica que H'_{\max} no puede ser utilizado como referencia para los valores de H' por lo que es necesario tener un punto de referencia diferente.

Considerando lo anterior es posible utilizar una función empírica derivada de los mismos datos, es decir, conocer la distribución que se genera al hacer la sumatoria de todas las abundancias generadas en el estudio y tomar esta distribución como punto de referencia. En términos de la teoría de la información sería el equivalente a calcular la entropía condicional expuesta anteriormente. El primer término equivaldría a la medición que se quiere evaluar, mientras que la sumatoria de todas las abundancias equivaldría al valor de referencia; así, la entropía condicional nos daría la

probabilidad de que dicha estructura se pueda encontrar nuevamente.

Con el fin de tener un ejemplo práctico he utilizado para ello las abundancias relativas de dos especies de macroalgas y sus diatomeas asociadas, así como los resultados del cálculo de los índices de diversidad.

La figura 2 representa una forma común de mostrar datos de abundancia en ecología. En ésta se puede observar que la especie **a** es más abundante sobre una de las macroalgas, lo mismo podría decirse de las demás especies. En este sentido la figura muestra que en *L. johnstonii* las especies **a**, **c**, **e**, **g** y **h** tienen mayor abundancia que en *A. taxiformis* y que en ésta las especies **b**, **d** y **f** son más abundantes que en *L. johnstonii*, lo cual nos permite decir que ambas asociaciones de diatomeas podrían ser distintas. Sin embargo, al hacer los cálculos del índice de diversidad de Shannon (H'), obtenemos que tienen el mismo valor, es decir, 2.7, por lo cual podríamos decir que ambas asociaciones son igualmente diversas. Esto no nos permite avanzar sobre la descripción de dichas asociaciones, ya que en el caso de *L. johnstonii* tiene 26 especies y *A. taxiformis* tiene 35. Así, tanto la riqueza específica como la distribución de las abundancias parecen describir asociaciones distintas, independientemente de los valores de H' que se obtuvieron.

En este momento, los datos aportados por las abundancias relativas y aquellos calculados con el índice de diversidad son contradictorios y precisamente este punto es el que ha hecho que los ecólogos duden de la utilidad de este índice.

Dado lo anterior es conveniente intentar dilucidar por qué nos da un valor de H' igual en ambas asociaciones. Para ello es necesario revisar los fundamentos bajo los cuales se calcula H' . En este caso hay que empezar por las probabilidades obtenidas a través de las abundancias relativas, es decir, corroborar que la probabilidad de que ocurra un evento depende del anterior. Biológicamente este supuesto es difícil de demostrar pero en la práctica puede suponerse que esto sucede a partir de distintos procesos internos e interacciones

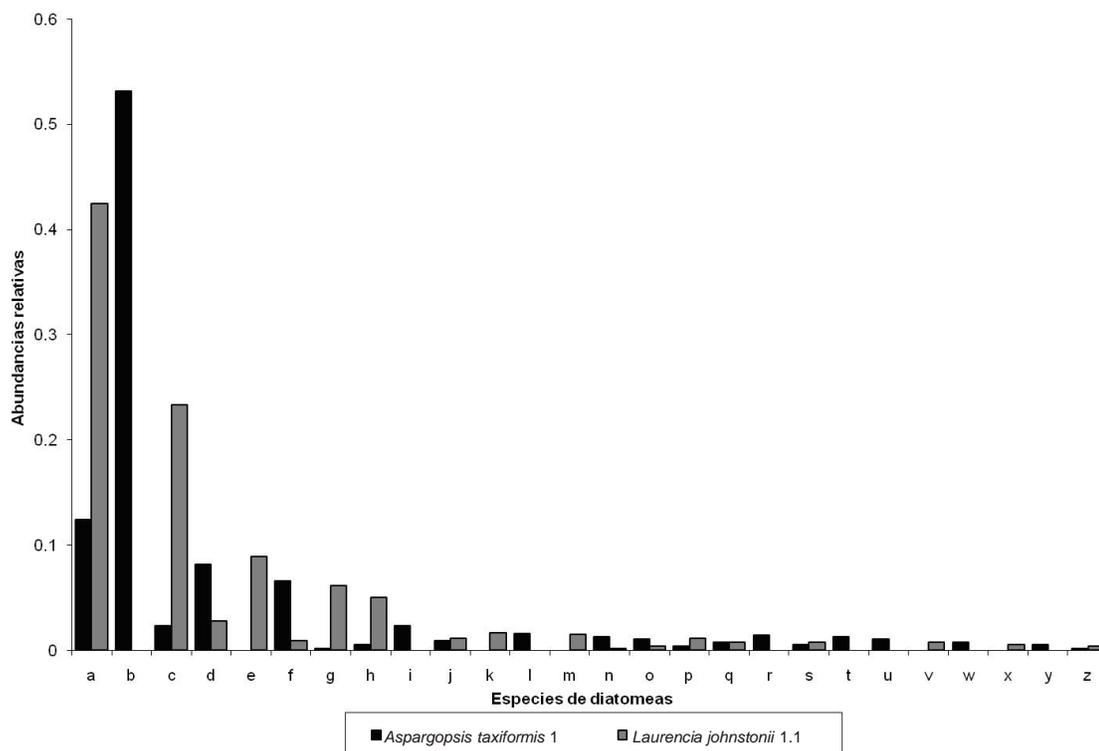


Figura 2. Abundancias relativas de las asociaciones de diatomeas epifitas de dos especies de macroalgas.

Figure 2. Relative abundances of epiphytic diatom associations in two macroalgae species.

de los organismos, como podrían ser la exclusión competitiva, la reproducción diferencial y toda la gama de restricciones que puede imponer el medio biótico y el medio abiótico. Tomando lo anterior como premisa, el siguiente paso es ver cómo acomoda el algoritmo las probabilidades para hacer el cálculo del índice, es decir, el algoritmo toma el evento más probable y calcula su entropía/información, posteriormente toma el siguiente evento más probable y calcula su entropía/información y así sucesivamente hasta llegar al evento menos probable y hace la sumatoria de todas las entropías. Ésto se puede observar gráficamente en la figura 3, en donde las abundancias de las especies se encuentran acomodadas de mayor a menor. Aquí, se puede observar que la tendencia general de ambas asociaciones es la misma; sin embargo, este acomodo de las abundancias no toma en cuenta la composición específica, que es precisamente lo que debería reflejar un índice de diversidad.

Lo importante de la figura 3 es que muestra una estructura similar en las dos asociaciones y por lo tanto, da una idea clara de porqué H' tiene el mismo valor para ambas asociaciones. Esto permite observar claramente el problema que acarrea comparar los valores de H' e interpretarlo nada más como diversidad. Esto hace evidente la necesidad de convertir las medidas de la entropía/información en diversidades, lo cual se puede hacer con el método propuesto por Hill (1973, es decir sacar el exponencial de H' que en este caso daría valores de 6.6 para *A. taxiformis* y 6.4 para *L. johnstonii*. Esta aproximación nos permite detectar diferencias mínimas como las que se muestran en este ejemplo.

Una conclusión es que la entropía/información sirve para medir la estructura de un determinado sistema, lo cual es congruente con el punto de vista de la teoría de la información que dice que el algoritmo para calcular H' caracteriza la estructura estadística de todo un conjunto de mensajes; en este caso, el de las asociaciones de diatomeas epifitas.

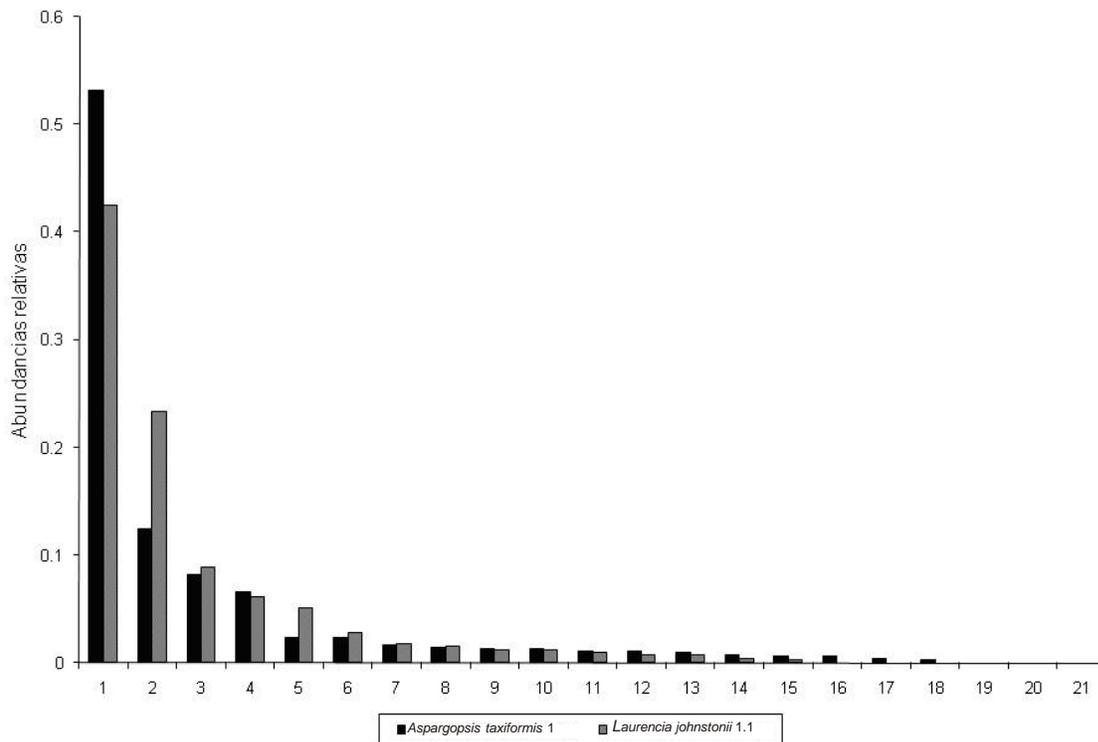


Figura 3. Abundancias relativas de diatomeas epifitas en macroalgas, ordenadas de mayor a menor, sin importar la especie de la diatomea.

Figure 3. Relative abundances of epiphytic diatoms in macroalgae, in decreasing order, not considering the diatom species.

Sin embargo, aquí surge una pregunta más ¿cuál es el significado de que dos o más asociaciones tengan una estructura similar? máxime cuando puede haber componentes (especies) distintos. En este caso se puede argumentar que, si bien la estructura de las asociaciones es la misma, la organización de ambas es distinta, a lo cual podemos llegar a partir de la observación de la figura 2 en donde la distribución de las abundancias relativas por especies es diferente para las dos macroalgas. Si tomamos lo anterior como premisa, también se puede explorar la interpretación de la funcionalidad de un determinado tipo de organización dentro de un sistema. Para ello se hace necesario revisar la acepción de la entropía dentro de la termodinámica.

Como se mencionó oportunamente, una de las acepciones de la entropía es como medida de la disipación de la energía (Brissaud, 2005). Esta acepción se puede abordar desde la termodinámica clásica (sistemas cerrados

en equilibrio) y desde la termodinámica de sistemas en desequilibrio (sistemas abiertos) y dado que los sistemas biológicos son del último tipo, se abordará la interpretación desde este punto de vista. Según Nicolis & Prigogine (1977), Kay (1984), Kay & Schneider (1992) Schneider & Kay (1994) y Kay *et al.* (2001), la vida es una manifestación de la segunda ley de la termodinámica. Así, retomaré la idea de que los sistemas vivos se desarrollaron como estructuras que incrementan la habilidad del sistema para disipar gradiente, por lo tanto se les ha denominado estructuras disipativas, las cuales también son llamadas fenómenos de autoorganización. Estos son estables a través de ciertas condiciones y son sensibles a los cambios externos del sistema. De acuerdo con ésto, la estructura de los diferentes niveles de organización sería un reflejo de su capacidad para disipar gradientes de energía, lo cual explicaría el surgimiento de las propiedades emergentes, *i. e.* niveles de organización de los seres vivos. Al considerar este punto de

vista también debe considerarse que las estructuras autoorganizativas mantienen su estructura interna a expensas de generar alteraciones en las estructuras externas. Es decir, también son responsables de alterar el medio físico, como lo hace notar Lovelock (1979) y que, mediante la alteración de su medio físico generan otro tipo de gradientes energéticos como el de energía acumulada (organismos fotosintéticos). Por lo tanto, cabe preguntarse por qué cuando se habla de heterogeneidad ambiental sólo se toma en cuenta el medio físico y no se toma en cuenta la actividad biológica que es generadora de heterogeneidad ambiental a diferentes niveles.

De lo anterior se desprende que la entropía se puede interpretar como una medida de qué tan eficientes son los sistemas para degradar la energía. Sin embargo, para que un sistema sea eficiente en degradar la energía, es condición necesaria que sea estable, pues de lo contrario su capacidad para la degradación de la energía disminuye. Esto lleva a la ecología al debate de la estabilidad. Así, se han realizado extensos trabajos en ecología que pretendieron incidir en este debate bajo la tesis de que la diversidad genera estabilidad (MacArthur, 1955). Sin embargo, los estudios convergen en que, conforme aumenta la complejidad del sistema en el sentido de más especies e interrelaciones, el sistema se hace dinámicamente frágil (Hurd *et al.*, 1971; May, 1973) y llegan a generalizar que, un incremento en la complejidad hace los sistemas dinámicamente frágiles en vez de hacerlos más estables. Lovelock (1979) por su parte, observa que un modelo en donde se toma en cuenta a los organismos y su interacción con el medio físico, es estable aun cuando aumenta el número de especies de su modelo. Así, argumenta que un sistema complejo caracterizado por fluctuaciones de bajas y uno simple en un ambiente con fluctuaciones altas pueden persistir, generando una estabilidad dinámica acorde a su ambiente. Por lo que la estabilidad ya no está en función de la complejidad del sistema sino más bien de la interacción entre los organismos del sistema y su ambiente. Partiendo de lo anterior, se pueden interpretar las medidas del algoritmo de Shannon (H') aplicado a ecología de comunidades. Es decir,

la estructura observada en la comunidad podría estar hablando de su eficiencia con respecto a su medio. Por ejemplo, si se consideran dos comunidades que obtienen el mismo valor de H' , aun cuando las especies, la distribución de las abundancias (biomasa o interrelaciones) y las condiciones del medio son distintas (probablemente por acción de los organismos) se puede argumentar que ambas tienen una estructura estable, y por lo tanto que ambas respondieron de manera similar ante los gradientes particulares impuestos por su medio y que son igualmente eficientes en la degradación de la energía. Esta interpretación podría tener como crítica que en ningún momento se está midiendo la energía, ni las relaciones entre los organismos, pero el que estas variables no se midan directamente no quiere decir que éstas no existan. De hecho, al aceptar que los organismos vivos son parte de fenómenos de autoorganización, se acepta que son estructuras dinámicas y consecuentemente, que tanto la degradación de energía y las interrelaciones entre los organismos existen o existieron.

CONCLUSIONES

La interpretación de la TI como entropía debe desligarse de los conceptos de orden/desorden pues sólo genera confusión al describir distintos fenómenos ecológicos. También es conveniente desligar las medidas de diversidad e información, ya que esta última fue desarrollada para medir una estructura estadística y por ello es mejor emplearla para describir la estructura de la comunidad.

Aunque la TI puede ser usada como indicador de la diversidad, es preferible retransformarla en diversidad, lo cual es congruente con el uso que se le pretende dentro de la ecología.

Es imprescindible conocer y utilizar una acepción precisa de la teoría de la información de acuerdo al fenómeno que se esté describiendo, pues de lo contrario las interpretaciones posteriores carecen de valor para generar teoría, en este caso teoría ecológica.

AGRADECIMIENTOS

A David Alfaro Siqueiros Beltrones, Javier Caraveo Patiño y revisores anónimos cuyas sugerencias y comentarios ayudaron a mejorar este trabajo. Al CICIMAR-IPN, CONACyT y PIFI por el apoyo económico.

REFERENCIAS

- Branson, H.R. 1953. Information theory and the structure of proteins. *En: H. Quastler (Ed.), Information theory in biology*. Urbana: University of Illinois Press.
- Brillouin, L. 1949. Life, thermodynamics, and cybernetics. *American Scientist*, 37: 554-568.
<https://doi.org/10.3109/00016484909120285>
- Brissaud, J. B. 2005. The meanings of entropy. *Entropy*, 7(1): 68-96.
<https://doi.org/10.3390/e7010068>
- Brower, J.E., J.H. Zar & C. N. Von Ende. 1998. *Field and laboratory methods for general ecology*. 4a. edición. W. C. B.-McGraw-Hill, E.U.A., 273 pp.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2):427-432.
<https://doi.org/10.2307/1934352>
- Hurd, L. E., M. W. Mellinger, L. L. Wolf & S. J. McNaughton. 1971. Stability and diversity at three trophic levels in terrestrial successional ecosystems. *Science*, 173: 1134-1136.
<https://doi.org/10.1126/science.173.4002.1134>
- Hulbert, S. H. 1971. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52: 577-586.
<https://doi.org/10.2307/1934145>
- Jaynes, E. T. 1957. Information theory and statistical mechanics. *Physical Rev.*, 106 (4): 620-630.
<https://doi.org/10.1103/PhysRev.106.620>
- Jaynes, E. T. 1963. New engineering applications of information theory, 163. *En: Bogdanoff & F. Kozin (eds.) Engineering Uses of Random Function Theory and Probability*. Wiley, New York.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2): 363-375.
<https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Kay, J.J. 1984. Self-Organization in Living systems. Tesis doctoral de la Ingeniería en diseño de sistemas, Universidad de Waterloo, Waterloo, Ontario, Canada, 458p.
- Kay, J.J. & E. Sohngder. 1992. Thermodynamic and measures of ecosystem integrity, 159-1982. *En: Ecological Indicators*, Volume 1, D.H. McKenzie, D.E. Hyatt, V.J. Mc Donald (eds.), Proceedings of the International Symposium on Ecological Indicators, Fort Lauderdale, Florida, Elsevier.
https://doi.org/10.1007/978-1-4615-4659-7_12
- Kay, J. J., T. Allen, R. Fraser, J. Luvall, & R. Ulanowicz. 2001. "Can we use energy based indicators to characterize and measure the status of ecosystems, human, disturbed and natural?", 121-133. *En: Ulgiati, S., Brown, M.T., Giampietro, M., Herendeen, R., Mayumi, K., (eds) Proceedings of the international workshop: Advances in Energy Studies: exploring supplies, constraints and strategies*, Porto Venere, Italy.
- Kolasa, J. & E. Biesiadka. 1984. Diversity concept in ecology. *Acta Biotheor.*, 33:145-162.
<https://doi.org/10.1007/BF00052643>
- Lovelock, J. 1979. *Gaia: A New Look at Life on Earth*. Oxford University Press, 176 p.
- Lovelock, J. 1988. *Ages of Gaia*. Oxford University Press, 305 p.
- MacArthur, R. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36: 533-536.
<https://doi.org/10.2307/1929601>
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London, 179 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-015-7358-0>
- Margalef, R. 1951. Diversidad de especies en las comunidades naturales. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada*, 9:15-27.
- Margalef, R. 1957. La teoría de la información en Ecología. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*, 32: 373-449.

- Margalef, R. 1969. Diversity stability in ecological systems. *Brookhaven Symposium of Biology*, 22: 25-37.
- Margalef, 1975. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems, 161-170. *En: Van Dobben & Lowe-McConnell. (Eds.) Unifying Concepts in Ecology.* Junk. The Hague.
https://doi.org/10.1007/978-94-010-1954-5_12
- May, R. M. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems.* Princeton: Princeton University Press.
- Nicolis, G. & I. Prigogine. 1977. *Self-Organization in Non-Equilibrium Systems.* Wiley-Interscience. New York.
- Nicolis, G. & I. Prigogine. 1989. *Exploring Complexity.* Freeman. New York.
- Peet, P. K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 285-307.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.001441>
- Pielou, E. C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.*, 13: 131-144.
[https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90013-0)
- Pielou, E. C. 1969. *An introduction to mathematical ecology.* Wiley Interscience, New York, 286 p.
- Pielou, E. C. 1975. *Ecological diversity.* Wiley. New York, 165 p.
- Rubio, J. E. 1999. Autonomía epistemológica de los niveles de organización. *Ludus Vitalis*, 7(12): 59-72.
- Schneider, E.D & J. J. Kay. 1994. "Complexity and Thermodynamics: Towards a New Ecology". *Futures*, 24(6): 626-647.
[https://doi.org/10.1016/0016-3287\(94\)90034-5](https://doi.org/10.1016/0016-3287(94)90034-5)
- Shannon, C.E. 1949. The mathematical theory of communication, 29-125. *En: Shannon, C. E. & W. Weaver (Eds.) The mathematical theory of communication.* University of Illinois Press. E.U.A. 125 p.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163:668.
<https://doi.org/10.1038/163688a0>
- Siqueiros Beltrones, D. A. 2005. Una paradoja sobre uniformidad vs. orden y estabilidad en la medida de la diversidad de especies según la teoría de la información. *Ludus Vitalis*, 13(24): 83-92.
- Solano Rojas, W. E. 1994. Orden y desorden: De las leyes de la naturaleza a la naturaleza de las leyes. *Ludus Vitalis*, 2(3): 115-136.
- Ulanowicz, R.E. 2000. Toward the measurement of ecological integrity, 99-113. *En: Pimentel, D., L. Westra & R.F. Noss (Eds.) Ecological Integrity: Integrating Environment, Conservation and Health.* Island Press, Washington. DC.
- Ulanowicz, R.E. 2001. Information theory in ecology. *Comput. Chem.*, 25:393-399.
[https://doi.org/10.1016/S0097-8485\(01\)00073-0](https://doi.org/10.1016/S0097-8485(01)00073-0)
- Van Dam, H. 1982. On the use of measures of structure and diversity in applied diatom ecology. *Nova Hedwigia*, 48:97-115.
- Washington, H.G. 1984. Diversity, biotic and similarity indices. *Water Research*, 18 (6): 653-694.
[https://doi.org/10.1016/0043-1354\(84\)90164-7](https://doi.org/10.1016/0043-1354(84)90164-7)
- Weaver, W. 1963. Recent contributions to the mathematical theory of communication, 1-28. *En: Shannon, C. E. y W. Weaver (Eds.) The mathematical theory of communication.* University of Illinois Press. E.U.A., 125 p.
- Whittaker, R. H. 1965. Dominance and diversity in land plant community. *Science*, 147: 250-260.
<https://doi.org/10.1126/science.147.3655.250>
- Yule, G. U. 1944. *The statistical study of literary vocabulary.* Cambridge University Press.
- Xu, D. 1999. *Energy, entropy and information potential for neural computation.* Tesis doctoral. Universidad de Florida, Florida.

Copyright (c) 2008 Hernández Almeida, O. U.



Este texto está protegido por una licencia [Creative Commons 4.0](#).

Usted es libre para **Compartir** —copiar y redistribuir el material en cualquier medio o formato— y **Adaptar** el documento —remezclar, transformar y crear a partir del material— para cualquier propósito, incluso para fines comerciales, siempre que cumpla la condición de:

Atribución: Usted debe dar crédito a la obra original de manera adecuada, proporcionar un enlace a la licencia, e indicar si se han realizado cambios. Puede hacerlo en cualquier forma razonable, pero no de forma tal que sugiera que tiene el apoyo del licenciante o lo recibe por el uso que hace de la obra.

[Resumen de licencia - Texto completo de la licencia](#)