



## Monográfico

### Investigación

Flos J. 2005. El concepto de información en la ecología margalefiana. *Ecosistemas*. 2005/1  
(URL: [http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?id=82&Id\\_Categoria=2&tipo=portada](http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?id=82&Id_Categoria=2&tipo=portada))

## El concepto de información en la ecología margalefiana

J. Flos

Departament d Ecologia. Universitat de Barcelona. Avda. Diagonal 645. 08028. Barcelona. España.

### Información y diversidad

En 1956, Margalef publicaba en la revista *Investigación Pesquera* un artículo titulado 'Información y diversidad específica en comunidades de organismos', en la que proponía la medida de información como índice de diversidad (Margalef, 1956). En la primavera de ese mismo año, Margalef presentó su trabajo 'Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton' en La Jolla (Margalef, 1958). En 1957, se publicó 'La teoría de la información en ecología', la conferencia de recepción como miembro numerario de la Academia de Ciencias y Artes de Barcelona, donde comenta la sorpresa que tuvo en Estados Unidos, en la primavera del año anterior, de que fuera el uso de la teoría de la información para medir la diversidad específica lo que más interesó a la audiencia (op.cit. pág. 8). Es probable que fuera 'un gran éxito', a tenor de cómo lo recordaba el propio Margalef en unas breves memorias escritas a instancias de su esposa María, no mucho antes de morir: 'Asistí a una reunión especialmente memorable para mí en la costa del Pacífico, en la Jolla...'

Sobre la diversidad Margalef escribe (Margalef, 1956): '*Una propiedad de importancia esencial en el estudio de la estructura, dinamismo y evolución de las comunidades naturales es la riqueza de especies, que se puede expresar por medio de un índice de diversidad tal que sea independiente de la amplitud de la muestra sobre la que se determina. [...] 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*'. Se refería evidentemente a las distribuciones de Fisher (1943) y Preston (1948), y la falta de ajuste de los datos experimentales a una distribución de referencia invalida el uso de los parámetros del ajuste como índices de diversidad. Margalef escribe: '*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, [...] 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)*'. Ni en ese artículo, ni en el extenso trabajo del año siguiente (Margalef, 1957), aparece el nombre de Shannon en el texto, aunque sí en la lista bibliográfica del segundo, precedido de un asterisco para aclarar que '*dichos trabajos no pudieron ser consultados directamente*'.

En esos primeros trabajos Margalef usa la expresión de Brillouin ( $D_B$ ), basada en el cálculo combinatorio y que converge con la de Shannon ( $D_S$ ) para muestras muy grandes<sup>1</sup>.

$$D_B = N^{-1} \log_2 (N! / N_a! N_b! \dots N_s!)$$

$$D_S = - \sum (n_i/N) \log_2(n_i/N)$$

Desde el punto de vista conceptual y por lo tanto didáctico, la expresión de Brillouin permite calcular de modo simple y

comprensible el efecto que tiene substituir un individuo de una especie  $a$  ( $N_a$  pasa a valer  $N_a - 1$ ) por otro individuo de otra especie  $b$  ( $N_b$  pasa a valer  $N_b + 1$ ).

$$\Delta D_B = N^{-1} \log_2 [N_a / (N_b + 1)]$$

La diversidad aumenta si substituimos individuos de especies muy frecuentes por individuos de especies poco frecuentes. Al principio de la sucesión o en etapas donde hay una gran disposición de recursos, es más fácil añadir individuos que especies, mientras que en etapas más maduras, resulta más fácil incorporar especies nuevas que mantener individuos de especies de gran actividad (ver también Margalef, 1974).

La expresión de Shannon es una función que cumple todas las condiciones deseables de un índice de diversidad: es monótona creciente, parte de cero cuando sólo hay una especie y es máxima cuando todas las especies se presentan en la misma proporción. En estos primeros trabajos muestra con datos de plancton de la Ría de Vigo que existe una excelente correlación positiva entre la 'entropía por célula' calculado mediante la expresión de Brillouin y el índice de diversidad específica  $D_M = (S-1)/\log_e N$  (el llamado posteriormente índice de Margalef, p.e. Magurran, 1988). Para el análisis de la 'heterogeneidad espacial' o de la 'discontinuidad temporal' propone el uso de gradientes o derivadas temporales de la diversidad, y propone algunas formas sugerentes de representación gráfica de dichos gradientes (Margalef, 1957, 1967).

Volviendo al principio, la distribución de individuos en especies ha sido de siempre un tema recurrente en ecología, y la única ley aplicable en general es la que reconoce que 'hay muchos individuos de pocas especies y muchas especies con muy pocos individuos', similar a aquella que establece que 'hay muchos individuos pequeños y muy pocos individuos grandes', que conjuntamente vienen a combinarse para dejar establecido que 'hay más especies de organismos pequeños que de organismos grandes' (ver por ejemplo Iglesias, 1988). La cuantificación de la primera de esas 'leyes' tiene relación con la diversidad específica y ha llevado de cabeza a muchos investigadores (Fisher, Preston, MacArthur, Mandelbrot, Hubbell). Pueyo (2003) retomó el tema en su tesis doctoral. La distribución potencial,

$$S(n) = \alpha n^{-\beta}$$

donde  $S(n)$  es el número de especies con  $n$  individuos, y  $\alpha$  y  $\beta$  son parámetros, se ajusta bastante bien en la mayoría de conjuntos de datos disponibles, aunque hay otras distribuciones que en ocasiones se ajustan mejor. A partir de esa distribución potencial, Pueyo desarrolló un modelo general. Si se supone que todas las especies son afectadas aproximadamente de igual modo por las condiciones ambientales, situación que vendría a ser una referencia nula frente a la realidad en la que los organismos tienen distintos tamaños y distintas funciones, entonces  $\beta = 1$ . Si añadimos un límite al número total de individuos (algo que es en cierto modo razonable si imaginamos que por lo menos la biomasa total está acotada por el flujo disponible de energía), en la función potencial aparece un término exponencial y la distribución resultante es la de las series logarítmicas de Fisher (1943) que ha sido tan profusamente usada o citada

$$S(n) = \alpha e^{-\phi n} n^{-1}$$

De hecho hay que esperar desviaciones respecto a la potencial acotada por muchas razones, no sólo por que las fluctuaciones afecten de modo distinto a las distintas especies, sino también por que hay interacciones entre especies, con el medio, y otros fenómenos varios, incluidos los históricos. Al incluir dichas desviaciones agregadas y de modo genérico mediante una función, y desarrollando la misma mediante series de Taylor, según los grados de desviación respecto a la potencial, se ve que aparece la distribución lognormal (Preston, 1948), que ha sido también muy usada en ecología para ajustar distribuciones de individuos en especies. Pueyo (2003) ofrece en el mismo trabajo una guía práctica para ajustar la expresión general de distribución y analiza mediante ese método una serie de datos muy extenso de diatomeas y dinoflagelados del Caribe y del Mediterráneo (Margalef, 1994; Pueyo, 2005), que ayudan mucho a comprender el sentido ecológico de los parámetros y su valor (y limitaciones) para comparar distribuciones de especies en sistemas reales o teóricos.

## Información, entropía y organización

En el trabajo de la Real Academia (Margalef, 1957) se observa muy claramente las dudas del autor para escoger entre las



palabras información y entropía, lo cual crea cierta confusión en algunos momentos. En un pasaje escribe que *'la información medida en bits se puede transformar en entropía multiplicando por  $0,96 \times 10^{-16}$ . En los sistemas físicos la información representa un elemento del que puede prescindirse, pero no en los organismos...'*, pero un poco más adelante explicita sus dudas sobre la equivalencia entre entropía e información. En otro lugar escribe: *'La información en sentido de mensaje, equivalente por tanto a diversidad, ha de disminuir a medida que adquieren mayor importancia las correlaciones orgánicas entre unos y otros componentes de la comunidad'*. Margalef explica que las correlaciones internas implican menos incertidumbre y menos espacio para el azar, pero duda de que la diversidad recoja esta información 'estructural'. De hecho, esta idea es la que le llevó a mantener siempre un interés especial por hallar una expresión que relacionara diversidad y conectancia, ya que parecía que a partir de una cierta complejidad, la primera sólo podría crecer a expensas de una pérdida de la segunda, cuestión obligada por la funcionalidad del sistema. Algunos años más tarde, gracias a dos excelentes discípulas suyas (Cèlia Marrasé y Emilia Gutiérrez) pudo explorar la relación entre diversidad y conectividad (Margalef y Gutiérrez, 1983). Así pues Margalef se da cuenta de como las relaciones estructurales y funcionales que se establecen entre los elementos del sistema se relacionan con la diversidad, y dado que él tiene siempre presente el símil de las lenguas, su estructura y evolución, no sorprende demasiado que en el trabajo de 1957 cite (indirectamente a través de Brillouin) los trabajos de Mandelbrot sobre la distribución estadística de los elementos de un lenguaje (ley de Zipf). Comenta la importancia del esfuerzo que es necesario realizar para obtener información, como aspecto fundamental de la dinámica subyacente a la distribución estadística<sup>2</sup>. Lo cierto es que el problema de la forma de las redes de interacciones en los sistemas, su construcción, propiedades y selección (p.e. Montoya et al., 2001), como tantos otros temas de cierta complejidad, no se pudieron abordar en detalle y en el ámbito práctico hasta poder disponer de grandes bancos de datos informatizados y accesibles mediante ordenadores con la capacidad y facilidad de cálculo de los actuales.

## Información y sucesión

En el fondo, el tema clave del artículo de 1957 es sin duda la sucesión: desarrollo temporal que se expresa en el espacio, un proceso de acreción de información, repetido aquí y allí, hasta la saciedad, que es la cuna de la evolución. A menor escala temporal, la sucesión y la distribución espacial de las comunidades, están indisolublemente conectadas.

En el ámbito internacional, fue seguramente a partir de su ponencia presentada en el congreso de la ASLO de 1960 (Margalef, 1961), y de su artículo sobre algunos conceptos unificadores en ecología (Margalef, 1963) que la palabra *información* con relación a la diversidad ecológica, pero también con relación a los conceptos de sucesión, estructura y organización ecológicos, se asoció por siempre más al nombre de Margalef. En dicho trabajo señala que el estudio de las comunidades naturales se ha hecho en dos vías separadas: una que considera los flujos de materia y energía (*'verdadera dinámica'*), la otra, más tradicional, analiza las comunidades como complejos de individuos de distintas especies con requerimientos ecológicos definidos, y trata los cambios en las poblaciones más como una *'cinemática de poblaciones'*. Margalef introduce en este artículo la necesidad de hallar una formulación sintética que combine masa, energía y estructura, y que incluya una cuantificación para esta última y para su transmisión a lo largo del tiempo. Habla también del efecto de las fluctuaciones y de la turbulencia como ruido, indicando a su vez que para que el sistema acumule historia e incremente su madurez (sucesión), el nivel de ruido debe permanecer bajo.

No hay que olvidar que en esos años de los 50 y 60, Margalef continuaba produciendo a un ritmo frenético trabajos más naturalistas, fundamentalmente sobre plancton, mientras sus reflexiones teóricas sobre la información y la sucesión estaban inmersas en la hidrodinámica y en el papel de la energía externa en el funcionamiento de los ecosistemas. Esa etapa culmina con la publicación de un pequeño gran libro *'Perspectivas de la teoría ecológica'* (Margalef, 1968), donde presenta, con un lenguaje claro y simple (hasta donde podía serlo), un resumen bien digerido de todas sus preocupaciones e intuiciones de la época.

## Información y termodinámica

El concepto de información se halla íntimamente asociado al de termodinámica ya que para Margalef en ecología no se puede hacer ninguna predicción que no se base en ella (Margalef, 1991b). Por otro lado, Margalef era consciente de la relación inevitable que tenía que haber entre cualquier medida de información, de flujo de información, o de estructura, y la red de interacciones entre los elementos del ecosistema (por ejemplo, pág. 395, en Margalef 1967). De hecho, su concepto de ecosistema como nivel de organización, compuesto de elementos complejos, conectados de forma no permanente, formando una red de interacciones flexible y adaptable, justamente encuentra en el concepto de información su mejor herramienta de expresión. Solía afirmar que, superpuesta a la red de intercambio de materia y energía, había que



considerar que existía una red de intercambio de información entre los elementos del ecosistema, aunque no totalmente coincidente con la anterior (Margalef, 1974). Por un lado, el comportamiento global de los sistemas, que parecían mostrar ciertas tendencias cuando eran descritos mediante variables holísticas (macroscópicas y sobre el conjunto), del estilo de la tabla de Odum (1969), así como la imposibilidad de que la vida se saltara a la torera las 'leyes de la física', le llevaban a entender que posiblemente habría que buscar leyes fenomenológicas macroscópicas, en el mejor estilo de la termodinámica, para explicar el modo de comportarse globalmente la naturaleza. Por otro lado, los individuos y las poblaciones, con naturaleza discreta, sus interacciones variables y sus relaciones con el medio, daban a entender que cada ecosistema tenía que mostrar una trayectoria histórica única entre una infinidad de posibles trayectorias. En este sentido, solamente se podría predecir aquello que la termodinámica pudiese predecir<sup>3</sup>.

Margalef fomentó entre sus discípulos el interés por la termodinámica de los procesos irreversibles alejados del equilibrio, pero en la práctica se mantuvo en gran medida en una posición anclada en la 'termodinámica lineal'. Dicho con otras palabras, su concepción de ecosistema, era ese 'nivel de organización en el que se da el procesado armonioso y no caótico<sup>4</sup> de materia y energía', en el que no se podían presentar fluctuaciones 'catastróficas' de origen interno. Concebía una naturaleza con tendencia a la parsimonia y constructiva, que funcionaba a base de 'coces', es decir, estaba sometida a un régimen de perturbaciones de origen exterior que marcaban *reinicios* de los procesos de sucesión (y de evolución asociada) y que eran el paisaje dinámico que podía ser en parte internalizado por los organismos. La energía o importancia de las perturbaciones externas tenían, una distribución potencial en relación con su frecuencia (mayor frecuencia, menor energía) y marcaban la asimetría de las oscilaciones dinámicas del ecosistema (destrucción rápida y construcción lenta).

Margalef estuvo siempre pendiente de posibles expresiones sencillas y sintéticas, 'holistas', que pudieran ser relevantes en ecología, y en particular, que pudieran expresar propiedades que se optimizaran a lo largo del desarrollo temporal de la sucesión y de la dinámica de los ecosistemas. El teorema de Prigogine sobre la minimización de la producción de entropía de sistemas fuera del equilibrio (de hecho sólo aplicable formalmente a la teoría lineal de la termodinámica fuera del equilibrio) sintonizaba bien con su visión formal del funcionamiento del ecosistema. Además, Prigogine había conjeturado sobre la posibilidad de que se cumpliera también en sistemas muy alejados del equilibrio, y en particular en los sistemas biológicos. La función o proceso clave que se optimizaba según Margalef era la '*conversión (o aprovechamiento) de la energía disipada (o producción de entropía) en información (o estructura)*'. En forma simple, el cociente producción /biomasa o el flujo de energía por unidad de biomasa mantenida, disminuye a lo largo de la sucesión. En este contexto, Margalef habla de procesos de auto-organización (acreción lenta de información, complejidad, estructura y por lo tanto, de organización). Matsuno (1978) llegó a bautizar el proceso como el 'principio de Margalef sobre los ecosistemas'.

Una de las obsesiones de Margalef era introducir su concepto de información en una formulación termodinámica. En uno de sus libros (Margalef, 1980) propone ('como simple sugerencia') una expresión termodinámica que incorpora de manera sencilla una medida o variable ( $I$ ) que representa la 'información':

$$\Delta G = \Delta H - T/I \Delta S$$

donde ( $G$ ) es la energía libre, ( $H$ ) la entalpía y ( $S$ ) la entropía. Propone también un término similar para la velocidad de las reacciones:

$$V e^{-(k/I/T)}$$

donde  $k$  sería una 'constante adecuada para ajustar las dimensiones de la ecuación'. Evidentemente, Margalef no proponía que se tomaran esas expresiones en sentido literal, sino que las usaba como imagen del tipo de cosa que él buscaba. La información ( $I$ ) en esas ecuaciones, medida de forma conveniente, representaría un término de eficiencia en el procesado de la energía y actuaría en el balance en sentido inverso a la temperatura, por lo que una mayor información vendría a representar una especie de disminución virtual de la temperatura a la que se produce la entropía o se consume la energía libre. Argumenta que los sistemas más informados, son más eficientes en el uso de la energía y en su transformación en nueva información o estructura. Menciona el concepto de ecotemperatura o temperatura talándica de Kerner (1957) como un concepto más próximo al de información, con el que estaría inversamente relacionado, que al de entropía física. Probablemente una expresión de este tipo fuera útil en algún momento, en entornos de ingeniería o economía, evaluando y



calibrando convenientemente la  $I$ , dándole explícitamente ese sentido de coeficiente de eficiencia.

En ese concepto de información, o de estructura acumulada a lo largo de la sucesión, Margalef incluye todas aquellas formas producto de la experiencia evolutiva, y que ocurren en el entorno del ecosistema. Así, si por un lado evoca a menudo la selección natural, también reclama atención por el aspecto Lamarckista de algunos resultados del funcionamiento de la naturaleza en el seno de un sistema complejo. Se trata en definitiva que la práctica de una 'cultura' (uso prolongado y mantenimiento de una información con valor adaptativo que es de algún modo volátil y que el resto del sistema articula), es a su vez un factor de selección que a la larga puede expresarse sin duda en el genoma.

En los últimos años, Margalef insistió mucho en una expresión matemática debida a Volterra (1937), de la que estaba prendado ('so beautiful an expression as', Margalef, 1991). Se trata de la 'acción vital':

$$A = \int (\sum \beta_i N_i \log N_i) dt$$

donde  $N_i$  = número de individuos de la especie  $i$ ;

$\beta_i$  = masa media individual de la especie  $i$ ;

A esta forma se llega a través de una serie de consideraciones que representan grandes simplificaciones, pero precisamente por ello tiene en todo caso el valor de modelo neutro o nulo (en realidad, un modelo extremo de referencia). Supongo que a Margalef le encantó ver el principio de mínima acción formulado mediante una expresión que de manera implícita (o explícita, Margalef, 1997) incluye un término informacional o de entropía, aunque creo recordar que de las muchas veces que hace aparecer esa expresión matemática en sus publicaciones, nunca explica qué es (o puede ser) el coeficiente  $\beta_i$ . Supongo que consideraba que era algo superfluo, ya que se podía modificar adecuadamente. Siempre recordaré aquel día que entró en mi despacho, a la vuelta de un viaje a Italia, exultante, con una fotocopia en la mano, diciendo algo así como: 'Esto tenéis que estudiarlo. Me parece que vale la pena....'. Hizo algunas fotocopias del trabajo de Volterra y las repartió entre unos cuantos. He intentado algunas veces 'hacer los deberes', pero confieso que 'no me salen'.

$\log N_i$  viene a ser la entropía aportada por la especie  $i$ . Digamos que sabiendo que la especie  $i$  está en la suma, puede considerarse que el grado de incertidumbre que lleva asociada reside en el número de individuos compatibles con ese conocimiento (el logaritmo). El término  $\beta_i \times N_i$  es la biomasa de la especie  $i$ , que en último término puede transformarse en energía. Si así fuere, las unidades de energía multiplicada por el tiempo corresponderían perfectamente a la acción tal como se entiende en dinámica.

Esa expresión es sugerente, y probablemente se podría explorar y actualizar. Se podría incluso derivar una expresión de acción vital que realmente reflejara la idea margalefiana de la transformación de la energía disipada en información, y se podría añadir incluso la componente cultural y tecnológica que en los sistemas actuales, inevitablemente muy humanizados, no puede obviarse.

. Habla luego de memoria y de recuperación de información, cuando ésta interviene modificando ulteriores procesos materiales y energéticos. Esta última concepción de información, su relación con la memoria, con la semántica y su importancia en la historicidad de los sistemas ecológicos, me parece fundamental para conocer el pensamiento científico de Margalef.

El concepto de información como 'soporte al que se le ha dado una forma', es decir 'informado', está necesariamente relacionado con el de memoria. Para Margalef las memorias tienen que buscarse en superficies o espacios de dimensión inferior a la dimensión del sistema. La forma se da a través de un proceso material y energético, que deja una señal en una dimensión inferior a aquella en la que se produce. Las fronteras son candidatas a ser memoria, máxime cuando los intercambios entre sistemas o subsistemas se hacen a través de sus límites. Si estamos en dimensión 3, hay que buscar la información almacenada en una dimensión inferior, probablemente una superficie, que puede también tener una dimensión 'fractal'.

En el caso de pensar en los portadores de información, está claro que un depredador convencional, en general tendrá mayor información que su presa y en cada interacción estará en disposición de 'aprender' más. Un aspecto importante de esa



relación reside en el hecho de que en un buen número de las interacciones la presa muere y no tiene oportunidad de aprender, a la vez que se borra todo lo aprendido, cuestión que es importante especialmente en aquellos casos en los que hubiera una transmisión de información horizontal, entre individuos de la población de presas. El aumento de tamaño de los organismos y de la longitud de vida da mayores oportunidades para explorar, aprender y memorizar. Los organismos de un mismo sistema integran de forma diferente el espacio y el tiempo (Margalef, 1979). Ello tiene que ver con el cambio de escala como estrategia que interfiere en los flujos de información, algo que estaba presente en el pensamiento de Margalef.

Esa visión de información como estructura que se acumula, de memoria que puede almacenar información, de información nueva que puede solaparse (o machacar) a la antigua, o de información que puede disiparse, tiene su aplicación a cualquier nivel al que se observe o analice la naturaleza. La superficie del mar es una memoria por la que hablan las olas, pero lo es igualmente el genoma de un organismo, o lo son todos los organismos de un ecosistema o de una región extensa que comprenda muchos ecosistemas. La diversidad, medida a cualquier nivel, es reflejo de esa información acumulada y almacenada. Margalef usa igualmente el símil de la lengua, de los estilos literarios y de los diccionarios, para hablar y distinguir la diversidad ecológica, de la biodiversidad (Margalef, 1997).

Un aspecto importante de la información es la semántica, que aún estando permanentemente implícita e incluso explícita en algunos casos en los textos de Margalef, éste no explota demasiado. Está claro que cualquier objeto en sí es información acumulada (estructura, composición química,...). En el sistema en el que se produce el objeto, éste tiene un significado desde el punto de vista del 'informador' (artesano), pero puede tener tantos significados como sistemas interactúen con él. Es decir, el significado o información extraída, medida por el efecto o modificación de 'ulteriores' procesos de materia y energía, depende del sistema responsable o propietario de esos procesos materiales y energéticos.

En sus memorias inéditas citadas al principio, Margalef transcribe 'unas notas de campo y playa del año 1988'. *'El universo se puede pensar como una máquina de Turing que hace máquinas de Turing (organismos) que hacen máquinas de Turing (imaginaciones).'* *'Ni la evolución ni la imaginación tienen más límites que los del espacio y el tiempo disponibles y especialmente el de la energía disipable, de entropía - potencial al principio - que se podrá convertir en información'.*

Hablar de máquinas de Turing viene a ser como hablar de ordenadores elementales o de autómatas. Recordemos que un autómata es por ejemplo, un sistema:

$$A = (U, Y, \Omega, \tau, \delta)$$

- $U$  e  $Y$  son alfabetos para la entrada y la salida respectivamente
- $\Omega$  es el conjunto de los posibles estados internos
- $\tau: \Omega \times U \rightarrow \Omega$  es la aplicación hacia el estado siguiente en función de la entrada y del estado actual
- $\delta: \Omega \times U \rightarrow Y$  es la aplicación para la salida en función del estado actual y la entrada

Si desarrollamos un poco las ideas de Margalef, usando, eso sí, un léxico algo diferente, podemos decir que la estructura o información de la que él habla es *memoria* y *máquina* a la vez. Lo primero en términos genéricos, como sinónimo de objeto, que tiene muchas lecturas distintas; lo segundo, como sistema capaz de comportamiento complejo, que incluye adquirir información, por lo tanto la comunicación y el procesado de materia y energía. La información que se recupera de un objeto, depende del sistema que la recupera, no del sistema que produjo el objeto. Este punto es crucial para comprender, aunque no necesariamente para solucionar, algunos de los problemas que plantean los sistemas complejos, dentro y fuera de la ecología, y para darse cuenta de las dificultades que hay para compaginar y aclarar la equivalencia o las diferencias entre los conceptos de entropía e información. Un sistema extenso y complejo puede poseer más registros: mayor número de configuraciones, de objetos, y en particular, puede mantener objetos y 'memorias', para los cuales ya hayan desaparecido los sistemas poseedores de los códigos a través de los cuales se seleccionaron. Margalef hacía notar en su manual de 1974, que la convergencia de coloraciones aposemáticas o crípticas en grupos de organismos evolutivamente muy separados (artrópodos y vertebrados por ejemplo) se debía simplemente a los ojos de los vertebrados depredadores. Si desaparecieran los ojos de los depredadores en un sistema determinado, durante un tiempo, que podría ser evolutivamente largo, se mantendrían unos mensajes escritos para unos lectores inexistentes. Todo lo último no impide que aparezcan nuevos usos o lecturas para objetos o memorias existentes, se hayan perdido o no los sistemas cuyos códigos indirectamente les dieron forma. Margalef, hablando en alguna conferencia de temas similares, y para alertar de la tendencia que ciertos biólogos tienen de justificar formas o características de los organismos ('informaciones') por la función que en ese momento parecen tener en la dinámica ecológica, mostraba que era claro que la corbata que llevaba puesta había sido inventada para una única e importante función: la de sostener mediante una pinza el pequeño micrófono a través del cual hablaba.

El problema de conciliar los mecanismos materiales y las operaciones semióticas de información, símbolos y códigos, en un modelo satisfactorio para los procesos biológicos es una cuestión central en ecología, pero su mayor desarrollo lo



encontramos actualmente en el campo de la biología molecular, química de macromoléculas, el origen de la vida, la evolución y la genética. Debido a la generalidad de esas cuestiones puede decirse que trabajar hoy en día en biología molecular o química de macromoléculas, con la mirada puesta en temas de origen de la vida o evolución, es en el fondo una forma más de trabajar (experimentalmente) en ecología (teórica).

### Formalismos y conjeturas margalefianas

Margalef tenía una buena formación matemática, y como naturalista y científico, era un buen descriptor y cuantificador de la naturaleza, pero además poseía una gran intuición matemática. No es de extrañar pues que junto con González Bernáldez introdujera los análisis multivariantes en ecología o que inventara índices de diversidad. De todos modos, podríamos decir que Margalef creía más en la física que en las matemáticas, y más en el lenguaje natural que en el formal ('palabras desprovistas de carne y hueso'), aunque tenía una tendencia irrefrenable a traducir sus pensamientos a expresiones formales intencionadamente simples con la idea clara de que los modelos fundamentales no pueden contener muchos parámetros. Siempre decía que para que una expresión matemática tuviera alguna oportunidad de éxito en su aplicación a la ecología o a la biología, debería '*haber pasado por el filtro de la física*', y debería '*tener una longitud inferior a los diez centímetros*'. Así, aunque su ecología teórica es mayormente verbal e intuitiva, no faltan las expresiones formales, ya que la matemática le servía para ofrecer un mensaje en una forma más cercana a la que usan habitualmente los posibles lectores más matemáticos, o para ser más preciso o menos ambiguo en la exposición (p.e. Margalef, 1969). Esas expresiones matemáticas eran raramente desarrolladas por el autor, por lo que tendrán que ser sus últimos discípulos, y sobretodo los discípulos de esos últimos, los que en todo caso deberán aportar versiones 'correctas' de sus intuiciones, que sólo esbozó formalmente, y que en cierta manera aún son conjeturas.

Margalef usó con profusión en sus discursos 'más matematizados' las expresiones de la dinámica de poblaciones como sistemas de ecuaciones diferenciales no lineales en el estilo clásico de Lotka-Volterra, aunque sólo fuera para decir que los coeficientes no tenían que ser constantes y que los exponentes enteros podían substituirse por otros fraccionarios. Los usaba también para poner en evidencia aspectos de su aplicación a los sistemas acuáticos, donde, con el espacio, había que considerar términos de advección, de difusión y de sedimentación. De este modo, supo comunicar a sus alumnos y discípulos las principales deficiencias que a su entender tenían las aproximaciones teóricas y modelos 'ecológicos' al uso, como los de Lotka-Volterra. Sobre éstos decía que eran ideales justamente para sacar provecho de las críticas que se les podía hacer, a saber: 1) ausencia de cuantificación o discontinuidad, 2) ignorancia del espacio, 3) olvido de la termodinámica y 4) adopción de parámetros de valor constante. La insatisfacción que le producían los modelos de tipo Lotka-Volterra le llevaron a escribir (Margalef, 1991b, página 226): '*¡Qué lástima que , en su día, no se pudiera combinar las aproximaciones de Smoluchowski y de Volterra y nos hayamos tenido que tragar más de medio siglo de Lotka y Volterra!*' .

Oí por primera vez el nombre de Smoluchowski en un seminario de los que hacíamos cada semana en el departamento, en el que Margalef nos anunció que había encontrado un precedente a una idea que ya había presentado alguna vez, la del modelo de producción como combinación de la turbulencia (disipación de energía externa) y la covarianza de los reactantes (organismos, nutrientes, luz). En el libro de 1980, ' La biosfera entre la termodinámica y el juego', donde desarrolla dicho modelo y presenta también variaciones del 'mandala del plancton', no aparece la referencia de Smoluchowski (1918) porque aún no la conocía. Creo que para él, encontrar una referencia tan 'vieja' que se pareciera en algo a lo que a él mismo se le había ocurrido, le producía una gran satisfacción, pero no creo que nadie del departamento haya leído dicho artículo. El modelo inicial de Margalef es el siguiente:

$$P = A \times C$$

donde P es la producción, A es la energía externa (turbulencia) y C es la covarianza de los reactantes (organismos, nutrientes y luz). La ecuación principal se puede derivar respecto al tiempo o al espacio y los términos que se obtienen son ecológicamente de gran significación (Margalef, 1978, 1980, 1985; Legendre, 1981). La dificultad principal con éste y otros modelos de Margalef es hallar la forma o versión adecuada para poder realizar contrastes con datos experimentales. Es por ello que al final, el modelo de la covarianza, al igual que muchas expresiones de Margalef, tienen más interés probablemente por lo didáctico que por su valor práctico (de momento), aunque vale la pena tenerlos en cuenta.

### Margalef en la era del caos

Margalef complementó su tarea docente formal e informal ejercida a través de cursos, conferencias y libros de texto, con la promoción de seminarios y reuniones con colegas y alumnos, como fueron las llamadas 'sesiones de magia' (Flos, 1984) y las sesiones del Instituto de Humanidades de Barcelona (Margalef, 1990). Muchos tuvieron a través de ellas los primeros (o únicos) contactos con temas tan interesantes como las estructuras disipativas de los procesos termodinámicos de sistemas alejados del equilibrio, las catástrofes de René Thom, los fractales de Mandelbrot, los problemas de la economía ecológica o ciertas novedades en el campo de las matemáticas, la informática o la lógica formal. A través de esos seminarios Margalef



comunicaba esa fascinación suya por la novedad y verdadera creatividad científica. Eran los años 70 y 80. El departamento de la universidad creció, y crecieron todos los grupos de investigación de los alrededores, como los del Instituto de Ciencias del Mar. La Societat Catalana de Biologia o la Institució Catalana de Historia Natural, dos activísimas organizaciones que eran lugar de encuentro y discusión científica de gran transversalidad, multiplicaron por 10 o más sus actividades, las cuales se especializaron. La fiebre de la productividad científica invadió los ambientes de becarios y profesores infectados con el virus de la gloria (Alemany, 1994). En resumen, al acercarse el cambio de siglo, los seminarios del departamento fueron perdiendo su magia, y ahora son más normales y bastante menos divertidos.

Margalef tuvo sus reservas y fue crítico durante bastante tiempo, con la aplicabilidad a la ecología de ciertos conceptos que aún viniendo de lejos, se pusieron de moda a partir de los años 80, como son el caos determinista y la criticalidad autorganizada (Bak, et al. 1988). A pesar de ello, Margalef llegó a flirtear con la palabra caos (Margalef, 1986b). Por ello le pedí una contribución para un libro colectivo sobre orden y caos en ecología (Margalef, 1995), ya que hubo en cierto momento bastantes escépticos entre los ecólogos más naturalistas a la idea de que las dinámicas de las poblaciones pudieran ser de tipo caótico. Eso se disipó pronto, y el concepto de caos matemático no creo que deba repeler a ningún biólogo en la actualidad, ya que se ha detectado en multitud de fenómenos biológicos y se ha visto claramente que no es incompatible con el aparente orden de la naturaleza (Flos y Gutiérrez, 1995), más bien al contrario, ya que entre otras cosas, los atractores extraños son más robustos frente al ruido que los atractores puntuales o periódicos (Schaffer y Kot, 1986). Para convencer a los más reacios, se les explica el ejemplo de la dinámica caótica del ritmo cardíaco, que se da en personas sanas, en contraposición al ritmo periódico regular, de los enfermos del corazón (ver p.e. referencias en Bascompte, 1995). De todos modos, me temo que muy pocos de los recién licenciados en biología saben hoy en día lo que es el caos determinista, o lo que es la criticalidad autorganizada.

Margalef de todos modos llegó a compartir los avances que se obtenían en relación al caos en ecología y en biología en general, a las dinámicas ecológicas extendidas en el espacio, y a la criticalidad autorganizada. Respecto a esta última, si al principio decía que simplemente se había dado nombre y forma a algo que ya era conocido, me consta que más tarde disfrutó con el libro de Bak (1996). Pudo por ejemplo, ver cómo su concepto del 'barroco de la naturaleza' se mezclaba con expresiones como 'información en el borde del caos', o como unos mecanismos similares actuaban en escalas ecológicas y evolutivas (Solé et al., 1996). En terminología más moderna y coloquial, podríamos volver a definir algunos de sus conceptos, como el de sucesión por ejemplo, y podríamos decir que la sucesión es un proceso que refleja la capacidad del sistema de montarse una historia, que solamente puede funcionar y perdurar si es capaz, el conjunto, de mostrar un comportamiento cooperativo que compagine el inevitable flujo de energía endosomática, necesaria para la supervivencia de los elementos, individualmente, con la tolerancia de un flujo de perturbaciones externas. La naturaleza, en palabras de Margalef, 'saca siempre provecho de lo inevitable'. Sin duda, la adaptabilidad de especies individuales pasa por su éxito en la colaboración de la construcción y mantenimiento de un sistema dentro del cual se maximiza seguramente el flujo interno de información, para lo cual hace falta: 1) Vivir lo suficiente como para tener posibilidad de almacenar cierta información (aprender y tener memoria); 2) Tener un componente aleatorio en el comportamiento (interno o provocado por factores externos) que permita explorar (innovación); 3) Comunicar, transmitir y recibir información (mediada por materia y energía) con los demás elementos del sistema. Hay que explorar más el comportamiento y propiedades de las redes de autómatas, o redes neuronales (fijas o fluidas), extendidos en el espacio para aprender más sobre los ecosistemas y la naturaleza entera. Mientras se hace, no hay que olvidar que quizás Margalef tuviera razón, y sólo se puede predecir mediante la termodinámica; aunque será 'otra' termodinámica, seguro.

Creo que los historiadores de la ecología deben poner una atención especial a las décadas de los 70 y 80, ya que en ellas se gestaron, primero de forma inconexa, luego con claras sinergias, muchos de los conceptos que a finales del siglo 20 y principios del presente, demostraron su valor y eficacia, práctica e intelectual, en el desatascado real de los límites de la ecología teórica, pero también de muchos otros temas. En pocas palabras, se trata de la gestación y posterior emergencia de la ciencia de la complejidad. En un principio, desde Newton, podríamos decir que la ciencia y en particular la física había mostrado su capacidad de resolver sistemas sencillos organizados; más tarde, con la termodinámica, resolvió con éxito problemas propios de sistemas complejos desorganizados (bien mezclados); actualmente, la ciencia empieza a enfrentarse con cierto éxito a una realidad compleja y organizada. Es claro que tanto las herramientas como la posición mental de los científicos debe ser distinta a las que fueron necesarias en las etapas anteriores. Margalef no entró a nivell práctico en la carrera de la ciencia de la complejidad, aunque con sus estudios sobre el plancton, y en general de ecología, con sus reflexiones teóricas y trabajo pedagógico, contribuyó mucho a describir el tipo de fenomenología que una tal ciencia debería poder explicar, así como las restricciones que cualquier modelo creíble debería admitir. Podríamos decir que Margalef no pudo subirse al tren de la ciencia de la complejidad, pero estuvo en la estación y despidió a los viajeros, llenándolos de regalos y también de encargos.

## Notas

1. Para los lectores más jóvenes quizás conviene situarlos en la época y comentar por ejemplo que tanto en la publicación de 1956 citada, como en el libro *Ecología Marina* de 1967, Margalef da la referencia de unas tablas de los logaritmos de los factoriales para números hasta 1000 y añade una expresión sencilla para calcularlos en general de forma aproximada.

Recuérdese que las máquinas de calcular de bolsillo con funciones científicas o técnicas nos llegaron a mediados de los años 70.

2. Un discípulo suyo (Solé) publicó recientemente un artículo sobre cómo la ley del mínimo esfuerzo estructura las características estadísticas de las lenguas (Ferrer y Solé, 2003).

3. Para conocer la posición filosófica (metacientífica) de Margalef en relación a conceptos como determinismo, indeterminismo, azar, etc., véase su conferencia y el coloquio 'Proceso al azar' de Figueras de 1985 (Margalef, 1986).

4. Lo de caótico no tenía el sentido matemático de años más tarde, de cuando por ejemplo escribió el artículo 'Reset successions and suspected chaos...' (Margalef, 1986b).

5. En los evangelios se refiere a un pasaje en el que, refiriéndose a la fe, Jesús dice que 'al que tiene se le dará, y al que no tiene, aún lo poco que parece tener se le quitará'. En su libro 'La biosfera entre la termodinámica y el juego', Margalef indica que sería apropiado referirse al 'principio de San Mateo', por cuanto en su evangelio cita el pasaje dos veces (13:12, 25:29), por una vez en el de San Marcos (4:25), pero además dice que 'por su oficio, debía entender más de cerca su significado', refiriéndose a que parece ser que San Mateo era escriba de los fariseos y sabía muy bien de donde salían y a donde iban los impuestos. Margalef está convencido de que el principio es 'extraordinariamente valioso tanto en ecología como en la teoría general de sistemas' (Margalef, 1980, pág. 28).

## Bibliografía

Alemany, M. 1994. *El virus de la glòria*. Editorial Rubes, Barcelona

Bak, P. 1996. *How nature works. The science of self-organized criticality*. Copernicus, New York.

Bak, P., C. Tang, y K. Wiesenfeld, 1988. Self-organized criticality. *Physical Review A*38:364-374.

Bascompte, J. 1995. Buscant l'ordre ocult dels sistemes biològics. (pp 1131-170). En: Flos, J. (ed.) 1995. *Ordre i caos en ecologia*. Publicacions Universitat de Barcelona.

Brillouin, L. 1951. Information and entropy. *J. Appl. Phys.*, 22:334-338.

Conrad, M. 1983. *Adaptability: the significance of variability from molecule to ecosystems*. Plenum Press, New York.

Ferrer, R. y R.V. Solé, 2003. The least effort and the origins of scaling in human language. *P.N.A.S.*, 100(3):788-791.

Fisher, R.A. 1943. A theoretical distribution of the apparent abundance of different species.(pp 54-57). En: R.A. Fisher, N. Corbet y C.B.. Williams (eds): The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, 12:48-58.

Flos, J. 1984. *Ecologia entre la magia y el tópic*. Ediciones Omega, Barcelona.

Flos, J. y A. Carbonell. 1991. Neritic zooplankton succession studied with statistical entropy measures: the role of space and the hierarchical matching of the environment. (pp 187-201). En: J.D. Ros y N. Prat, Homage to Ramon Margalef, or why is there such a pleasure in studying nature. *Oecologia Aquatica*, 10.

Flos, J. y E. Gutiérrez,1995. El caos, alguna cosa més que un nou argot? (pp185-236). En: Flos (edit.), *Ordre i caos en ecologia*. Publicacions Universitat de Barcelona.

Iglesias, R. 1988. *Diversidad taxonómica y ataxonómica en poblaciones de insectos: un ejemplo del ecosistema restinga*. Tesis doctoral, Universidad de Barcelona.

Kerner, E.H. 1957. A statistical mechanics of interacting biological species. *Bull. Math. Biophys.*, 19:121-146.

Legendre, L. 1981. Hydrodynamic control of marine phytoplankton production: the paradox of stability (pp. 191-207).En: J.C.J. Nihoul (ed.) *Ecohydrodynamics*. Elsevier Scientific Publishing Co., Amsterdam

Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London.



- Margalef, R. 1956. Información y diversidad específica en las comunidades de organismos. *Inv. Pesq.* 3: 99-106.
- Margalef, R. 1957. La teoría de la información en ecología. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*, XXXII (13). Barcelona.
- Margalef, R. 1958. *Temporal succession and spatial heterogeneity in natural phytoplankton*. Perspectives in marine Biology. Univ. California Press.
- Margalef, R. 1961 Communication of structure in planktonic populations. *Limnol. Oceanogr.*, 6:124-128.
- Margalef, R. 1963. On certain unifying concepts in ecology. *Am. Nat.*, 97:357-374.
- Margalef, R. 1968. *Perspectives in Ecological Theory*. Univ. of Chicago Press, Illinois (Trad. en editorial Blume, 1978, 110 pp).
- Margalef, R. 1969. Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence. En: *Diversity and stability in ecological systems*. Brookhaven symposia in Biology, 22: 25-37.
- Margalef, R. 1974. *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Margalef, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta*, 1:493-510.
- Margalef, R. 1979. The organization of space. *Oikos*, 33:152-159.
- Margalef, R. 1980. *La biosfera: entre la termodinámica y el juego*. Ediciones Omega, Barcelona (236 pp).
- Margalef, R. 1985. From hydrodynamic processes to structure (information) and from information to process. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 213:200-220.
- Margalef, R. 1986. Variaciones sobre el tema de la selección natural. Exploración, selección y decisión en sistemas complejos de baja energía. (pp. 121-140). En: J. Wagensberg (editor). *Proceso al azar*. Superinfimos 7. Tusquets editores.
- Margalef, R. 1986b 'Reset successions and suspected chaos in models of marine populations' *Int. Symp. Long term changes Mar. Fish Pop.*, Vigo:321-343.
- Margalef, R. 1990. Viure la terra: dels límits i de les regles del joc. En: Bertranpetit, J. y X. Bellés (edit.): *Poblacions, societats i entorn*. Institut d'Humanitats de Barcelona, Editorial Barcanova (pp. 21-56).
- Margalef, R. 1991. Individuation of structure in ecology. (pp. 325-334). En G. Lanzavecchia and R. Valvassori (eds). *Selected Symposia and Monographs U.Z.I.*, 5, Mucchi, Modena.
- Margalef, R. 1991b. *La teoría de los sistemas ecológicos*. Publicacions de la Universitat de Barcelona, Barcelona (290 pp).
- Margalef, R. 1995. Aplicacions del caos determinista en ecologia (pp 171-184) En: Flos, J. (ed.) 1995. *Ordre i caos en ecologia*. Publicacions Universitat de Barcelona.
- Margalef, R. 1997. *Our Biosphere*. Excellence in ecology nº 10. Publisher: Ecology Institute, Oldendorf/Luhe (176 pp).
- Margalef, R. y E. Gutiérrez, 1983. How to introduce connectance in the frame of an expression for diversity. *Am. Nat.*, 121 (5):601-607.
- Matsuno, K. 1978. Evolution of dissipative systems: a theoretical basis of Margalef's principle of ecosystem. *J. Theor. Biol.*, 70:23-31.
- [Montoya, J.M., R.V. Solé, y M.A. Rodríguez 2001. La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. \*Ecosistemas\*, 2:](#)
- Needham, A.E. 1959. The origination of life. *Quart. Rev. Biol.*, 34:189-318.



- Odum, H.T. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164:262-270.
- Preston, F.W. 1948. The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, 29:254-283.
- [Pueyo, S. 2003. Irreversibility and criticality in the biosphere. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona.](#)
- Pueyo, S. 2005. Diversity: between neutrality and structure. *Oikos* (submitted)
- Schaffer, W.M. y M. Kot, 1986. *Differential systems in ecology and epidemiology*. En: V.A. Holden (ed.) *Chaos*. Manchester University Press.
- Shannon, C.I., y W. Weaver, 1949. *The mathematical theory of communication*. Illini Books, University of Illinois Press, Urbana. (edición 1963).
- von Smoluchowski, M. 1918. Versuch einer mathematische Theorie der Koagulationskinetik kolloider Lösungen. *Zeitschr. f. Physik. Chemie*, 92:129-168.
- Solé, R., S. Manrubia, J. Bascompte, J. Delgado y B. Luque. 1996. Phase transitions and complex systems. *Complexity*, 1:13-26.
- Ulanovicz, R.E., 1986. *Growth and development: ecosystems phenomenology*. Springer-Verlag, New York.
- Volterra, V. 1937. XXIII- Principes de biologie mathématique (pag 414-447). *Acta Biotheoretica* (Leiden), Vol III, parte I.
- Wagensberg, J., J. Valls, y J. Bermúdez. 1988. Biological adaptation and the mathematical theory of information. *Bull. Math. Biol.*, 50:445-464.
- Wagensberg, J., A. García, y R.V. Solé. 1991. Energy flow-networks and the maximum entropy formalism (pp253-264). En: W.T. Grandy, Jr., and L.H. Schick (eds.), *Maximum entropy formalism and Bayesian methods*. Kluwer Acad. Publ.