

## Sobre Diversidad y Conectividad en Ecosistemas y en Artefactos que Funcionan

RAMON MARGALEF\*

Conocí a Jesús Elósegui hace más de treinta años y enseguida creció entre nosotros una amistad cordial, fundamentada en afinidades de tipo muy diverso, entre otras, la común afición a la contemplación y al estudio de la naturaleza. No menudearon, por desgracia, las ocasiones de tratarnos; pero quiero creer que siempre nos sentimos cercanos el uno al otro. En esta ocasión de honrar su memoria se me ocurre comentar un tema que me apasiona en estos momentos y que podría haber sido motivo de una buena conversación con Jesús. A medida que uno se hace mayor, uno se siente atraído por aspectos más abstractos y filosóficos, un poco lejos de la concreción del naturalista joven, pero esta evolución es ley de vida.

La diversidad es una expresión sencilla de cómo un conjunto se distribuye en subconjuntos. En la aplicación más general de este concepto a la ecología, se hace referencia a cómo los individuos de una comunidad se distribuyen en especies. De esta forma se pueden distinguir comunidades poco diversas, con una o pocas especies dominantes y comunidades más diversas, generalmente con mayor número de especies y siempre con las dominancias más compartidas, es decir, con las respectivas abundancias menos distintas unas de otras. Por supuesto, en toda organización que lo sea realmente, es decir, que funcione, que esté formada por elementos de distintas clases, el número de elementos en

cada clase no puede ser igual. Esta desigualdad que exige la función es lo que informa la diversidad, mucho más que el total de especies o clases de elementos que están presentes.

La diversidad se puede expresar cuantitativamente de diversas maneras. Una forma muy sencilla es por medio del número de especies que se reconocen en un conjunto de 100, 1.000 ó 10.000 individuos obtenidos al azar. Más general y científicamente más satisfactorio es un índice basado en la teoría de la información o de la comunicación, que expresa la diversidad en bits y la hace igual a  $-\sum_{i=1} p_i \log_2 p_i$ . En esta fórmula  $p_i$  es la representación de cada clase ( $\sum_{i=1} p_i = 1$ ) o la probabilidad de que un elemento pertenezca a la clase  $i$ .

Los ecólogos han considerado la diversidad como un descriptor aceptable de propiedades sintéticas de los ecosistemas y en el desarrollo sucesivo de este punto de vista, han relacionado la diversidad con otras características de los ecosistemas. Por ejemplo, se supone que la diversidad aumenta a medida que el desarrollo de un ecosistema avanza sin muchos contratiempos, es decir, con cierta lentitud y pudiendo absorber y neutralizar sin daño las incidencias originadas en un ambiente externo. En realidad más que aumentar la diversidad en muestras pequeñas, más o menos comparables, lo que varía es la forma del espectro de diversidad, que expresa cuál es la diversidad en función

\* Departamento de Ecología. Universidad de Barcelona.

del espacio de muestreo. Semejantes correspondencias condujeron a postular cierta correlación positiva entre diversidad y estabilidad, entendiendo ahora por estabilidad la conservación por un ecosistema de sus características generales, a la vez que atenúa sus fluctuaciones, con notable persistencia de su composición biótica. Se puede probar fácilmente que la actividad del hombre disminuye la diversidad de las comunidades naturales (la diversidad sólo aumentaría en los jardines botánicos y en los parques zoológicos), por explotación o por otros tipos de influencias que irremediablemente conducen a substituir individuos de especies raras por individuos de otras especies que ya eran más numerosas. Por supuesto que a este razonamiento se le puede dar la vuelta y decir que las condiciones que permiten una cierta estabilidad, permiten, por esto mismo, cierto aumento de la diversidad, o el mantenimiento de ésta en su límite superior que, en la naturaleza, rebasa poco los 5 bits, cualquiera que sea la comunidad o el segmento de comunidad que analicemos.

Con el advenimiento de la aproximación matemática al examen de muchos de los principios de la ecología, la relación indicada ha sido muy discutida. Esto es bueno, para llevar a la ecología formas de razonamiento más lógicas y precisas. Pero en este caso particular la pertinencia de las críticas es discutible. Desde el punto de vista matemático, la relación entre diversidad y estabilidad se ha encontrado insostenible. Pasamos por alto problemas que pueden resultar de la forma de entender la estabilidad, que no son esenciales para este debate. Una aproximación matemática sencilla, sin pasar por el filtro de la física ni tener en cuenta la historia de los sistemas, predice que un sistema más diverso es más complicado y que tiene más probabilidades de descomponerse, por lo que se debe considerar menos estable. Esto hace pensar en aquel aforismo, que a veces circula con el nombre de ley de Murphy, según el cual todo que puede fallar, falla. La réplica, desde un punto de mira que tiene más en cuenta la naturaleza física de los sistemas y la naturaleza histórica de los procesos de selección, es que una diversidad mayor indica un mayor número de esta-

dos posibles con las clases de elementos dadas y después de muchos ensayos. Los estados que persisten, han podido ser seleccionados de entre un número mayor de alternativas, por lo que hay más garantía de que haya acertado una situación particularmente persistente. En todo este razonamiento se considera común la tendencia al conservatismo. Es decir, la adaptación a las condiciones externas se manifiesta porque los organismos y las combinaciones de organismos tienen que cambiar menos para seguir las fluctuaciones externas.

Este tipo de problemas conduce a introducir la noción de conectividad. Decir que un sistema tiene mayor diversidad, significa que es posible establecer dentro de él un mayor número de tipos de relaciones posibles, pero no quiere decir que todas las posibles interacciones sean efectivas. Cualquier naturalista se da cuenta que la red real de relaciones entre los elementos de un ecosistema es sólo una parte de las relaciones pensables a priori. La selección natural y la segregación ecológica, aparte de posibilidades funcionales dependientes de la organización de las distintas especies, determinan aquella limitación, que siempre conserva cierta flexibilidad. A los matemáticos ecólogos les costó cierto tiempo introducir la noción de una conectividad parcial en sus expresiones, concluyendo, al hacerlo, que se podía ver de otra manera la correspondencia entre diversidad y estabilidad, en el sentido que la estabilidad era posible a condición de tener niveles medios de conectividad. La conectividad se podía medir como la relación entre el número de relaciones efectivas y el de relaciones posibles. La conectividad intermedia es un rasgo tan esencial en toda organización, como lo es el número desigual de elementos en las distintas clases. Da a las redes de interacciones un carácter jerárquico, que se aviene con el carácter anisotrópico de la entera red de relaciones en el ecosistema. La anisotropía consiste en que las relaciones tróficas no se pueden poner todas al mismo nivel. Tanto desde el punto de vista termodinámico, como del de aumento de información, la conexión entre planta y herbívoro, entre una presa y un depredador o entre un hospedador y su parásito, tienen

cualidades diferentes, que no permiten su confusión dentro de un modelo matemático general.

Todos estos extremos se debaten con mayor extensión en un capítulo entero de un libro que acabo de publicar: «La Biosfera. Entre la termodinámica y el juego». Barcelona, 1980. En los párrafos siguientes me referiré a algunas sugerencias nuevas que creo importantes para continuar el examen del problema, y que, de manera insospechada, pasan a través de ejemplos más bien alejados de la biología.

Las medidas de diversidad más usadas en biología representan la extensión o aplicación de conceptos desarrollados en relación con el estudio de la transmisión de símbolos y muy aplicables al lenguaje, en general. Las áreas en que confluyen distintas disciplinas científicas son muy seductoras. Recientemente me dí cuenta de la aplicabilidad del concepto de diversidad, en la misma forma en que se usa en ecología, el análisis de artefactos diversos, hechos de piezas elementales o componentes normalizados e intercambiables. Un ejemplo excelente son los modelos hechos con el juego de construcción «Meccano». Son pequeños aparatos que deben cumplir cierta función, y están contruidos con piezas intercambiables. Es posible calcular una diversidad para cada modelo, según las unidades que entran en él de las piezas de distintos tipos. Las piezas son fabricadas, pero son comparables a las especies en el sentido que están sometidas a un proceso de selección. Sólo las piezas de amplia utilización en un buen número de unidades son producidas en fábrica. Tal proceso de selección tiene otras analogías con la vida porque, por ejemplo, lleva a fabricar tiras con cierto número de agujeros, en lugar de componerlas todas a base de piezas con dos agujeros y tornillos, es decir, hay un paso a formas «pluricelulares» de organización. Los valores de diversidad de los distintos modelos son asombrosamente próximos a los que se encuentran en ecosistemas y, lo mismo que en éstos, dependen también o están relacionados con la capacidad de funcionar de dichos modelos. Como es natural, la «especie» más frecuente son los tornillos, que vendrían a representar quizá a las bacterias

tificó rápidamente. Entre los componentes de los sistemas electrónicos, los hay muy estrictamente normalizados, pero hay otros componentes de poco precio que se fabrican con gran profusión, y con valores muy diversos, por ejemplo, las resistencias. En lugar de hacerlas combinando varias piezas de cifras redondas,  $100 + 20 + 5 + 2$ , casi siempre se usan resistencias de valores más ajustados. Esto se justifica por la baratura y también porque los aparatos se ensamblan definitivamente y ya sirven siempre para lo en ecosistemas reales.

El siguiente paso consistió en examinar otro género de artefactos formados también de piezas elementales y con un funcionalismo definido: aparatos electrónicos de todo tipo, aparatos de medida, generadores de onda, aparatos de radio, etc. También en este caso se encontraron límites a los valores de diversidad, si bien, en general, la diversidad era algo más alta tanto en relación con los ecosistemas naturales, como con los modelos de Meccano. Examinada la situación, la causa de este exceso de diversidad se identifica. Otra cosa sería preparar cajas de componentes electrónicos para construir y desmontar distintos aparatos. Por otra parte, en cualquier comparación con procesos orgánicos, es evidente que las piezas que se fabrican con pocas repeticiones, como especies que apenas pueden vivir más que un ecosistema muy preciso, tienen pocas garantías de sobrevivir por la selección natural. El pequeño exceso de diversidad de los aparatos electrónicos resultó, por tanto, instructivo. Y se pregunta, ¿podríamos comparar estas piezas hechas a medida con el sistema de inmunidad de los organismos, que admite igualmente cierta flexibilidad individual?

Los aparatos electrónicos demostraron tener una virtud suplementaria, sumamente efectiva para sugerir formas de modelar la conectividad en la aproximación matemática al estudio de los ecosistemas. La conectividad de nuestros aparatos tiene un sentido muy concreto; el número de hilos de conexión entre unas y otras piezas, partido por el número máximo de conexiones que se podrían establecer. Es obvio que un aparato electrónico totalmente conectado, con el 100% de las conexiones posibles, no podría funcionar,

y tanto menos cuanto mayor fuera el número de sus piezas. Tenían razón los matemáticos al argüir que un sistema muy diverso no podía funcionar, no era estable, y tenía que degradarse inmediatamente. Pero olvidaban esta noción de conectividad. Por otra parte, la conectividad no nula, pero sí mínima, consistente, por ejemplo, en tener todos los componentes conectados linealmente en cadena, tampoco funcionaría (excepto en el caso de un aparato formado por dos elementos y alguno quizá con tres).

La comparación de este modelo con un modelo de ecosistema es instructiva no sólo por las semejanzas, mas también en lo que se refiere a las disparidades. En un ecosistema las conexiones características son entre especies, por encima de las que hay entre los individuos, los cuales, por otra parte, presentan sus propias peculiaridades. Por otra parte, las conexiones, en biología, tienen la propiedad de ser intermitentes o fluctuantes en intensidad. Esto hace que el modelo conceptual, a pesar de tener semejanzas de fondo, ha de acomodar expresiones diferentes como descriptoras del tipo real de rela-

ciones. La conectividad parcial se puede manifestar tanto en el tiempo, como entre los diferentes elementos. En otras palabras, el que las relaciones biológicas entre especies sean intermitentes es un factor de estabilidad. La condición de intermitencia sólo falla en algunas relaciones muy específicas, que caen bajo la rúbrica de parasitismo o simbiosis.

En su proyección práctica, estas consideraciones pueden ser útiles por cuanto destacan el interés de tablas en las que se especifiquen las relaciones posibles (depredador y presa, etc.) entre todas las especies que forman parte de un ecosistema, y el análisis estadístico de conjuntos de semejantes tablas. Su estudio comparado tiene, por supuesto, mucho interés en relación con temas ampliamente debatidos estos últimos años en ecología, como nichos, amplitud de los nichos y segregación y evolución en el marco de los ecosistemas. Artículos que tratan de ellos se han prodigado especialmente en las páginas del «American Naturalist» de las dos últimas décadas.