

LA TEORIA DE LA INFORMACIÓ EN ECOLOGIA A VINT ANYS DE DISTÀNCIA

Conferència inaugural del curs 1976-1977 de la Societat Catalana
de Biologia, filial de l'Institut d'Estudis Catalans,
pronunciada el dia 21 d'octubre de 1976
pel doctor

RAMON MARGALEF

Cap del Departament d'Ecologia de la Facultat de Biologia
de la Universitat de Barcelona.

SUMMARY

Information theory in ecology, twenty years later

Matter and energy are recognized components of the Universe. Equally important is the way they are organized in systems. We speak of information or form referring to the way energy and the elements of matter cover the space. Enrichment of structure or accretion of information is a consequence of interaction between matter and energy and of degradation of energy. Life is based on such properties and information is continuously acquired, and forwarded and used only in a small proportion and in divergent ways. I want to deal here with a small fraction of the information at the ecosystem level, expressed by the proportions of the different species in an ecosystem. This corresponds to the old concept of diversity. Naturalists recognize communities of low diversity (crop fields, dunes) and of high diversity (tropical forests, coral reefs). Twenty years ago I proposed to apply the information or communication theory to the quantification of diversity. The procedure spread over, stimulated the presentation of many data, and awakened, also, considerable criticism. Now it seems worthwhile to comment on or to clarify certain aspects of the whole question of diversity. I add a number of relevant references appeared after the publication of my textbook on Ecology.

It seems not very useful to study the correlations between the different indices of diversity or to try to define which one is best. Such indices result from mathematical operations performed on series of numbers (the representation of the different species) and their meaning depends on the operations and on the used units. What has to be sought is generality and resilience to manipulation of the samples. I do not consider necessary a distinction between components of diversity, attributable respectively to number of species and evenness in their representation, but in any case, the last component comes closer

to the most interesting aspects of diversity. I feel strongly that a dynamic interpretation of the generation of diversity generates more useful biological insights than a purely statistical approach based on sampling theory, that, of course, cannot be neglected, specially if the available samples are small. An appropriate mathematical expression of diversity allows to study the incidence of elementary population changes on diversity. Strong dynamics leads to a low diversity, and any long process of occupation of an area under fairly constant environmental conditions leads to a large accumulation of species, and, usually as well, to a diversity around or above 5 bits. Diversity is a property of sets and, in ecosystems, a property linked to space. Point diversities make no sense. The appropriate expression of diversity is a spectrum, giving the values of diversity in function of space; this is the very essence of organization. This is clearly shown by comparing the diversity spectra of plankton under different conditions of turbulence. The particularly positive esthetic appeal of certain natural patterns (the climax, «small is beautiful») reflect definite forms of the respective diversity spectra. Diversity spectra are susceptible of ordination, which leads to discuss the sense or non-sense of the ideas of progress and superiority, as applied in the fields of evolution and ecology (succession) In this area the relations between diversity and stability can be clarified. No precise relations between numerical values referred to point samples can be expected. But there is an obvious relationship between the form of the spectra of diversity, and the way stability is achieved, that is, the degree in which stability is dependent on horizontal transport. With very small changes, the concept of diversity can be applied to the analysis of other biological sets, in the study of genetics and behaviour.

INFORMACIÓ

Els sistemes existents són fets de matèria, energia i informació (o organització). La forma, la informació, és un concepte de vella tradició en filosofia. Es veia com quelcom afegit a la matèria, que informa la matèria, a la qual dóna propietats particulars i locals, és a dir, una estructura. És diferent d'un bocí de matèria a un altre i en fa la diferència.

En tractar de recollir el concepte dins d'un context més actual, el trobem molt lligat al temps i a la termodinàmica; la forma més senzilla de concebir la informació és com la complexificació probablement inevitable que va associada a tota degradació d'energia. Seria un efecte accelerat perquè, com més estructurada (més divisible per a la ment de l'observador) és la parcel·la del món on es bescanvia l'energia i on una part d'ella es degrada, més gran és l'augment ulterior d'estructura. L'energia degradada en un instant donat en el temps crea una informació que canalitza l'energia degradada en un instant posterior. Aquesta relació no és exclusiva del món orgànic. Pensem per un moment en l'estructura cada vegada més complicada dels estrats geològics, a causa de l'operació de les orogènesis successives.

La vida utilitza d'una manera descarada aquestes propietats i la informació fa de pont per damunt del temps. La canalització de la degra-

dació d'energia en el moment posterior la veiem com a molt eficient, amb una aparent finalitat en relació amb el tipus d'informació entorn de la qual s'ha bastit l'estratègia de l'evolució en la nissaga en qüestió.

Es gasta energia en la construcció d'una màquina, i la mateixa màquina permet aconseguir més tard una eficiència més gran en la conversió d'energia en treball útil, és a dir, orientat en el sentit volgut pel creador de la màquina. L'evolució ha procedit de manera que ha tret profit de la immensa degradació d'energia que comporten el metabolisme i la mort dels organismes que han viscut. El seu resultat és una organització complexa, en unitats que poden processar matèria i energia d'una manera que ens sembla relativament eficient. Es pot dir que la vida acumula informació.

Tot canvi deixa algun senyal. La informació, com a cristallització residual del passat, és pertot, s'utilitzi o no. Podríem dir que la informació continguda en la forma de la superfície del mar, en els sediments del fons, és immensa. La interpretació dels sediments ens permet reconstruir el passat, i els polinèsis utilitzen els detalls de la superfície marina que reflecteixen la interferència de la mar i de les costes llunyanes. Evidentment es podria anar molt més enllà, però hi ha un límit. Una percepció total del passat solament es podria tenir des de fora de l'univers i és una hipòtesi que no escau a la ciència. Tota utilització de la informació dintre del sistema és molt parcial i forçosament té de ser selectiva, si ha de menar a alguna activitat orgànica. Això determina que, de la molta informació acumulada, sols es faci efectiva la que té algú que la interpreti, un mecanisme complementari de percepció i resposta, conseqüència de selecció i elecció. Tal com s'ha dit, l'ull és fet per a la llum, de la mateixa manera que la llum és feta per a l'ull.

Els organismes reflecteixen l'estructura de complexitat creixent que ha anat agafant el món, i, amb els seus sentits, fan una selecció d'aquells senyals que permeten la supervivència de l'espècie amb un mínim consum d'energia quan cal. Per exemple, la informació que reflecteix la successió de dies i de nits i la fa altament previsible, apareix en ritmes interns que augmenten l'eficiència de l'organisme en l'ús de les possibilitats del medi en el qual viu. Els organismes més grans, que viuen més temps, o que es poden moure més, tenen un cert avantatge en recollir informació sobre el canemàs del temps i de l'espai. Però, si el món es torna previsible, l'ús de la informació no es fa aparent, i sembla que els sistemes organitzats es tanquin a la nova informació, tant les espècies, com els organismes, les persones o les societats. No es fa un esforç per incorporar la informació a la memòria pròpia, si la supervivència es troba garantida. De la informació no utilitzada se'n diu soroll; de vegades no és utilitzable, però tot depèn del receptor, perquè un observador, fora del món, podria utilitzar i entendre el soroll.

La informació que el món orgànic porta a través del temps, la història, està en estructures i en sistemes especialitzats per una millor utilització: les memòries. Hi ha memòries a diferents nivells: a nivell ecològic l'ecosistema és una estructura formada per diverses espècies en

diferents proporcions; a nivell genètic hi ha la memòria especialitzada del codi genètic; a nivell cultural, la informació es transmet per tradició apresada, registres o memòries externes (llibres, etc.), i per tota mena d'artefactes i per l'organització de l'espai. Les mesures d'informació sempre consisteixen a comparar d'alguna manera (usualment en forma de logaritme del quocient) dues probabilitats: una probabilitat abans de la utilització de la informació, i una probabilitat després. La informació positiva vol dir una restricció creixent en els graus de llibertat locals, que porten a una diversificació de l'univers. Les possibilitats que encara queden en cada lloc —el que s'anomena l'entropia de la informació— són una mesura del camí recorregut i, alhora, una mesura relativa de l'estructura per a comparar-la a la d'indrets veïns. Però les mesures d'informació tal com es donen generalment, en bits (un bit és la resolució en un sentit o en un altre de dues alternatives igualment probables), són molt imperfectes, es basen en les possibilitats de discriminació i ignoren usualment relacions importants en l'espai.

Les línies precedents no s'han escrit per a presentar teories grandioses, sinó com a marc adient per a presentar una utilització molt més limitada de conceptes relacionats. L'intent de donar-los substància de manera quantitativa descobreix la feblesa de moltes teories. Hi ha, per tant, també inclosa, una crida a la prudència.

DIVERSITAT I INFORMACIÓ EN COMUNITATS D'ORGANISMES

En el que segueix em referiré a un aspecte molt limitat de la informació: a la informació que és expressada en la composició de les comunitats naturals, utilitzant com a unitats d'expressió de la informació, o portadores de la informació, els individus, que poden ser d'espècies diferents. El camí d'accés, intuïtiu i suggeridor alhora, és la comparació de la naturalesa amb un text, el «llibre de la natura», que pot estar escrit en un estil o en un altre i que permet aplicar tècniques desenrotllades en l'estudi de la informació, al reconeixement de l'estil, a la classificació dels estils i a expressar semblances o diferències entre diversos fragments de textos, és a dir, entre diferents comunitats.

El 1957 em vaig ocupar d'aquest tema amb una certa extensió, proposant d'una manera general l'ús de la mesura d'informació de SHANNON a la quantificació de la diversitat. La diversitat és un concepte arrelat d'antic entre els naturalistes: tots coneixem comunitats poc diverses, com una gespa que es talla amb freqüència, i d'altres més diverses, com un alzinar on la intervenció humana fos limitada. La meua proposta tingué força èxit, encara que també ha aixecat diverses crítiques; de totes maneres ha ajudat els ecòlegs a preocupar-se per les diverses qüestions de la diversitat i pels problemes connexos. Aquest estiu he tornat a l'Institut d'Oceanografia de Scripps (Univ. de Califòrnia), on fa 20 anys vaig presentar les meves idees, que llavors foren molt ben acollides allí, cosa que m'estimulà a continuar. Ara he tingut ocasió de

sospesar algunes crítiques. Tot plegat han passat vint anys i crec que aquesta és una bona avinentesa per a examinar com es presenten ara les diverses facetes de la diversitat i de la seva mesura quan la considerem com si fos una informació.

L'accés més senzill consisteix a considerar un reconeixement progressiu d'una comunitat utilitzant un escombrat (com en una imatge «filmada» per a ser transmesa per TV) amb identificació successiva dels individus trobats. La descripció agafa la forma d'una seqüència de símbols, per exemple, a, a, b, a, c, d, b, a, a, b, b, d, ..., on cada lletra representa un individu. En aquesta curta sèrie tindriem 12 individus de 4 espècies. L'entropia d'aquest «missatge», expressada segons la fórmula de SHANNON

$$H = - \sum p_i \log_2 p_i$$

on

$$P_i = N_i/N \quad \sum p_i = 1$$

o la de BRILLOUIN

$$H = \frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{N_a! N_b! \dots N_n!}$$

seria, per exemple

$$H = 0,523 + 0,528 + 0,295 + 0,430 = 1,782 \text{ bits.}$$

en el primer cas i

$$H = \frac{1}{12} \log_2 \frac{12!}{5! 4! 2! 1!} = 1,362 \text{ bits}$$

com a resultat d'aplicar la segona fórmula.

A mesura que els valors absoluts de N_i augmenten, les dues expressions donen resultats convergents. Però és clar que la segona es refereix a una situació donada exactament, mentre que la fórmula primera tracta amb probabilitats, cosa que pot ser interessant des d'un punt de vista estadístic.

Si la seqüència fos markoviana, és a dir, que les probabilitats no variessin al llarg de la seqüència, o en ampliar la seqüència, aquella entropia seria una mesura de la capacitat de l'abecedari usat (fet ací d'espècies amb diferents freqüències) per a expressar un missatge, o del sistema per a contenir organització. En la realitat, la seqüència no es

markoviana, per tal com les probabilitats d'ocurrència de les espècies varien localment. De manera que, en principi, un còmput de la diversitat com el proposat, només seria aplicable molt localment, allí on es trobés una comunitat «homogènia» —si és que existeix tal cosa— o bé a una comunitat homogeneïtzada artificialment, ja fos dintre d'un flascó de recol·lecció o sobre el paper. Precisament ací tenim el punt d'entroncament de la noció d'espectre de diversitat que serà tractada més endavant.

La diversitat mesurada de la manera que es proposa és més alta si hi ha moltes espècies representades, amb freqüències no massa dissimilars, que si les espècies són poques i algunes d'elles són numèricament dominants damunt la resta. La importància de les freqüències respectives dels diversos elements en una mesura de la diversitat és palesa si comparem la diversitat continguda d'origen en la nostra llengua escrita (on les lletres s'empren amb freqüències diverses), i la continguda en les expressions numèriques, on les xifres, tot i el seu nombre menor que el de les lletres, són, per llur mateixa natura, equifreqüents. El resultat és que la informació mitjana per símbol oscilla entre 3 i 4 bits, tant en les lletres com en les xifres. En el meu primer treball, pensant en aquest fet, proposava descomposar la informació en les components atribuïbles, d'una part, al nombre d'espècies i , de l'altra, a la desigualtat de representació de les diverses espècies. És fàcil expressar la contribució d'aquesta desigualtat, mitjançant la comparació de la informació calculada amb la informació que es tindria amb el mateix nombre d'espècies suposant que fossin equifreqüents. Aquest suggeriment ha estat acceptat i desenrotllat per diversos autors (LLOYD, PIELOU, etc.); però jo penso ara que no vol dir gran cosa, perquè el que compta és la relativa regularitat amb què es distribueixen les diverses espècies, i el nombre d'espècies s'allarga indefinidament en augmentar la mostra. Tanmateix, aquella regularitat es reflecteix en la mesura d'informació proposada com a índex de diversitat.

Quan les espècies d'un collectiu s'ordenen de la més a la menys nombrosa, la sèrie de nombres que representen llurs abundàncies té una certa regularitat que ha cridat fortament l'atenció dels naturalistes. És instructiu introduir la consideració d'aquesta regularitat i, a l'ensems, la idea de diversitat a un nivell elemental d'instrucció de l'ecologia, fent, per exemple, una recol·lecció abundosa d'insectes en un prat, preparant després tots els exemplars i disposant-los a continuació en capsos, dedicant un rengle a cada una de les espècies i començant per les espècies més abundants. Hi ha diverses teories per a explicar aquesta desigualtat, però les més convincents giren entorn de la consideració de les jerarquies obligades en tot ecosistema, i fins i tot en tot sistema que funcioni. Per a un nombre determinat de preses hi pot haver un nombre, més petit, de depredadors; per a tal nombre de pagesos hi pot haver tants fusters, tants advocats, etc. Això es reflecteix naturalment en el procés evolutiu, el qual, en certa manera, hi contribueix pel fet que l'evolució s'accelera ella mateixa: una nissaga entrada en el camí de la diferenciació és més probable que s'escindeixi en formes locals.

Per altra banda, distribucions semblants es troben en tots els col·lectius on es combinen processos d'evolució, de diferenciació i d'extinció. Es troben en la distribució de la renda, en la dels habitants en les ciutats d'una nació, en la dels cognoms en una llista telefònica. També en les llengües: segons la freqüència dels diversos noms emprats es té una mesura de la diversitat del llenguatge. La mateixa naturalesa de la comunicació demana que els diversos mots s'usin amb freqüència diferent. El llenguatge no és estàtic, entren nous mots i d'altres desapareixen, però hi ha una velocitat màxima en aquests processos si el llenguatge ha de mantenir la seva significació. Hom parla àdhuc (MANDELBROT) de llenguatge «fred» per a referir-se a un llenguatge d'alta diversitat (aconseguida sovint amb l'ajuda d'un diccionari de sinònims) i de llenguatge «calent» que és més emotiu i sovint amb elements de significat poc precís (renecs): És aclaridor del subconscient de la ciència el fet que quan s'ha volgut aplicar conceptes de la mecànica estadística a l'estudi dels sistemes ecològics,^{37, 65} hom s'ha vist portat a inventar una mesura, identificada com a temperatura ecològica o temperatura talàndica, aplicada de manera que els sistemes de diversitat més baixa resulten calents i freds els d'alta diversitat. Aquesta assimilació no és una metàfora banal, puix que un sistema de baixa diversitat és sotmès a un flux d'energia més fort i ací tenim un punt d'enllaç amb la termodinàmica que cal tenir present.

Potser convé tornar a precisar el que entenem per diversitat. Ara veiem que és una forma d'expressar la manera com un conjunt es reparteix en subconjunts. Si no és possible establir subdivisions, la diversitat és zero. Si cada element és diferent d'un altre i tenim tants subconjunts com elements, la diversitat serà màxima i la seva expressió quantitativa dependrà de la manera de calcular-la que s'ha escollit. Si usem les expressions posades abans, la diversitat és en aquest cas simplement el logaritme de base 2 del nombre total d'elements. Aquesta expressió proposada sembla que té alguns avantatges entre d'altres per l'assimilació que permet amb mesures d'entropia sobre sistemes de partícules (BOLTZMANN) i potser altres propietats matemàtiques interessants, però no és única. El significat de la mesura queda sempre lligat al criteri de divisió del conjunt.

MESURES DE DIVERSITAT

D'ençà que en ecologia s'acceptà la possible quantificació de la diversitat, s'ha escrit força sobre la qüestió. El capítol corresponent del meu llibre «Ecologia» dona un resum abreujat, i ara aprofito l'avinentsa d'aquesta conferència per a donar, en apèndix, una bibliografia complementària, bona part d'ella molt recent. Però, al meu entendre, introduir el càlcul d'un índex, sobretot si és bo de fer, té el perill de desviar l'atenció cap a la màgia de la quantificació. Hom aplega xifres a

tort i a dret, però moltes són força dubtoses i el que és greu és que desvien l'atenció cap a aspectes secundaris.

S'han proposat diversos índex per a mesurar i expressar la diversitat i hom ha perdut —al meu entendre— força temps veient les correlacions estadístiques entre els diversos índex calculats sobre els mateixos col·lectius i tractant de veure quin és «el millor». Es comprèn que una de les crítiques que s'han fet a la diversitat és que no es pot mesurar.^{35, 36} És simptomàtic que un article fortament crític del concepte de diversitat⁴⁹ acabi proposant nous índexs de diversitat. En realitat, la idea de diversitat és anterior i independent dels índexs que s'escullen per a expressar-la.

Pot servir un índex tan senzill com és el nombre d'espècies que hi ha en els 1.000 primers (o en qualsevol altre nombre) individus agafats tal com van venint, sense selecció. Un altre índex molt bó és el de Simpson, que és la probabilitat que dos individus trets a l'atzar de la comunitat siguin d'una mateixa espècie. Personalment, m'he acostumat a l'índex de Shannon o el de Brillouin, expressat en bits (usant logaritmes de base 2) i en ell centraré els comentaris que segueixen, que tanmateix es poden aplicar també al cas d'emprar índexs diferents. Si l'hagués de justificar d'alguna manera seria en els termes del final de la secció precedent.

Repeteixo, també ací, que el criteri utilitzat en la divisió del conjunt en subconjunts té relació amb el sentit que podem donar als índexs de diversitat calculats. Si l'element és l'individu i el subconjunt l'espècie, els índexs tindran significat en relació amb la cinemàtica de les poblacions, per tal com els individus d'una mateixa espècie es consideren intercanviables i units en una aliança de reproducció, tant se val un com un altre, per a continuar l'espècie.

Però podem anar més avall i classificar els individus d'una espècie per genotips. La diversitat genètica d'un *locus* en una població està lligada al dinamisme de l'ecosistema. Però són conceptes a nivell diferent.

Es posa un problema pràctic en les plantes, on la separació d'individus és difícil i hom tendeix a expressar l'abundància en pes o en recobriment. També en poblacions d'animals hom pot preferir una expressió ponderal. Però, aleshores, el significat dels índexs de diversitat no és ben bé el mateix en allò que fa referència a la demografia de les poblacions reunides. Igualment es pot calcular la diversitat dels elements cel·lulars de teixits i d'òrgans joves d'animals: com és d'esperar, la diversitat és més baixa en òrgans joves o més actius. Però els pressuposats repeteixo, són tan diferents que és arriscat fer generalitzacions massa àmplies.

En les ratlles que segueixen em referiré solament a diversitats calculades sobre la distribució d'individus en espècies i utilitzant sempre l'índex d'informació de Shannon, és a dir, expressades en bits per individu (ben entès, l'índex de Shannon no té dimensions físiques).

Es van acumulant moltes mesures de diversitats i moltes d'altres es poden calcular sobre llistes i censos publicats. No cal presentar-ne, ara,

un catàleg. Les dades no es refereixen mai a comunitats enteres, sinó a segments de les comunitats, definits per una doble selecció, una de tipus taxonòmic (s'estudien les plantes superiors, o les algues, o les papal·lones, etc.), i una altra de tipus tècnic, segons els estris de recollecció o de detecció. Però sembla que la diversitat de conjunt d'una comunitat es reflecteix per un igual en els diferents nivells on es fa medible. Però hi ha algunes excepcions, com quan el grup que utilitzem per a mesurar la diversitat té una distribució molt desigual dintre de la comunitat. Així, per exemple, la diversitat de les diatomees no és un bon indicador de la diversitat del plàncton marí, total, senzillament perquè les diatomees són molt afavorides —i llur diversitat és més gran— en els moments de més gran turbulència del medi, que es quan la diversitat dels altres grups —i del plàncton en general— és més aviat deprimida.

Les mesures de diversitat dels collectius més diversos rarament arriben a 5 bits per individu i superen aquesta xifra molt poques vegades. Per a fer-nos-en una idea, pensem que la diversitat de 5 correspon a un collectiu compost per 32 menes d'objectes (espècies) equifreqüents. Ja que les espècies tenen diverses freqüències, el seu nombre total pot augmentar molt, però les consideracions indicades permeten fer-se una idea de la diversitat màxima esperable en els sistemes naturals. Probablement, una diversitat excessiva seria caòtica, és a dir, pròpia d'un sistema en el qual no es podrien establir relacions significatives. Penseu només en la diversitat del collectiu representat dintre de les vitrines d'un museu de zoologia, on cada espècie és representada per uns pocs individus, i imagineu si aquest sistema, tornat a la vida, fóra viable. Clarament no ho seria. Es comprèn, doncs, que hi hagi un límit superior a la diversitat. He tractat aquest tema en un treball de fa un pocs anys⁸⁴ i potser hi ha a més una explicació més senzilla de tipus estadístic tal com veurem més endavant.

Si entre una diversitat ínfima i una diversitat màxima entorn de 5 hi hagués una repartició de valors de manera que fossin dependents de molts factors, de direcció i intensitat imprevisibles, es podria creure que les diversitats observades més freqüentment serien pròximes al punt central d'aquell espai de variació. De fet, la diversitat de la majoria de les comunitats i segments de comunitats acostuma a estar compresa entre 2,5 i 4. En un gran nombre de mostres de fitoplàncton marí del mar de les Antilles,⁸⁵ la diversitat es distribueix entorn una mitjana de 2,4. Però això es refereix al plàncton, que té una diversitat relativament baixa. La distribució dels valors trobats entorn de la mitjana de cada regió estudiada és aproximadament normal, cosa que fa que, si més no de manera provisional, es puguin aplicar certs mètodes d'ús freqüent en estadística (anàlisi de la variància, etc.), a sèries de valors de diversitat. Aquesta és una característica bona de l'índex de Shannon que no és segur que tinguin en el mateix grau d'altres índexs emprats per a la mesura de la diversitat. En general, es tenen valors baixos que poden ser inferiors a un, en el plàncton d'estuaris, en el de determinats llacs eutròfics, en la vegetació de dunes, en aigües contaminades, etc.,

i valors elevats, pròxims al límit superior, en boscos, baixos de corall i tació de la diversitat per la fórmula de Brillouin ens ha fet veure com d'altres comunitats amb molts nivells tròfics, paràsits, etc. La representació és proporcional al nombre de relacions que es poden establir entre els elements d'un sistema. Podem imaginar, doncs, que una comunitat d'alta diversitat ofereix condicions perquè s'hi estableixin múltiples interaccions del tipus de simbiosi, parasitisme i tots els resultats d'una coevolució prolongada al llarg de molt temps.

Certament que les distribucions de valors de diversitat, en l'espai i en el temps, ens permetran matisar molt més finament el lloc de la comunitat en una escala de valoració que va de les comunitats més transitòries a les que han tingut més temps d'acumular història. Però l'avaluació senzilla de les xifres podria induir-nos a error, si no recordéssim el que es dirà més endavant. És en aquest punt on neixen les discussions inacabables entorn de les possibles relacions entre diversitat i estabilitat. Si la diversitat és una cosa que no es pot medir —segons els seus crítics— i l'estabilitat és quelcom que ningú no sap el que és, és obvi que tota pretensió de fer una anàlisi acurada de llurs relacions és una pèrdua de temps. Perquè tot el que existeix és estable, d'alguna manera, haurem d'enllaçar la interpretació de com es genera una determinada diversitat amb la modalitat que té localment la persistència. Tornarem a tocar aquest punt més tard des del punt de vista que acabem d'exposar.

En general es pot dir que hi té molt a veure la constància de determinades propietats del medi en relació amb la durada de les generacions. Però això es molt general, per tal com en una comunitat hi ha organismes, les vides dels quals són de durada molt diferent. Els ecosistemes d'alta producció són generalment molt diversos, i poden mantenir moltes espècies en un espai petit; però llur diversitat és baixa si estan sotmesos a fortes fluctuacions, tal com passa en els llacs eutròfics i les regions marines on aflora aigua de fondària. És obvi que un ecosistema sotmès a fluctuacions ambientals pot tenir les fluctuacions interanalitzades de tal manera que la diversitat hi pot ser alta, com passa amb segons quins tipus de desert on la vegetació té una diversitat molt alta, amb plantes que viuen molt de temps i que tenen parts subterrànies molt importants.

En el mar, la diversitat augmenta amb la fondària, com a resposta a una constància i a una predictibilitat de condicions més gran. Totes les formes d'intervenció humana, la contaminació orgànica, química o tèrmica, remoure, adobar i cultivar els camps, la fan disminuir. En els camps abandonats torna a créixer, igual que en els rius on es permet que l'aigua es depuri espontàniament. Totes les pertorbacions més o menys irregulars la disminueixen; així la diversitat de les poblacions d'aranyes disminueix a les vores dels rius o a les dunes. La forta interacció entre organismes de diferents espècies l'augmenta localment: la diversitat és alta en caus d'animals i a les «barberies» de peixos dels baixos de corall, on acudeixen els «clients» a la neteja que fan les espècies

adaptades a aquesta funció. VALENTINE¹⁴⁷ compara les fluctuacions a una bomba de la diversitat que extreu diversitat del sistema.

Són molt manifestes les variacions de la diversitat segons la latitud, comentades per molts autors. La diversitat és més baixa a les zones fredes; però segurament més per fluctuants que per fredes, i teòricament^{84, 87} caldria esperar que, a igualtat de constància, un ambient fred permetria una diversitat més alta que un de calent. En relació amb això, cal remarcar l'alta diversitat de les comunitats dels abims marins, malgrat que es tracta de comunitats com qui diu truncades, és a dir dependents de la producció primària dels estrats superiors dels oceans. En resum, vull dir que l'eficiència de transmissió d'energia entre cada dos nivells és més gran si el canvi es fa a baixa temperatura, segons les lleis de la termodinàmica, de manera que, a temperatures baixes, es poden «empaquetar» més nivells tròfics i, per tant, assolir una diversitat més gran. Per a adjudicar aquestes diferències latitudinals de diversitat s'ha de pensar que en latituds altes una mateixa espècie pot fer diferents «oficis» segons l'època de l'any (un mateix ocell pot comportar-se com a granívor, insectívor, etc., successivament), mentre que en països tropicals d'ecosistemes més llargament organitzats, les mateixes funcions són realitzades per altres tantes espècies diferents. És el reflex de la marxa i les oportunitats de l'evolució en l'estructura dels ecosistemes. I la diversitat pot ésser-ne una mesura útil. És a dir, en climes més constants, animals sedentaris s'especialitzen en aliments propis i es pot encabir un nombre més gran d'espècies a l'ecosistema.

INTERPRETACIÓ DINÀMICA DE LA DIVERSITAT

Aquestes darreres consideracions ens porten a examinar i a confrontar dues maneres de veure la diversitat que sovint han entrat en conflicte sobre el paper: una interpretació estadística, encara que no forçadament estàtica, darrera de la qual hi ha un model senzillament matemàtic, i una visió dinàmica, darrera de la qual hi ha d'haver un model que més aviat es pot qualificar de físic. El punt de vista que he designat estadístic fou desenrotllat principalment per PRESTON i ara potser el seu representant capdavanter es MAY, cosa curiosa, per tal com es tracta d'un físic teòric passat a l'ecologia. Pel que fa al punt de vista dinàmic, aquest ha estat sempre present en la interpretació de la diversitat que s'han fet els naturalistes.

Si imaginem el collectiu format per tots els individus de totes les espècies que existeixen i veiem en la numerositat present de cada una de les espècies els efectes, a través de l'evolució i de la demografia, d'un nombre incalculable de factors de canvi, podríem arribar a creure que un gran nombre d'espècies tindrien tendència a estar representades per un nombre d'individus proper al valor central de l'escala de variació, mentre que molt poques espècies haurien assolit un èxit extraordinari i estarien representades per nombres molt elevats d'organismes i, a l'ex-

trem contrari, un nombre igualment esquitit d'espècies tindrien una representació molt baixa, sigui perquè es tracti d'espècies que queden com a relíquies d'un passat més esplendorós, sigui perquè es tracti d'espècies recents i que encara no han ampliat prou la seva distribució. És a dir, les espècies vivents en la biosfera mostrarien la tendència a la distribució entorn d'un valor central, amb una notable regularitat pel fet de basar-se aquesta distribució en nombres molt alts.

Cal, però, cercar alguna transformació adient, perquè els efectius de les espècies representades senzillament pel nombre d'individus de cada una d'elles no condueixen a una distribució senzilla. Ordinàriament s'usa una escala geomètrica o logarítmica per a les abundàncies; per exemple, les espècies es reparteixen en classes segons que estiguin representades per 1-2 individus, per entre 2 i 4, per entre 4 i 8, per entre 8 i 16, i així successivament, la distribució de les espècies en classes segons les categories d'abundància assenyalades s'apropa a una distribució normal (distribució lognormal). Aquesta distribució fou proposada per PRESTON¹²² com una hipotètica representació simplificada de la numerositat de totes les espècies de la biosfera. Té una propietat interessant i és que la dispersió dels valors entorn de la mitjana és, o podria ser, un índex de diversitat. D'altra banda, aquest tipus de distribució fa entenedor que la diversitat no pugui atènyer valors molt alts (els 5 bits) per la mateixa limitació del nombre d'individus interactuants que poden encabir-se en un sistema, encara que aquesta explicació es refereix a la situació actual de la nostra biosfera, i no és més general.

Les diversitats observades actualment en les mostres més diverses queden sovint per dessota dels 5 bits i aleshores podrien ser interpretades com una conseqüència del procés d'extreure mostres. En molts casos hom troba òbviament diversitats molt baixes com a conseqüència d'una extrema limitació en el nombre d'individus identificats; així s'esdevé, per exemple, en mostres de plàncton molt pobres. Però no és aquest el cas general, encara que convé tenir-ne en compte la possibilitat, especialment en tot estudi que inclogui mostres molt limitades. La partició del que en podríem dir espai ecològic, o sigui la distribució dels recursos —en el sentit més ampli—, entre les diverses espècies no es fa a l'atzar, ni molt menys de manera uniforme a tots els llocs. Adhuc en el marc d'una hipòtesi estocàstica, hom ha reconegut que les particions poden fer-se de diverses maneres. MACARTHUR proposà el seu model dels bastons romputs, en el qual tractava d'aproximar un model de les distribucions d'abundàncies de les diverses espècies imaginant un segment rectilini, representant la capacitat del medi, sobre el qual es deixaven caure punts a l'atzar: els segments delimitats podrien ser proporcionals a les abundàncies d'altres tantes espècies. Però el mateix autor reconegué la possibilitat d'un altre model, acceptant la superposició de parts dels fragments, hipòtesi que portava a un altre tipus de distribució que venia a correspondre a diferents modalitats de competència entre espècies. El mateix autor, a la fi, desautoritzà aquests models per massa simplistes, però no hi ha dubte que la hipòtesi té valor heurístic. Pot

ser estesa a més d'una dimensió i si s'inclou una mena de joc, en què unes i altres de les espècies es reparteixen successivament al que queda, hi ha la possibilitat de moderar el model grollerament estocàstic amb introducció d'una estratègia. No és ací el lloc per desenrotllar aquests suggeriments, però assenyalaré, si més no, que es poden inspirar en els jocs de BYNUM i similars,³⁰ que porten a una subdivisió progressiva d'un espai, seguint certes normes molt generals.

La manera més senzilla d'exposar el model dinàmic és suposar que tot sistema té la tendència d'augmentar la diversitat fins al límit assenyalat; però no més enllà, en el sentit que és impossible construir un sistema estable de relacions reticulades amb massa classes d'elements o en condicions tals que alguns d'ells haurien de passar a ser excessivament rars, i per tant, i tractant-se d'espècies, fàcilment extingibles. Les interaccions intenses donarien com a resultat la disminució de la diversitat.

Potser el símil més aprofitable i senzill, encara que té algunes diferències fonamentals, és el d'un sistema químic. Suposem un sistema tancat amb diverses espècies químiques en equilibri, i hom pot calcular una diversitat sobre llurs abundàncies respectives. Afegir un reactiu, extreure un producte, activa els equilibris i la diversitat de conjunt baixa fins que no es recupera l'equilibri. Una intervenció continuada pot mantenir la diversitat indefinidament deprimida. En un ecosistema passa el mateix, encara que és millor parlar d'estats o de poblacions estacionàries que d'equilibris perquè el flux d'energia continua. Però el model, tal com el representat a la pàgina 368 del meu llibre d'ecologia,⁸⁵ és conceptualment semblant. En la pràctica, quan el control fuig de dintre del sistema és quan es pot parlar d'un *stress*, i la diversitat disminueix. Per això els sistemes contaminats o d'ambients fortament fluctuants són de diversitat baixa; no solament perquè hi hagi només unes poques espècies que puguin resistir les condicions particularment feixugues. Fer marxa endavant i enrera, encara que mantingui elevada la producció mitjana sempre determina una baixa en la diversitat.

Si hom vol fer més entenedors aquests canvis o quantificar-los, es pot partir de l'expressió de Brillouin i analitzar el que passa quan s'introdueixen canvis pas a pas. La unitat de canvi serà treure un individu d'una espècie i substituir-lo per un altre d'una altra espècie. Això equival a augmentar la diversitat primitiva d'una quantitat igual a

$$\frac{1}{N} \log_2 \frac{\text{abundància de l'espècie de la qual es treu un individu}}{\text{abundància de l'espècie de la qual es posa un individu}}$$

Aquesta expressió és positiva (augmenta la diversitat) si es treu un individu d'una espècie abundant i s'hi afegeix un d'una espècie rara; és, en canvi, negativa, és a dir la diversitat decreix, si es substitueix un individu d'una espècie rara per un altre d'una espècie comú, que es el que fa l'home contínuament, cosa que permet veure clar com l'acció de

l'home es reflecteix arreu en una disminució de la diversitat, calculada de la forma que s'ha proposat. D'aquesta manera es pot analitzar la influència sobre la diversitat de la competència i la de variacions cícliques en l'abundància de les espècies. L'expressió de la diversitat, per tant, passa a descompondre's en termes amb clar significat dinàmic.

Les connexions entre una estima numèrica de la diversitat i el dinamisme del sistema semblen òbvies, encara que llur anàlisi detallada és difícil. En un altre lloc he proposat una correlació positiva entre temps de reciclatge del sistema i diversitat, de manera que la diferència entre la diversitat observada i la diversitat màxima (entorn de 5) seria

proporcional al logaritme de $(1 + \frac{P}{B})$, en què P es un flux d'energia

i B una biomassa. Si és així, cal predir que la diversitat ha d'ésser relativament més gran als nivells tròfics superiors, cosa que no és del tot certa, perquè estan formats per animals molt mòbils que competeixen fortament (el nombre d'espècies de superdepredadors, com el tigre, ha de ser forçosament petit).

Aquestes especulacions poden relacionar-se amb una recent proposta de HARTE i MOROWITZ (no publicada formalment encara) de calcular un espectre de com es distribueixen les fraccions d'una massa de matèria viva en funció de llurs taxes de renovació o *turnover*. Els organismes numèricament més abundants acostumen a ser els més petits i amb una taxa de renovació més ràpida, els individus més grossos són menys abundants i de taxa de renovació lenta. D'aquesta visió sinòptica en diuen la diversitat de temps de transició. En general es té l'associació de comunitats de baixa diversitat amb un espectre molt inclinat de temps de transició i un gran flux d'energia: és un tipus d'ecosistema «calent» (i tornem al mateix símil esmentat fa unes pàgines), mentre que una comunitat de diversitat alta por tenir un espectre de temps de transició més paral·lel respecte a la base del diagrama i representa un sistema més «fred». És possible passar energia d'un sistema «calent» a un sistema «fred»; un sistema de baixa diversitat manté sovint sistemes veïns de diversitat més alta i, tot plegat, es pot dir que els gradients de diversitat poden superposar-se, en forma encreuada, a gradients de productivitat. Alguns d'aquests aspectes, que no es refereixen concretament a la diversitat, són comentats en el capítol 26 de la meua «Ecologia». Com a cloenda d'aquesta secció em permeto insistir en el fet que la diversitat s'ha de tractar com un problema físic, dinàmic, i no com un senzill aspecte estadístic de la distribució dels organismes.

ESPECTRES DE DIVERSITAT

La darrera representació considerada és un espectre de potència o de treball relacionat amb la diversitat, però quan hom parla d'espectres de diversitat es fa referència als valors de la diversitat en funció

de l'espai inclòs en la mostra estudiada. Una gran part de l'ecologia matemàtica té una lleugeresa inqualificable en la consideració de l'espai, com si totes les interaccions s'esdevinguessin en un sol punt, cosa que és impossible, o en un espai el contingut del qual fos agitat per una turbulència infinita, cosa que és inversemblant. Tota mostra és estreta d'un espai i la diversitat calculada sobre els individus continguts en aquella mostra ha de referir-se a l'espai corresponent. Hom ha desitjat sempre trobar índexs de diversitat que fossin el més independents possible de l'extensió de la mostra, per això des del principi hom rebutjà el senzill quocient nombre d'espècies/nombre d'individus, pel fet d'estar massa lligat a l'extensió de la mostra. Però el problema no es pot eliminar, sinó que s'ha d'enfrontar francament. Tampoc té massa sentit fer el problema discontinu, parlant d'una diversitat *alfa*, calculada sobre mostres petites, i d'una diversitat *beta* que és la diversitat major que indica el grau en que unes mostres difereixen de les altres, per exemple, com fa PIELOU.^{116, 117}

Cal introduir, doncs, plenament, la noció d'espectre de diversitat. Però la seva estima és complicada, perquè la corba que descriu la diversitat en funció de l'espai recensat no és única, per tal com es pot fer iniciar en cada un dels punts i pot ser ampliada segons diverses convencions. I el problema no és solament estadístic, per tal com cap de les seqüències registrades és estrictament markoviana. És realment difícil comprimir la descripció d'un ecosistema mitjançant diversitats, però aquest és un problema comú a tots els aspectes de l'ecologia.

Un exemple molt bonic de l'aplicació del significat dels espectres de diversitat es refereix a la distribució del fitoplàncton en un petit bloc d'aigua mediterrània, no gaire allunyat de la costa, estudiat un estiu.⁸⁷ Era un prisma de 2 milles de costat i 50 metres de fondària, del qual solament s'estudiaren els costats, en múltiples passades de recollecció des d'una embarcació. Es recolliren moltes mostres d'aigua i s'identificaren i comptaren les cèl·lules de les diverses espècies en cada mostra de 100 ml. Aquest bloc, a la part inferior i a un costat, tenia aigua turbulenta i relativament fèrtil com a conseqüència d'ones internes que trencaven no gaire lluny, sobre un fons suaument inclinat. Al costat oposat, i a la superfície, l'aigua estava fortament estratificada. A la resta es trobaven característiques que feien el pas entre les anteriors condicions extremes. Es calculà la diversitat de cada mostra i després, a base de les diverses mostres obtingudes en cada petit espai, es féu una estima de la composició mitjana del plàncton en espais de mida creixent, i se'n calculà també la diversitat.

Els espectres de diversitat centrats a diferents parts del prisma estudiat eren diferents i molt significatius. A la regió d'aigua turbulenta i relativament nutritiva, on predominaven les diatomees, la diversitat en les mostres més petites era relativament elevada, a causa de la barreja de l'aigua, la qual reunia diverses poblacions locals i impedia un procés avançat de competència. Però a mesura que les mostres es feien més grans, si bé la diversitat augmentava poc o molt, no ho feia en grau

excessiu. La mateixa turbulència de l'aigua que augmentava la diversitat en un espai petit, la mantenia uniforme en un espai més ampli. Ben diferent era l'espectre de diversitat típic de la regió estratificada, pobra en nutrients i on els dinoflagel·lats eren els elements més conspicus de la comunitat. Allí la diversitat de les mostres petites era baixa, però, en anar combinant-les, la diversitat augmentava, perquè les unes eren diferents de les altres. Així, doncs, la baixa turbulència de l'aigua permetia un desenvolupament divergent de les poblacions locals, en funció de condicions locals de llum, nutrients i agitació, que també eren lleugerament diferents. El resultat era un espectre que creixia de manera gairebé indefinida, en augmentar l'espai que contenia la població sobre la que la diversitat es calculava.

És de remarcar que, per a determinada dimensió, les dues regions donaven exactament la mateixa diversitat, és a dir, els espectres de diversitat es creuaven. Això és una crida a la prudència, per tal com demostra que dues comunitats molt diferentment estructurades poden donar la mateixa diversitat estudiant mostres de la mateixa extensió. La diversitat *alfa*, o diversitat referida a un «punt» resulta ser, doncs, molt poc indicativa.

En el cas més corrent en la superfície de la Terra, es té un espectre de diversitat descrit per una funció creixent —fins al màxim de 5, és clar. Com que, en àrees més petites dins de l'àrea general la diversitat pot ser molt més baixa, podem veure en el conjunt l'efecte local d'una bomba de diversitat que expulsa diversitat, i que en una àrea petita, la manté restringida, tot conservant-la diferent de la d'àrees veïnes semblants. Això és molt important, perquè un concepte de desordre i barreja total faria pensar que la probabilitat de trobar una espècie en tot l'espai de referència és la mateixa arreu, i que l'espectre de diversitat tindria solament una base estadística, és a dir, que la diversitat podria ser baixa en una mostra petita, simplement com a conseqüència de la insuficiència dels individus presents per a representar de manera deguda a la comunitat. Però no és així. L'organització de la comunitat —i no solament a terra o sobre fons de roca, sinó també en un medi aparentment tan inestable com és el pel·làgic, porta a una segregació local de les espècies, a una diferenciació local de llurs probabilitats d'ocurrència de manera que qualsevol escombrat i anàlisi-seqüència no dona una sèrie markoviana. Hom pot dir que la diversificació del medi i la interacció de les espècies entre elles i amb el medi, produeixen un cert ordre, lluny de la uniformització que es podia esperar en un model que considerés els individus de les diferents espècies com si fossin molècules d'un gas. La biosfera no és un sistema homogeni, sinó que, cada punt, cada instant, té quelcom de particular: la flor, la molsa, un clot d'aigua, un raconet de bosc, o una ciutat. La natura té una bomba d'entropia que l'aparta de la predicció d'uniformitat que pesa sobre sistemes senzills i tancats, almenys segons les interpretacions termodinàmiques corrents.

La noció d'espectre de diversitat —si l'entendem com a informació— té una aplicació molt més ampla. Pot servir per a analitzar obres d'art,

pintura, música— estudiant la informació continguda en segments de dimensió creixent, estudi que, per començar, es pot fer calculant la diversitat de les notes o de les taques de color. Una estructura repetitiva, pobra, dóna un espectre de diversitat com el del plàncton en aigua turbulenta; una estructura més rica, on cada motiu s'agermana amb un altre de veí per a donar una estructura més àmplia amb significat propi, s'assembla més a l'espectre de diversitat d'un plàncton en aigua estratificada o al d'un bosc. Estic convençut que la noció de clímax, apreciada pels botànics, ha estat fins ara una noció més aviat estètica, basada en una anàlisi intuïtiva i personal del seu espectre de diversitat que ens el qualifica com a obra d'art. Per això té interès tractar de complementar aquesta noció amb alguna altra mena de mesura, per exemple, el flux d'energia per unitat de biomassa mantinguda, que decreixeria a mesura que ens apropem a la clímax. És notable que hàgim qualificat de freda aquesta bellesa. Certament, les relacions entre diversitat i informació no són un senzill fil ectoplàsmic (MAY), sinó quelcom que no hauria de passar inadvertit a un físic.

L'estudi dels espectres de diversitat enllaça directament amb la consideració d'estructures heterogènies de mida més gran. No és aquest el lloc de fer-ho, però val la pena, de passada, assenyalar-se els termes. Un model molt senzill d'ecosistema, que mai es dóna, però, podria suposar un conjunt d'espècies d'abundàncies desiguals, però cada una d'elles distribuïda uniformement a l'espai. Tenim una mena de coca feta de materials superposats que és igual en qualsevol lloc on la tallem. Un model més realista pot suposar que l'abundància de les diverses espècies és també desigual, seguint les regularitats acostumades, però que cada espècie té, en l'espai, punts on és més abundant i que, a partir de cada un d'ells i a l'entorn, l'abundància és decreixent. Ací la nostra «coca» imaginària pot tenir el mateix gruix arreu, però la composició varia localment, si bé la diversitat és manté arreu entre uns límits propers. La diversitat pot ser lleugerament més baixa en els punts on es dóna la màxima abundància d'alguna espècie. L'espectre de diversitat és creixent, diagonal, però aviat troba el seu límit.

Un altre model molt real és el mateix anterior, però suposant que alguna espècie domina exageradament en algun punt molt isolat. Allí hi ha una diversitat molt baixa, coincident amb al clap de proliferació local i associat amb un flux anormal d'energia. L'espectre de diversitat centrat allí és fortament ascendent en moure's cap a regions on diverses espècies tenen abundàncies més equilibrades. Si la proliferació d'una o poques espècies es generalitza, la diversitat és baixa arreu i l'espectre de diversitat molt pla. En fi, la substitució en sentit horitzontal d'unes espècies per unes altres dóna lloc a discontinuïtats en l'espectre de la diversitat. La funció d'informació, doncs, pot usar-se com una variança per a mesurar la diferència entre diverses mostres. En aquest sentit, el seu ús s'ha generalitzat en el tractament estadístic de l'afinitat entre mostres i en d'altres problemes que es refereixen al reconeixement i descripció de comunitats, més o menys arbitràriament definides, per

exemple, en relació amb el concepte de fidelitat, d'ordenació d'espècies o de comunitats, etc.

VALORACIÓ I ORDENACIÓ

En la diversitat d'un sistema s'ha vist la seva capacitat per construir o per permetre una organització. Les relacions entre diversitat, estabilitat, successió, han donat lloc a llargues discussions que no són acabades, ni de bon tros. La correspondència entre diversitat, successió i estabilitat, s'ha vist, de manera una mica irrisòria, com pròpia de la «saviesa convencional dels naturalistes», però no pas com un fet que es pugui prendre seriosament. La confusió és molt gran i cal procedir a reformular els conceptes i relacions corresponents de manera rigorosa, i a esbrinar-ne algunes possibles causes de l'embull.

La diversitat, com hem vist, és la mateixa arreu, si agafem una mostra prou àmplia. El que hi ha són desviacions a nivell local: la diversitat és deprimida entorn dels llocs on hi ha un flux més gran d'energia. És a dir, la diversitat, com a expressió de l'estructura, es construeix de manera diferent segons els llocs.

L'estabilitat és també la mateixa arreu: tot l'existent és estable, el que no era estable ja ha desaparegut. Quan els ecòlegs discuteixen sobre estabilitat, en realitat es refereixen a la manera com l'estabilitat és aconseguida. Un camp de blat és molt estable mentre la intervenció humana es mantingui constant, com és també estable un pou negre o sèptic en les mateixes condicions. També són estables els boscos i els baixos de corall, si les condicions en què viuen es mantenen. Com que són sistemes que han evolucionat llargament en condicions molt constants, no han adquirit la informació necessària per a sobreviure si les condicions canvien, i d'ací ve llur fragilitat davant l'empenta de l'home. Poden existir sistemes estables fets de parts inestables separatament. I sistemes moderadament estables, l'estabilitat total dels quals no guanya gaire pel fet que diversos sistemes semblants es trobin els uns al costat dels altres. Pensem només en països de diferent grau d'industrialització i d'integració política. El criteri de divisibilitat és molt útil en ecologia. Un sistema oceànic es pot dividir mentalment en molts prismes verticals de petites seccions horitzontals que es poden concebir independents i modelar-los com a tals. Però, en un sistema d'aflorentament, no es pot fer un model tan reduït amb un grau semblant de «tancament». Caldria incloure-hi també la part d'on vénen els nutrients i la part on va el plàncton. Un llac oligotròfic es pot modelar en un espai més reduït que un llac eutròfic, el model del qual demana la inclusió de la conca o, si més no, de les fonts de l'eutrofització. És ben clar que en uns casos tenim sistemes de funcionament internalitzat, governats des de dins, que ja han adquirit prèviament informació i que en prenen poca de nova, i sistemes governats per fora, que reben contínuament informació que poden utilitzar tot evolucionant. Hi ha diferents menes d'estabilitat, i la cor-

respondència amb els diferents tipus d'espectre de diversitat crec que serà òbvia a l'oient. Divisibilitat, govern intern i espectre fortament creixent, corresponen a sistemes del tipus del bosc tropical, per entendre'ns.

L'observació de la biosfera mostra taques de les composicions més diverses, i canvis de diferent sentit de la composició. S'han publicat treballs que tractaven de demostrar que la seriació de les comunitats en una successió històrica és una senzilla illusió. Sense arribar tant enllà, és indiscutible que existeixen contemporàniament comunitats de grau molt divers de desenrotllament i que la superfície de la Terra té mecanismes que garanteixen una no interrompuda obertura d'ambients nous i noves possibilitats d'inici de successions (mobilitat de les plaques continentals, canvis de clima, etc.). La successió començaria amb una utilització dels recursos en pla de disbauxa i seguiria amb obligades mesures d'economia. La interpretació de la successió com una disminució de l'energia canviada (o de l'entropia produïda) per unitat de biomassa mantinguda, solament seria vàlida a la segona meitat en condicions restrictives. Per altra banda no es pot treure de la teoria de la successió la consideració que el conjunt sistemes naturals + home la continuen d'alguna manera, malgrat que això representa el que es veu com una regressió indubtable de la naturalesa no humana. Deia abans, per mirar de posar d'acord certa forma dels espectres de diversitat amb etapes «finals» de la successió que, en l'avaluació de les etapes d'una successió entraven elements estètics, avui dia potser es poden complementar o superar amb consideracions termodinàmiques sobre el tancament i explotació dels ecosistemes.

El resultat de l'evolució ens mostra la coexistència d'organismes de les organitzacions més diverses i la pregunta òbvia és per què hi ha organismes dits superiors, si els organismes de grau ínfim d'organització viuen tan feliços. Això no és un estirabot i ens fa pensar en els avantatges —al final, de tipus termodinàmic— d'organismes prou extensos per a combinar molts esdeveniments a l'espai i al temps. Però la selecció natural continua essent una tautologia: es selecciona allò que sobreviu, allò que està més adaptat. És precisament en el camp de l'evolució —tan paral·lel al de l'estabilitat i al de la successió— on ens adonem més bé de la introducció d'una valoració, de manera independent o paral·lela a la concepció d'un mecanisme. DARWIN fa un esforç per a fixar-se solament en el mecanisme i posar-lo en clar; al seu costat, el filòsof SPENCER es preocupa de la noció de progrés i en això reprèn la tradició evolucionista anterior a la teoria de la selecció natural. L'evolució, com d'altres branques de la biologia, entre elles l'ecologia, és generosa en explicacions *a posteriori*, però molt feble en la predicció.

Un cert lligam entre successió i evolució s'estableix de la manera següent. Tenim dos tipus de comunitats, A i B, entre els quals poden existir passos. Imaginem que tenim un detall de les vegades que s'ha observat el pas de A a B, i el de B a A, i el temps que s'ha invertit en cada un dels canvis. És obvi que aquells canvis que es produeixen de manera més reiterada i més lenta poden servir de millor marc a proces-

sos evolutius. Hi ha, doncs, o així és d'esperar, una adherència entre evolució i successió que, a la vegada que estableix una correspondència entre els dos grups de fenòmens, imprimeix una certa direcció, posa una petita sageta, a l'esquema paral·lel dels dos grups de fenòmens esmentats. Aquesta sageta va de sistemes més oberts, més governats pel de fora, relativament menys aprofitadors de l'energia —que en tot cas es canvia— i de les morts que obligadament es produeixen, a sistemes més tencats, més internalitzats i més estalviadors de l'entropia i de la mort.

És fàcil veure com l'esquema paral·lel de successió i evolució portarà a trobar relacions amb la forma com s'estableix l'estabilitat i amb el tipus d'espectre de la diversitat a què dona lloc la distribució de les espècies en la trama dels ecosistemes respectius. La conclusió és que les suposades relacions entre diversitat i estabilitat no es poden estudiar de manera lleugera. El senzill propòsit de plantejar-les ha demanat ja aquestes llargues consideracions. Òbviament, les relacions s'estableixen en el camp de la termodinàmica amb una consideració molt amatent de la divisibilitat i de l'estructuració a l'espai dels sistemes. Vull dir, en resum, que un animal superior, una clímax, un sistema més complex que diem estable —que des de dins s'avença als esdeveniments—, tenen quelcom de comú. Totes aquestes consideracions tenen també una certa importància pràctica, en relació amb el significat de l'energia externa o del metabolisme extrasomàtic, i amb el paper de l'home, com a element afegit a la naturalesa i apte per a produir canvis molt ràpids.

ALTRA INFORMACIÓ D'INTERÈS BIOLÒGIC

Una gran part de la informació del món orgànic —la major part, podria afegir—, circula per canals diferents de l'ecològic, els canals genètic i cultural. En una visió parcial de la informació esmentada, es poden aplicar també mesures de diversitat.

Avui dia, amb la generalització de l'ús dels ordinadors, ens hem enriquit amb la possibilitat de desenrotllar nous símils i metàfores aplicables a la vida i als organismes. L'organisme es pot veure com una màquina de Turing o com un ordenador, on hi ha un programa d'especificació de les operacions a fer, unes instruccions i unes dades. Imaginem un programa molt complicat, que passa d'uns organismes a uns altres (per via genètica); l'ordenador —l'organisme— és també tan complicat que ningú no l'entén. Com que s'ha perdut o no ha existit mai una comprensió de l'un ni de l'altre, tots els retocs s'han de fer a l'atzar. Si passa, bé, si no passa, res; però pot passar amb defectes o manies. Els sistemes molt complexos tenen un efecte multiplicatiu sobre la informació portada pels elements, especialment pels que aconsegueixen certa posició preferent. És l'avantatge, en termes d'informació, dels organismes grossos. Però una diferència anàloga a l'existent entre *hardwa-*

re i *software* dels ordenadors, entre estructura i elements del llenguatge, en els organismes és més difícil de delimitar, malgrat que realment existeix, per exemple en les relacions entre el canal genètic i el cultural.

La importància del canal cultural, mesurada en relació al canal genètic, creix extraordinàriament en els vertebrats i, no cal dir-ho, en l'home. Les memòries no són per interpretar el passat —cosa que pot considerar-se com una perversió acadèmica en el cas de l'home— sinó per a millorar les probabilitats de sobreviure en el futur. I una paradoxa de l'acumulació d'informació és que tanca efectivament l'entrada a nova informació. Qualifico ací de cultural la informació que no va per via genètica ni de l'ecosistema i es refereix al comportament après i a tota mena d'artefactes, incloent-hi l'organització de l'espai. La transmissió de la cultura no és gratuïta i, en l'home, depèn de l'ús d'energia externa. Les concomitàncies entre els canals genètic i cultural són paleses, especialment en l'home. El grau de neutralitat dels caràcters hereditaris és funció del món extern, és a dir, poden ser neutres o no neutres, segons les condicions externes, i es poden acumular com a neutres quan per alguna raó la vigilància de la selecció és alleugerida. La humanitat s'està enriquint genèticament i tecnològicament, amb noves possibilitats de selecció en el futur.

Tot procés selectiu es pot descriure en termes d'informació, per tal com les probabilitats són diferents abans i després. Es pot aplicar una mesura de les diversitats abans i després. Existeix una analogia interessant amb la diversitat específica en el fet de l'alta diversitat genètica (al·lèls en un *locus*) de les espècies de dinàmica lenta, com les que viuen en la mar profunda,¹⁴⁸ contrastant amb la menor diversitat que és una resposta a una selecció intensa i sobtada.

També es poden aplicar mesures de diversitat a una sèrie d'activitats quantificables que formen part del comportament dels animals, com és, per exemple, proporció de les preses de diversa casta, repertori de comportament i freqüència de diverses activitats. La selecció, o si es vol, una mesura dels efectes de la interacció amb d'altres individus, d'altres espècies o el món físic, es pot deduir de la reducció de la diversitat. Per exemple, un animal pot tenir un espectre molt ampli d'aliments possible; però l'espectre realitzat és menor i, a més, hi ha canvis al llarg del temps. Mesures de diversitat poden fer-ne quantitativa la recerca.

L'estudi de MAYER¹⁷⁹ sobre el comportament de simis ofereix molts suggeriments en la mateixa via. Un simi isolat mostra un repertori definit de comportament, que es pot qualificar calculant una diversitat sobre períodes de temps unitat, classificats segons les diferents activitats en què s'esmercen —gratar-se, estar assegut, badallar, etc. Aquest repertori és el vàlid en condicions de llibertat plena, i pot variar segons els individus, a causa de factors genètics o per aprenentatge («culturals»). Si s'estudia el comportament d'un individu en presència d'un altre de la mateixa espècie, la llibertat del primer es troba limitada per la presència de l'altre i recíprocament. La diversitat del comportament

és, aleshores, més petita. Si es representen en un diagrama els valors de les diferents diversitats, queden manifestes eventuals asimetries entre els dos individus, un dels quals és dominant, i, a l'ensem, la manera de fer-se la restricció de la llibertat. MAYER distingeix dues formes de restricció de llibertat: una més violenta, que és la del «dictador», i una altra, energèticament més eficient, que és la de l'«heroi» respectat.

Des d'un punt de vista més general, de la termodinàmica i de la informació, les oportunitats no utilitzades representen un «soroll» llençat al defora del sistema. Tenim ací una analogia de la llei entròpica en el sentit que no es pot exercir una selecció o llibertat, si no és produint el que hem anomenat soroll, o bé augment d'entropia. Però, si hi ha molts individus que interactuen, això es fa difícil, el món es tanca i la llibertat de l'individu disminueix. Això està d'acord amb el fet que l'adquisició d'una informació, en els sistemes vius, representa sempre practicar assaigs, fer «soroll».

Totes aquestes consideracions ens mostren que, probablement, es pot traçar un altre esquema, paral·lel als assenyalats relatius a estabilitat, successió i evolució, amb les diferents formes de comportament. No hi ha una correspondència estricta, però sí analogies formals, manifestes també en el fet que es poden traçar petites sagetes que, com en aquells casos, assenyalen la generalitat en la vida de principis que pertanyen a una mateixa classe, junt amb els més coneguts de la termodinàmica de sistemes oberts. No hi manquen problemes difícils. Probablement el fet de passar de models conceptuals d'interacció o joc, de dues a tres «persones», és tant complicat com passar del model dels dos cossos al de tres cossos en la física.

Tot això té implicacions pràctiques que no se'ns poden escapar, especialment en l'intercanvi que s'estableix entre sistemes de propietats diferents. Potser és tant difícil passar informació cultural efectiva d'una societat molt desenvolupada (en termes d'informació) a una societat menys desenvolupada, com ho és passar producció d'un ecosistema madur o proper a la clímax a un ecosistema inicial veí, o passar calor d'un cos fred a un de calent. És obvi que en l'intercanvi cultural, de vegades acceptem el «soroll» que emet l'altra cultura com si fos el més important que té per a oferir-nos.

BIBLIOGRAFIA

(No s'inclouen les referències que es donen a MARGALEF^{79, 85} si no se'n fa expressa referència en el text.)

1. ABELE, L. G.: *Species diversity of decapod crustaceans in marine habitats*. «Ecology», 55: 156-161 (1974).
2. AITCHISON, J. i BROWN, J. A. C.: *The lognormal distribution with special reference to its uses in economics*. Cambridge Univ. Press, 176 pp. (1957).

3. ALEVIZON, J. S. i BROOKS, M. G.: *The comparative structure of two Western Atlantic reef-fish assemblages*. «Bull. Mar. Sci.», 25: 482-490 (1975).
4. ANDERSON, J. M.: *Succession, diversity and trophic relationship of some soil animals in decomposing leaf litter*. «J. Anim. Ecol.», 44: 475-495 (1975).
5. ANDERSON, S.: *Patterns of faunal evolution*. «Quart. Rev. Biol.», 49: 311-312 (1974).
6. AUSTIN, M. P. i GOOK, B. G.: *Ecosystem stability: a result from an abstract simulation*. «J. Theor. Biol.», 45: 435-458 (1974).
7. BARBEHENN, K. R.: *Host-parasite relationship and species diversity in mammals: a hypothesis*. «Biotropica», 1: 29-35 (1969).
8. BAZZAZ, F. A.: *Plant species diversity in old field successional ecosystems in Southern Illinois*. «Ecology», 56: 485-488 (1975).
9. BINET, D. i DESSIER, A.: *Premières données sur les Copépodes pélagiques de la région congolaise. III. Diversité spécifique*. «Cah. O. R. S. T. O. M., sér. Océanogr.», 10: 219-242 (1972).
10. BIRKS, M. J. B.: *Modern pollen rain studies in some arctic and alpine environments*. Quaternary Plant Ecol. 14th Symp. Brit. Ecol. Soc., Blackwell. Sci. Publ., Oxford, pp. 143-168 (1973).
11. BJÖRKLUND, K. R.: *The seasonal occurrence and depth zonation of radiolarians in Norsfjorden, Western Norway*. Sarsia, 56: 13-42 (1974).
12. BOESCH, D. F.: *Diversity, stability and response to human disturbance in estuarine ecosystems*. Proc. 1st Intern. Ecol., The Hague, pp. 109-114 (1974).
13. CISNE, J. L.: *Beecher's trilobite bed revisited. Ecology of an Ordovician deep water fauna*. «Postilla», 160: 25 pp. (1973).
14. CODY, M. L.: *Towards a theory of continental species diversities*. Ecology and Evolution of Communities. CODY & DIAMOND edit. Belknap Press, Cambridge, Mass. pp. 214-257 (1975).
15. COMEN, J. E.: *Alternative derivations of species abundance relations*. «Amer. Nat.», 102: 165-172 (1968).
16. COULSON, R. N., CROSSLEY, D. A. i GIST, C. S.: *Patterns of Coleoptera species diversity in contrasting white pine and coppice canopy communities*. «Amer. Midl. Natur.», 86: 145-151 (1971).
17. DEBENEDICTIS, P. A.: *On the correlations between certain diversity indices*. «Amer. Nat.», 197: 295-302 (1973).
18. DEEVEY, E. S.: *Specific diversity in fossil assemblages*. «Brookhaven Symp. Biol.», 22: 124-241 (1969).
19. DUNBAR, M. J.: *The evolution of stability in marine environments. Natural selection at the level of the ecosystem*. «Amer. Nat.», 94: 129-136 (1960).
20. EBERHARDT, L. L.: *Some aspects of species diversity models*. «Ecology», 50: 386-388 (1969).
21. ENGEN, S.: *On Species frequency models*. «Biometrika», 61: 263-270 (1974).
22. ENGEN, S.: *The coverage of a random sample from a biological community*. «Biometrics», 31: 201-208 (1975).
23. ESTRADA, M.: *Estudios sobre poblaciones de organismos acuáticos en medio no uniforme*. Tesis Univ. Barcelona (1976).
24. FAGER, E.: *Diversity: a sampling study*. «Amer. Nat.», 106: 293-310 (1972).
25. FAO: *Indices for measuring responses of aquatic ecological systems to various human influences. A report of the ACMRR/IABO working party on ecological indices of stress to fishery resources*. Tech. Pap. 151 FAO, Roma, 66 (1976).
26. FEDOROV, V. D. i KOL'TSOVA, T. I.: *Experimental study of the relative abundance of phytoplankton species*. «Oceanology» (edició anglesa traduïda del rus), 13: 63-70 (1973).
27. FURUIKE, H.: *Expression of fidelity by means of the information theory*. «Japan J. Ecol.», 15: 43-46 (1965).
28. FUTUYUMA, D.: *Community structure and stability in constant environments*. «Amer. Nat.», 107: 443-446 (1973).
29. GALLAWAY, B. J. i STRAIN, K.: *Seasonal and areal comparisons of fish diversity*

- indices at a hot water discharge in Galveston Bay, Texas. «Cont. Marine Sci.», 19: 79-89 (1975).
30. GARDNER, M.: *Mathematical games (Bynum's game)*. «Scientific American», febrer 1974: 106-108 (1974).
 31. GLOWACINSKI, Z.: *Successions of bird communities in the Nielopolomice forest (Southern Poland)*. «Ekologia Polska», 23: 231-263 (1975).
 32. GLOWACINSKI, Z. i JÄRVINEN, O.: *Rate of secondary succession in forest bird communities*. «Ornis Scand.», 6: 33-40 (1975).
 33. GOCHENAUR, S. E. i WOODWELL, G. M.: *The soil microfungi of a chronically irradiated oak-pine forest*. «Ecology», 55: 1004-1016 (1974).
 34. GOLLEY, F. B.: *Structural and functional properties and they influence on ecosystem stability*. Proc. 1st Intern. Congr. Ecol. The Hague, pp. 97-102 (1974).
 35. GOODMAN, D.: *The validity of the diversity-stability hypothesis*. Proc. 1st Intern. Congr. Ecol., The Hague, pp. 75-79 (1974).
 36. GOODMAN, D.: *The theory of diversity-stability relationship in ecology*. «Quart. Rev. Biol.», 50: 238-266 (1975).
 37. GOODWIN, B. C.: *Temporal organization in cells*. Academic Press. New York & London (1963).
 38. GUEREDRAT, J. A.: *Variations saisonnières de la diversité spécifique des Copépodes de l'Océan Indien au long du 110°E*. «J. Mar. Biol. Assoc. India», 14 (1972): 148-159 (1973).
 39. GOULDEN, C. E.: *Temporal changes in diversity*. «Brookhaven Symp. Biol.», 22: 96-102 (1969).
 40. HAIRSTON, N. G.: *On the relative abundance of species*. «Ecology», 50: 1091-1094 (1969).
 41. HAIRSTON, N. C., ALLEN, J. D., COLWELL, R. K., FUTUYMA, D. J., HOWELL, J., LUBIN, M. D., MATHIAS, J. i VANDERMEER, J. H.: *The relationship between species diversity and stability: an experimental approach with protozoa and bacteria*. «Ecology», 49: 1091-1101 (1968).
 42. HARIMA, H. i MUNDY, P. R.: *Diversity indices applied to the fish biofacies of a small stream*. «Trans. Amer. Fish. Soc.», 103: 457-461 (1974).
 43. HARTE, D. i LEVY, D.: *On the vulnerability of ecosystems disturbed by man*. Unifying concepts in Ecology. (VAN DOBBEN & LOWE-McCONNELL edit.) Junk. The Hague, pp. 208-223 (1975).
 44. HEIP, C.: *A new index measuring evenness*. «J. Mar. Biol. Ass. U. K.», 54: 555-557 (1974).
 45. HERRERA, C. M.: *Trophic diversity of the Barn Owl Tyto alba in continental Western Europe*. «Ornis Scand.», 5: 181-191 (1974).
 46. HOLLING, C. S.: *Resilience and stability of ecological systems*. «Ann. Rev. Ecol. Syst.», 4: 1-23 (1973).
 47. HOOKS, T. A., HECK, K. L. i LIVINGSTON, R. J.: *An inshore marine invertebrate community: Structure and habitat associations in the Northeastern Gulf of Mexico*. «Bull. Mar. Sci.», 26: 99-109 (1976).
 48. HURD, L. E., MELLINGER, M. V., WOLF, L. L. i McNAUGHTON, S. J.: *Stability and diversity at three trophic levels in terrestrial ecosystems*. «Science», 173: 1134-1136 (1971).
 49. HURLBERT, S.: *The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters*. «Ecology», 52: 577-586 (1971).
 50. HUTCHESON, K.: *A test for comparing diversities based on the Shannon formula*. «J. Theoret. Biol.», 29: 151-154 (1970).
 51. HUTCHINSON, G. E.: *Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals*. «Amer. Nat.», 93: 145-159 (1959).
 52. HUTCHINSON, G. E.: *The paradox of the plancton*. «Amer. Nat.», 95: 137-146 (1961).
 53. INAGAKI, H.: *Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive*. «Vie et Milieu», B, 18: 153-166 (1967).
 54. JACOBS, J.: *Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human*

- activities. Unifying concepts in Ecology. (VAN DOBBEN & LOWE-McCONNELL edit.) Junk, The Hague, pp. 187-207 (1975).
55. JÄRVINEN, O. i SAMMALISTO, L.: *Regional trends in the avifauna of finnish peat-land bogs*. «Ann. Zool. Fennici», 13: 31-43 (1976).
 56. JÄRVINEN, O. i VÄISÄNEN, R. A.: *Species diversity of Finnish birds. I: Zoogeographical zonation based on land birds*. «Ornis Fennica», 50: 93-119 (1973).
 57. JÄRVINEN, O. i VÄISÄNEN, R. A.: *Between-year component of diversity in communities of breeding land birds*. «Oikos», 27: 34-39 (1976).
 58. JEFFRIES, C.: *Qualitative stability and digraphs un model ecosystems*. «Ecology», 55: 1415-1419 (1974).
 59. JEFFRIES, C.: *Stability of ecosystems with complex food webs*. «Theoret. Pop. Biol.», 7: 149-155 (1975).
 60. JOHNSON, H. A.: *Information theory in biology after 18 years*. «Science» 168: 1545-1550 (1970).
 61. JOHNSON, W. C., BURGESS, R. L. i KEAMMERER, W. R.: *Forest overstory vegetation and environment on the Missouri river floodplain in North Dakota*. «Ecol. Monogr.», 46: 59-84 (1976).
 62. JOHNSTON, D. W. i ODUM, E. P.: *Breeding bird population in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia*. «Ecology», 37: 50-62 (1956).
 63. JUMARS, P. A.: *Deep-sea species diversity: does it have a characteristic scale*. «J. Mar. Res.», 34: 217-246 (1976).
 64. KEMPTON, R. A. i TAYLOR, L. R.: *Models and statistics for species diversity*. «Nature», 262: 818-820 (1976).
 65. KERNER, E. H.: *Gibbs ensemble: Biological ensemble. The application of statistical mechanics to ecological, neural and biological networks*. Gordon & Breach. New York, London, Paris, 349 pp. (1972).
 66. KING, C. E.: *Relative abundance of species and MacArthur's model*. «Ecology», 45: 716-727 (1964).
 67. KOHN, A. J. i NYBAKKEN, J. W.: *Ecology of Conus on Eastern Indian Ocean fringing reefs: Diversity of species and resources utilization*. «Marine Biol.», 29: 211-234 (1975).
 68. LEIGH, E. G.: *On the relationship between productivity, biomass, diversity, and stability of a community*. «Proc. Nat. Acad. Sci.», 53: 777-783 (1965).
 69. LETI, G.: *Sull'entropia, su un indice del Gini e su altre misure dell'eterogeneità di un colectivo*. «Metron», 24: 332-378 (1965).
 70. LEWONTIN, R. C.: *The meaning of stability*. «Brookhaven Symp. Biol.», 22: 13-24 (1969).
 71. LONGHURST, A. R.: *Diversity and trophic structure of zooplankton communities in the California Current*. «Deep-Sea Res.», 14: 393-408 (1967).
 72. LOSEY, G. S.: *Cleaning symbiosis in Puerto Rico with comparison to the tropical Pacific*. «Copeia», (1974): 960-970 (1974).
 73. LUSSENHOP, J.: *Soil arthropod response to prairie burning*. «Ecology», 57: 88-98 (1976).
 74. MACARTHUR, J. W.: *Environmental fluctuations and species diversity*. Ecology and evolution of communities. (CODY & DIAMOND edit.) Belknap Press, Cambridge, Mass., pp. 74-80 (1975).
 75. MACARTHUR, R. H.: *Environmental factors affecting bird species diversity*. «Amer. Nat.», 98: 387-397 (1964).
 76. MACARTHUR, H. R.: *Patterns of species diversity*. «Biol. Rev.», 40: 510-533 (1969).
 77. MACARTHUR, R. H.: *Patterns of communities in the tropics*. «Biol. J. Linnean Soc. London», 1: 19-30 (1969).
 78. MAGUIRE, B., BELK, D. i WELLS, G.: *Control of community structure by mosquito larvae*. «Ecology», 49: 207-210 (1968).
 79. MARGALEF, R.: *La teoría de la información en ecología*. «Mem. R. Acad. Cienc. Artes Barcelona», 32: 337-449 (1957) Traduida a l'anglès i publicada a «General Systems», 3: 36-71 (1958).

80. MARGALEF, R.: *Perspectives in ecological theory*. Univ. Chicago Press, 111 pp. (1968).
81. MARGALEF, R.: *Estudios sobre la distribución a pequeña escala del fitoplancton marino*. «Mem. R. Acad. Cienc. Artes Barcelona», 40: 3-22.
82. MARGALEF, R.: *Diversidad y productividad del fitoplancton en el Mediterráneo occidental*. «Inv. Pesq.», 34: 565-573 (1970).
83. MARGALEF, R.: *Regularidades en la distribución de la diversidad del fitoplancton en una área del mar Caribe*. «Inv. Pesq.», 36: 241-264 (1972).
84. MARGALEF, R.: *Hommage to Evelyn Hutchinson, or why there is an upper limit to diversity*. «Trans. Conn. Acad. Arts Scienc.», 44: 211-235 (1972).
85. MARGALEF, R.: *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona, 951 pp. (1974).
86. MARGALEF, R.: *Diversity, stability and maturity in natural ecosystems*. Unifying concepts in Ecology. (VAN DOBBEN & LOWE-McCONNELL edit.) Junk The Hague, pp. 151-160 (1975).
87. MARGALEF, R.: *Ecosystem diversity differences: Poles and Tropics*. Polar Oceans Conference, May 1974, Montreal (1977).
88. MAURER, R.: *Die Vielfalt der Käfer und Spinnenfauna des Wiesenbodens im Einflussbereich von Verkehrsimmissionen*. «Oekologia» (Berlin), 14: 327-351 (1974).
89. MAY, R. M.: *Stability in multispecies community models*. «Math. Biosci.», 12: 59-79 (1971).
90. MAY, R. M.: *Will a large complex system be stable?* «Nature», 238: 413-414 (1972).
91. MAY, R. M.: *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton Univ. Press., 225 pp. (1973).
92. MAY, R. M.: *Stability in ecosystems: some comment*. Unifying concepts in Ecology (VAN DOBBEN & LOWE-McCONNELL edit.). Junk, The Hague, pp. 161-168 (1975).
93. MAY, R. M.: *Patterns of species abundance and diversity*. Ecology and evolution of communities. (CODY & DIAMOND edit.) Belknap Press, Cambridge, Mass., pp. 81-120 (1975).
94. MAY, R. M.: *Patterns in multi-species communities*. Theoretical Ecology: Principles and applications. (MAY edit.). Blackwell Scient. Publi. Oxford, etc. pp. 142-162 (1976).
95. MAYNARD SMITH, J.: *Models in ecology*. Cambridge Univ. Press. 146 pp. (1974).
96. MCINTOSH, R. P.: *An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity*. «Ecology», 48: 392-404 (1967).
97. MENHINICK, B. P.: *A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects*. «Ecology», 45: 859-861 (1964).
98. MOORE, P. D.: *Changes in species diversity*. «Nature», 254: 104-105 (1975).
99. MORRISON, R. G. i YARRANTON, G. A.: *Diversity, richness and evenness during a primary sand dune succession at Grand Bend, Ontario*. «Canad. J. Bot.», 51: 2401-2411 (1973).
100. MAYER, W.: *Gruppenverhalten von Totenkopffaffen unter besonderer Berücksichtigung der Kommunikationstheorie*. «Kybernetik», 8: 59-68 (1971).
101. MURDOCH, W. W.: *Diversity, complexity, stability and pest control*. «J. Appl. Ecol.» 12: 795-807 (1975).
102. MURDOCH, W. W., EVANS, F. C. i PETERSON, C. H.: *Diversity and pattern in plants and insects*. «Ecology», 53: 819-829 (1972).
103. MURPHY, L. S., ROWE, G. T. i HAEDRICH, R. L.: *Genetic variability in deepsea echinoderms*. «Deep-Sea Res.», 23: 339-348 (1976).
104. ODUM, E. P.: *The strategy of ecosystem development*. «Science», 164: 262-270 (1969).
105. ORIANI, G. H.: *Diversity, stability and maturity in natural ecosystem*. Unifying concepts in Ecology. (VAN DOBBEN i LOWE-McCONNELL edit.) Junk, The Hague, pp. 139-150 (1975).
106. OWEN, D. F. i OWEN, J.: *Species diversity in temperate and tropical Ichneumonidae*. «Nature», 249: 583-584 (1974).

107. PAINE, R. T.: *A note on trophic complexity and community stability*. «Amer. Nat.», 103: 91-93 (1969).
108. PATRICK, R.: *The structure of diatom communities in similar ecological conditions*. «Amer. Natur.», 102: 173-183 (1968).
109. PATRICK, R. i STRAWBRIDGE, D.: *Variation in the structure of natural diatom communities*. «Amer. Nat.», 97: 51-57 (1963).
110. PATTEN, B. C.: *Plankton: Optimum Diversity structure of a summer community*. «Science», 140: 894-898 (1963).
111. PEET, R. K.: *Relative diversity indices*. «Ecology», 56: 496-498 (1975).
112. PETERSON, C. H.: *Stability of species and of community for the benthos of two lagoons*. «Ecology», 56: 958-965 (1975).
113. PIANKA, E. R.: *Latitudinal gradients in species diversity: a review on concepts*. «Amer. Natur.», 100: 36-46 (1966).
114. PIANKA, E. R.: *On lizard species diversity: North American flatland deserts*. «Ecology», 48: 333-351 (1967).
115. PIELOU, E. C.: *Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and misuse*. «Amer. Natur.», 100: 463-465 (1966).
116. PIELOU, E. C.: *The measurement of diversity in different types of biological collections*. «J. Theoret. Biol.», 13: 131-144 (1966).
117. PIELOU, E. C.: *Ecological Diversity*. Wiley Interscience, N. York, 176 pp. (1976).
118. PLATT, T. i RAO, D.V.S.: *Energy flow and species diversity in a marine phytoplankton bloom*. «Nature», 227: 1059-1060 (1970).
119. PLATT, W. J.: *The colonization and formation of equilibrium plant species associations on badger disturbances in a tall-grass prairie*. «Ecol. Monogr.», 45: 285-305 (1975).
120. PORTER, K. C.: *The applicability of diversity indices to plankton*. 37th. annual meeting Amer. Soc. Limnol. Ocean., Seattle. Abstract. 1 pp. (1974).
121. POTTS, G. R. i VICKERMAN, G. R.: *Studies on the cereal ecosystem*. «Adv. Ecol. Res.», 8: 107-197 (1974).
122. PRESTON, F. N.: *On modeling islands*. «Ecology», 49: 592-594 (1948).
123. RECHER, H. F.: *Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America*. «Amer. Natur.», 103: 74-80 (1969).
124. REINER, W. A., WORLEY, I. A. i LAWRENCE, D. B.: *Plant diversity in a chronosequence at Glacier Bay, Alaska*. «Ecology», 52: 55-69 (1971).
125. REJMANEK, M.: *Species diversity and productivity of plant communities*. Com. First Intern. Congress of Ecology. The Hague, 2 pp. (1974).
126. ROSENBERG, R.: *Succession in benthic macrofauna in a Swedish fjord subsequent to the closure of a sulphite pulp mill*. «Oikos», 24: 244-258 (1973).
127. ROSENBERG, R.: *Stressed tropical benthic faunal communities of Miami, Florida*. «Ophelia», 14: 93-112 (1975).
128. ROSENZWEIG, M. L.: *On continental steady states of species diversity*. In Ecology and Evolution of Communities. (CODY & DIAMOND edit.) Belknap Press, Cambridge, Mass., pp. 121-140 (1975).
129. ROWE, G. T., POLLONI, P. T. i MAEDRICH, R. L.: *Quantitative biological assessment of the benthic fauna in deep bassins of the Gulf of Maine*. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 32: 1805-1812 (1975).
130. SANDERS, H. L.: *Benthic marine diversity and the stability-time hypothesis*. «Brookhaven Symp. Biol.», 22: 71-81 (1969).
131. SHELDON, A. L.: *Equitability indices: dependence of the species count*. «Ecology», 50: 466-467 (1969).
132. SILJAK, D. D.: *Connective stability of complex ecosystems*. «Nature», 249: 280 (1974).
133. SIMBERLOFF, D.: *Properties of the rarefaction diversity measure*. «Amer. Natur.», 107: 414-418 (1973).
134. SHAPIRO, A. M.: *The temporal component of butterfly species diversity*. In Ecology and Evolution of Communities, (CODY & DIAMOND edit.) Belknap Press, Cambridge, Mass. pp. 181-195 (1975).

135. SMART, J. S.: *Statistical tests of the broken-stick models of species-abundance relations*. «J. Theoret. Biol.», 59: 127-140 (1976).
136. SMITH, F. E.: *Spatial heterogeneity stability, and diversity in ecosystems*. «Trans. Conn. Acad. Arts. Sci.», 44: 309-335 (1972).
137. SMITH, S. H.: *Species succession and fishery exploitation in the Great Lakes*. «J. Fish. Res. Bd. Canada», 25: 667-693 (1968).
138. SPIGHT, T. M.: *Species diversity: a comment on the role of the predator*. «Amer. Natur.», 101: 467-474 (1967).
139. STRÖMGREN, T.: *Zooplankton diversity in four Norwegian fjords*. «Sarsia» 59: 15-30 (1975).
140. TAYLOR, L. R., KEMPTON, R. A. i WOJWOD, I. P.: *Diversity statistics and the log-series model*. «J. Animal. Ecol.», 45: 255-272 (1976).
141. THEODORIDES, G. C. i STARK, L.: *On the biospheric relevance of information*. «Math. Biosci.», 11: 31-45 (1971).
142. TRAVERS, M.: *Diversité du microplancton du Golfe de Marseille, en 1964*. «Marine Biol.», 8: 308-343 (1971).
143. THOMSON, D. A. i LEHNER, C. E.: *Resilience of a rocky intertidal fish community in a physically unstable environment*. «J. Exper. Mar. Biol. Ecol.», 22: 1-29 (1976).
144. TIMONIN, A. G.: *Structure of pelagic communities and species diversity in zooplankton communities in the Northern Indian Ocean*. «Oceanology», (edició anglesa traduïda del rus), 12: 729-738 (1972).
145. TRANTER, D. G.: *Seasonal studies of a pelagic ecosystem (meridian 110° E) The Biology of the Indian Ocean*. (ZEITSCHERL edit.) Springer Verlag, Heidelberg, etc., pp. 487-520 (1973).
146. UETZ, G. W.: *Gradient analysis of spider communities in a streamside forest*. «Oecologia» (Berlin), 22: 373-385 (1976).
147. VALENTINE, J. W.: *Evolutionary paleoecology of the marine biosphere*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J., 511 pp. (1973).
148. VALENTINE, J. W. i AYALA, P.: *Genetic variation in Frieleia halli, a deep-sea brachiopod*. «Deep-Sea Res.», 22: 37-44 (1975).
149. VAN DER MAAREL, E.: *Plant species diversity in relation to management. The scientific management of animal and plant communities for conservation*, 11th. Symp. Brit. Ecol. Soc. (DUFFEY & WATT, edit.) Blackwell Sci. Publ. Oxford, pp. 45-63 (1971).
150. WHITTAKER, R. H.: *Evolution of diversity in plant communities*. «Brookhaven Symp. Biol.», 22: 178-196 (1969).
151. WHITTAKER, R. H.: *Evolution and measurement of species diversity*. «Taxon», 21: 213-251 (1972).
152. WHITTAKER, R. H.: *The design and stability of plant communities. Unifying concepts in Ecology*. (VAN DOBBEN & LOWE-McCONNELL, edit.) Junk, The Hague, pp. 169-181 (1975).
153. WILLIAMS, C. B.: *The range and pattern of insect abundance*. «Amer. Natur.», 94: 137-151 (1960).
154. WITKOWSKI, Z.: *Species diversity, stability and succession studies on weevils and their host plants during the succession on mowed meadows under the influence of draining*. «Bull. Acad. Polon. Sci., ser. Biol.», 21: 223-228 (1973).
155. WOLFF, W. J.: *Benthic diversity in the Rhine-Meuse estuary*. «Hydrobiol. Bull.», (Amsterdam), 8: 242-252 (1974).
156. WOODWELL, G. M.: *Effects of pollution on the structure and physiology of ecosystems*. «Science», 168: 429-433 (1970).