

2.828.2
CUBA B34-612
1969

1138

APLICACIONES DE LA TEORIA DE INFORMACION
A LA BIOLOGIA.

Tesis para optar al grado de
Doctor en Ciencias (Biología)
Guillermina Yankelevich NEDVEDOVICH

1969.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Prólogo.-

El trabajo de tesis que a continuación se presenta - consta de dos capítulos fundamentales:

1o.) Una introducción, que de manera breve proporciona los conceptos fundamentales que el lector pudiera requerir para la lectura del 2o. capítulo y unos cuantos ejemplos, algunos - extraídos de la Literatura y otros diseñados por la que escribe, - que pudieran permitir una más rápida familiarización con los conceptos de teoría de información.

2o.) En este capítulo se incluyen problemas de investigación realizados por quién presenta la tesis y en los cuales - utilizó algunos aspectos de la teoría de información, en el análisis de los problemas mencionados.

En virtud de la gran diversidad de tópicos a los que esta parte se refiere, se consideró prudente subdividirla en tres secciones, correspondiendo cada una a un problema específico de - investigación, precedido por sus antecedentes.

Se consideró prudente anexar al trabajo de tesis, los artículos que al respecto han sido publicados por la que escribe - en diferentes revistas científicas, con objeto de permitir al jurado dictaminador evaluar la trayectoria que en el campo de investigación en cuestión, ha tenido la autora.

Deseo agradecer al Dr. en Biología, Sr. Carlos Márquez, el haberme proporcionado los datos estadísticos personales que se utilizan en la 1a. sección del 2o. capítulo así como a la Dra. - en Biología Srta. Leonila Vazquez y al Dr. en Física Sr. Alejandro Medina, la revisión crítica que hicieron de este trabajo. Mi agradecimiento también para el director de la tesis; Médico Cirujano Sr. José Negrete Martínez.

Introducción

La cooperación entre las ciencias ha sido muy fructífera. La Física, la Química, la Biología, las Matemáticas, etc. han obtenido mutuos beneficios con el intercambio de ideas y metodología. Manifestación de lo anterior, es la creación de los campos interdisciplinarios como la Fisicoquímica, la Bioquímica, Biofísica, Biomatemáticas, etc. que en la actualidad trabajan como ramas autónomas de la Biología.

La Biología y la Física son ciencias que han demostrado una evolución paralela a través de su historia, más aún, el desarrollo de la investigación experimental en la Biología, se ha encontrado inevitablemente ligado al avance en la instrumentación y la tecnología en el campo de la Física. Siguiendo la misma línea de ideas, pudiera pensarse que las Matemáticas podrían desempeñar un papel similar o aún más trascendente que el de la Física en la Biología, sobre todo encuanto a la investigación teórica se refiere. Sin embargo, esto no ha sido así; solo hasta una época muy reciente, se han empezado a utilizar y a desarrollar métodos matemáticos poderosos para el planteo y solución de problemas biológicos (5,35,80).

Recientemente, como se señala en la párrafo anterior, un conjunto de especialidades de las matemáticas aplicadas que han sido agrupadas bajo el nombre de Teoría General de Sistemas como: Teoría de Juegos y Decisiones, Teoría de Automatas, Teoría de Control y la Teoría de Información, parecen ofrecer, por sus características, posibilidades de análisis más adecuados para los Sistemas Biológicos (2,59,60). Tales características son:

a) Se trata de disciplinas matemáticas relacionadas con la estadística y la probabilidad.

b) Evalúan, con un método peculiar a cada una de ellas, las características de los sistemas.

c) Manejan situaciones muy complejas, esto es, la de sistemas con múltiples arreglos posibles y múltiples interrelaciones que consecuentemente determinan gran cantidad de posibles selecciones.

d) No dependen del mecanismo físico del sistema considerado, de la realización material de los mismos o, de como los componentes están correlacionados.

Puesto que esta tesis versa en parte sobre teoría de información, daremos un breve panorama de ella:

La estadística y la información, ambas tratan el problema de la variedad entre los elementos de un conjunto pero en forma diferente. La estadística la trata como una desviación de valores ideales y se ocupa de encontrar que puede hacerse o decirse a pesar de su presencia; la teoría de información trata la variedad como una propiedad sin la cual las operaciones como selección, comunicación, representación, especificación, etc. no serían posibles.

La teoría de información se ocupa de la información como medida de la cantidad de conocimiento o de "inteligencia" que un mensaje puede contener a través de su representación simbólica (58).

Lo mismo que se había señalado para la teoría general de sistemas, y vale la pena enfatizarlo en el caso particular de la teoría de información: el contenido de información es una cantidad abstracta independiente de la naturaleza del evento en el cual se mide y es función del posible número de acontecimientos

tos, no de sus causas ni sus consecuencias.

Ha sido sugerido (58,90) que la teoría de información tiene carácter universal, esto es: un análisis de información, puede explicarse en cualquier campo y a cualquier conjunto de fenómenos. Wiener (81) al igual que Quastler asienta que "Todo mecanismo de control, en un animal o en una máquina depende de la comunicación entre sus elementos, y todo tipo de comunicación, involucra cantidades mesurables de información.

En la Biología, la teoría de información encontró un buen campo de aplicación por su capacidad de analizar cuantitativamente problemas de organización y especificidad, propiedades básicas que definen un organismo.

INDICE

- Capítulo I. Introducción.
- Capítulo II. Problemas de investigación.
- 1a. Sección. Clasificación de los organismos con base en criterios ecológicos.
- 2a. Sección. Aplicaciones de la Teoría de Información en la Identificación Taxonómica.
- 3a. Sección. Transmisión de información en el Sistema Nervioso - Central.
- Conclusiones.
- Referencias.

CAPITULO I

Teoría de Información.

La necesidad de usar el concepto de cantidad de información en campos muy dísimiles de la ciencia, ha hecho que este se -- haya definido de acuerdo con las necesidades de cada uno de ellos. Las definiciones sin embargo, han mostrado ser equivalentes y las unidades de medida transformables unas en otras (13).

A continuación citaremos algunas de las definiciones que se han dado.

Definición que involucra el concepto de probabilidad(14) El efecto del contenido de un mensaje, es el de cambiar la probabilidad de un acontecimiento, para que el que recibe el mensaje y la cantidad de información en el, se mide como:

$$I = \log_2 \frac{\text{Probabilidad del evento después de recibido el mensaje} - (1)}{\text{Probabilidad del evento antes de recibir el mensaje}}$$

Como ejemplo ilustrativo de la aplicación de la ecuación 1, considerese el siguiente problema: El cambio de coloración que su fren algunos animales es función de la concentración o dispersión de pigmentos dentro de un conjunto de células especializadas llamadas - cromatóforos. Ha sido propuesto por algunos autores, un método semicuantitativo para evaluar el grado de concentración o dispersión de pigmentos en las células mencionadas (25). Este método consiste en clasificar el grado de dispersión de los cromatóforos en 5 estados que se denominan con los números 1,2,3,4 y 5, siendo el estado 1, el de - dispersión mínima.

En virtud de que por observación (al microscopio), existe un cierto error inevitable en la identificación del estado, la probabilidad de acertar es alrededor de un 85%.

Cuando un animal, por ejemplo el acocil, se coloca sobre un fondo negro, expande sus cromatóforos desde cualquier estado en el que se encuentren, hasta el estado 5 (13). El cambio de estado de los cromatóforos se realiza de una manera gradual de tal forma que, al cabo de 5 días, se sabe que aproximadamente el 50% de los animales se obscurecen hasta el estado 5.

Supongamos que deseamos calcular la cantidad de información, que contiene un mensaje que dice lo siguiente: "Un acocil después de 5 días en fondo oscuro, está en estado 5".

La probabilidad del evento antes de recibida la información (probabilidad "a priori") es 0.5. La probabilidad del evento después de recibido el mensaje no es 1, ya que el error del método no garantiza más que un 85% la certeza de la observación, y por lo tanto la probabilidad a posteriori es 0.85. La información contenida en el mensaje sería:

$$I = \log_2 \frac{0.85}{0.50}$$
$$= \log_2 1.7 = 0.76 \text{ unidades de información}$$

Supongamos que ahora utilizamos el método fotométrico (11) para determinar el estado de los cromatóforos que consiste en determinar el grado de expansión de los mismos, midiendo con una fotocelda la luz reflejada por aquellos. Este método a pesar de que no garantiza en un 100% la certeza de la lectura, la eleva considerablemente con respecto al método anterior y pudieramos, para fines del cálculo de información, considerarlo como absolutamente fiel.

En este caso, la información contenida en el mismo mensaje analizado es diferente, ya que la probabilidad del evento a posteriori se vuelve 1.

$$I = \log_2 \frac{1}{0.5} = \log_2 1 - \log_2 \frac{1}{2} = 0 - \log_2 \frac{1}{2} = \log_2 2$$

= 1 unidad de información.

Nótese que la circunstancia de que la probabilidad del evento a posteriori vale 1 transforma la fórmula 1 en $I = -\log_2 P$ -
- - - - - (2)

La información para mensajes independientes, tiene carácter aditivo. Un ejemplo de aditividad que podríamos tomar de las técnicas neurofisiológicas es el siguiente. Imaginemos que se nos dice - que se ha practicado una lesión en el núcleo supraóptico del hipotálamo, ¿Que cantidad de información contiene este mensaje? La manera de localizar el núcleo supraóptico del hipotálamo para lesionarlo, - es escogiendo las coordenadas X, Y y Z de un atlas de anatomía del ani mal. El origen esta formado por la intersección de la línea media -- del cráneo (eje X) con la línea que va de un conducto auditivo exter no al otro (eje Y). El plano X_0 pasa por los conductos auditivos y los rebordes inferiores orbitarios. El eje Z es la perpendicular - al plano X_0 en el origen. Supongamos simplifícadamente que podemos distinguir 16 valores sobre el eje (Z), 16 sobre el (X) y 32 sobre - el (Y), la probabilidad de seleccionar al azar un valor sobre los -- ejes Z y X es de 1/16: $P(X) = \frac{1}{16}$ y $P(Z) = \frac{1}{16}$ y sobre el eje Y: $P(Y) = 1/32$ de aqui que por la ecuación 2: $I(X) = -\log \frac{1}{16} = \log_2 16 = 4 = I(Z)$ y para $I(Y) = -\log_2 32 = 5$ unidad de información, si la información fuera aditiva $I \text{ total} = I(X) + I(Y) + I(Z) = 13$ unid. de inf. - Efectivamente el número de puntos en el espacio que podemos distin- guir es $16 \times 16 \times 32 = 8192$ y la probabilidad de encontrar un punto, $1/8192$; de donde $I \text{ total} = -\log_2 8192 = 13$ bits.

Definición que involucra el concepto de variedad.

La cantidad de información almacenada en un conjunto es una medida de la dificultad con la que se identifica un elemento de dicho conjunto y por consiguiente, también función del -- tamaño del mismo (12).

Consideremos un conjunto constituido por un solo elemento. En este caso la información es cero, esto es: si sabemos que está formado de un solo elemento no es necesario preguntar si el elemento en cuestión, es algún otro.

Consideremos el caso de un conjunto formado por 2 elementos. Se requeriría de una pregunta para determinar de cual de los dos elementos se trata. Si los elementos del conjunto fueran 4, - el número mínimo de preguntas independientes para identificar algunos de ellos, serían 2. Se puede observar que el número de preguntas independientes (grado de dificultad) aumenta en uno a medida - que el conjunto duplica sus elementos. La expresión matemática de esta situación sería:

$$n = 2^I$$

$$I = \log_2 n$$

Donde n es el número de elementos del conjunto e I el número de preguntas independientes que se necesitan para identificar - un elemento, que es igual al contenido de información del conjunto. Cabe señalar que en esta definición de información es necesario usar la estrategia óptima en el proceso de selección, ya que, de otra - manera, pudiera parecer la información contenida, mayor que su valor real.

Ejemplo: Considerese un conjunto de elementos A B C D: Cuatro especies, A y B de un genero y C y D de otro genero. La información contenida en el conjunto es $\log_2 4$, lo cual quiere decir que se

requieren dos preguntas para identificar un elemento cualquiera usando una estrategia óptima. Este procedimiento consiste en dividir un conjunto en 2 subconjuntos de igual magnitud y preguntar si el elemento en cuestión está en uno u otro; por ejemplo ¿El individuo en cuestión es del género al que pertenecen A y B? finalmente se divide el subconjunto (género) a su vez, en dos subconjuntos iguales (especies) que en el ejemplo están formados de una especie (símbolo) cada uno. Se observa que efectivamente 2 preguntas identifican cualquier elemento. Si la estrategia no fuera óptima, tómesese el caso de identificar los elementos con preguntas al azar (¿es especie A? ¿es especie B? - etc.) el número de promedio de preguntas excedería de 2.

Información de un conjunto e información promedio por elemento.

La información calculada como se describió en el párrafo anterior, puede interpretarse como el contenido de información total de un conjunto o como un promedio por elemento (1,12,16)

A la información promedio por elemento se le ha designado con el nombre de Incertidumbre y se le denota con la letra H.

Cuando los elementos del conjunto no poseen la misma abundancia por ejemplo, en el caso de que el conjunto estuviera formado por los géneros de los insectos atrapados en una trampa de luz (habría un número reducido de dípteros diurnos vs nocturnos, etc); el cálculo de la incertidumbre en este caso, debe tomar en cuenta un factor de probabilidad de captura de los géneros (p_i). El número de preguntas para identificar un género, no es ya solamente función del número de distintos géneros, sino de la probabilidad de captura de cada uno de ellos. En este caso para el cálculo de incertidumbre se emplea la ecuación siguiente: (Véase secciones 1 y 2 del capítulo 2).

$$H = - \sum_{i=1}^n P_i \log_2 p_i \text{ --- (3) Información promedio/} \\ \text{genero.}$$

Se puede demostrar fácilmente que cuando los elementos del conjunto tienen la misma probabilidad de acontecer (equiprobables), las expresiones para I y para H son iguales en virtud de que en esta condición particular $p_i = \frac{1}{n}$.

Definición que involucra el concepto de entropía.

Zilard en 1929 (72) fué el primero en demostrar que la reducción de entropía de un sistema disminuye la cantidad de información contenida en el mismo.

La correlación entre entropía e información se entiende más claramente a través del concepto probabilístico de entropía: Cuanto mayor sea el número de caminos para que un sistema alcance una cierta condición o estado, mayor será la probabilidad de encontrarlo en el (64): Por ejemplo; la probabilidad de obtener una flor roja en la 2a. generación filial (F_2) de una cruce entre líneas puras de -- flores rojas (homocigética dominante, BB) y de flores blancas (homocigética recesiva, bb), es mayor que la de obtener una flor blanca ya que los "caminos" para alcanzar el estado flor roja son los genotipos BB, Bb y bB vs, el camino bb para el estado flor blanca, que es único.

En la expresión de entropía $S = K \log W$, en la que W es el número de caminos para alcanzar un cierto estado, S la entropía del sistema y K una constante, queda explícita la función que liga la entropía con el número de caminos para alcanzar dichos estados. A medida que se requiere mayor organización para alcanzar cierto estado, menor es el número de caminos que existen para llegar a él, por consiguiente la probabilidad de que el sistema se encuentra ahí, es pequeña y su entropía también lo es.

Expresada la entropía de esta forma se observa que puede expresarse como una función de la variedad o lo que es equivalente, de la cantidad de información.

Linshitz (30) derivó, de una manera directa, una expresión que liga H y S partiendo de la expresión para entropía $S = K \ln Q$; donde Q son los posibles estados en que puede encontrarse el sistema.

El razonamiento fué el siguiente: Para determinar en cual de los posibles estados está el sistema tendríamos que hacer H selecciones binarias, esto es:

$$Q = 2^H$$
$$\ln Q = H \ln 2$$
$$KH \ln 2 = K \ln Q$$
$$KH \ln 2 = S$$
$$H = \frac{S}{K \ln 2}$$

Si se expresa K en ergios y S en cal/mol/grado.

$$H = \frac{S}{R \ln 2}$$

Donde R es la constante universal de los gases.

Puede observarse entonces, que la incertidumbre es directamente proporcional a la entropía, siendo el coeficiente de proporcionalidad $\frac{1}{K \ln 2}$ en el que $K \ln 2$ podría denominarse unidad natural de información (3).

Por medio de esta expresión, algunos autores (31), evaluaron la información contenida en una célula bacteriana. Para ello tomaron en cuenta los valores de S encontrados por Linshitz en Bacterium picnoticus a partir de la ecuación: $S_i = \frac{H_i + F_o}{T}$

donde S_i es el cambio de entropía en el interior de la célula.

H_i es el cambio de energía interna en el interior de la célula.

F_o es el cambio de energía libre en el exterior de la célula.

T es la temperatura absoluta.

Los cambios de energía libre se obtuvieron a partir de las reacciones de oxidación del H_2 que estos organismos llevan a cabo. Los de H_i , a partir de las reacciones para elaborar carbohidratos empleando CO_2 y H_2O .

Los valores de S_i obtenidos fueron de 9.3×10^{-12} cal/grado, de tal forma que la incertidumbre del sistema resulta:

$$H = \frac{9.3 \times 10^{-12} \times 4.2}{1.4 \times 10^{-23} \times 0.69} = 4 \times 10^{12} \text{ bits}$$

nótese que 4.2 es el factor por el cual hay que multiplicar S para cambiar sus unidades a joules/grado.

Este valor de H , es extraordinariamente cercano al obtenido por Morowitz (45) de 5.6×10^{11} para Escherichia coli, quien realizó el cálculo de incertidumbre a partir de valores de S obtenidos directamente con la ecuación clásica $s = \frac{Q}{T}$. Donde Q representa el calor producido por la bacteria durante su crecimiento y T , la temperatura absoluta.

Unidades de información.

En esta tesis se utilizará la unidad de información extraída de la definición que involucra el concepto de variedad (Pág. 9). De hecho, en el ejemplo utilizado en páginas anteriores sobre cambios de coloración en el acocil, las unidades de información corresponden al bit. Esta unidad de información, que es la más comunmente usada, es el bit o binit, (palabra nemotécnica derivada del Inglés Binary Unit).

Algunos investigadores utilizan el logaritmo de base 10 para expresar la incertidumbre y denominan a la unidad el decit. De hecho podría usarse cualquier base por ejemplo "e" y la unidad se llamaría el enit.

Ya se mencionó en páginas anteriores la unidad natural de información. Otras dos unidades, no tan frecuentemente usadas, son el logón y el metrón.

El logón es una medida de información estructural. De acuerdo con la definición de Mackay (32) logón es "lo que permite agregar un nuevo grupo de características distinguibles a una representación" por ejemplo, una nueva dimensión en una representación gráfica.

En los problemas de procesos ondulatorios, mediante el uso de unidades adecuadas, el logón es equivalente a un ciclo.

La definición de información en unidades métricas, fué dada inicialmente por Fisher (17) como la medida del aumento de precisión con la cual se puede estimar un parámetro, cuando se aumenta el número de medidas individuales.

Factores que determinan la cantidad de incertidumbre de un sistema.

Como pudo observarse en la sección anterior, existe una relación muy estrecha entre incertidumbre e información; de hecho, en el caso de eventos equiprobables, el valor numérico es idéntico. Se puede establecer como liga entre ambos conceptos que el número de bits mide la cantidad de incertidumbre que se tiene sobre un evento (o acontecimiento) antes de conocerlo o, la cantidad de información que aporta el conocer dicho evento.

Ya ha sido discutido en una sección anterior que la informa-

ción contenida en un conjunto es función tanto del número de clases diferentes de elementos como de la frecuencia relativa de ellos en cada clase. La gráfica núm. 1 muestra ambas funciones separadamente cuando el conjunto esta formado por dos clases de elementos.

En las dos gráficas pueden notarse los siguientes hechos interesantes:

a) Si los eventos son equiprobables, H aumenta a medida que el número de elementos del conjunto es mayor. (Gráfica 1).

b) La función $- \sum p_i \log_2 p_i$ está definida para cualquier valor de p_i .

c) La H es máxima en la condición en que los 2 eventos son equiprobables. Esta propiedad puede generalizar a n eventos.

d) El valor mínimo de H es cero: se presenta cuando la probabilidad de uno de los eventos es uno y por consiguientes la del otro es nula.

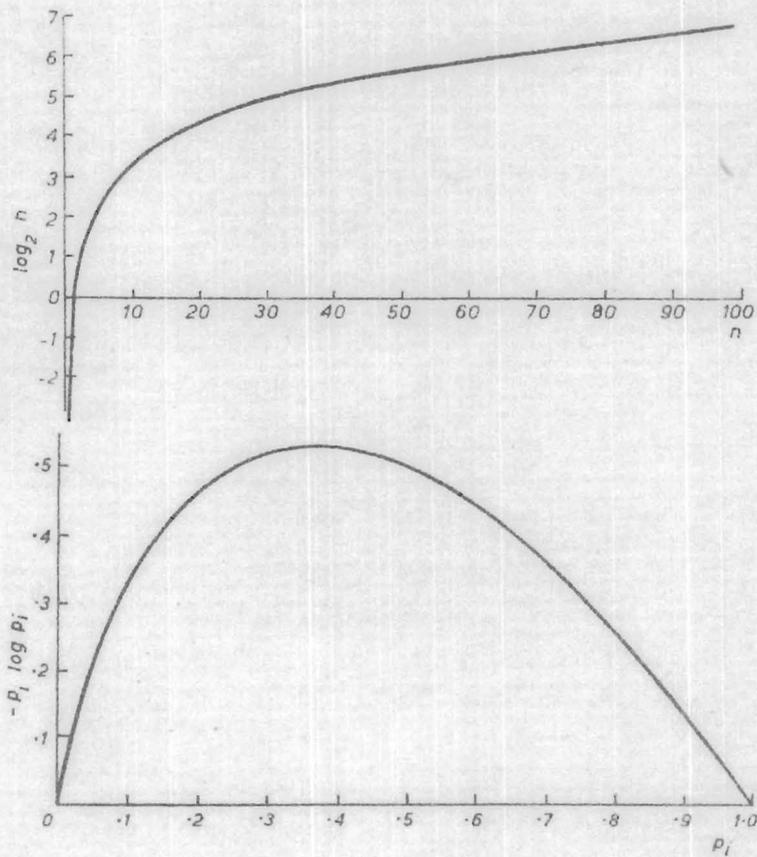
Estas funciones aparecen normalmente en formas de tablas que facilitan los cálculos relativos a problemas de información. El lector puede hacer uso de las gráficas para la estimación aproximada de los valores numéricos que se mencionan a lo largo de la tesis.

Además de las dos variables ya discutidas, la incertidumbre es función también de la dependencia probabilística de las clases entre sí.

Un ejemplo ilustrativo de la participación de las tres variables mencionadas en la determinación de la incertidumbre de un conjunto se encuentra en la 1a. y 2a. sección del capítulo 2 de este trabajo.

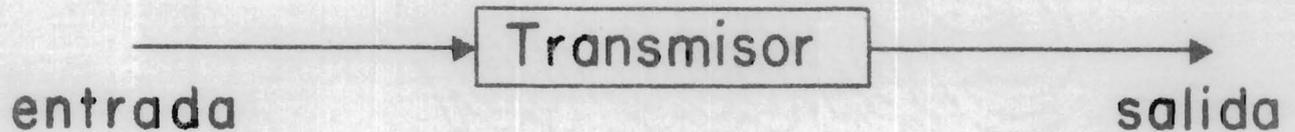
GRAFICA 1

- A. Información contenida en un conjunto, en función del número de clases diferentes de elementos (n).
- B. Información contenida en un conjunto en función de la frecuencia relativa de los elementos en cada clase (p_i).



Incertidumbre en un canal de transmisión de información.

Un canal de transmisión de información se puede representar esquemáticamente como aparece en la siguiente figura: (1)



Puede observarse que este tipo de sistema consta de 3 - componentes fundamentales: la entrada, el transmisor y la salida. - El transmisor establece las relaciones entre la salida y la entrada. Teóricamente se podría pensar en un canal de transmisión de información que fuera absolutamente fiel, con lo cual el mensaje de salida sería idéntico al de entrada, y el estudio de la transmisión de información no tendría objeto.

La teoría de información se ocupa de aquellos canales - en los que:

a) Parte de la información que entró al sistema se pierde, y por lo tanto, no está contenida en el mensaje de salida.

b) El mismo sistema genera información que no contenía el mensaje en la entrada.

c) Se presentan simultáneamente a y b.

En cualquiera de los tres tipos de canal, la cantidad de información contenida en el mensaje de salida es diferente de la del mensaje de la entrada.

En un canal de tipo c, se pueden describir varias incerti-

dumbres cuyas relaciones se expresan en el diagrama de Venn de la figura 2.

H (e) Incertidumbre de la entrada.

H (s) Incertidumbre de la salida.

H (e/s) Información que puede obtenerse de la entrada dada la salida o sea que se pierde durante la transmisión. Se le denomina equivocación y se define como la incertidumbre asociada con la entrada, cuando se conoce la salida del sistema.

T (e-s) Información que es común en la entrada y a la salida: Información transmitida.

H (s/e) Información que puede obtenerse de la salida dada la entrada. Se considera generada en el propio sistema y se le denomina ambigüedad o ruido. Se define como la incertidumbre de la salida cuando se conoce la entrada.

H (e-s) Incertidumbre total del sistema. Puede considerarse como la incertidumbre promedio de todos los posibles estados dentro de él.

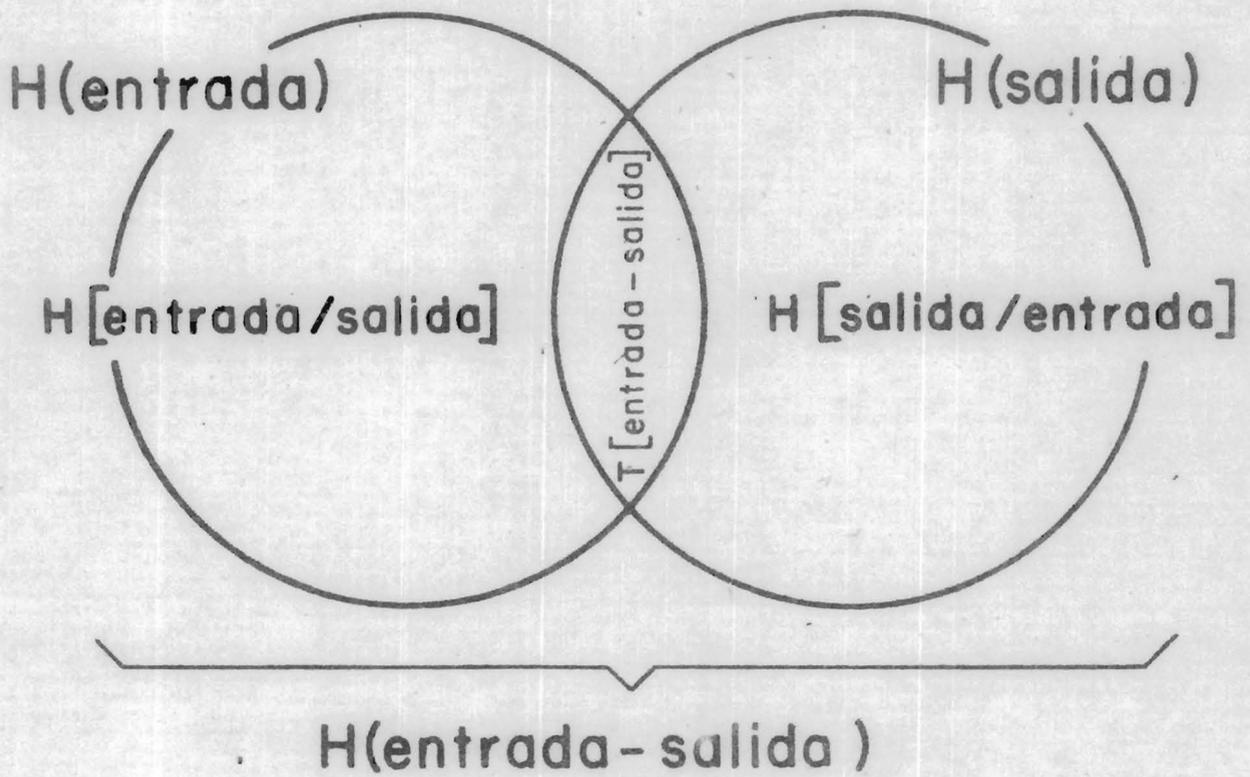
El diagrama es susceptible de tratarse como áreas geométricas que pueden sumarse o restarse:

H (e/s) H (s/e)

H (e,s) T (e,s)

FIGURA 2

Diagrama de Venn para las incertidumbres de un canal de tipo C.



$$H(e) = H(e/s) + T(e-s)$$

La incertidumbre de la entrada, en parte se pierde y en parte se transmite.

$$H(e/s) = H(e) - T(e-s)$$

La equivocación es la diferencia entre la incertidumbre de entrada y la transmisión.

$$H(s) = H(s/e) + T(e-s)$$

La incertidumbre de salida, es la suma de la información transmitida más el ruido del sistema.

$$H(e-s) = H(e) + H(s/e)$$

La información en el sistema, es igual a la suma de la incertidumbre de entrada más el ruido.

$$H(e-s) = H(s) + H(e/s)$$

La información (o incertidumbre) total en el sistema, o está en la salida, o se perdió.

Los sistemas biológicos pueden ser analizados desde el punto de vista de la teoría de información, como canales de transmisión. Cualquier estímulo proveniente del medio exterior que actúa sobre un organismo, puede considerarse como un mensaje que contiene información (mensaje de entrada) y la respuesta, como la salida del canal. El transmisor estaría representado por todas aquellas estructuras que participan en la interpretación del mensaje de entrada, y en la elaboración de la respuesta o mensaje de salida. En el fototropismo de los vegetales, por ejemplo el mensaje de entrada sería la luz (como intensidad o como longitud de onda), el de la salida, la respuesta del organismo (tropismo ya sea positivo o negativo) y el canal, todos aquellos mecanismos involucrados en la recepción de la -

luz y los procesos hormonales que determinan el crecimiento diferencial.

Un ejemplo de los distintos tipos de incertidumbre que se generan en un sistema biológico analizado como un canal de información se encuentra en la 3a. sección del 2o. capítulo de ésta tesis.

Incertidumbre relativa, redundancia y ruido.

Se define como incertidumbre relativa de un conjunto a la razón:

$$H_{rel.} = \frac{\text{Incertidumbre real}}{\text{Incertidumbre máxima}}$$

La incertidumbre real es aquella que de hecho, presenta el conjunto; la máxima, cuando sus elementos se toman como equiprobables.

$$H_{rel.} = - \frac{\sum p_i \log_2 P_i}{\log_2 n}$$

Un concepto derivado de la incertidumbre relativa, es el de redundancia. Este se define como sigue:

$$\text{Redundancia} = \frac{\text{Incertidumbre máxima} - \text{incertidumbre real}}{\text{Incertidumbre máxima}}$$

o sea

$$\text{Redundancia} = 1 - \text{incertidumbre relativa.}$$

Varias interpretaciones se han dado al concepto de redundancia; se le considera como la cantidad de información que se ahorraría si se usara una estrategia optima. La presencia de redundancia hace ineficientes a los sistemas en virtud de que disminuye la velocidad de transmisión de información, esto es, la eliminación de símbolos repetidos, permite ocupar esos sitios con información no redundante, lo cual, en última instancia, aumenta el número de símbolos o mensajes por unidad de tiempo.

A pesar de que la eliminación de la redundancia produciría un mensaje compacto de máxima velocidad de transmisión, ha sido demostrado que en presencia de ruido es siempre conveniente ya que su presencia aumenta la confiabilidad de la transmisión.

Un canal puede transmitir una cierta cantidad de información confiable en presencia de ruido, mientras transmite mayor cantidad de la necesaria. El exceso de información, es precisamente la información redundante.

El 2o. teorema de Shannon (65), trata el problema discutido en los párrafos anteriores; correlaciona la información que es transmitida, la que se perderá por el ruido, y la información redundante necesaria para recuperar una cierta cantidad de información a la salida del canal transmisor.

En el sistema nervioso de los animales, los mensajes que se transmiten van acompañados de un nivel elevado de ruido que sin embargo, no evita la transmisión de información. La posibilidad de extraer la información de un mensaje a pesar del ruido, se debe al empleo ingenioso que la naturaleza ha hecho de la información redundante.

Un ejemplo interesante de éste problema estudiado por nosotros (46,47,69,70,71,74,87) en el Sistema Nervioso del Acocil, se describe en la 3a. sección del 3er. capítulo.

Principio de Dancoff.- En canales ruidosos, la información se perderá a menos que sea confrontada con información redundante. La cantidad óptima de información redundante, será aquella, no que elimine errores, sino que minimice los costos de los errores de la información redundante y del mecanismo de confrontación de la información.

Una de las más obvias manifestaciones de redundancia en -

los organismos, es la presencia de simetría bilateral y radiada. -- Esta multiplicación de estructuras idénticas no podría ser suprimida ya que actúa como margen de seguridad para la supervivencia, -- adaptación y evolución de los organismos en el medio ambiente. Se ha propuesto que los diseños de la naturaleza han tendido siempre a ser óptimos. Por mucho tiempo se pensó que la organización se refería a la energía manejada por los organismos. Es evidente que esta concepción es inadecuada. El organismo es una máquina energéticamente eficiente comparada con algunos sistemas físicos conocidos, pero claramente pudiera reducir el consumo de energía, por -- ejemplo, reduciendo la multiplicidad estructural y funcional. Pudiera pensarse entonces que la optimización del sistema biológico -- se refiere a la información que maneja. Es sin embargo, difícil -- pensar en este tipo de optimización, con la gran cantidad de información redundante que un organismo utiliza.

Una posible solución a este problema ha sido propuesta por Dancoff (9), quien considera que los organismos son sistemas -- eficientes desde el punto de vista de la optimización de los costos. Los organismos que han atravesado por el camino de la evolución competitiva, han alcanzado ese óptimo del que se habla, esto es: cometen el mínimo número de errores con los cuales pueden sobrevivir y usan el mínimo de información redundante para mantener ese nivel de error.

Eficiencia y confiabilidad.

Se definen estos dos conceptos de la manera siguiente:

$$\text{Eficiencia } D(s-e) = \frac{T(e-s)}{H(e)}$$

$$\text{Confiabilidad } D(e-s) = \frac{T(e-s)}{H(s)}$$

Se observa que ambas expresiones son una medida de lo adecuado que es un canal para transmitir información. Ambas estiman la información que se pierde como equivocación, en el primer caso, o como ruido en el segundo. En la 3a. sección del capítulo 2o, se puede encontrar un ejemplo de aplicación de estos conceptos al análisis de un problema biológico.

Codificación[†]

La codificación es el proceso de poner un mensaje en los símbolos de un lenguaje y la decodificación, el proceso de recuperación del mensaje al traducirlo nuevamente al lenguaje en el que estaba previamente cifrado.

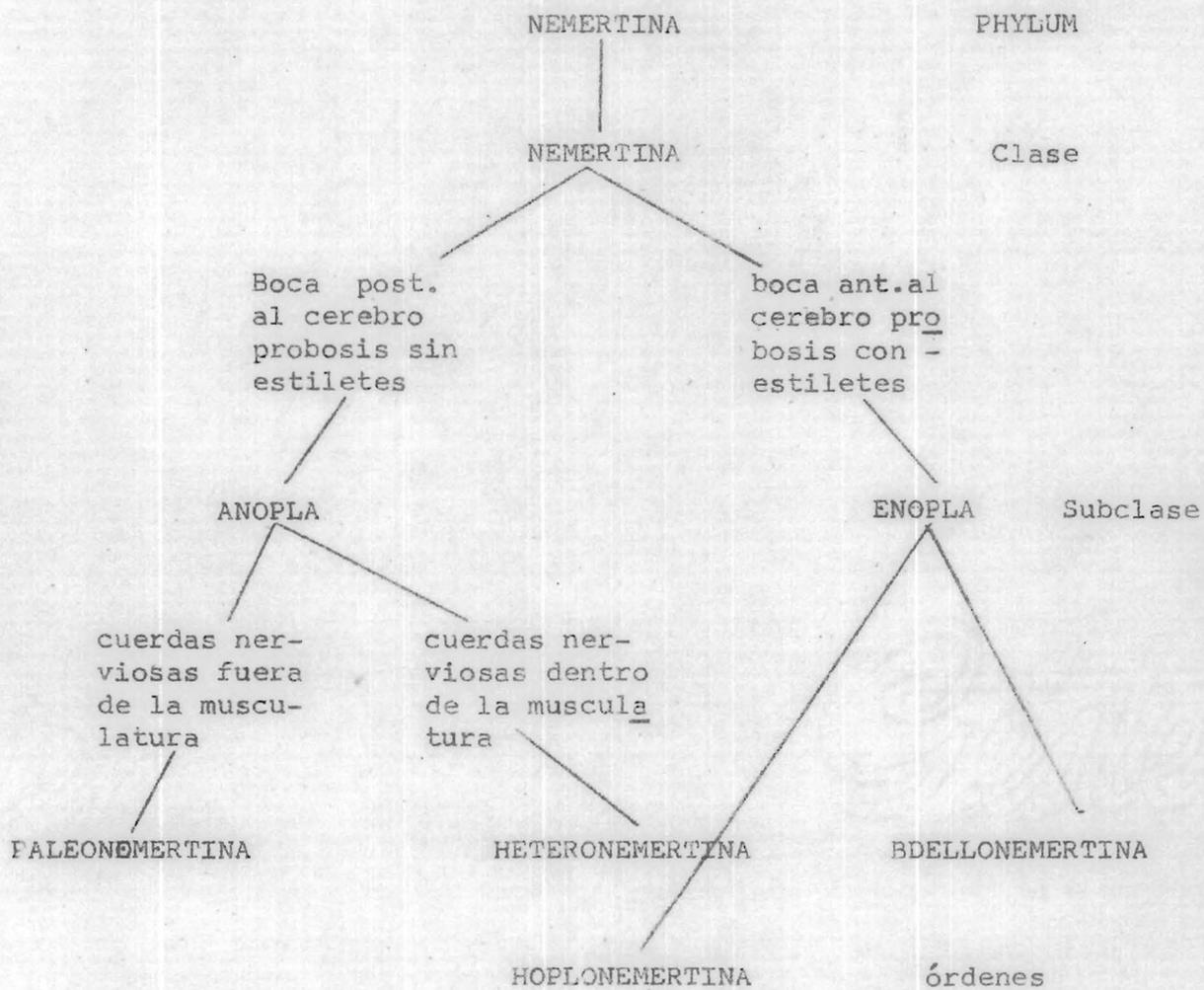
Los procedimientos de codificación, deben llenar fundamentalmente tres requisitos:

Usar el menor número posible de símbolos, que los mensajes cifrados con ellos no sean ambiguos y que todos los posibles mensajes de la fuente de información, puedan expresarse con el código.

Un problema que es susceptible de ser cifrado utilizando un código binario, es el de la clasificación Zoológica o Botánica.

Considere la clasificación del Phylum nemertina, que se muestra a continuación:

[†] Las palabras aceptables en castellano son: Por codificación, cifrado; por decodificación, descifrado y por código, clave. Sin embargo, debido a la invasión que estos anglicismos han hecho en nuestro lenguaje diario, hemos decidido dejarlos como sinónimos en el texto.



Las preguntas que se señalan en las trayectorias determinan, de manera inequívoca las subclases y los ordenes de la clase Nemertina. Si hacemos la convención de orientar las preguntas siempre, sobre la jerarquía que está hacia la izquierda, nuestra primera pregunta sería: ¿Es la colocación de la boca, posterior a la del cerebro y las probosis se presentan sin estiletes?. De la misma manera para indagar el orden, en caso de tener la subclase anopla, preguntamos: ¿Se encuentran las cuerdas nerviosas fuera de la musculatura?

De esta manera, confiriendo a la respuesta SI, el dígito uno, y a la respuesta No el dígito cero, obtendremos un código binario para los 4 ordenes, como el que a continuación se presenta:

ORDEN	PREGUNTAS		CODIGO
Paleonemertina	si	si	11
Heteronemertina	si	no	10
Hoplonemertina	no	si	01
Bdellonemertina	no	no	00

Puede observarse que en este caso, la codificación binaria produce un código óptimo que puede utilizarse como mensaje para la transmisión de información. Esta codificación tiene además, la ventaja de la rápida recuperación de información, esto es, al recibir el mensaje nosotros sabemos de antemano que el primer dígito define la subclase y el segundo dígito el orden. Sabemos también, que un "uno" en el primer dígito es subclase anopla. Una vez conocido el cifrado propuesto, si recibimos un mensaje ya sea telefónico impreso, telegráfico o de cualquier otra naturaleza que diga: (1,1) sabemos que significa: Subclase anopla, orden Paleonemertina.

Se observa que este código es el más eficiente en ausencia de ruido, porque llena plenamente los requisitos citados en párrafos anteriores, esto es: emplea el menor número de símbolos posibles; consume por lo tanto el menor tiempo en la transmisión de la información; no es ambiguo, puesto que define con claridad cada elemento del conjunto y todos los posibles mensajes que de la fuente de información provienen.

Se observa que el número promedio de símbolos utilizados para representar un elemento es de 2, cifra que coincide con el valor de incertidumbre máxima del sistema: $H = \log_2 4 = 2$. Esta coincidencia, solo se presenta cuando se emplea una clave de redundancia mínima en la codificación (Shannon (65)).

En el problema de investigación que se analiza en la sección 3 capítulo 2, se realiza un estudio sobre la eficiencia en los procesos de codificación en el sistema nervioso de algunos animales.

Velocidad de transmisión de información y capacidad de un canal.

La velocidad de transmisión de información (T) es el número de bits, que por unidad de tiempo, es capaz de transmitir el canal de información. La capacidad de un canal, que es el máximo valor de T, es función del código utilizado y de los principios de funcionamiento del canal.

La velocidad de transmisión de un mensaje por un canal puede llegar a optimizarse, si se establece un compromiso entre: la longitud de un símbolo y su probabilidad de aparición. A medida que el símbolo es más probable, debe adjudicarsele la menor longitud. Sin embargo, deben tomarse en cuenta los dos posibles tipos de restricciones: restricción fija del código en el cual se expresa la información y restricción estadística del lenguaje transmitido por el canal.

El sistema de codificación Morse es un ejemplo en el que se puede observar el efecto de la optimización de la velocidad señalado en el párrafo anterior. Este método de codificación asigna mayor número de símbolos a las letras cuya probabilidad de aparición en el mensaje es muy pequeña.

El 2o. tipo de restricción, como ya ha sido señalado, no admite ninguna modificación y por lo tanto, la capacidad de un canal está absolutamente restringido por su diseño.

El cálculo de la capacidad de información realizado por nosotros para el sistema de fotorecepción del ganglio abdominal del acocil, es un ejemplo adecuado para ilustrar la manera como afecta el tipo de código a la capacidad de información (sección 3, capítulo 2).

CAPITULO 2

1a. SECCION

CLASIFICACION DE LOS ORGANISMOS CON BASE
EN CRITERIOS ECOLOGICOS.

El estudio de la agrupación geográfica de los organismos ha sido abordado desde muy diversos puntos de vista y con metodología que ha variado de acuerdo con los diferentes investigadores; sin embargo, los estudios pueden reunirse bajo dos criterios fundamentales: (79) (27).

a) El que considera que en virtud de la interacción de los organismos entre sí, así como su medio, estos se encuentran formando agrupamientos bien definidos, delimitables en una área y por lo tanto susceptibles de ser identificados por el investigador. En estos agrupamientos ha sido tomado en ocasiones el individuo como unidad pero con mayor frecuencia, la especie ha sido la unidad empleada (28) y como consecuencia, el agrupamiento más favorecido por los estudios ecológicos es la comunidad⁺.

b) Aquel que considera que las especies se distribuyen independientemente de tal forma que, el conjunto de las distribuciones de las especies, es un "continuum", en el que no pueden definirse agrupaciones que sean susceptibles de delimitarse y distinguirse unas de otras (79) (27).

⁺ En virtud de que las ideas y los resultados de esta contribución son aplicables a cualquier agrupación ecológica en la que se trabaje, ya sean poblaciones, comunidades ecosistemas, etc. decidimos considerar en el resto de esta sección, a la comunidad, como el grupo ecológico de referencia y por lo tanto las especies, como las unidades que la constituyen. Tomamos como válido el concepto de comunidades expresado por Kershaw en su libro "Quantitative and Dynamic Ecology": (27). "La comunidad se comporta como un "organismo complejo", lo cual implica una considerable interacción entre las especies que la integran. Estas, en conjunto, modifican al medio y forman un grupo...distinguible".

La mayoría de los autores en la actualidad aceptan la hipótesis de la existencia natural de las comunidades.

Un motivo de seria preocupación entre los ecólogos, - ha sido la dificultad que ha representado el estudiar los agrupamientos conjuntos, de plantas y animales. Margalef, por ejemplo, califica como "artificial" y hasta "monstruosa" la división en Ecología Vegetal y Ecología Animal (37); sin embargo, como señala este mismo autor, lo vasto del campo de la Ecología y la gran especialización de los que en él trabajan ha hecho que en los estudios a nivel de ecosistemas se continúen considerando - separadamente comunidades vegetales y comunidades animales. Es probable que los estudios conjuntos que en la actualidad realizan los investigadores en diversas ramas de la Ecología permitan resolver satisfactoriamente el problema mencionado⁺.

De acuerdo con cualquiera de los dos criterios sobre - la distribución geográfica de los organismos, no existe duda de que los factores ambientales afectan la distribución de las especies y que estas interaccionan entre sí.

Muchos intentos han sido realizados recientemente, con la intención de demostrar la existencia de un patrón de distribución espacial de los organismos en forma de conglomerados. Tres han sido los factores fundamentales que se han considerado que - determinan el patrón de distribución: (27) a) Morfológico; b) Ambiental y c) Sociológico.

⁺ Las consideraciones que se llevarán a cabo en esta sección, son válidas para cualquier agrupación de organismos ya sea de vegetales, de animales o mixtas; por lo tanto, se utilizarán ejemplos de cualquier tipo de comunidad y se discutirán los problemas en términos generales.

a) ■ Factor morfológico. La geometría de los propios organismos es un factor que determina un cierto patrón de distribución intracomunidad.

b) Factor ambiental. Determina la forma de distribución geográfica de las comunidades y consecuentemente incluye el patrón generado por a. Es el factor que más ampliamente ha sido estudiado.

c) Factor sociológico. Es el resultado de la interacción entre especies y se considera que, en general, se manifiesta a través de las modificaciones que ellas conjuntamente imprimen sobre el medio ambiente.

El factor sociológico puede ser positivo o negativo -- esto es, favorece o se opone al agrupamiento de las especies, pero en cualquiera de los dos casos, afecta al patrón de distribución. Tipos de relación social que se analizan más frecuentemente en Ecología son: Cadenas alimenticias (37) (38), competencia interespecífica (15, 22), antibiosis (27), parasitismo - (6) (51) y otras de naturaleza más general ampliamente tratados por Margalef (36, 37) como son: el instinto gregario intra e interespecífico que permite a los integrantes por ejemplo: aumentar la eficacia exploradora (los peces agrupados resuelven más rápidamente los laberintos experimentales); aumentar la intensidad de la vigilancia y distribuirla entre dos individuos (avestruces, cebras y antílopes); resistir condiciones desfavorables (la muerte de algunos turbelarios libera substancia protectoras para el resto del conglomerado); localizar un ambiente adecuado para pasar la estación desfavorable (tortugas y serpientes) etc.

Los métodos de estudio que se han seguido para evaluar la participación de los factores sociales en la determinación de los agrupamientos y patrón de distribución han sido tanto cualitativos como cuantitativos.

Los cualitativos, basado en las impresiones visuales, han sido básicos en el descubrimiento y el planteo inicial del problema; sin embargo, la imposibilidad de estandarizar y reproducir las observaciones con este método, hicieron necesario la participación de la metodología cuantitativa que ha permitido fundamentalmente, corroborar la consistencia de las observaciones (18).

Al adentrarse en el estudio del problema de la distribución y agrupamiento de los organismos, que muy someramente se revisó en los párrafos anteriores, tuvimos la impresión de que mientras en los estudios cualitativos se considera de importancia equivalente al factor ambiental y al sociológico (el morfológico incluido en los otros dos) en los de tipo cuantitativo se valoran predominantemente, como se verá más adelante, parámetros afectados por el factor ambiental. En la fitosociología, por ejemplo, que es la rama de la Ecología Vegetal a cuyo cargo corre el estudio de las intercorrelaciones entre los vegetales que se localizan dentro de un área, (28) no parecen utilizarse parámetros que valoren directamente las relaciones sociales entre los vegetales o la intensidad de dichas relaciones. Dicho de otro modo: el efecto directo que tiene la presencia de una especie sobre la presencia de las otras. Lambert y Dale (29) hacen mucho énfasis en su trabajo, sobre la necesidad de explorar inicialmente en un estudio ecológico la relación especie/especie y reconocen que estudios de ésta naturaleza son muy escasos y que la

mayoría de los autores han trabajado el problema con base en la -
relación planta-medio ambiente.

A continuación haremos una breve revisión de algunos de los métodos cuantitativos que han aparecido en las últimas décadas y que distintos autores han utilizado para identificar los patrones de agrupamiento (clasificación ecológica) entre los organismos. Con base en ellos, se expondrán los motivos por los cuales consideramos que estos métodos cuantifican fundamentalmente los - efectos del factor ambiental, y como consecuencia de ello, nos proponemos establecer el interés que para la Ecología pudiera tener - nuestro coeficiente de interacción social que al final de la sección describimos. Este coeficiente pretende ser una medida predominante de la contribución del factor sociológico en la formación de agrupamientos entre las especies y en el patrón de distribución de las mismas.

ALGUNOS METODOS CUANTITATIVOS.

Uno de los primeros estudios cuantitativos de agrupamientos ecológicos es el de la clasificación de Brown-Blanquet (53). Los grupos, por esta clasificación formados, se establecen en función de un coeficiente denominado "grado de presencia" que evalúa la frecuencia con que cada especie aparece en el muestreo de la zona en estudio. El valor porcentual obtenido se transforma en un número extraído de la siguiente escala propuesta por el autor:

- 5 = Constantemente presente (80-100%)
- 4 = Casi siempre presente (60-80%)
- 3 = A menudo presente (40-60%)
- 2 = Ocasionalmente presente (20-40%)

1 = Escasamente presente (1-20%).

Este procedimiento de clasificación en grupos vegetales, que ha sido muy criticado en su metodología en virtud de que se practica un muestreo no al azar de los organismos y esto, en sí, hace que los grupos formados pierdan la posibilidad de ser -- grupos "naturales" (38) (27), se basa en la consideración de -- una distribución homogénea (plana) de cada especie (de acuerdo -- con la definición de Dahl y Hadac (10), una especie vegetal se -- considera homogéneamente distribuida en una cierta área si la pro -- babilidad de capturar un individuo dentro del área es idéntica en cualquier sitio de la misma).

La homogeneidad de la distribución ha sido un concepto muy discutido (19) (10) (29) y casi es acuerdo común entre -- los investigadores que la probabilidad de encontrar una especie, -- varía de acuerdo con el tamaño del área muestreada; incluso el uso de "área mínima" (área a partir de la cual la variedad de especies -- contenidas ya no se modifica a pesar de que se aumente la extensión de terreno muestreado), ha sido considerado como inadecuado ya que se basa en la consideración de la existencia de grupos homogéneos -- (18) (28).

Otros métodos empleados para llevar a cabo clasificaciones ecológicas son los derivados directamente de la taxonomía -- numérica (66). Estos métodos, adoptan el sistema de codificación de datos en una matriz en la cual las columnas representan muestras, -- en lugar de entidades taxonómicas, y los renglones, especies en lu -- gar de características. La evaluación de afinidad en estas matrices se realiza por los mismos métodos empleados en taxonomía como --

por ejemplo a través de la determinación de los coeficientes de afinidad (correlación, distancia o asociación). La afinidad puede establecerse entre especies (Técnica R) o entre muestras (Técnica Q) pero en cualquiera de los dos casos, se tiene el propósito de realizar agrupamientos del material afin, hasta lograr establecer comunidades.

Varios métodos de clasificación de grupos ecológicos, basados en conceptos estadísticos, han sido propuestos. Estos métodos se basan fundamentalmente en el cálculo de la probabilidad de ocurrencia conjunta esperada de las especies, tomadas por pares, y compararla con la frecuencia de ocurrencia observada en los muestreos. En el reino vegetal por ejemplo, los procedimientos de clasificación utilizados se pueden reunir en dos grandes grupos: el multidimensional y el jerárquico (27).

El método multidimensional postula que la identificación de los grupos debe hacerse en base a la evaluación de aquellas interrelaciones múltiples que son significativas, entre todas las especies -- presentes en el área bajo estudio (27).

El método jerárquico, propuesto inicialmente por Goodall (18) pretende indentificar grupos unitarios en la clasificación ecológica. Para este autor, la unidad la representa el mayor grupo que pudiera considerarse homogéneo. De acuerdo con su propio criterio este método no daría información sobre si la unidad elemental debe considerarse una asociación, subasociación, o cualquier otro rango de clasificación ecológica.

Un estudio similar realizaron Williams y Lambert (83,84) (85,86) pero estableciendo la jerarquización en función de los valores de X^2 obtenidos con los datos de abundancia de las especies y tomando en consideración también correlaciones negativas.

El método jerárquico ha sido considerado como un procedimiento que genera clasificación artificial básicamente por que la jerarquización impide conocer las relaciones entre todas las especies analizadas y la clasificación se realiza en base a este conocimiento parcial (27). Sin embargo, la mayoría de los autores y el mismo Goodall coinciden que para los primeros estudios sobre un área es muy adecuado este método por la simplificación y ordenada información que aporta este sistema de clasificación.

Uno de los problemas inherentes a los métodos estadísticos y por tanto al multidimensional como el jerárquico es el hecho de que la precisión es mayor a medida que el número de muestras es más elevado y el cómputo involucrado, si se desea gran precisión, es muy laborioso. La disponibilidad de máquinas computadoras ha logrado, al remover en parte estos problemas, el que estos métodos hayan sido ampliamente utilizados en Ecología.

Otros criterios útiles para evaluar el grado de asociación ecológica entre especies han sido propuestos: Hanson (23), Goodall (19), Kormondy, Greig-Smith, Dahl, Chapman, Sorensen, Brown y Whitaker discutidos ampliamente por Hanson y Churchill (23). A continuación se citan muy brevemente algunos de ellos que se consideran representativos:

Criterio de Whitaker (89): Dos especies están máximamente asociadas si sus distribuciones son comodales en el área analizada, o sea, su grado de asociación se vuelve menor a medida que los valores de la moda de sus distribuciones se alejan entre sí.

El "índice de asociación" de Hanson (23) evalúa el grado de asociación entre las especies en base a la ecuación -

siguiente:

Si en un número N de muestras al azar la especie A ocurre x veces y la especie B coincide y veces con la A, el índice de asociación se define como:

$$I A = \frac{Y}{X}$$

Se observa que, aunque el autor no lo hace explícito en su trabajo, el índice de Hanson se define en base a la probabilidad condicionada de las especies de tal modo que ^{en} términos de probabilidad el índice lo pudieramos expresar como sigue:

$$P (B/A) = \frac{P (A.B)}{P (A)} = I A$$

El índice de similaridad de Sorensen (69) se forma como sigue:

Si a representa el número de especies de la vegetación de tipo A, b el número de especies de la vegetación tipo B y c el número de las especies coincidentes de los dos tipos de vegetación, el índice de similaridad sería:

$$I S = \frac{2c \times 100}{a + b}$$

Otro método interesante, es el utilizado por Curtis y Mainstomash (7) (8) que los llevó a la conclusión de que la distribución de los vegetales es un continuum y no existen agrupamientos fácilmente identificables. Estos autores utilizan además del número de individuos, un parámetro más que es la dominancia de una especie evaluada como la extensión de área básica ocupada por la misma.

El coeficiente que emplean lo denominan valor de importancia y representa la suma de 3 índices que son: densidad, frecuencia y dominancia relativas de las especies en el área. Los índices -

se expresan porcentualmente y por consiguiente el coeficiente puede variar en 0 y 300. Este coeficiente, ha sido objetado por Lambert y Dale (28) en virtud de que consideran que es el resultado de la suma de cantidades no aditivas.

El análisis de las curvas de distribución de los valores de importancia de las especies en el área estudiada, no mostró agrupamientos de las curvas que permitieran concluir la existencia de asociaciones discretas reconocibles entre las especies.

Por último, consideramos pertinente por la naturaleza de este trabajo, citar algunos coeficientes que evalúan el grado de asociación en función de la cantidad de información contenida en una agrupación (37) (66). Se considera que una muestra (especies) pertenece a una agrupación (comunidad) si no añade más que información redundante a la información que existía ya en la agrupación antes de que la muestra fuera incluida. (Este mismo criterio ha sido sugerido por varios autores para valorar el grado de heterogeneidad de una comunidad).

Para valorar la información con que contribuye cada muestra, Margalef (38, 39) sugiere el empleo de una modalidad del análisis realizado por Quastler para medir en unidades de información la especificidad de la acción enzimática. De acuerdo con el primero, la ecuación $y = \log_2 N - \frac{1}{N} E \log_2 E + (N-E) \log_2 (N-E)$ puede utilizarse indistintamente para medir especificidad enzimática o especificidad de una muestra (en que grado es diferente una muestra de otra), basta para ello substituir el término muestra por el de substrato y el de especie por el de enzima. En estas condiciones N sería número total de muestras, E el número de muestras en que

una especie está presente y N-E el número de muestras en que la especie no se encontró.

A través de esta somera revisión de los trabajos representativos se observa que los métodos de clasificación de grupos ecológicos toma en consideración los siguientes aspectos: el llamado "grado de asociación" entre especies, la relación especie-medio ambiente o ambos simultáneamente como propone Lambert y Dale (28).

La reflexión sobre la metodología empleada por los diferentes autores, pone en evidencia que cualquiera que sea la relación considerada el parámetro utilizado para valorar esta relación, es la presencia o ausencia de las especies expresadas bien como su densidad, como su frecuencia de aparición, la dominancia de ellas, o la combinación de estos valores.

Cabe preguntar, en este momento, si estos parámetros valoran, los factores que se mencionaron como responsables de la distribución y agrupamiento de los vegetales a saber: morfológicos, -- ambiental y sociológico.

Es evidente que la presencia de individuos o especies en una cierta área implica condiciones ambientales favorables para su desarrollo, y su abundancia, será una manifestación de su grado de adaptación al ambiente. De la misma manera, debe considerarse que la abundancia de una especie es función inversa de la presencia de especies en competencia o de factores bióticos generados por otras especies localizadas en la misma área (27). Resulta entonces, que la presencia o la ausencia de especies representa una evaluación conjunta de la acción de factores ambientales y bióticos en la determinación de la distribución y el agrupamiento de las especies.

De acuerdo con las consideraciones hechas en los párrafos anteriores, los parámetros analizados no evalúan exclusivamente grado de interacción entre las especies sino más bien la acción conjunta de una serie de factores bióticos y abióticos.

A continuación, proponemos un coeficiente de interacción entre especies (o individuos) que pretende evaluar fundamentalmente la contribución del factor (biótico) sociológico en la determinación de los agrupamientos y distribución de los organismos.

EVALUACION DE LA INTERACCION BIOTICA VS. LA
INTERACCION GLOBAL EN UNA COMUNIDAD.

Los parámetros descriptivos más frecuentemente usados - para caracterizar entidades ecológicas (poblaciones, comunidades, ecosistemas, etc.) son la abundancia (18,27,53,83,84) la densidad (7,8,27), la dominancia (7,8,27) y la diversidad de los individuos en el área estudiada, parámetros que reflejan - la interacción global en el ecosistema, esto es la interacción de los componentes bióticos entre sí y de estos, con los abióticos. El caso más general de éstas interacciones son quizá - las recíprocas como las representadas en la siguiente figura:



En la figura, A y B representan dos individuos o grupos de individuos y M el hábitat. Las flechas que interconectan - los símbolos representan las interacciones y el sentido de ellas.

Los parámetros primarios que generan a los descriptivos - son: el número de especies (m), el número de individuos en cada especie (N_i) y el área que ocupa una especie (A_i). La dominancia ($=A_i$) es posiblemente el único parámetro primario entre los descriptivos, el resto son derivados de los otros. La abundancia (N_i / N_i) puede verse como una función de las interacciones - medio - individuo e individuo - individuo y por consiguiente tam--bién la densidad y la diversidad puesto que son conceptos derivados de la abundancia y de los parámetros primarios.

La dominancia así como la abundancia, es también una - función de interacciones globales.

Ya ha sido propuesto en la literatura la necesidad de valorar separadamente las interacciones entre los individuos y la de los individuos y el medio (28).

Estas interacciones en un ecosistema podrían detallarse a distintos niveles; desde los niveles individuo - individuo, hasta una valoración conjunta para todos los individuos de la comunidad - y de manera similar entre el medio y cada uno de los individuos, -- hasta las interacciones del medio con todos los individuos en conjunto.

El estudio a nivel "microscópico" (interacciones individuales), conduce difícilmente, por su complejidad, a la valoración que desde el punto de vista ecológico tiene más interés en nuestro concepto: La medida de interacción global entre los individuos de una comunidad o su "cohesión biótica" y la correspondiente entre el medio y los individuos "cohesión bio-abiótica".

A continuación proponemos un coeficiente de interacción - entre especies (o individuos) que pretende evaluar fundamentalmente la cohesión biótica entre los organismos de una comunidad. Este - coeficiente se basa en la consideración de que una estimación de la probabilidad condicionada de encontrar un individuo de una especie, dado que se encontró otro (de la misma o de otra especie) puede - originar una medida adecuada de cohesión biótica global. La probabilidad mencionada solo puede valorarse por un estudio de la localización conjunta de los organismos. En virtud de que la colección pudiera ser tanto de vegetales como de animales, consideramos como "estudio de local

lización conjunta" lo mismo al registro detallado de cada uno de los organismos fijos en un barrido ordenado del área en estudio, que la observación de los organismos móviles que se encuentran conjuntamente o, una estrategia mixta.

Si denotamos como $P(x)$ a la probabilidad "a priori" de encontrar un individuo de la especie x , esto es, la probabilidad calculada con base en su abundancia relativa y $P(x/y)$ a la probabilidad condicionada de encontrar un individuo de la especie x dado que previamente se encontró un individuo de la especie y , el coeficiente mencionado, que se propone como un estimador de la cohesión biótica (C_B) global es el siguiente:

$$C(B) = \frac{I(X,Y)}{H(X,Y)} = \frac{I(Y,X)}{H(Y,X)}$$

en donde

$$I(X,Y) = H(X) - H(X/Y) = I(Y,X) = H(Y) - H(Y/X)$$

siendo $I(X,Y)$ la información que una especie proporciona sobre la otra y $H(X,Y)$ es la incertidumbre de ambas especies conjuntamente la cual se calcula como:

$$H(X,Y) = - \sum_{xy} p(x,y) \log p(x,y)$$

Las letras mayúsculas indican el "conjunto de" y las minúsculas los elementos del conjunto.

Una consecuencia inmediata del cálculo es la posibilidad de evaluar la cohesión bio-abiótica $C(BA)$ con el coeficiente que a continuación proponemos:

$$\begin{aligned} C(BA) &= \frac{H(X,Y) - I(X,Y)}{H(X,Y)} = 1 - C(B) = \\ &= \frac{H(X,Y) + H(Y/X)}{H(X,Y)} \end{aligned}$$

Se observa que el valor de ambos coeficientes fluctúa entre cero y la unidad. En los dos casos los valores extremos son solamente teóricos pues implican la ausencia total de algunas de las dos cohesiones.

El empleo de estos coeficientes para llevar a cabo un estudio ecológico requiere tomar en cuenta las siguientes consideraciones:

a) Ambos coeficientes propuestos representan solo estimadores de la cohesión biótica y bio-abiótica de una comunidad que pudieran ser utilizados en la comparación de comunidades entre sí.

b) Ambos estimadores pudieran utilizarse en estudios de comunidades ya sean vegetales, animales o mixtas aunque probablemente sean de mayor utilidad en el caso de comunidades animales en virtud de que estos, por ser en su mayoría móviles, no manifiestan de manera ostensible para el observador, sus interrelaciones.

c) El muestreo de la comunidad tendría que realizarse de tal forma que pudieran extraerse los valores de probabilidad condicionada de encuentro entre las especies. Este tipo de estudio sobre la presencia conjunta de organismos no es habitual en Ecología, existen sin embargo, reportes de algunos investigadores quienes para la solución de problemas particulares han empleado muestreos de los cuales se puede obtener la probabilidad conjunta de aparición (23,27).

d) El considerar eventos dependientes implica que los cálculos para obtener los valores de probabilidad e incertidumbre, son

laboriosos. Esto hace que el empleo de los coeficientes sea más -
factible mediante el uso de una computadora.

2a. SECCION

APLICACIONES DE LA TEORIA DE INFORMACION EN LA
IDENTIFICACION TAXONOMICA.

Muchos son los trabajos que para el momento actual han sido publicados en relación con la aplicación de métodos cuantitativos en Taxonomía. De entre estos los más ampliamente utilizados son: Serología comparativa, Cromatografía, Electroforesis, Espectografía de infrarrojos, Taxonomía numérica y Metodología - Estadística en general. Todas estas técnicas, ampliamente utilizadas en otros campos, han sido recientemente utilizadas en Taxonomía. Una amplia revisión de literatura al respecto puede encontrarse en el Libro de Sokal y Sneath (66).

Los métodos mencionados se ocupan fundamentalmente, dentro del campo de la Taxonomía, con el problema de la clasificación de los organismos y algunos de ellos, los menos, se han ocupado del problema taxonómico de identificación. Esto es debido a que se ha considerado a la identificación Taxonómica como una consecuencia inmediata del establecimiento de clasificaciones idoneas en la Biología. En virtud de esta circunstancia, los métodos numéricos específicos para la identificación han tenido un pobre desarrollo, métodos que por otra parte pudieran elevar la eficiencia y en ocasiones la confiabilidad de los resultados ya que permitirían al investigador confrontar a través de dos procedimientos diferentes la identificación realizada.

Sería deseable que de manera independiente se trabajara en ambos aspectos mencionados de la Taxonomía cuantitativa ya que la identificación es un problema a resolver en el trabajo diario del taxónomo y no es posible que esta rama de la taxonomía se supedita a los progresos en los estudios sobre sistemas de clasificación.

Por otra parte, tratándose de aspectos de una misma disciplina, - puede esperarse que la investigación inicialmente independiente - en cada uno de ellos termine por converger en algún punto de su - evolución e incluso prestarse ayuda mutua.

En virtud de esta falta de atención en específico al problema de identificación y como Sokal señala en su libro "Numerical Taxonomy (66)", no se toma en cuenta en los estudios cuantitativos en taxonomía el concepto de probabilidad. Este hecho, ampliamente discutido por el autor mencionado, se debe a que en los estudios - de clasificación taxonómica es deseable no adjudicar pesos diferentes a las características involucradas en la clasificación de los - organismos para que aquellas no pierdan objetividad. Sin embargo, en el proceso de identificación puede resultar de fundamental importancia este concepto.

Existen ya en la literatura varios trabajos publicados por autores que emplean la probabilidad en la identificación taxonómica; algunos de ellos directamente (17,41) y otros a través de la aplicación de teoría de información (34).

A continuación, se presenta un trabajo sobre identificación taxonómica en que se sugiere un procedimiento automatizado para la identificación en el cual, se emplea el concepto de probabilidad - y algunos aspectos de la teoría de información. Al final de la presentación, se discute esta contribución en relación con las publicadas anteriormente al respecto.

EL USO DEL CONTENIDO DE INFORMACION DE LAS CARACTERIS-
TICAS EN LA IDENTIFICACION TAXONOMICA AUTOMATIZADA.

El número de características disponibles para la identificación de una unidad taxonómica (UT) es generalmente superior al mínimo necesario.

Una estrategia óptima en la identificación no depende exclusivamente de la elección del mínimo número de características que lo permitan, función del contenido de información, sino también del "grado de dificultad" que tiene la obtención de datos confiables. Esta elección es crítica, cuando el taxónomo desea sustraerse de la rutina, automatizando la identificación.

Si el grado de dificultad de todos los datos es equivalente, el problema se ha resuelto determinando un "umbral de información" tal que cada una de las características, del mínimo número de ellas que permite un diagnóstico, tenga una información mayor o igual al umbral (73).

Cuando el grado de dificultad mencionado es un factor importante en la estrategia de elección de características para diagnóstico, se propone en este trabajo que la construcción de un "histograma de información" para todas ellas, junto con el análisis de suficiencia y grado de dificultad en cada clase del histograma, permite la elección de un grupo reducido de características, adecuado para el diagnóstico.

El ejemplo que se discute a continuación tiene como objeto el hacer explícitas las afirmaciones anteriores,

La valoración de la información necesaria para la selección de las características que han de ser usadas en la identificación taxonómica requiere, a diferencia de la taxonomía numérica, --

del conocimiento de la abundancia relativa de las UT a identificar (probabilidad a priori) (66).

La presencia de una características en la UT a identificar no necesita forzosamente expresarse como un valor binario sino que puede ser un valor de probabilidad entre 0 y 1, cuyo significado es la probabilidad de que la característica se presente dada la UT en cuestión (probabilidad condicionada o a posteriori).

Los datos podrán tener el formato, para los fines que nos ocupan, de dos matrices: una matriz columna que contiene las probabilidades a priori y una rectangular que incluye las probabilidades a posteriori (Cuadro 1).

Una revisión muy completa de las características que describen un grupo taxonómico, se encuentra en el trabajo de Blackith y Blackith (4). En él, los autores reúnen de entre su propia experiencia y la de otros investigadores, la especificación binaria de 92 características en los insectos ortópteros.

Del trabajo mencionado y de las estadísticas personales proporcionadas por un especialista en ortópteros (40) se obtuvieron las probabilidades a priori y condicionadas utilizadas en el ejemplo (cuadro 2).

Queda implícito, como hipótesis, que las características utilizadas son independientes entre sí, están presentes o ausentes en todos los individuos de cada familia y no son exclusivas.

En el cuadro 1 se presenta, hacia la izquierda, una matriz columna formada por las probabilidades a priori de encontrar individuos de los subordenes que a un costado de ella se mencionan. A la derecha, se muestra una matriz rectangular que presenta, en los renglones, las probabilidades de encontrar cada característica (numera-

das como en el cuadro 3) dado el suborden correspondiente.

Del trabajo de Blackith y Blackith se utilizaron solamente 30 características que, de acuerdo con los autores, son suficientes para propósitos de clasificación.

Puesto que las familias Phasmidae y Dermaptidae en la zona de colección de donde provienen los datos del especialista (Cerro del Vigía Santiago Tuxtla, Veracruz) son extraordinariamente escasas, se consideraron para nuestro propósito inexistentes (probabilidad a priori nula).

Si se toma como índice de la información de una característica, la disminución de la incertidumbre del orden aportada por la característica, éste índice se calcula de la manera siguiente:

Información de la característica igual a Incertidumbre a priori del suborden menos Incertidumbre del suborden dada la característica.

Este índice similar al usado por Takahashi (73), en diagnóstico médico, y como en nuestro caso para características (síntomas) no exclusivas, debe usarse solo en el sentido de un estimador de la información que sobre la unidad taxonómica aporta el conocimiento de cada característica, ya que el verdadero valor de información solo puede obtenerse en base al cálculo de las probabilidades condicionadas correspondientes a combinaciones de las características originales que generen grupos exclusivos.

El número de grupos exclusivos que se generaría por la combinación de solo unas cuantas características n , sería 2^n , número que resulta de tal manera grande que el cálculo puede ser impracticable.

De acuerdo con el índice de información propuesto, podemos en el ejemplo escogido formar tres grupos de características como se observa en el cuadro 1.

El primer grupo con un índice de información de 1.37 bits corresponde al de características "clave", o sea aquellas que tienen dos valores cero en la matriz; el segundo grupo, con intervalo de clase entre 0.38 y 0.56 bits, corresponde al de las características que tienen un solo cero y el tercero, con intervalo de clase entre 0.07 y 0.33 bits, a las características que no contienen ceros. Un histograma de estas características, mostraría una clara discontinuidad de la distribución, lo que hace natural la agrupación propuesta.

Se puede probar que el grupo con el índice más alto de información es suficiente, aunque no mínimo, para propósitos de diagnóstico; y puesto que cada característica contiene dos ceros, puede manipularse simplemente como un sistema lógico, prescindiendo de la probabilidad a priori y haciendo unitarias las probabilidades condicionadas diferentes de cero.

La selección, dentro de este grupo, del número mínimo de características suficientes para el diagnóstico podría conseguirse utilizando el método de los implicantes primos (57), (29)

Se puede probar por ensayo, usando el teorema de Bayes - que el segundo grupo también es suficiente para diagnóstico. La razón del uso del teorema en este caso se debe a que la matriz no puede reducirse a una matriz lógica.

En el cuadro 4 se lista el diagnóstico diferencial que se obtiene utilizando la matriz a priori y la formada por el grupo 2 exclusivamente. Puede observarse que aún cuando no se cuente con -

una prueba de independencia de las características, los resultados de la aplicación del teorema de Bayes siguen siendo útiles para el propósito aunque los valores numéricos obtenidos sean solo una estimación de las probabilidades condicionadas de las subunidades taxonómicas dado un grupo de características.

El tercer grupo es, en principio, insuficiente para diagnóstico ya que la familia Pyrgomorphidae no tiene las características 4, 44 y 45.

Del análisis de información de cada característica del tercer grupo, se puede ver que las características 67 y 23 dan índice de información negativo, lo que revela falta de adecuación entre las probabilidades a priori de los subordenes y las probabilidades de las familias que tienen estas dos características, ambos datos subjetivos opinión del especialista. Estos datos pudieron haber tenido corrección a través de una comprobación de consistencia de datos subjetivos; sin embargo, como pudiera tratarse también de lo que se conoce en teoría de información por "engaño" se conservaron los datos sin modificación.

Como el propósito del presente artículo, es el de mostrar que un análisis de información de las características candidatas a ser utilizadas en el diagnóstico taxonómico, permite la selección "a criterio" de un grupo adecuado, aunque no óptimo, sin involucrarse en un largo proceso de cómputo como ya se mencionó, creemos necesario hacer las siguientes consideraciones:

a) De los trabajos de Negrete y Col. (48, 49) en diagnóstico médico utilizando teorema de Bayes, se justifica el uso de datos estadísticos personales ya que los autores demuestran que aquellos, son

adecuados para obtener un diagnóstico confiable.

b) La estimación de una característica como la 62; "nervios mandibulares cercanos a los conectivos circunnesofágicos" es posible que en muchos casos esté sujeta a errores de apreciación, que son función del observador. Esto constituye "ruido" en el sistema, que obliga a dudar de la validez diagnóstica de una matriz cuando el poder discriminativo de la fórmula de Bayes aplicada a ella es pequeño; tal es el caso de las familias Blattidae, Pirgomorphidae, Eumastacidae, y de la Tettigonidae (cuadro 4).

En estas condiciones es necesario establecer límites de tolerancia para las probabilidades resultantes del cómputo de Bayes; de aquí que la matriz formada con el segundo grupo pudiera no ser satisfactoria según criterio del taxónomo.

Esta falla pudiera subsanarse por adición o sustitución de características.

c) La modificación de una matriz para lograr niveles de discriminación satisfactorios requeriría, por adición de características, un número mayor de ellas si éstas tienen un bajo contenido de información y un número menor, si aquel es elevado por ejemplo: la introducción de una característica clave del 1er. grupo vs varias del tercer grupo. Esto hace ver que en términos generales, el número de características necesarias para un diagnóstico es una función inversa del contenido global de información de ellas.

Se puede comprobar que para discriminar más claramente, Blattidae en nuestro ejemplo, la adición de la característica 82 lograría la máxima discriminación ($I = 1.37$) para el suborden dada la familia y la adición de las características 4 y 44 lograrían aumentar

la cantidad de información de la familia en el orden, en 1.18 bits.

d) En el ejemplo escogido para discusión, las características, para el diagnóstico, se elegirían del 1er. grupo si no hubiera razones particulares para afirmar que presentan un grado de dificultad mayor que las de los otros dos. Esta situación se presenta, básicamente, cuando las UT a diagnosticar, son de tal manera ricas en su descripción que la diversidad permite la fácil selección de características claves.

e) Consideramos pertinente hacer un comentario sobre la interpretación, que desde el punto de vista de la Biología -- general se puede dar a las matrices a priori y a posteriori.

La matriz columna, (matriz a priori) representa una función ecológica, esto es: sus valores dependen de la abundancia relativa de los individuos en su localidad. La matriz rectangular (Matriz a posteriori) es una función biológica cuyos valores dependen fundamentalmente de aquellos factores evolutivos y genéticos que en conjunto han determinado la formación de los grupos taxonómicos. En virtud de ello, no es objetable que las estadísticas sobre características y sobre abundancia relativa que se utilizan procedan de distintas localidades.

Matriz columna (izquierda). Probabilidades a priori de encontrar individuos de los subordenes que a un costado de la columna se mencionan.

Matriz rectangular (derecha). Probabilidades de encontrar cada característica (numeradas de acuerdo con el número que se lista en el cuadro 3) dado el suborden respectivo.

CARACTERISTICAS P(C/SO)

Subordenes	P(SO)	1	3	5	14	15	17	20	34	36	70	71	74	78	79	82	86	88	89	25	43	54	62	66	92	4	23	44	45	67
A) <i>Cesifera</i>	.20	0.1	1.0	0.0	0.75	0.1	0.0	0.65	0.05	1.0	0.05	0.05	0.15	0.75	0.05	0.0	0.0	0.0	0.05	1.0	0.65	1.0	1.0	0.5	0.8	0.25	1.0	0.15	0.7	0.90
B) <i>Ensifera</i>	.60	0.0	0.0	0.60	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.90	1.0	0.0	0.40	0.5	0.60	1.0	0.0	0.0	0.5	0.5	1.0	1.0	0.40	
C) <i>Dictioptera</i>	.20	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.75	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.25	1.0	1.0	0.75	1.0	1.0	0.25

1º GRUPO H=1.37

2º GRUPO 0.38 ≤ H ≤ 0.56 3º GRUPO 0.07 ≤ H ≤ 0.33

CUADRO 2

ABUNDANCIA RELATIVA/100 DE LOS SUBORDENES Y DE LAS FAMILIAS
EN EL SUBORDEN AL QUE PERTENECEN (3).

Orden	Suborden y abundancia relativa al orden/100	FAMILIAS	Abundancia relativa al suborden/100.
		<u>Acrididae</u>	0.65
		<u>Pyrgomorphidae</u>	0.10
	<u>Caelifera</u>	<u>Eumastacidae</u>	0.05
	0.2	<u>Proscopiidae</u>	0.05
		<u>Tetrigidae</u>	0.15
		Total	1.00
		<u>Gryllacrididae</u>	0.10
<u>Orthoptera</u>	<u>Ensifera</u>	<u>Tettigoniidae</u>	0.50
	0.6	<u>Gryllidae</u>	0.40
		Total	1.00
		<u>Blattidae</u>	0.75
	<u>Dictioptera</u>	<u>Mantidae</u>	0.25
	0.2	Total	1.00

Características del trabajo de Blackith y Blackith, que se utilizaron para construir la matriz rectangular del cuadro 1. Se conserva la numeración original de los autores.

Características externas.

1. Presencia del órgano antenal distal.
3. Presencia de menos de 30 artejos antenales.
4. Ocelos laterales presentes en formas ápteras.
5. Sutura frontal ausente.
14. Presencia de "impactor" en la capa salival.
15. Presencia de surcos fastigiales.
17. Presencia de endedura basioccipital.
20. Sutura pleuroesternal ausente en el adulto.
23. Espuela tibial dorsal o espuelas en las patas posteriores.
25. Tarsos posteriores con menos de 4 segmentos.
34. Apodemas presentes en los terguitos.
36. Presencia de bolsa dorsal.

Características musculares.

43. Ausencia de membranas intersegmentales laterales en el meso o metatorax.
44. Presencia de uniones musculares entre meso y metapódisis.
45. Ausencia de furcas ventrales transversas.
54. Ausencia de uniones musculares entre el esclerito pleural o esternal y el terguito cefálico.

Características del Sistema Nervioso.

62. Nervios mandibulares cercanos a los conectivos circunoesofágicos.
66. No más de 4 ganglios abdominales libres.
67. No más de 5 ganglios abdominales libres.

Características del intestino.

70. La íntima del proventrículo sin 6 pliegues longitudinales.
71. Proventrículo sin simetría triple.
74. Placas en forma de V en la válvula cardíaca.

- 75. Presencia de 2 o más ciegos gástricos.
- 78. Presencia de secciones caudales en los ciegos gástricos.
- 79. Presencia de ciegos ileales.

Otras características.

- 82. Presencia de vasos por segmento en el torax
- 86. Presencia de órganos fagocitarios en el abdomen.
- 88. Ligamentos ovariolares que se originan en el abdomen.
- 89. Pocas glándulas accesorias no convolutas en el macho (menos de 15 pares).
- 92. Forman Ooteca.

CUADRO 4

Diagnóstico diferencial obtenido mediante la aplicación de la fórmula de Bayes, a la matriz del grupo 2. Los valores representan una estimación de la probabilidad del suborden dadas las características de cada familia.

Familia Suborden	<u>Acrididae</u>	<u>Pyrgomor phidae</u>	<u>Eumasta cidae</u>	<u>Proscopidae</u>	<u>Tetrigidae</u>	<u>Grillacri didae</u>	<u>Tettigoni dae</u>	<u>Grillidae</u>	<u>Blattidae</u>	<u>Mantida</u>
<u>Caelífera</u>	0.643	0.581	0.581	1.000	1.000	0.357	0.419	0.172	0.450	0.060
<u>Ensífera</u>	0.357	0.419	0.419	0.000	0.000	0.643	0.581	0.828	0.000	0.000
<u>Dictyoptera</u>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.550	0.939

3a. SECCION

TRANSMISION DE INFORMACION EN EL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL.

Se escogió la discusión de la transmisión de información en el Sistema Nervioso Central (SNC) como última sección de esta tesis, debido a que es un sistema diseñado exprofeso para manejo de información y por lo tanto, la aplicabilidad de la teoría de información a su análisis, es óptima (21,42).

La neurona ha sido considerada clásicamente como unidad funcional del sistema nervioso. Su activación se manifiesta por cambios eléctricos locales en el potencial de reposo de la membrana, que en ocasiones son transmitidos a lo largo del axón (potencial de espiga). Este fenómeno eléctrico conducido es el mecanismo básico de transporte de información.

El paso de la señal nerviosa a través de la sinapsis, se lleva a cabo generalmente por medio de un proceso químico.

Cuando el potencial eléctrico arriba a la terminación nerviosa produce, generalmente, la liberación de una sustancia (mediador) que es la responsable de excitar la célula conexas. Esta última, a su vez, sufre una alteración en su potencial de membrana que puede ser únicamente un cambio local, (PPS, potencial post sináptico) o puede seguir a éste un proceso propagado a lo largo del axón como en la célula precedente. El registro de la actividad eléctrica de una neurona muestra un conjunto de espigas que pueden ir o no precedidas de potenciales excitatorios postsinápticos (PEPS).

El segundo caso se presenta en neuronas que tienen actividad espontánea.

Uno de los problemas que más han preocupado a los in-

investigadores es el de determinar cual es la característica, o las características del tren presináptico que provoca la activación en una neurona (el código en que la información es transmitida).

La magnitud de los potenciales es constante para - cada fibra nerviosa, por lo que no puede constituir un parametro útil para la transmisión de información. Como consecuencia se piensa que en las características de la secuencia de espigas -- debe estar la variable a través de la cual se transmite la in--formación. Sobre este punto, coinciden las opiniones de la mayoría de los autores. Sin embargo, en lo que se refiere a cual o cuales son las variables utilizadas, no ha habido todavía un ---acuerdo general.

La frecuencia promedio de los potenciales ha sido muy estudiada y se supone, casi universalmente, que contiene información para el SNC, ya que en los receptores, cuando menos, es una variable altamente correlacionada con la intensidad del estímulo (20).

Desde 1950 a la fecha, se ha reportado en varios trabajos el haber encontrado evidencia experimental de que las neuronas, además de a los cambios de frecuencia promedio de excitación, responden selectivamente a ciertos patrones de descarga presináptica (43,44,52,62).

Diferentes procedimientos han sido utilizados para investigar el papel que tiene el patrón detallado de los trenes de pulsos nerviosos como portador de información útil (54,76).

Un método ha sido el examinar la respuesta de una célula a diferentes patrones de impulsos nerviosos controlados.

Ha sido reportado que en las células ganglionares de *Aplysia* (43) (63) y en las preparaciones neuromusculares de crustáceos (61) (82) secuencias de pulsos con la misma frecuencia promedio, evocan respuestas diferentes que dependen del patrón de los pulsos de estimulación.

En la presente sección, se discuten una serie de estudios realizados en el acocil *Orconectes virilis* que pretenden ser una contribución al conocimiento sobre el código que emplea el sistema nervioso de éste animal, para transmitir la información nerviosa.

Desde los trabajos de Prosser (55,56), se conoce que algunos camarinos presentan sensibilidad a la luz incidente al 6o. ganglio abdominal. En este ganglio, neuronas fotosensibles actúan simultáneamente como receptoras de la luz y como primeras neuronas de relevo en la vía propioceptiva y táctil de los urópodos del telson (26). La fotorecepción radica exclusivamente en dos células colocadas una a cada lado de la línea media del ganglio (24,46,47). Estas células transmiten por sus respectivos axones una señal al ganglio infraesofágico el que a su vez, transmite la información al ganglio supraesofágico.

Este último actúa como unidad de decodificación. La vía sensitiva hasta aquí descrita, forma parte de un arco reflejo en el que la salida está representada por los movimientos de marcha del animal (87) (88).

Entre las peculiaridades interesantes que se encontraron en este sistema, se distinguen el que la señal nerviosa, que envía el fotoreceptor al resto del sistema nervioso central, (de-

codificador) es redundante. Esta conclusión se obtuvo con base fundamentalmente en dos resultados experimentales: (46) (74).

A) Un estímulo fótico no puede activar diferencialmente ambos receptores.

B) La hemisección de la cuerda abdominal, no modifica substancialmente la respuesta de marcha que se produce al estimular el sexto ganglio.

Es interesante hacer notar que en este animal la extracción de información y la protección de la señal contra el ruido - se ha intentado con éxito empleando un doble canal, lo que significa una redundancia del 50%. Las señales que viajan en la misma cuerda abdominal y que, no contienen información fótica, para fines de decodificación de luz, actúan como ruido. (inf. propioceptiva y táctil) (67).

Las características descritas en los párrafos anteriores hacen que el sistema analizado sea ideal para estudiar el código empleado por el sistema nervioso para transmitir información ya que, si las dos fibras portan la misma información fótica el decodificador puede esperarse que el cifrado utilizado en ambas, sea el mismo. (89) (canales gemelos).

Por consiguiente, si se compara el patrón detallado entre los pulsos de frecuencia promedio, alguna de estas características debiera estar estrechamente correlacionada en las secuencias registradas en cada uno de los cordones nerviosos provenientes del ganglio. Como estudio preliminar, se rea-

lizaron cálculos sobre la capacidad de transmisión de información de los canales (2 fibras de la cuerda abdominal) provenientes de la fuente de información fónica (6o. ganglio abdominal).

Estos cálculos se realizaron tanto para un código de patrón detallado de pulsos como para uno de frecuencia promedio.

Se utilizaron para el propósito las características de la señal nerviosa eléctrica registrada en la cuerda abdominal: La magnitud de los intervalos entre las "espigas" se encuentra habitualmente entre 10 ms. y 100 ms. Haciendo la suposición de que el sistema pudiera distinguir intervalos con una precisión de aproximadamente 5 ms. la variedad de intervalos (n) que genera la fuente es aproximadamente de 20.

Se supuso para el cálculo de la máxima capacidad de transmisión de información, que los 20 eventos eran equiprobables de tal modo de la ecuación $C = \frac{\log_2 n}{h}$, se obtiene el siguiente valor de capacidad del canal para un código de patrón detallado:

$$C = \frac{\log_2 20}{0.055} = 86 \text{ bits/seg. } 78 \text{ bit/s.}$$

De la misma manera se obtuvo el valor de capacidad de información del mismo canal, considerando como código, la frecuencia promedio. En vista de que la frecuencia promedio de descarga de las células fotosensibles del ganglio fluctúa entre 10 y 100 pulsos/seg y bajo la suposición de que el decodificador puede distinguir diferencias de 5 pulsos/seg la variedad en este caso resulta nuevamente igual a 20.

La duración promedio de un evento se consideró como igual a la constante de tiempo (1.2 seg) de la función de trans--

ferencia del sistema en estudio (24) (68):

$$(s) = \frac{32 e^{-1.055S}}{(1 + 1.25S)^2}$$

Por lo tanto el valor de capacidad del canal con un código de frecuencia promedio sería el siguiente:

$$C = \frac{\log_2 20}{1.25} = 3.5 \text{ bit/seg.}$$

Estos resultados, muestran que la capacidad de transmisión sería aproximadamente 1 orden de magnitud superior si el sistema empleara un código de patrón detallado en lugar de uno de frecuencia promedio (85).

Además, si comparamos los valores de capacidad para patrón detallado obtenidos en otras preparaciones biológicas por Wall, Lettvin, McCulloch y Pitts (77) y McKay y McCulloch (33) - con los que reportamos en los párrafos anteriores, se aprecia que nuestras consideraciones son muy conservadoras ya que, los autores mencionados obtienen una capacidad para un código de patrón detallado de dos ordenes de magnitud superior al nuestro. Nótese - que errores relativamente grandes en las hipótesis que permiten el cálculo de la variedad, no afectan significativamente el cálculo, debido a que se toma el logaritmo de la variedad.

LA RESPUESTA DE UN RECEPTOR DEFINIDO EN TERMINOS DE INFORMACION.

La capacidad máxima para transmitir información en un canal nervioso es, como se discutió anteriormente, la del cifrado detallado o patrón temporal de la señal. Sin embargo para cada canal en específico, la capacidad máxima se debe considerar reducida por un factor adicional: la naturaleza de la función de dis-

tribución y de las dependencias secuenciales de los símbolos (intervalos).

La respuesta de un receptor como frecuencia promedio se puede estudiar en dos condiciones: la respuesta estacionaria y la correspondiente a los transitorios de estimulación. La primera permite la evaluación del contenido de información a partir de la función de distribución de los intervalos. De esta manera podemos definir, por ejemplo, la respuesta estacionaria de frecuencia o respuesta máxima del sistema, esto es: las curvas de respuesta máxima vs. intensidad de estimulación pueden expresarse como información promedio por símbolo vs. intensidad.

Los histogramas de intervalos de la respuesta máxima a diferentes intensidades de luz de un receptor fótico del 6o. ganglio abdominal del acocil se muestran en la figura 1. Los datos pertenecen a un trabajo no publicado (88).

La construcción de los histogramas se hizo automáticamente utilizando una computadora rápida que calculaba en tiempo real los histogramas a medida que se realizaban los experimentos. En particular en el experimento que se ilustra en la figura 1 se usó como intervalo de clase el de 50 mseg (Δt). Cada histograma lleva asociado el valor de máxima información del tren de pulsos y bajo la hipótesis de independencia secuencial :

$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i$$

En la fórmula, p_i es la probabilidad de que se produzca un intervalo entre pulsos (i), comprendido entre el tiempo $T(i)$ y $T(i+1)$.

La figura 2 muestra simultáneamente la respuesta de frecuencia promedio del receptor a distintas intensidades de estimulación y la incertidumbre calculada según la fórmula.

Puede observarse que el valor de la incertidumbre decrece de una manera lineal a medida que aumenta la intensidad de los estímulos y que la máxima incertidumbre, en la obscuridad, es - alrededor de $\log_2 45$ bits/simb. = 5.5 bits/simb.

El cálculo de la capacidad del canal en el ejemplo en cuestión para intervalos equiprobables sería de 110 bits/seg y considerando la información en la obscuridad de 80 bits/seg; la diferencia es suficientemente pequeña para considerar todavía válidas las diferencias entre los cifrados de patrón detallado y frecuencia promedio que se presentaron anteriormente.

La gráfica de regresión de frecuencia promedio vs los valores de incertidumbre para patrón temporal de la figura 3 sugieren una fuerte dependencia funcional de ambos parámetros. Ello permite concluir que en el sistema biológico estudiado, un decodificador neuronal de variedad de intervalos no aportaría información diferente de la contenida en la frecuencia promedio.

La gran eficiencia del código de patrón detallado no implica necesariamente que sea utilizado por el sistema fisiológico. Esta consideración nos obligó a la realización de los experimentos de correlación que a continuación se describen.

Se realizaron correlaciones tanto para patrón detallado, - como para frecuencia promedio entre los trenes de pulsos de las dos fibras provenientes de las células fotosensibles del ganglio receptor.

La figura 4 es una muestra representativa de las funciones de correlación para patrón detallado obtenidas de varios experimentos con diferentes animales. Puede observarse que las --

correlaciones que se presentaron eran mínimas e inconsistentes. Esta ausencia de correlación (o correlación mínima) se observó tanto en la obscuridad como en experimentos que se cursaban en presencia de un factor correlacionante externo: la luz. En las figuras 5 y 6 se ilustran estos hechos. Puede observarse, en ellas que a pesar de que las funciones de autocorrelación son aperiódicas en obscuridad (autocorrelación fig. 5) y se vuelven altamente periódicas (autocorrelación fig. 6) en presencia de luz, su correlación cruzada no muestra cambios sensiblemente diferentes en los dos experimentos.

La figura 7 muestra los resultados de un experimento control: La correlación de patrón detallado para dos fibras provenientes, cada una de ellas, de un animal diferente. La comparación con la figura 5 y 6 hace ver que la correlación entre las descargas de las dos fibras provenientes de un mismo animal no excede los valores de significancia establecidos por el control.

Los resultados experimentales descritos en los párrafos anteriores hacen pensar que a pesar de que sería muy superior la velocidad de transmisión de información en el sistema si usara un código de patrón detallado, ésta no es la forma en la cual el sistema transmite su información. El código de frecuencia promedio, a pesar de su baja capacidad, muestra una alta correlación entre las dos fibras (veáse fig. 8) lo que hace más probable que este sea el código en el cual la información fótica es cifrada.

Como ya fué señalado en párrafos anteriores, nuestras conclusiones resultaban ser diferentes a las de otros autores que han trabajado el mismo problema en otros sistemas y con otros ani

males. De entre estos trabajos, resultan particularmente interesantes para nosotros los realizados por Segundo y col. (43) (44) (63) en el ganglio visceral del caracol marino del género de Aplysia. Este interés proviene de que los autores trabajan también en un sistema pausicelular de invertebrados y porque en una publicación hecha en 1966 (62) establecen una serie de consideraciones sobre las posibilidades que tendría la Teoría de Información de contribuir en la determinación de cual es el código empleado por el sistema nervioso del animal para transmitir su información.

Los autores, pese a que incluyen suficientes datos numéricos para hacer los estudios cuantitativos no reportan más que las consideraciones teóricas referentes a Teoría de Información.

En estas circunstancias y en virtud de que los cálculos numéricos, como se verá más adelante, son fundamentales para la interpretación de los resultados, nos avocamos a ellos utilizando los resultados experimentales de los autores y las sugerencias que ellos mismos hacen en el apéndice de su publicación.

El ganglio visceral de Aplysia, es un centro nervioso que posee células de gran tamaño y muy accesibles para el registro. En términos generales, los autores seleccionan una neurona que se comporta como un canal de información con una sola entrada y una sola salida. La célula nerviosa al ser estimulada a través del nervio aferente genera potenciales excitatorios postsinápticos (PEPS o entrada) cuya frecuencia y patrón, dependen del tipo de estimulación (en particular los autores emplearon una estimulación de pulsos generados al azar, equiprobables e independientes). Cuando los PEPS reúnen un conjunto de características de patrón o frecuencia particulares (PEPS de disparo) determi-

nan en la neurona la descarga de un potencial en espiga (salida) que es conducido a lo largo del axón.

En la salida del canal, existen exclusivamente -- dos tipos de eventos, condicionados a la naturaleza de la entrada: descarga y no descarga de una espiga.

Las conclusiones fundamentales del trabajo de Segundo y col. son las siguientes:

a) La frecuencia promedio de solo los tres PEPS - previos al potencial conducido, influye significativamente en la probabilidad de la descarga de una espiga.

b) El patrón de los intervalos en la secuencia de los 3 PEPS que preceden a una espiga es también significativamente determinante de la probabilidad de descarga.

c) Existe una interacción entre patrón y frecuencia promedio, tal, que el cambio en uno de ellos puede compensarse con un cambio en el otro. Las secuencias que se observaron - ser más efectivas fueron las de frecuencias altas e intervalos - progresivamente más pequeños (secuencia "acelerando").

d) El efecto favorable producido por un aumento - de frecuencia y/o la adecuación del patrón, se ve limitado por - el período refractario de la neurona.

Los propios autores, consideran que los resultados son únicamente válidos para una neurona sin descarga espontánea y con una sola fibra aferente activa excitatoria.

En una célula nerviosa como la del ganglio visce-- ral de Aplysia, la relación entra-salida puede expresarse utili-- zando dos expresiones de probabilidad condicionada:

a) La probabilidad prospectiva $P(E/p)$ probabilidad de que se genere una espiga, dado un patrón de PEPS en la entrada.

b) Probabilidad retrospectiva $P(p/E)$ probabilidad de que un patrón particular de PEPS se haya producido en la entrada, dado que se registro una espiga en la fibra postsináptica.

Asociados a estas probabilidades, podemos definir -- las probabilidades a priori correspondientes a cada evento.

c) Probabilidad generadora de patrones $P(p)$ probabilidad a priori, de encontrar un cierto patrón.

d) Probabilidad generadora de espigas $P(E)$, probabilidad a priori, de obtener espigas en el registro en presencia de PEPS.

Exactamente las mismas consideraciones se pueden hacer con respecto a la frecuencia. Las relaciones entre las probabilidades mencionadas ya sea para patrón o frecuencia se expresan por las ecuaciones:

$$P(f) \cdot P(E/f) = P(E) \cdot P(f/E)$$

$$P(p) \cdot P(E/p) = P(E) \cdot P(p/E)$$

El conocimiento de las probabilidades mencionadas nos habilita para "predécir" una salida (presencia de espigas) y también para "inferir" el tipo de patrón de PEPS a la entrada.

Desde el punto de vista de la predicción, se puede obtener el valor de incertidumbre asociado a la suposición de una -- cierta respuesta (presencia de espiga o ausencia de la misma) dada una secuencia de PEPS y el de cantidad de información que aporta -- el conocimiento de los eventos previos al PEPS coincidente con la espiga.

En el apéndice del trabajo en cuestión se postula, - que el conocimiento de los diversos tipos de incertidumbre del sistema, nos permite medir en que grado se ve reforzada la "predicción" o la "inferencia" de los eventos por el uso de patrón en lugar de frecuencia promedio en los cálculos de incertidumbre. Estas medidas son las siguientes:

$H(p/E) - H(f/E) =$ "grado de reforzamiento de la in-
ferencia".

$H(E/p) - H(E/f) =$ "grado de reforzamiento de la predicción".

Esta postulación teórica, resulta ser tan estimulante y tan indispensable para la interpretación de los resultados que teniendo la posibilidad de extraer datos numéricos de las gráficas publicadas, nos propusimos la labor de obtener todos los valores de incertidumbre necesarios para establecer una comparación - entre los "grados de reforzamiento que produce a el código de patrón detallado vs el de frecuencia promedio.

Todo cálculo de esta indole se basa en una hipótesis - que establece las categorías de patrón de frecuencia que a priori se consideran como significativas para el decodificador por ejemplo; separar las categorías de patrón acelerando ~~y~~ desacelerando por el patrón de intervalos iguales y las categorías de frecuencia, por alta-baja frecuencia, definidas por una frecuencia media entre la más alta y la más baja posible. Cualquier categorización es igualmente válida, originando desde luego conclusiones de distinta naturaleza. Puesto que en el trabajo que se analiza los autores invocan implícitamente estas categorías como significativas, el análisis de información aquí presentado se ha hecho conforme a

ellas; queda pues, por demostrar experimentalmente que el sistema fisiológico involucrado en la decodificación de la información - que la neurona aperta, está diseñado para la discriminación de ta les categorías.

A continuación se presentan los cálculos detallados - de las incertidumbres.

La comparación entre el número de PEPS y el de espigas generadas por la neurona mostró que, solamente el 9.8% de las veces que se registró un PEPS, le siguió una espiga.

La incertidumbre para la salida es:

$$H(E) = - [0.098 \log_2 .098 + 0.902 \log_2 0.902]$$

$$H(E) = 0.4639 \text{ bits/evento.}$$

El patrón de los tres últimos PEPS, que afectan fundamentalmente la descarga o no descarga de la neurona, se pueden -- clasificar en dos tipos:

a) Último intervalo, siempre más grande que el penúltimo (patrón desacelerando).

b) Penúltimo intervalo siempre más grande que el último (patrón acelerando).

Cuando el patrón de entrada era a, obtuvieron una probabilidad de descarga de 0.038 y cuando era b, de 0.156.

La incertidumbre de la salida dado un patrón (b) en la entrada sería:

$$\begin{aligned} H(E/p_b) &= - (0.156 \log_2 0.156) + (0.844 \log_2 0.844) \\ &= 0.6246 \text{ bits/evento.} \end{aligned}$$

siendo el razonamiento para el cálculo de $H(E/p_a)$ idéntico, se obtiene que: $H(E/p_a) = 0.2329$.

La incertidumbre total de salida en este sistema es - igual al promedio pesado de las incertidumbres parciales, siendo

el peso, la probabilidad de que se produzca un patrón de intervalos dados.

$$H (E/P_a + P_b) = \sum_i \sum_j P (E/p) \log P (E/p) P (p)$$

Siendo $H (E/P_a + P_b)$, la incertidumbre de obtener o no obtener una espiga, dado que la entrada puede ser de patrón (a) o (b). Las sumatorias se deben realizar sobre todas las posibles salidas (j), y a continuación sobre todas las posibles entradas (i) afectadas por un peso probabilístico P (p) para cada uno de los patrones de entrada.

Calculando los valores P (p), de los datos reportados en las gráficas del trabajo analizado, encontramos que $p (P_b) = 0.506$ y $P (P_a) = 0.494$. Por consiguiente, el valor total de incertidumbre para la salida es:

$$H (E/P_a + P_b) = 0.494 \times 0.2329 + 0.506 \times 0.6246$$

$$H (E/P_a + P_b) = 0.4309 \text{ bits/evento}$$

EL conocer las características de la entrada (o lo que es lo mismo la de los PEPS) y la probabilidad condicionada de la salida (espiga o no espiga) con respecto a la entrada, disminuye nuestra incertidumbre en:

$$H (E) - H (E/P_a + P_b) = 0.4369 - 0.4309 \\ = 0.0330 \text{ bits/evento.}$$

En la figura 9 se expresan las relaciones de incertidumbre del sistema. El valor de incertidumbre de entrada H (p) se obtuvo a partir de la probabilidad de que se presenta un tipo de patrón a o b, dando como resultado que: $H(p) = 0.9998$. En la tabla 1 se resumen los valores de incertidumbre tanto para patrón detallado como para frecuencia promedio. Estos últimos se obtuvieron de idéntica manera a lo que se ha discutido para patrón detallado.

De los valores de la tabla 1 se puede concluir que la disminución de incertidumbre que produce el conocer el patrón de entrada T (e-s) esta dentro del mismo orden de magnitud que la

que produce el conocer la frecuencia promedio. Los grados de reforzamiento en la inferencia y en la predicción, son alrededor de .03 y .02 bits respectivamente.

Es evidente de los cálculos realizados que no es posible concluir cual es el código que la neurona visceral de Aplysia utiliza en la transmisión de información, ya que la diferencia - en el grado de el reforzamiento entre ambos casos, es pequeño a - pesar de estar a favor de la hipótesis de que el patrón es el mayor portador de información.

Esperabamos obtener, de este análisis, una diferencia muy ostensible de información a favor del patrón del tren presináptico dadas las conclusiones de los autores. Sin embargo, estas - son insostenibles por lo menos para la comparación de los mensajes alta-baja frecuencia vs patrones acelerando-desacelerando.

Para finalizar la revisión del trabajo de Segundo y - col. nos parece interesante reportar los valores de confiabilidad y de eficiencia en la transmisión de información a través del "canal" analizando que usando los valores del diagrama de la fig. 9. Los resultados son los siguientes:

$$D (s-e) = \frac{0.0330}{0.9999}$$
$$= 0.033 = 3\%$$

$$D (e-s) = \frac{0.0330}{0.4639}$$
$$= 0.071 = 7\%$$

De estos valores, podría concluirse que la neurona del ganglio visceral de Aplysia es un sistema poco confiable ya que, a la incertidumbre de la transmisión, se agrega un 93% de incertidumbre - generada por el ruido del canal.

El transmisor es todavía menos eficiente que confiable, ya que de la incertidumbre de entrada, solamente un 3% es transmitida a través de él.

Es evidente que no es posible concebir un sistema nervioso pausicelular que trabaje con a base de niveles tan extraordinariamente bajos de eficiencia y confiabilidad.

Las neuronas "aisladas" por Segundo y col. son en realidad muy peculiares porque no poseen actividad espontánea. Si a esta situación tan peculiar, agregamos el hecho de que los autores no consideran en ellas más que una sola entrada de tipo excitatorio (condiciones que se presentan con una probabilidad muy baja, tanto en lo que se refiere a una entrada única como a que no existan conexiones inhibitoras) podemos explicarnos el porque de los valores probablemente tan alejados de la realidad fisiológica. La sola presencia de múltiples entradas, pudiera significar información redundante cuya presencia permita rescatar la señal a pesar del alto nivel del ruido en el sistema. En estas condiciones, es muy probable que obtuvieramos valores de confiabilidad bastante más elevados que con el sistema sobre simplificado que analizan los autores.

Los cálculos anteriores, y nuestros estudios realizados en el 6o. ganglio abdominal del acocil muestran que cuando menos en estos dos sistemas, el patrón detallado probablemente no es portador de información fisiológicamente útil. Conclusión que contrasta con la interpretación de los resultados reportados por otros autores en otros sistemas (pag. 45). La discrepancia pudiera explicarse, independientemente de la interpretación de resultados, en función de algunos de los factores que a continuación se enumeran:

- a) El cifrado entre especies es diferente.
- b) El cifrado a distintos niveles del sistema nervioso central es diferente.
- c) Ambas posibilidades juntas.
- d) La existencia de un tipo de cifrado con una alta capacidad de transmisión de información, no garantiza que este sea utilizado como portador de información fisiológicamente útil.

Antes de terminar la discusión sobre cifrado en el sistema nervioso, nos parece interesante citar los estudios teóricos de Negrete y Ridaura (50) con redes de neuronas formales. Estas redes, clasifican frecuencias o intervalos con solo cambiar los parámetros de los elementos que las constituyen, situación que ofrece una base teórica a la suposición de que un solo decodificador, puede interpretar • ambos tipos de cifrado.

FIGURA 1

Histogramas de intervalos de la respuesta máxima del receptor fótico del 6o. ganglio abdominal del acócil a diferentes intensidades de luz.

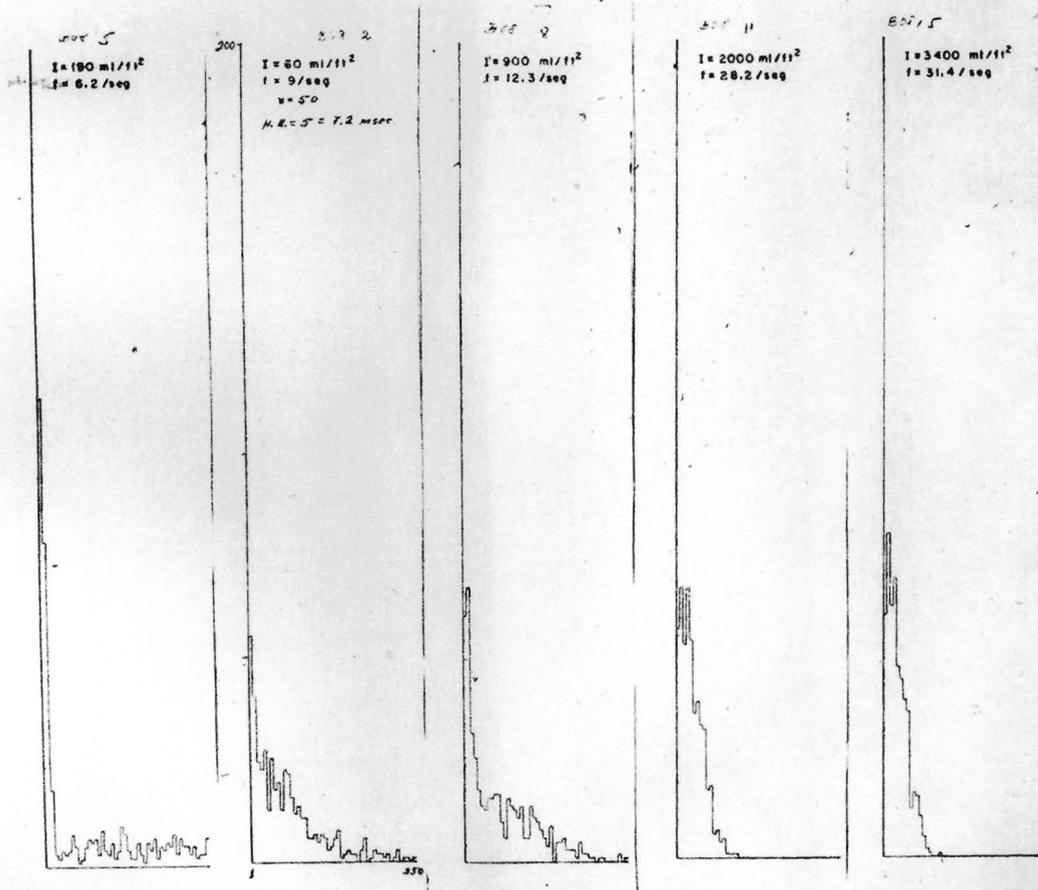


FIGURA 2

Respuesta de frecuencia promedio del receptor a distintas intensidades de estimulación (triángulos) y la incertidumbre para cada una de estas intensidades (círculos).

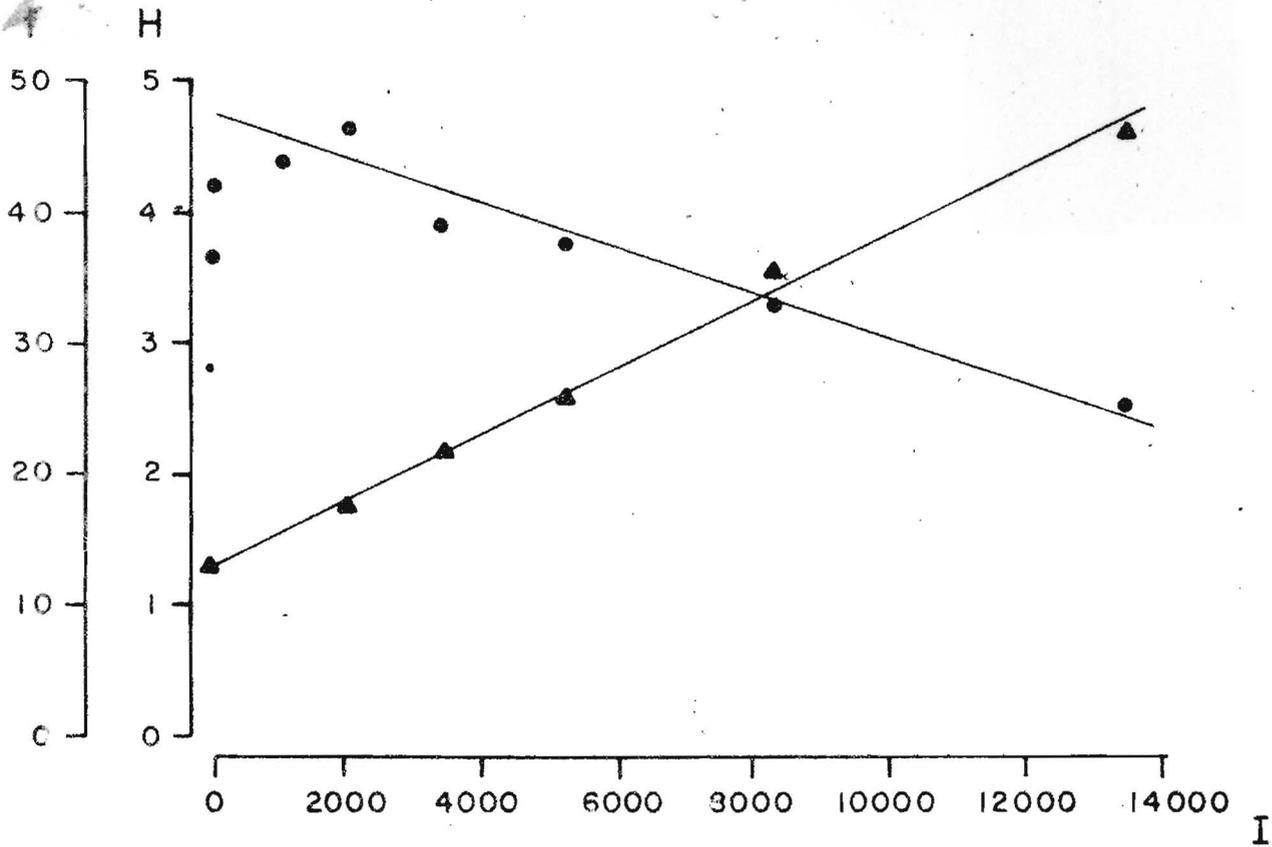


FIGURA 3

REGRESION ENTRE INFORMACION Y FRECUENCIA PROMEDIO DE UN TREN DE PULSOS DE LAS NEURONAS FOTSENSIBLES DEL ACOCIL SUJETAS A DISTINTAS INTENSIDADES DE ESTIMULACION FOTICA.

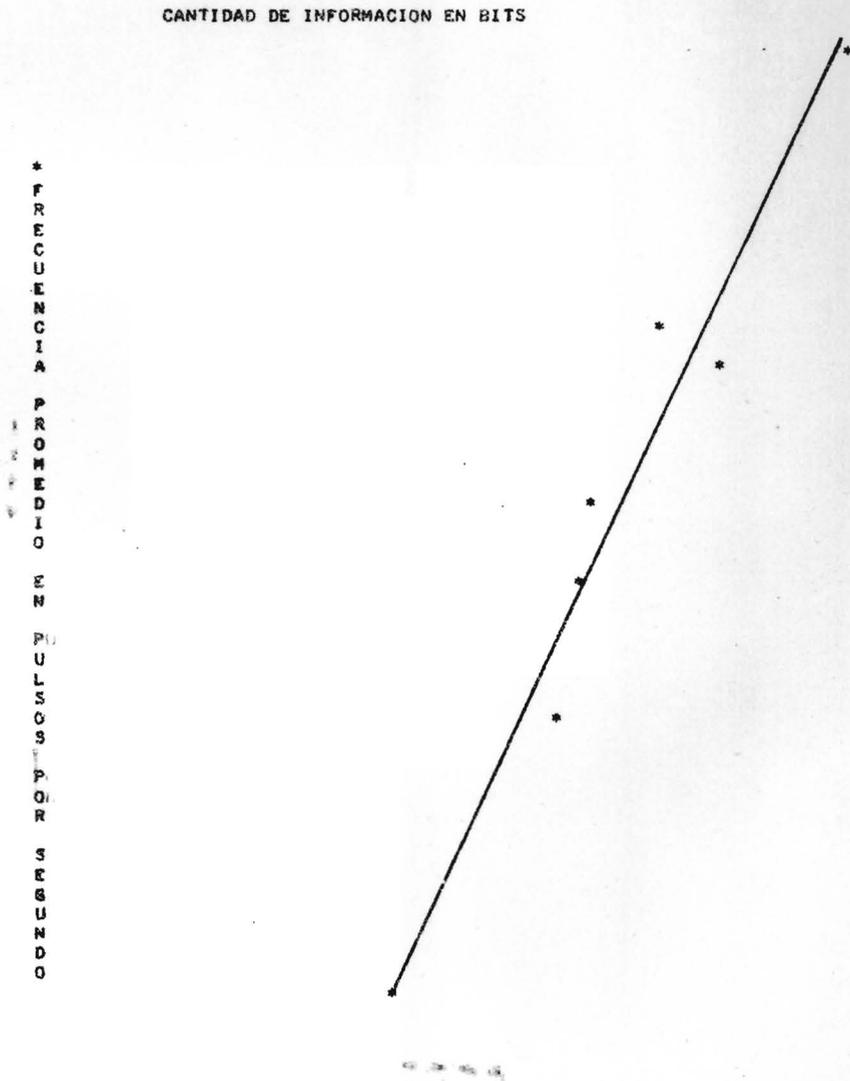


FIGURA 4

RESULTADOS REPRESENTATIVOS DE CORRELACION CRUZADA

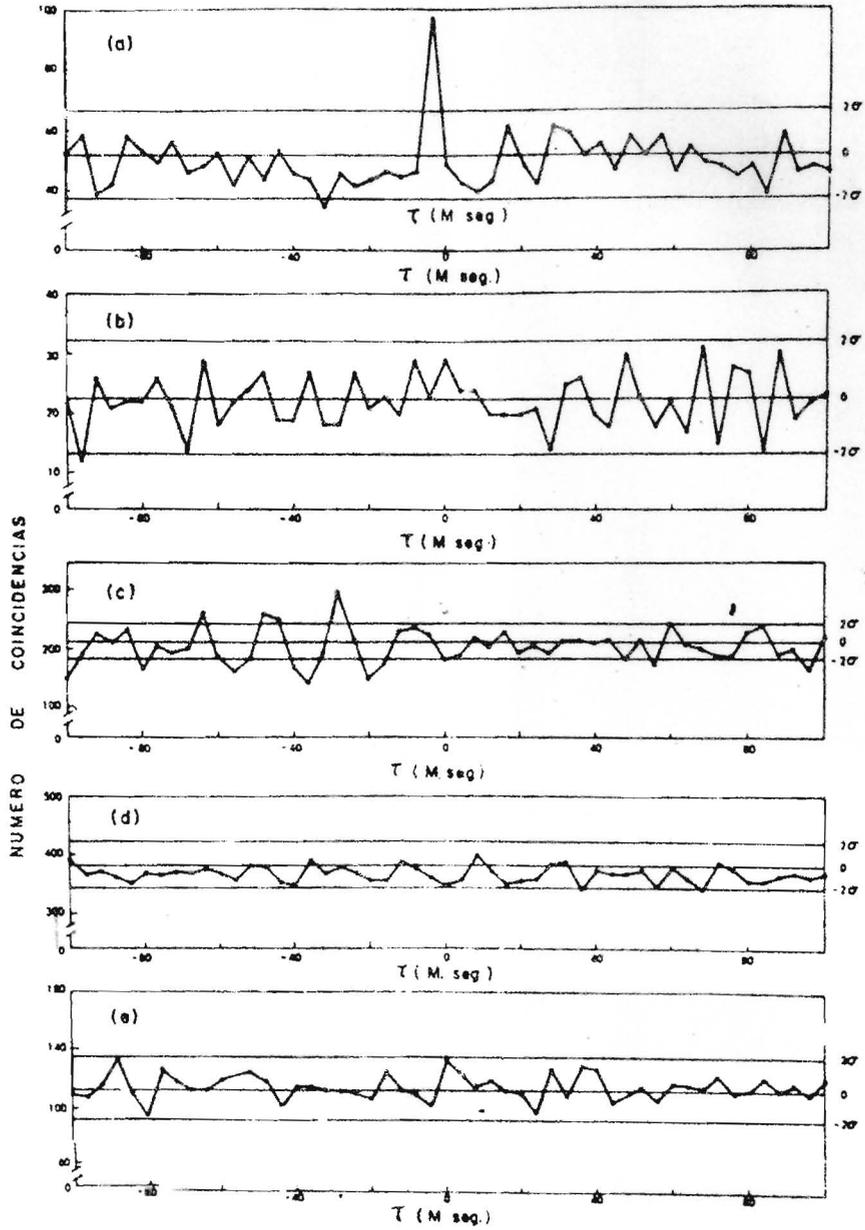


FIGURA 5

CORRELACIONES CRUZADAS MINIMAS; SEÑALES APERIODICAS EN LA OSCURIDAD.

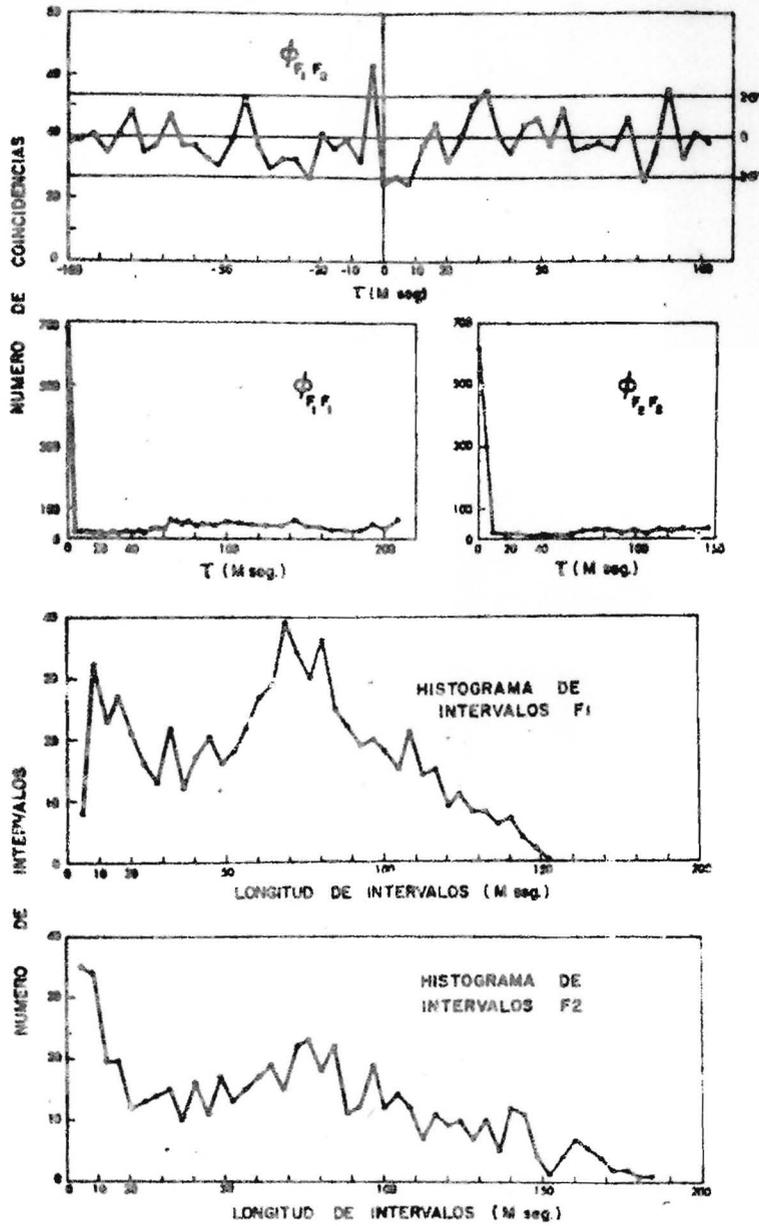


FIGURA 6

USENCIA DE CORRELACION CRUZADA; SEÑALES PERIODICAS DURANTE LA ESTIMULACION LUMINOSA.

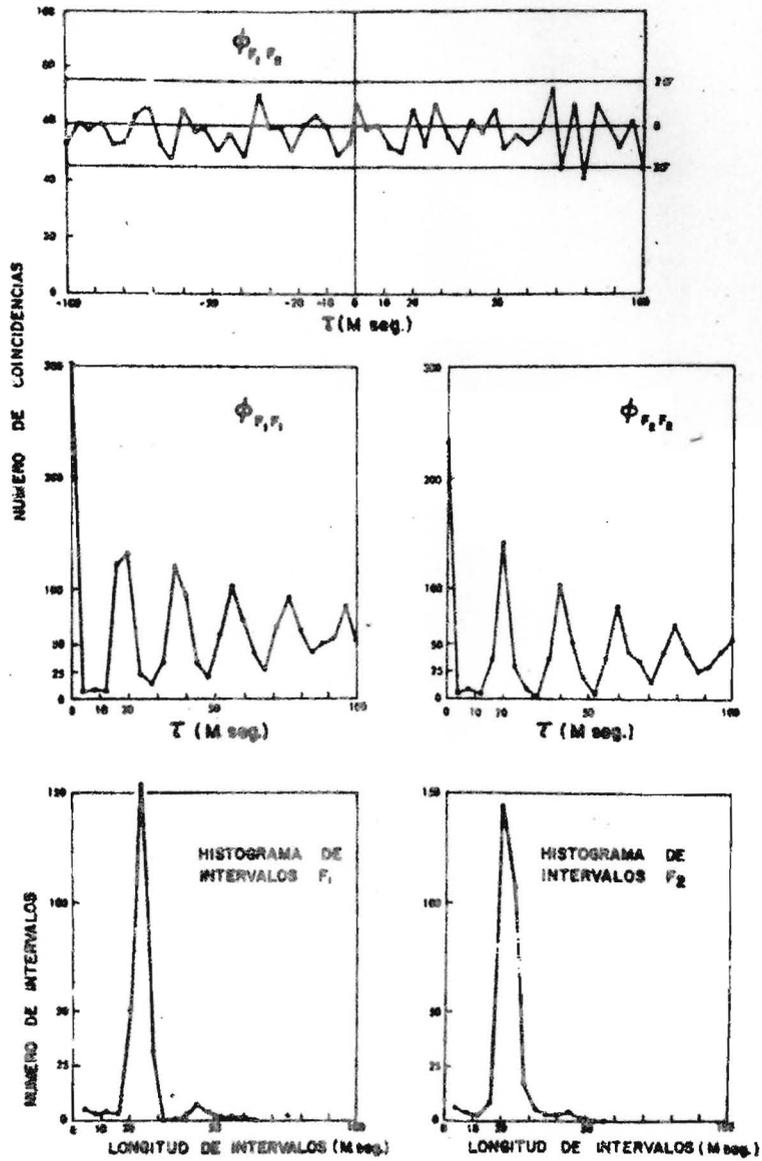


FIGURA 7

CONTROL: AUSENCIA DE CORRELACION ENTRE DOS ACOCILES; SEÑALES PERIODICAS DURANTE LA ESTIMULACION LUMINOSA.

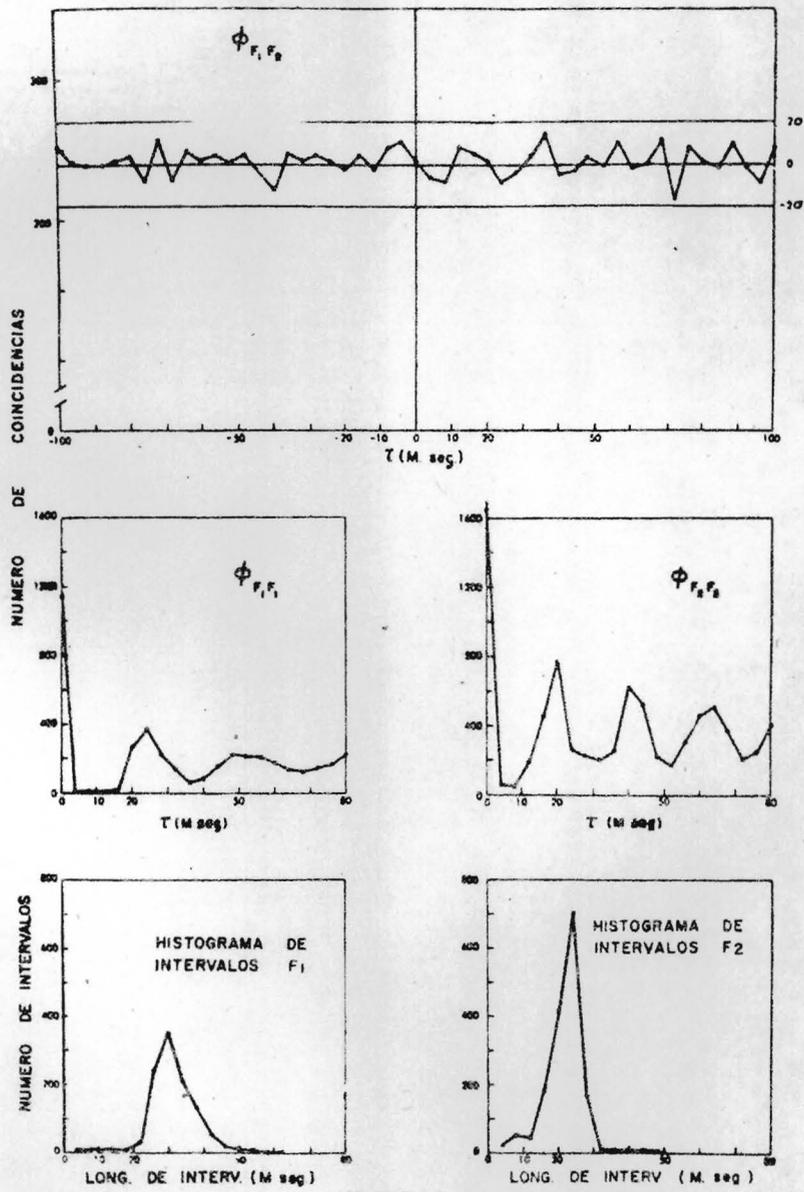


FIGURA 8

Curso temporal de las respuestas de las 2 fibras nerviosas provenientes del receptor luminoso del 6o. ganglio abdominal del acocil frente a un estímulo luminoso. La respuesta está dada en frecuencia promedio.

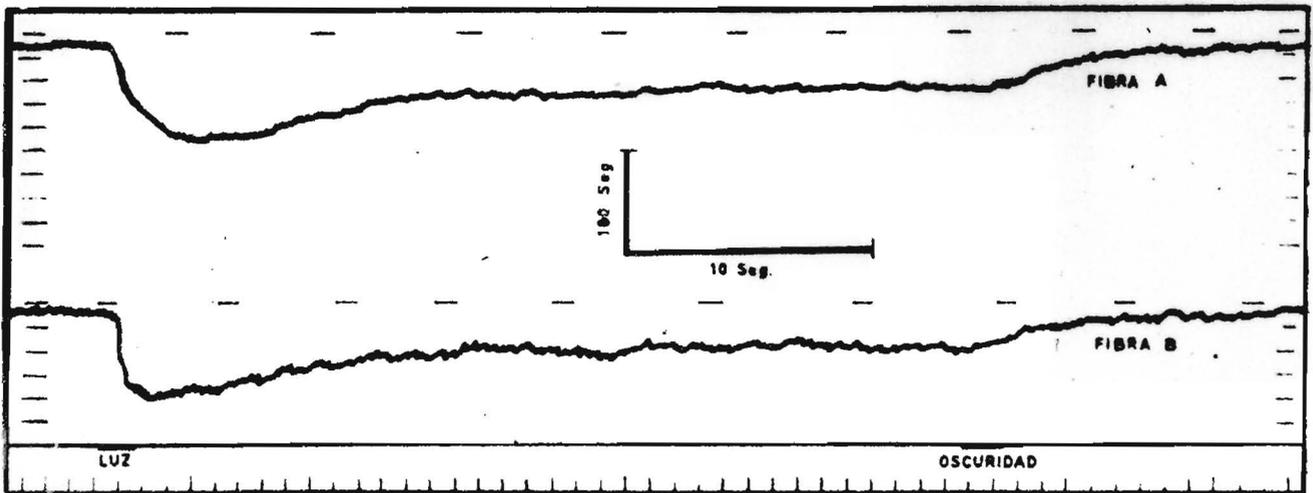


FIGURA 9

Relación de Incertidumbres generales en una neurona de Aplysia, considerada como un canal de transmisión de información.

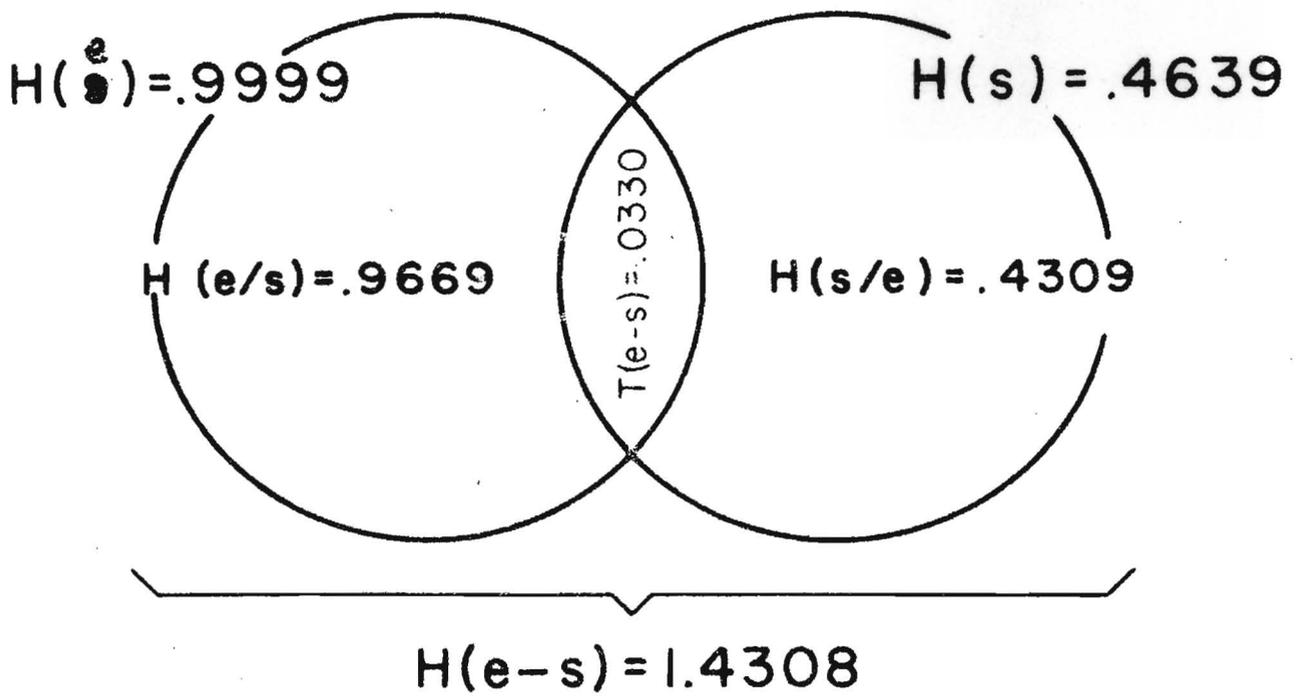


TABLA 1

Tabla que resume los valores de probabilidad e incertidumbre para la neurona del ganglio visceral de Aplysia, considerada como un canal de transmisión de información. Los datos para realizar los cálculos fueron obtenidos directamente de las gráficas del trabajo de Segundo y Col.

- a) Probabilidad para el canal cuando la entrada considerada es la -- frecuencia promedio de los PEPS.
- b) Probabilidades para un canal cuando la entrada considerada es el patrón de los PEPS.
- c) Incertidumbres generadas en el canal para entrada de frecuencia -- promedio y de patrón.

A

Frecuencias	Probabilidades			
	P (t)	P (E/t)	P (e)	P (t/e)
Altas	0.6386	0.1215	0.0982	0.7903
Bajas	0.3614	0.0570	0.0982	0.2096

B

Patrones	Probabilidades			
	P (p)	P (e/p)	P (e)	P (p/e)
Ascelerando	0.5056	0.1567	0.0982	0.8064
Desacelerando	0.4944	0.0384	0.0982	0.1935

C

Entrada considerada	Incertidumbres					
	H (e)	H (s)	H (s/e)	H (e/s)	T (e-s)	H (e-s)
Frecuencia	0.9442	0.4639	0.4537	0.9340	0.0102	1.2493
Patrón	0.9999	0.4639	0.4309	0.9669	0.0330	1.4308

$$H (s/e)_p - H (s/e)_f = 0.0228$$

$$H (e/s)_p - H (e/s)_f = 0.0329$$

RESUMEN Y CONCLUSIONES.

I.- La Teoría de Información es un campo de las Matemáticas que puede ser ampliamente empleado en el estudio de problemas biológicos. Esto se debe fundamentalmente, a su capacidad de analizar cuantitativamente problemas de organización, diversidad y especificidad, propiedades básicas que definen un organismo.

II.- Una consecuencia inmediata de las consideraciones del inciso I, es la posible aplicabilidad de la Teoría de Información en muy diversas especialidades de la Biología tanto a nivel celular, a nivel de individuo y desde luego, en el caso de poblaciones y comunidades.

III.- En virtud de la relación que se puede establecer entre los dos campos mencionados se genera la necesidad de poner en términos accesibles y sobre todo, dentro de un marco familiar para el biólogo, los conceptos fundamentales de la Teoría de Información. En la Introducción de esta tesis, se pretende llevar a cabo una rápida revisión de los conocimientos fundamentales sobre la Teoría de Información, a través de ejemplos biológicos diseñados adecuadamente para cumplir con las condiciones antes mencionadas.

IV.- Si se considera que en el proceso de identificación taxonómica es adecuado adjudicar pesos a las características que describen los individuos a identificar, resulta inmediata la posibilidad de aplicación de la Teoría de Información en el desarrollo de este proceso. Esta posibilidad se debe fundamentalmente a:

a) El empleo de la mencionada teoría, nos permite - evaluar la cantidad de información contenida en cada característica y de esta manera, seleccionar aquellas que aporten la máxima información, eliminando las que solamente contribuyen con información redundante.

b) La evaluación de la cantidad de información que posee cada característica puede llevarse a cabo, como se propone en este trabajo, adjudicando a cada una de ellas, un peso que es función de la probabilidad de que un individuo pertenezca a cierto grupo taxonómico (familia, género, etc) dado que posee una característica en cuestión.

De la presentación hecha en ésta tesis sobre el empleo de Teoría de Información en identificación taxonómica se puede concluir que, durante este proceso, el taxónomo emplea algunas características cuyo contenido de información o es muy escaso o no aporta más que información redundante. El empleo del método propuesto significaría para el taxónomo una ayuda - en el proceso de identificación ya que, por una parte, simplificaría su actividad, eliminando características superfluas, y por otra, le proporcionaría un mecanismo de estimación preliminar del grupo taxonómico a identificar.

V.- En la sección de aplicación de la Teoría de Información en Ecología, de esta tesis, se propone un coeficiente que se denomina de interacción biótica (CBB) que pretende - estimar el grado de interacción de los individuos de una comunidad. Así mismo, se sugiere un coeficiente denominado de interacción bio-abiótica (CB-A) para evaluar las interacciones - de los individuos con el medio ambiente que los rodea.

La aplicación de los coeficientes mencionados a un estudio ecológico planeado ad hoc, permitirá decidir sobre la bondad de los mismos en la evaluación de las interacciones y sobre la posibilidad de emplear estos coeficientes, junto con los ya conocidos, para la labor de agrupamiento y clasificación ecológica.

VI.- El Sistema Nervioso Central es un sistema diseñado "exprofeso" para manejo de información y por lo tanto, la aplicabilidad de la Teoría de Información en su estudio, es óptima.

En la 3a. sección del capítulo segundo de esta tesis, se presenta la aplicación que se hizo de la Teoría de Información - en el estudio un problema que ha sido de gran interés en la Neurofisiología esto es: la determinación de cual es el cifrado que utiliza el Sistema Nervioso Central para transmitir su información.

De los estudios realizados por nosotros se puede concluir que, en el sistema biológico estudiado, la frecuencia promedio de los potenciales es un código que emplea el Sistema Nervioso Central para enviar su información; en cambio, el patrón temporal a pesar de poseer un gran contenido de información, no es un cifrado utilizado. Se concluye además, que un decodificador neuronal de variedad de intervalos no aportaría información diferente de la que proporciona la frecuencia promedio de los potenciales, cuando la dispersión de estos es una función del intervalo promedio, como es el caso del sistema biológico estudiado.

REFERENCIAS.

1. Abramson, N. Teoría de la información y codificación. Ed. - Paraninfo, 1966.
2. Abney, W.R. An introduction to Cybernetics. Ed. Chapman y Hall, 1956.
3. Bell, D.A. Information theory and its Engineering applications. Ed. Pitman Pu.Co., 1968.
4. Blackith, R.E. y Ruth M. Blackith. A numerical taxonomy of - Orthopteroid insects. Aust. J. Zool. 16: 111-131, 1968.
5. Bonsack, F. ¿Es objetivable y matematizable la información? En Coloquios de Royaumont. Ed. Siglo Veintiuno, 1966.
6. Burkholder, P.R. Cooperation and conflict among primitive -- organisms. Scientist 40: 601-631, 1952.
7. Curtis, J.T. y R.P. McIntosh. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. Ecology 31: 434-455, 1950.
8. Curtis, J.T. y R.P. McIntosh. An upland forest continuum in the prairies-forest border region of Wisconsin. Ecology 32: 476-496, 1951.
9. Dancoff, M.S. y Quastler, H. Information content an Error rates of livingthings. En Information Theory in Biology. Pag. 263. Univ. Ill. Press, 1953.
10. Dáhl, E. y E. Hadac. Homogeneity of plant communities. Studia Bot. Cechosl., 10: 159-176, 1949.
11. Deutsch, E.T., Angelakos y E.R. Loew, A quantitative method for measuring melanophore expanding activity. Endocrinology 58 (1): 33-39, 1956.
12. Edwards, E. Information transmission. Ed. Chapman S. Hall, 1964.
13. Fingerman, M. Physiology of the red and white cromatophores of the dwarf crayfish *Cambarellus Shufeldtil*. Physiol. Zool. 30: - 142-154, 1957.
14. Fisher, R.A. The design of experiments. Ed. Oliver & Boyd, 1953.
15. Gause, G.F. En the struggle for existence (Ed.) Williams & - Wilkins, Baltimore, pp. 234-253, 1934.
16. Goldman, S. Information theory. Ed. Prentice Hall, 1955.
17. Goodall, D. A probabilistic similarity index. Nature 203: 1098, 1964.

18. Goodall, D.W. Objective methods for the classification of -
vegetation. I. The use of positive interspecific correlation.
Aust. J. Bot. 1: 39-63, 1953.
19. Goodall, D.W. Objective methods for the classification of -
vegetation. III an Essay in the use of factor analysis. Aust.
J. Bot. 2: 304-324, 1954.
20. Granit, R. Receptors and Sensory perception. Ed. Yale Univ.
Press, 1962.
21. Griffit, J.S. Information Theory and memory. En Molecular -
Biophysics. Ed. B. Pullman y M. Weissbluth, 1965.
22. Hairston, N.G., F.E. Smith y L.B. Slobodkin. Community structure
population control and competition. The Am. Nat. 94: 421-425,
1960.
23. Hanson, H.C. y E.D. Churchill. En The plant Community. Reinhold
Pu.Co. pp. 124, 1961.
24. Hermann, T.H., and L. Stark. Single unit responses in a --
primitive photoreceptor organ. J. Neurophysiol., 26: 215-228,
1963.
25. Hogben, L.T. y D. Slome. Mechanism of chromatophore control, -
Xenopus. Proc. Roy. Soc. London 108: 10-53, 1931.
26. Kennedy, D. Physiology of photoreceptor neurones in the abdominal
nerve cord of the crayfish. J. Gen. Physiol., 46: 551-572, 1963.
27. Kershaw, K. En Quantitative and dynamic Ecology, (Ed.) Edward
Arnold, Pu, London pp. 130-170, 1964.
28. Lambert, J.M. y M.B. Dale. The use of Statistics in Phytosociology
Adv. Ecol. Res., 2: 59-99, 1964.
29. Ledley, R.S. y Lusted, L.B. Use of electronic computers to aid in
medical diagnosis. Proc. Inst. Radio Engineers. 47: 1970-1977,
1957.
30. Linschitz Henry. Information and Physical Entropy. En Information
Theory in Biology. Ed. Univ. Ill. Press, 1953.
31. Linschitz Henry. The information content of a bacterial cell. En
Information Theory in Biology. Ed. Univ. Ill. Press, 1953.
32. Mackay, D.M. The nomenclature of information theory. Ed. Jackson,
W., 1950.
33. Mackay, D.M. y McCulloch, W.S. The limiting information capacity
of a neural link. Bull. Math. Biophys. 14: 127-135, 1952.
34. Macdacaro, G.A. La misura delle informazione contenute nei criteri
di classificazione. Ann. Microbiol. Enzimol., 8: 231-239, 1958.

35. Mandelbrot, B. El concepto de Información en la Ciencia contemporánea. En Coloquios de Royaumont. Ed. Siglo Veintiuno, 1966.
36. Margalef, R. Information theory in Ecology. General Systems 3: 36-71, 1958.
37. Margalef, R. Comunidades Naturales (Ed.) Instituto de Biología Marina, Universidad de Puerto Rico, Mayaguez, 1962.
38. Margalef, R. On certain unifying principles in Ecology. Naturalist 97: 357-374, 1963.
39. Margalef, R. Perspectives in Ecological Theory. Ed. The University of Chicago Press, 1968.
40. Marquez, C. Comunicación personal, 1968.
41. Möller, F. Quantitative methods in the systematics of Actinomycetales. IV. The Theory and application of a probabilistic identification key. Giorn. Microbiol., 10: 29-47, 1962.
42. Moles, A. Teoría informacional de la percepción. En Coloquios de Royaumont. Ed. Siglo Veintiuno, 1966.
43. Moore, C.P., J.P. Segundo y D.H. Perkel. Stability patterns in - interneuronal pacemaker regulation. En Proc. of the San Diego Sympos. for Biomed. Engng. pp. 184-193, 1963.
44. Moore, G.P., D. Perkel y J.P. Segundo. Statistical analysis and - functional interpretation of neuronal spike data. Ann. Rev. Physiol. 28: 493-522, 1966.
45. Morowitz, H. Some order-disorder considerations in living systems. Bull. Math. Biophys. 17: 81, 1955.
46. Negrete, J., G. Yankelevich, G. Theodoridis and L. Stark. Signal - information carried by a train of nerve pulses. Quart. Prog. Rep. M.I.T. 74: 255-261, 1964.
47. Negrete, J., G. Yankelevich y L. Stark. Component analysis of the abdominal photoreceptor walking movement system in the crayfish. - Quart. Prog. Rep. M.I.T. 76: 336-343, 1965.
48. Negrete, M.J., L. Olivares y P. Solís Cámara. El uso de estadísticas subjetivos en la simulación del diagnóstico médico por medio de computadoras. Bol. Inst. Estud. Méd. Biol. Méx., 24: 87-108, 1966.
49. Negrete Martínez, J., L. Olivares y P. Solís Cámara. Valoración de la llamada experiencia acumulada. Noveno Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas. Veracruz, México. 1966 p. 103.
50. Negrete, M.J. y R. Ridaura. Comunicación personal, 1968.
51. Nicholson, A.J. The self-adjustment of populations to change Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. 22: 153-172, 1957.

52. Perkel, D.H., J.H. Schulman, T.H. Bullock, G.P. Moore y J.P. Segundo. Pacemaker neurones: effects of regularly spaced - synaptic input. *Science* 145: 61-63, 1964.
53. Poore, M.E. The use of phytosociological methods in ecological investigations. I. The Braun-Blanquet System. *J. Ecol.*, 43: 226-244, 1955.
54. Foggio, G.F. and S.J. Viernstein. Time series analysis of - impulses, sequences of thalamic somatic sensory neurones. *J. - Neurophysiol.* 27: 517-545, 1964.
55. Prosser, C.L. Action potentials in the nervous system of the - crayfish. II. Responses to illumination of the eye and caudal ganglion. *J. Cell. comp. Physiol.*, 4:363, 1934.
56. Prosser, C.L. Photoreceptor physiology in crayfish and earthworm. *J. exp. Biol.*, 12: 95-104, 1935.
57. Quine, W.V. The problem of symplifying truth functions. *Am. Math Monthly*, 59: 521-531, 1952.
58. Quastler, H. A primer on Information Theory. En Symposium on - information Theory in Biology. Ed. Pergamon Press, 1956.
59. Quastler, H. The domain of information theory in biology. En Symposium of Information Theory in Biology. Ed. Pergamon Press, 1956.
60. Quastler, H. The status of information theory in Biology. En - Symposium on Information Theory in Biology. Ed. Pergamon Press, 1956.
61. Ripley, S.H. y A.G. Wiersma. The effect of spaced stimulation of excitatory and inhibitory axons of the crayfish. *Physiol. comp.* 3: 1-17, 1953.
62. Segundo, J., D. Perkel y G. Moore. Spike probability in neurons. Influence of temporal structures in the train of synaptic events. *Kybernetik* 3 (2): 67-82, 1966.
63. Segundo, J.P., Moore, G.P., L.J. Stensaas and Bullock, T.H. - Sensitivity of neurones in Aplysia to Temporal pattern of arriving impulses. *J. exp. Biol.* 40: 643-667, 1963.
64. Setlow, B.R. y C.E. Pollard. Molecular Biophysics. Edit. Addison-Wesley Pub. Co., 1962.
65. Shannon, C.E. y W. Weaver. The mathematical theory of Communication. Univ. Ill. Press, 1949.
66. Sokal, R.R. y F.H. Sneath. Principles of numerical taxonomy (Ed.) Freeman, San Francisco & Soudampip. 116, 1963.
67. Solía Camara, P. y J. Negrete M. Transmission of more than one sensory modality-message along a single axon. *Bol. Estud. Méd. - Biol. Méx.*, 25: 193-204, 1968.

68. Stark, L. y H.T. Hermann. The transfer function of a photoreceptor organ. *KYbernetik* 1: 124-129, 1961.
69. Stark, L., J. Negrete Martínez, G. Yankelevich y G. Theodoridis. Signal information carried by a train of nerve impulses. *Biophys. Soc. Tenth Annual Meeting, Boston.* p. 49, 1966.
70. Stark, L., J. Negrete Martínez, G. Yankelevich and G. Theodoridis. Neurophysiological information coding. *Math. Biosc. Mayo*, 1969. En Prensa.
71. Stark, L. Neurological control systems. *Studies in Bioengineering.* Ed. Plenum Press, 1968.
72. Szilard, L. On entropy-reduction in a thermodynamic system through the intervention of an intelligent being. *Zeits. für Phys.* 53: 840, 1929.
73. Takahashi, K. Methodological aspects of computer diagnostics. - Taxonomic approach to pattern recognition. Gordon Research Conference on Biomathematics. (Ed.) New Hampshire, U.S.A., 1965.
74. Theodoridis, G., J. Negrete, G. Yankelevich N. y L. Stark. --- Photosensitive neurons of the crayfish sixth abdominal ganglion - as a dual system, each neuron carrying some signal information. - *Quart. Prog. Rep. M.I.T.* 75: 192-209, 1964.
75. Von Neumann, J. The computer and the brain. Ed. Yale Univ. Press, 1958.
76. Wakabayashi, T. Studies on adaptively repetitive stimulation: - biological patterns of repetitive stimulation. *Tokyo, J. Med. Sci.* 69: 157-179, 1961.
77. Wall, P.D., J.Y. Lettvin, W.S. McCulloch and H. Pitts. Factors limiting the maximum impulses transmitting ability of an afferent system nerve fibers. En *C. Cherry Information Theory* (Ed.) Acad. Press, London, pp. 329-343, 1956.
78. Weiss, B.P. The science of zoology. Ed. McGraw-Hill, 1966.
79. Whittaker, R.H. Vegetation of the great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.* 26: 1-80, 1956.
80. Wiener, N. El Hombre y la máquina. En *Coloquios de Royaumont.* Ed. Siglo Veintiuno, 1966.
81. Wiener, N. *Cybernetics.* Ed. J. Wiley and Sons. Inc., 1948.
82. Wiersma, A.H. y R.T. Adams. The influence of nerve impulse sequence on the contraction of different muscles of crustacea. *Physiol. - Comp. (S-Grav)* 2: 20-33, 1950.
83. Williams, W.T. y S.M. Lambert. Multivariate methods in plant Ecology I. Association analysis in plant communities. *J. Ecol.*, 47: 83-101, 1959.