

## La conjetura de Haldane y la desigualdad de Jensen se encuentran

Un tema recurrente de investigación en ecología y biología evolutiva es indagar sobre el origen y las consecuencias de la variación en los sistemas naturales, a todas las escalas posibles. La variación que se produce dentro de los individuos ha sido tradicionalmente ignorada, pero tiene también interesantes implicaciones ecológicas y evolutivas.

Los científicos suelen dedicar el tramo final de sus vidas académicas a transitar caminos trillados o, quienes tuvieron el privilegio de descubrir algo, a difundir sus hallazgos y defenderlos frente a oponentes. Pocos renuevan sus opiniones o descartan hipótesis a cuya verificación dedicaron mucho esfuerzo. Cuando se producen, esos cambios de postura son alentadores. Como escribió el evolucionista Ernst Mayr (1904-2005), “un cambio de opinión en un científico, particularmente si es un gran científico, no es un signo de debilidad sino que refleja su atención continuada a un problema y su capacidad para comprobar hipótesis una y otra vez.” Otro forjador de la llamada Nueva Síntesis darwiniana, el genético John B.S. Haldane (1892-1964), nos proporciona un interesante ejemplo de uno de estos cambios radicales de opinión experimentado por un destacado científico al final de una larga vida de estudio. La evolución intelectual que ese cambio ejemplifica podemos leerla como una metáfora de la que tendrá que experimentar el paradigma de la Nueva Síntesis para poder acomodar algunas realidades del mundo natural que sistemáticamente ignora.

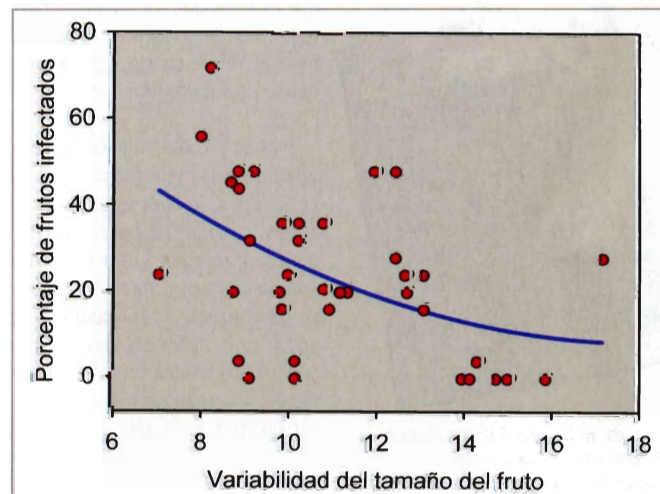
### LA CONJETURA

En el segundo capítulo de su libro *Las causas de la evolución* (1932), Haldane examinó el papel de la variación intraespecífica como materia prima para la aparición de novedades evolutivas. Al delimitar los tipos de variación intraespecífica que son importantes para la evolución, afirmó de forma rotunda que “las diferencias dentro de un clon no son heredadas (...) y por tanto son irrelevantes para el problema de la evolución”. Esta visión canónica ha prevalecido, con pocas excepciones, hasta nuestros días. Sin embargo, décadas después de haberse manifestado así, parece que Haldane comprendió que el hecho de que lo primero sea cierto (que las diferencias dentro de un clon o, en general, cualquier individuo modular, no son heredables) no implica forzosamente lo segundo (que tal variación sea irrelevante para la evolución). Poco después de instalarse en la India, cuando ya tenía 65 años, Haldane emprendió una nueva línea de investigación orientada precisamente a examinar la génesis y las consecuencias de la variación subindividual que evidencian las plantas. La justificación para estos estudios la ofreció él mismo: “Si el tamaño de los pucheros fabricados por un alfarero se hace más variable al final de cada día, pensaremos que es por el cansancio. Pero no se me ocurre qué podemos decir de una planta”, que en dis-

tintos momentos produce órganos más o menos variables. Por la misma época escribió también: “las plantas individuales no solo tienen sus medias características, sino también sus desviaciones típicas características.” Esta proposición, que compendia en su elegante brevedad un profundo cambio de opinión sobre la importancia de la variación que se produce dentro de los individuos, la he bautizado como “conjetura de Haldane”, porque es una tesis que ha permanecido sin verificar desde su formulación hasta nuestros días.

### LA DESIGUALDAD

El matemático danés Johan Jensen (1859-1925) ha pasado a la historia por ser el primero en interesarse por un fenómeno característico de las funciones continuas no lineales, conocido hoy como “desigualdad de Jensen”. De manera muy informal, podemos definirlo así: cuando la relación que liga a una variable efecto ( $y$ ) con una variable causa ( $x$ ) no es lineal, se cumple siempre que el valor esperado de  $y$  correspondiente al promedio de  $x$  es diferente (mayor o menor, según la forma de la función) del promedio de los valores observados de  $y$ . Digámoslo de una manera todavía más informal: cuando no existe una relación de proporcionalidad entre dos variables, el promedio de la que se comporta como efecto resultará subestimado o sobrestimado si lo obtenemos a partir del promedio de la variable que funciona como causa. Esto no es biología sino matemáticas, pero es fácil trasladarlo al mundo de los seres vivos. Si descubrimos que la energía que obtiene un zorzal al ingerir un fruto de acebuches (efecto) no se duplica al duplicarse el diámetro del fruto (causa), esto significa que la relación entre ambas variables no es lineal y por tanto estará sujeta a la desigualdad de Jensen. Si la talla corporal de un gorgojo adulto, que cuando era larva comió dentro de una semilla de leguminosa, no es proporcional al tamaño de la semilla que le nutrió, la relación entre ambas variables también se verá afectada por la desigualdad de Jensen. La velocidad de crecimiento de una oruga en función de la concentración de nitrógeno en su dieta, el tiempo que necesita un abejorro para sorber un cierto volumen de néctar en función de su viscosi-



dad, la absorción de nutrientes en el intestino en función de su concentración o la probabilidad de supervivencia de un herbívoro en función de la concentración de sustancias tóxicas en las hojas que come, son otros tantos ejemplos de relaciones no lineales sujetas a la desigualdad de Jensen.

## EL ENCUENTRO

Aunque fueron parcialmente coetáneos, es improbable que Haldane y Jensen coincidieran alguna vez en vida. Tampoco tengo indicios de que el primero conociera el trabajo del segundo. De hecho, las implicaciones de la desigualdad de Jensen siguen siendo poco conocidas en el ámbito de la ecología o la biología evolutiva. Por eso me hace gracia pensar que, muchos años después de sus respectivas muertes, he facilitado un encuentro entre Haldane y Jensen o, para ser preciso, entre la conjetura del primero y la desigualdad del segundo. Cuando se cumpla la conjetura y las plantas de una población difieran en la variabilidad de sus hojas, flores, frutos o semillas, entonces la desigualdad de Jensen provocará que las diferencias individuales en variabilidad influyan en el comportamiento de los animales que explotan esos órganos vegetales. He desarrollado esta idea en mi libro *Multiplicity in Unity* (2009), donde también considero otros aspectos de la variación subindividual en plantas que he tratado en esta sección (véanse mis artículos de los números 281 y 283 de *Quercus*, publicados en julio y septiembre de 2009).

Baste decir ahora que la consecuencia más importante de la desigualdad de Jensen es que la variabilidad de los órganos de una planta (como, por ejemplo, el tamaño de sus frutos y semillas o la cantidad de néctar producido por sus flores) reducirá intrínsecamente la calidad de esa planta desde la perspectiva de los animales que se alimentan de ella. Esto lleva a pronosticar que, si las plantas de una población tienen distintas variabilidades —es decir, cumplen la conjetura de Haldane— los animales preferirán las menos variables y evi-

tarán las más variables. Si el animal es un mutualista, cuya actividad beneficia a la planta (como un polinizador o un frugívoro que dispersa las semillas), las plantas más variables resultarán perjudicadas. Pero si el animal del que hablamos es un antagonista (como un depredador de semillas o un herbívoro) entonces las plantas más variables tendrán ventaja sobre las menos variables.

## INTUICIÓN Y COMPROBACIÓN

Las predicciones anteriores quizá parezcan poco intuitivas a algunos lectores, especialmente quienes crean, como Haldane en su juventud, que las variaciones subindividuales son mero ruido sin interés. En estos menesteres, sin embargo, la intuición es una guía insuficiente. Es aconsejable comprobarlo mediante la observación. Podemos, por ejemplo, caracterizar las plantas de una población por su grado de variabilidad en las características de algún órgano que sea importante para algún animal y comprobar luego si se cumplen las relaciones pronosticadas entre variabilidad y consecuencias para la planta. El gráfico adjunto nos muestra un ejemplo de este sencillo ejercicio. El guácimo (*Guazuma ulmifolia*) es un arbolillo caducifolio de los bosques tropicales secos de América central cuyas semillas sirven de alimento a las larvas del gorgojo *Amblycerus cistelinus*. El tamaño de los frutos varía dentro de cada planta, como se aprecia en la fotografía, y además distintas plantas tienen diferentes grados de variabilidad, en línea con la conjetura de Haldane. Como muestra el gráfico, los árboles con frutos más homogéneos sufren más ataques por escarabajos que los que tienen frutos más desiguales, exactamente lo que cabría esperar si a la hora de depositar sus huevos las hembras del gorgojo prefiriesen los árboles con frutos menos variables. Así pues, en este caso se cumple el pronóstico de que, en relaciones antagonistas, mayores variaciones subindividuales resultan beneficiosas para las plantas.

No es exagerado afirmar que el principal objetivo en ecología y biología evolutiva es comprender el origen y las consecuencias de la variación en los sistemas naturales, ni tampoco pretender que toda la historia de la biología puede resumirse bajo el lema de “admiración por la variación”. Esta variación, que tan atractiva nos resulta, se produce a todas las escalas espaciales posibles. La ecología, por ejemplo, estudia e interpreta las diferencias existentes entre biomas, ecosistemas o comunidades en cuanto a composición, diversidad y funcionalidad. La biología evolutiva, por su parte, atiende a las diferencias entre individuos, poblaciones, especies o linajes. La escala a la que se produce la variación subindividual ha sido prácticamente olvidada tanto por la ecología como por la biología evolutiva, pero tengo la intuición de que su estudio ayudará a tender algunos puentes de doble dirección entre ambas disciplinas. Habrá que comprobarlo. ☞



Arriba, en la fotografía, una rama de guácimo (*Guazuma ulmifolia*) donde se aprecian las diferencias de tamaño entre frutos producidos por un mismo árbol. Dentro de los frutos se desarrollan las larvas del gorgojo *Amblycerus cistelinus*, que se alimentan de sus semillas. A la izquierda, el gráfico muestra la relación entre la proporción de frutos de cada árbol que son atacados por el gorgojo y la variabilidad en el tamaño de sus frutos, para cuya medida se ha usado el coeficiente de variación. Cada punto representa un árbol diferente.

## MULTIPLICIDAD DENTRO DE LA UNIDAD

Las numerosas estructuras del mismo tipo que produce una planta no son idénticas, lo que introduce una fuente de variación fenotípica que a menudo supera a la variación entre individuos. Carlos M. Herrera ha dedicado cinco años a escribir el libro *Multiplicity in Unity*, publicado en inglés por la editorial norteamericana University of Chicago Press en el presente mes de noviembre. A lo largo de sus páginas parte de esta idea para demostrar que cuando la variación subindividual se mira sin prejuicios, un fenómeno hasta ahora desapercibido o considerado como una molestia se convierte en oportunidad para formular preguntas nuevas y entender mejor los mecanismos que vinculan a plantas y animales. El libro puede obtenerse en cualquiera de las librerías internacionales más conocidas con tienda en Internet.

