

Kim Sterelny

RICHARD DAWKINS
***CONTRA* STEPHEN JAY GOULD**

Edición actualizada y ampliada

Traducción de Pedro Pacheco González

arpa

SUMARIO

INTRODUCCIÓN A LA EDICIÓN ESPAÑOLA DE 2020	II
PRIMERA PARTE: EMPIEZA LA BATALLA	
1. Un choque de perspectivas	33
SEGUNDA PARTE: EL MUNDO DE DAWKINS	
2. Genes y linajes génicos	49
3. Selección génica en un mundo de organismos	58
4. Fenotipos extendidos y transgresores	69
5. Egoísmo y selección	85
6. Selección y adaptación	101
TERCERA PARTE: LA PERSPECTIVA DESDE HARVARD	
7. ¿Proceso local, cambio global?	117
8. Equilibrio puntuado	128
9. Extinción en masa	137
10. La vida en el Cámbrico	149
11. La escalera evolutiva	177

CUARTA PARTE: LA SITUACIÓN ACTUAL	
12. ¿Una luz en la oscuridad?	190
13. Resumen de puntos fundamentales	201
LECTURAS SUGERIDAS	215
GLOSARIO	237
APÉNDICE: ESCALA DEL TIEMPO GEOLÓGICO	243
AGRADECIMIENTOS	245

A Peter: amigo y colega

INTRODUCCIÓN A LA EDICIÓN ESPAÑOLA DE 2020

En la década y media que ha pasado desde que escribí y luego revisé la versión original de *Richard Dawkins contra Stephen Jay Gould*, este último ha fallecido, y el trabajo de Dawkins se ha ido centrando cada vez más en su lucha contra la religión, especialmente contra sus versiones fundamentalistas. Se ha convertido en uno de los defensores más destacados y vehementes de los valores de la Ilustración y del valor y majestuosidad de la ciencia. Sin embargo, aunque ya no son protagonistas activos, durante estos últimos años, las cuestiones que dividieron a Dawkins y a Gould sobre la naturaleza de la evolución, y sobre la comprensión de las ciencias evolutivas, no han desaparecido. Más bien, han pasado a formar parte de un debate mayor, uno que sigue estando muy vivo hoy en día: si la formulación convencional de la teoría evolutiva, formulada por primera vez por Fisher, Wright y Haldane en el periodo entre guerras, y moldeada por Simpson, Stebbins, Dobzansky, Mayr y Hutchings en la década de 1950, necesita ser ampliada

y revisada. ¿Está preparada la biología evolutiva para una síntesis evolutiva extendida? ¿La necesita?

Los debates de esta clase son siempre difíciles de valorar ya que nunca se ha dado por hecho que la formulación de la teoría evolutiva realizada durante la década de 1960 fuera definitiva. Pensemos en el trabajo de Hamilton sobre la eficacia evolutiva inclusiva y la selección por parentesco; el trabajo de Maynard Smith sobre la teoría evolutiva de juegos; el trabajo de Zahavi sobre las condiciones que posibilitan la señalización honesta a pesar de los conflictos derivados de los beneficios evolutivos; la revolución en la reconstrucción de la historia evolutiva y el uso de esa historia a la hora de probar rigurosamente las hipótesis evolutivas, un progreso hecho posible gracias a la combinación de métodos moleculares y la potencia de los equipos informáticos. Nadie considera que el resultado de todo ello sea una síntesis extendida, a pesar de la innegable verdad de que estos avances constituyen colectivamente un adelanto importante en nuestra comprensión de la evolución. El trabajo del propio Dawkins sobre la selección génica y el fenotipo extendido modifica y amplía un modelo convencional de teoría evolutiva, pero, sin duda, no forma parte de aquellos que exigen una síntesis nueva o extendida. Además, no son únicamente una mejora de nuestro conocimiento. Implican un cambio de ideas. Vemos el árbol de la vida de forma muy diferente a como se veía hace cincuenta años, y el trabajo de Hamilton demostró que la cooperación podía evolucionar de nuevas e inesperadas maneras.

Analicemos pues, un par de temas destacados de estos debates. ¿Es la herencia tan «epigenética» como genética? Como primera aproximación, diremos que todas las células de los animales pluricelulares, exceptuando las sexuales, tienen el mismo conjunto de genes (eso es menos cierto en el caso de las plantas). Sin embargo, poseen una gran diversidad de tipos y comportamientos celulares. Hasta cierto punto, esta diversidad depende del hecho de que, en cada célula, están activados diferentes conjuntos de genes, mientras que otros están apagados, algunos de forma permanente, mediante etiquetas moleculares, llamadas marcadores «epigenéticos». Dentro de un organismo, está claro que este patrón de genes activados frente a genes apagados se hereda cuando la célula se divide. Las células hijas de una célula pulmonar serán células pulmonares. Podemos decir que existe una herencia epigenética si el patrón de etiquetas moleculares que permiten a los genes estar activos o inactivos, o que marcan un gen como procedente del padre o de la madre, se transmiten a través de las generaciones.

Tanto si existe herencia epigenética como si no, es un hecho empírico. Supongamos que existe. ¿Requiere eso de una ampliación importante de los modelos convencionales de evolución? Eso ya no es solo un hecho empírico. Eso depende de la importancia evolutiva de la herencia epigenética, lo que, a su vez, depende de alguna combinación de la fidelidad de la herencia epigenética; su estabilidad, la cantidad de generaciones durante las cuales persisten los patrones epigenéticos; el número y la propagación de linajes en los que la herencia epige-

nética se puede encontrar; o el espacio de variación fenotípica que depende de la variación en los marcadores epigenéticos de los genes en lugar de la variación de los genes mismos. Incluso si supiéramos las respuestas a estas cuestiones, y está claro que no las conocemos, no existe un umbral objetivo a partir del cual la herencia epigenética cuente como una extensión de los modelos convencionales, en lugar de ser una simple contribución adicional a esos modelos.

Se puede aplicar más o menos lo mismo de otras supuestas adiciones al modelo convencional. Una parcela especialmente activa en la que se trabaja recientemente tiene que ver con la importancia y el estatus de los microbiomas. Cada vez está más claro que los macrobios —organismos pluricelulares grandes como nosotros— dependen a menudo de los servicios metabólicos o inmunológicos fundamentales que prestan las comunidades de microbios que viven en el interior de diversos órganos corporales. La importancia crucial de estas comunidades, y, quizás, la de las interacciones complementarias entre sus diferentes miembros, ha dado lugar a numerosas afirmaciones audaces sobre la individualidad biológica. Algunos piensan que esas comunidades microbianas deberían ser consideradas como individuos biológicos, en el mismo sentido que el macrobio es un individuo. Otros, en cambio, piensan que esos microbiomas juegan un papel tan fundamental en la vida de, por ejemplo, una vaca, que deberían ser considerados como una parte de esta. Sobre esta sugerencia, una vaca consiste en un sistema complejo coadaptado de células eucario-

tas que proceden de un óvulo de vaca fecundado junto a un conjunto mucho mayor de células procariotas con una plétora de diferentes orígenes bacterianos. Las vacas no están compuestas únicamente por células de vaca.

Una vez más, nos encontramos con toda una serie de dificultades para evaluar afirmaciones claramente empíricas, junto a interpretaciones fascinantes pero discutibles. No sabemos hasta qué punto están integradas las comunidades microbianas, o cuán cohesionadas o coadaptadas están. Aunque está claro que, en algunos casos importantes, los microbios desempeñan un papel fundamental en la vida de los macrobios, a menudo se desconoce si ese papel depende de uno o de varios linajes clave de microbios, o si esos papeles los pueden interpretar múltiples ocupantes. Todavía queda mucho por aprender sobre las interacciones de los microbios entre sí y sobre las interacciones macrobio/microbio.

Si alguna de las afirmaciones más categóricas sobre coadaptación resulta ser cierta, eso sin duda tendrá *algunas* consecuencias en la forma en la que pensamos sobre la evolución. Las relaciones mutualistas entre linajes resultarán ser mucho más comunes que lo que se creía, y la cooperación dependerá menos de tener o no un destino evolutivo compartido. Según nuestra comprensión convencional, las células humanas de mi cuerpo deben cooperar porque los genes de esas células comparten un destino común: replicarse gracias al éxito reproductivo del organismo en su conjunto. No pueden ir por su cuenta. Las células cancerígenas no cooperan, pero son callejones sin salida evolutivos, excepto en unos pocos y horri-

bles casos. Como veremos más tarde, David Haig ha demostrado que este destino común no es suficiente para garantizar la cooperación. Los genes procedentes de mi padre pueden fomentar la creación de copias de sí mismos en la siguiente generación ayudando a los parientes cercanos de mi padre; de forma parecida, los de mi madre pueden tener éxito ayudando a los parientes de mi madre. Los genes de mis células tienen intereses que se solapan, aunque no son idénticos. La investigación sobre el microbioma podría llegar a demostrar que el destino compartido no es necesario para la existencia de cooperación. El bioma de la vaca, o sus elementos, se puede replicar perfectamente con independencia de la vaca. Por lo que, dependiendo de las conclusiones a las que lleguen, la investigación del microbioma puede demostrar que la biología evolutiva de la cooperación es a la vez más compleja y menos restrictiva que lo que suponen los modelos convencionales. Ellen Clarke ha demostrado que, si valoramos apropiadamente la organización de las plantas, se llega a unas conclusiones parecidas. Están compuestas de partes complejas y coadaptadas, y, como ocurre con los animales, la unidad elemental es la célula. Pero, a menudo, las plantas no son clones de células genéticamente idénticas. Resumiendo. Si estas ideas sobre los microbiomas resultan ser ciertas, habremos aprendido claramente algo importante. Pero no resulta obvio que eso nos obligue a repensar nuestras opiniones sobre la naturaleza de los organismos o sobre los individuos biológicos.

Probablemente sea cierto que no se ha realizado ningún descubrimiento que pueda demostrar la necesi-

dad de una síntesis extendida. Es importante que aquellos que defienden la necesidad de una síntesis extendida presenten un conjunto de razones que demanden la revisión y la extensión, no solo una. Además, es muy importante para su argumentación que este conjunto esté interconectado. Los sospechosos habituales son, primero, la idea de que la herencia genética no es el único mecanismo de herencia intergeneracional. Las opiniones varían algo sobre la identidad de estos mecanismos. Además de la posibilidad epigenética de la que hemos hablado antes, otros posibles candidatos son la transmisión vertical de microorganismos simbiotes de las madres a su descendencia; la herencia ecológica de nichos modificados (por ejemplo, un nuevo territorio de cría en una isla), y uno menos controvertido, la herencia cultural, cuando la descendencia aprende habilidades de sus progenitores. Segundo, la idea de que los modelos convencionales niegan la biología del desarrollo, considerándola, en gran parte, irrelevante para la evolución. Suponen que, en general, los mecanismos que producen la variación seleccionable la producen abundante y uniformemente en los fenotipos actuales de la población. Si la selección favoreciera, por ejemplo, a un primate cuyas patas delanteras son un poco más largas que las traseras, esa variante existirá, o surgirá rápidamente, en la población, disponible para ser seleccionada. Los apóstoles de la biología evolutiva del desarrollo afirman que a menudo no es así. Algunas variaciones aparecen muy fácilmente, y otras casi nunca. Esto es importante: su hipótesis es que, en muchos

linajes, la dirección de la evolución se ve influenciada por sesgos y restricciones en el suplemento de variación disponible para la selección. No puede existir una selección que favorezca a los monos con brazos largos y patas cortas, si tales monos aparecen muy poco en la población. De forma muy parecida, estos teóricos defienden que el modelo convencional subestima el papel fundamental de la plasticidad fenotípica en el cambio evolutivo. Cuando los ambientes cambian, los organismos a menudo salen adelante inicialmente gracias a cambios morfológicos y de comportamiento que no están codificados genéticamente. Si el cambio persiste, estos cambios iniciales se arraigan, se ajustan o se desarrollan más gracias a cambios genéticos, pero, a menudo, el cambio genético aparece después y no antes en el proceso de cambio evolutivo.

Tercero, el modelo convencional es individualista. Por el contrario, los partidarios de su extensión sugieren a menudo que la selección actúa sobre muchos niveles de la organización biológica, no solo el de los organismos individuales. Las colmenas compiten entre sí, con diferentes niveles de éxito, y, por eso, con el paso del tiempo, las formas más exitosas de ser una colmena tienden a ser más comunes. Cuarto, los organismos estructuran de forma activa su propio entorno y, a menudo, el entorno de otros. Casi en su totalidad, los castores viven a salvo en sus estanques y castoreras, bien adaptados a su nicho. Pero aquellos estanques y castoreras son, en parte, la consecuencia de las actividades de los castores. Ellos y muchos otros organismos, construyen en parte sus ni-

chos. Como consecuencia de ello, el encaje adaptativo entre los organismos y su entorno, que es tan importante en la idea que tiene Dawkins de la evolución (tal como veremos), se explica no solo por la respuesta seleccionada de un linaje a los retos ambientales preexistentes, sino también porque el organismo modifica activamente su entorno, haciendo que este encaje con sus necesidades, así como que encaje en su mundo. Finalmente, y de forma mucho más general, los defensores de una síntesis extendida suponen que, en los modelos convencionales, la evolución está, por defecto, impulsada por cascadas evolutivas directas. El ambiente cambia —por ejemplo, se vuelve más caliente y seco— y eso hace que la vegetación cambie. Se vuelve más fuerte, más escasa, más protegida física y químicamente. Eso hace que los animales herbívoros cambien: su número se reduce, y los que quedan deben adquirir especializaciones con las que enfrentarse a esas nuevas defensas. Como consecuencia de ello, el gremio de carnívoros cambia; el número de herbívoros ya no puede sostener a los carnívoros superiores, y el gremio se vuelve más pequeño y menos diverso. Los partidarios de la extensión aceptan que algunas trayectorias evolutivas son el resultado de las cascadas evolutivas directas, pero afirman que el modelo por defecto debería ser interactivo. La vegetación influye en el suelo y en el clima, no solo responde a ellos. La vegetación está modelada por los ramoneadores y los animales de pasto, a la vez que los moldea a ellos, y lo mismo se puede decir de los herbívoros y aquellos que se lo comen. El cambio evolutivo está im-

pulsado habitualmente por interacciones similares a una retroalimentación en lugar de por una causación directa.

En conjunto, si todo esto resultara ser cierto, conllevaría un cambio significativo en nuestra forma de ver la evolución, y un cambio que, implicaría, además de ampliaciones al modelo actual también revisiones. Los defensores del modelo convencional han respondido con una mezcla de escepticismo, minimización y asimilación. En general, dudan de que exista un caso empírico convincente sobre una herencia no genética que tenga efectos generalizados. Las pruebas se limitan o a unos pocos linajes (como en la evolución cultural) o a unas pocas generaciones (como en el caso mejor conocido de herencia epigenética). La investigación del microbioma vuelve a ser importante, si resulta que las asociaciones microbianas mutualistas son comunes, críticas y dependientes de la transmisión vertical de una inoculación de los microbios correctos de las madres a su descendencia. Igualmente, continúa existiendo mucho escepticismo respecto a la selección multinivel, con una serie de trabajos muy complejos y enormemente técnicos sobre la formación y la naturaleza de las colonias de insectos sociales, con su compleja cooperación y división del trabajo. Un mecanismo evolutivo que puede explicar la cooperación es la selección por parentesco. Un gen para la cooperación presente en Fulanito puede hacerse más común si Fulanito tiene muchos hijos, o si Fulanito ayuda a que sus parientes más cercanos tengan muchos hijos, ya que algunos de estos también portarán el gen para la cooperación que posee Fulanito. Las colonias de insectos sociales

son unos de los mejores candidatos a superorganismos y, sin duda alguna, tienen una gran importancia ecológica. Por lo que la cuestión es si su organización se puede explicar en términos individualistas de selección por parentesco, como antes en el caso de Fulanito, o si son realmente el resultado de una selección que actúa sobre un nivel superior de organización biológica, sobre la población de colonias, en lugar de simplemente actuar sobre los insectos individuales. Este debate no se ha resuelto, y es muy importante.

La respuesta en otros frentes ha sido la minimización y asimilación. No hay duda de que los modelos causales directos de cambio evolutivo son matemática y conceptualmente más sencillos. Así pues, hay que empezar con esos modelos, a menos que los hechos nos obliguen a pasar a otros más complejos. Cuando así sea, estos modelos más complejos pueden formar parte de puntos de vista convencionales; los modelos dependientes de la frecuencia y los de selección sexual se crean alrededor de la interacción y la retroalimentación, y estos llevan tiempo formando parte de la caja de herramientas de la teoría evolutiva. La misma respuesta se utiliza para explicar el sesgo de desarrollo y la construcción de nichos: se empieza con la asunción sencilla de que el aporte de variación es neutral, o que el ambiente es más o menos fijo en las escalas de tiempo en las que las poblaciones de organismos cambian. Luego se modifica esa suposición cuando hay que hacerlo, como en los casos sobre la relación entre la vegetación, el fuego y el clima en Australia.

Dije al principio que los temas de disputa entre Gould y Dawkins han sido incluidos en estas discusiones sobre una síntesis extendida, un debate que empezó cuando ambos estaban plenamente activos. Aunque eso es cierto, también lo es que ninguno encaja perfectamente en esos bandos. Es cierto que Dawkins siempre se ha mostrado escéptico respecto al hecho de que la evolución actúa en niveles superiores de organización biológica, e incluso, y es algo muy conocido, escéptico respecto a que actúe sobre los organismos en lugar de sobre los genes. Veremos por qué más adelante. Además, se muestra muy escéptico a la hora de interpretar hechos sobre el desarrollo que apoyen modelos no incrementales, modelos basados en saltos grandes de cambio evolutivo. Pero siempre ha aceptado la existencia de algunas formas de herencia no genética, aunque solo en unos pocos linajes de animales. Además, su trabajo sobre el fenotipo extendido es sobre un caso especial de formación de nichos. En este trabajo, escribe sobre las diversas formas en las que los genes de un organismo fomentan su propia replicación a través de la manipulación de su entorno físico o biológico. Dice con claridad que la construcción de nichos es importante, aunque limitada a un rango muy específico de casos. Gould también es un caso bastante ambiguo. Nunca mostró interés en la herencia no genética. Era, sin embargo, partidario de la biología evolutiva del desarrollo desde el principio, afirmando que los cambios morfológicos más importantes suelen ser el resultado de un cambio en el ritmo del desarrollo de un proceso en relación al otro (los más conocidos son los

cambios en la sincronización de la madurez sexual respecto al crecimiento corporal). Así pues, la variación en los genes que controlan la puesta en marcha de las cascadas del desarrollo sesga el aporte de variación, abriendo algunas vías evolutivas y cerrando otras. Es posible que la huella más grande que ha dejado Gould en el pensamiento moderno sobre evolución, más de quince años después de su fallecimiento, sea su contribución como padre paleobiológico de la biología evolutiva del desarrollo. Es cierto que también fue un persistente defensor de la selección en niveles superiores, pero, como veremos, lo que tenía en mente era la selección a nivel de especies, y esa es una idea que ha ido desapareciendo de la escena. Gould no tocó los temas que tienen que ver con la selección por parentesco y la eficacia biológica inclusiva, y de ahí que no entrara en los debates sobre la importancia evolutiva de las redes biológicas y los grupos dentro de una población; debates sobre si tan solo forman parte del ambiente en el que los individuos tienen éxito o fracasan, o si los grupos, al igual que los individuos, forman poblaciones darwinianas, en las que algunos grupos lo hacen mejor y otros peor.

Yo estoy más en la línea de aquellos que piensan que el modelo convencional necesita una ampliación, en vez de con sus críticos, aunque solo si la idea de una síntesis extendida es vista de una forma provisional y modesta. Desde la publicación de mi libro *Thought in a Hostile World*, la mayoría de mi trabajo ha versado sobre la evolución cognitiva y social del linaje humano, desarrollado en *The Evolved Apprentice* y en *Culture*

and Cooperation in the Human Lineage. Los humanos somos el emblema de la síntesis extendida. Está ampliamente aceptado que la herencia cultural y, por tanto, la evolución cultural, han jugado un papel fundamental en hacer de los humanos los grandes simios tan extraordinarios que somos. Además, uno de los efectos de nuestro penetrante aprendizaje cultural es que hace que los grupos definidos culturalmente sean más homogéneos internamente, compartiendo, a menudo, en gran parte conjuntos de normas, costumbres, formas de ganarse la vida, a la vez que hace que las diferencias entre grupos sean mucho más marcadas. Estas son las circunstancias en las que la selección de grupos puede ser importante, y muchos defienden que, como consecuencia, la transmisión cultural en los grupos humanos también hizo que la selección de grupo de las comunidades definidas culturalmente fuese importante. Por ejemplo, Sam Bowles y Herbert Gintis afirman que esta forma de selección explica nuestras peculiares formas de cooperación. Además, existe un vínculo esencial entre el poder del aprendizaje cultural en nuestras historias y la plasticidad de desarrollo individual. Para que el aprendizaje cultural sea tan importante, para que tenga el poder de remodelar el comportamiento humano de formas fundamentales, nuestro repertorio conductual debe gozar de plasticidad. No podríamos aprender tanto culturalmente si nuestro repertorio conductual estuviera, en gran medida, bajo control genético. Por lo tanto, los humanos son un ejemplo de una de las afirmaciones centrales de la biología evolutiva del desarrollo: la plasticidad

del desarrollo, no solo la variación genética constante, es un recurso crítico para el cambio evolutivo. Además, los humanos somos el paradigma de los constructores de nichos. En el mundo contemporáneo, casi todos los humanos vivimos en ambientes que hemos construido en su mayor parte. Sin embargo, la vida en un ambiente construido es algo relativamente reciente, sobre todo es una hazaña del Holoceno, el cual empezó hace unos doce mil años. Pero empezamos a remodelar nuestro entorno hace mucho tiempo. El fuego, por ejemplo, lo cambia todo: la comida que nos podemos comer, la cantidad de tiempo utilizable; nuestras relaciones con depredadores potenciales; los espacios físicos que podemos usar como refugios; los materiales con los que podemos trabajar. Aunque no sabemos cuándo empezaron los humanos a utilizar el fuego, sí que sabemos que no es algo reciente: hay una señal fiable de hace unos ochocientos mil años. Por último, todos estos aspectos de nuestra evolución interactúan, a menudo en ciclos de retroalimentación positiva. Un modelo de causalidad lineal de la evolución humana no nos serviría.

Está claro que necesitamos que los modelos convencionales se amplíen para que puedan lidiar con la evolución humana. Una respuesta razonable podría ser: ¿y qué? El nuestro es tan solo un linaje, una diminuta y reciente rama del árbol de la vida. Esa es una respuesta razonable. Nuestra imagen general sobre cómo funciona la evolución necesita actualizarse solo si factores como estos han jugado un papel generalizado a la hora de modelar el árbol de la vida, y un ejemplo, incluso aunque

ese ejemplo seamos nosotros, no lo demuestra. Probablemente no dispongamos de las evidencias suficientes para asegurar que la herencia no genética juega ese papel generalizado. Está claro que los organismos modelan los fenotipos de su descendencia de muchas formas, no solo aportando una parte de sus genes. Las madres mamíferas alimentan y protegen a su descendencia, y eso modela sus fenotipos. Además, esa modelación suele dar como resultado un parecido entre los progenitores y su descendencia: las vacas bien alimentadas tendrán por regla general terneras bien alimentadas. Sin embargo, tal como discutiremos más adelante, Dawkins demuestra que hacer que tu descendencia se parezca a ti no es suficiente para que la alimentación cuente como forma de herencia. Supongamos que una ternera hereda su microbioma de su madre. Eso es combustible para la evolución solo si existe variación en ese microbioma, si hay diferencias en las poblaciones bacterianas presentes en dos vacas, se conservan en sus respectivas terneras y se transmiten fielmente a sus nietas y más allá. Si las terneras bisnietas de Daisy siguen teniendo el microbioma de Daisy, y las bisnietas de Dot siguen teniendo el suyo, entonces y solo entonces la heredabilidad de su microbioma es de la clase que importa en la evolución. La variación genética es así, y permite que las pequeñas diferencias se conserven, amplifiquen e incorporen. El aprendizaje cultural de los humanos es, bastante a menudo, parecido a esto. No está clara, en modo alguno, la existencia de una heredabilidad del microbioma y casos parecidos, al menos en lo que respecta a un amplio rango de lina-

jes. No hay un fundamento sólido para una síntesis extendida basada en la heredabilidad no genética, al menos hasta ahora.

La historia sobre la selección sobre niveles superiores es polémica pero prometedora. La evolución de nuevos niveles de organización biológica —células eucariotas, organismos pluricelulares, colonias sociales— está entre los sucesos más importantes de la historia de la vida. Como dijeron Maynard Smith y Szathmáry, en la evolución existen «transiciones principales». Los organismos pluricelulares descienden de organismos unicelulares, y los residentes de las colonias fueron organismos solitarios tiempo atrás. Por lo que, si la aparición de los organismos pluricelulares o colonias dependió de la selección sobre colectivos en lugar de solo sobre los componentes de esos colectivos, entonces la selección de alto nivel sí que fue importante. Eso sería así incluso si hubiera sido importante solo en casos extraños y en la mayoría de ambientes inusuales. Porque esos raros episodios habrían modelado el árbol de la vida en su conjunto.

Sin embargo, para mí, el caso más convincente que precisaría una modesta extensión de los modelos convencionales de la evolución tiene que ver con las consideraciones sobre el desarrollo y la construcción de nichos. Esta última está realmente generalizada. Los organismos siempre alteran su entorno. Es cierto que, a menudo, esas alteraciones son de poca importancia, efímeras, y son ignoradas con razón. A lo largo de muchos linajes esos impactos son importantes; las plantas transforman su propio ambiente gracias a sus efectos sobre los sue-

los, el fuego y por las distintas formas de filtrar y modificar el viento y la lluvia. Muchos animales crean madrigueras, nidos y otros refugios. Asimismo, prácticamente todos los organismos son plásticos en cuanto a su desarrollo; sus genes les restringen, pero no determinan por completo aspectos importantes de su morfología, fisiología o comportamiento. Tienen que tener esta flexibilidad: los entornos nunca son completamente predecibles, por lo que casi todos los organismos deben tener mecanismos que les permitan desarrollarse apropiadamente como respuesta a las variaciones en sus entornos. Los modelos convencionales de la evolución no rechazan estos hechos. Pero no son fundamentales en su concepción de la evolución y del cambio evolutivo. Por lo que mi punto de vista respecto a la necesidad de una síntesis extendida es parecido al de Dawkins en su imagen del gen egoísta sobre la evolución. Tal como veremos, Dawkins no defiende que, estrictamente hablando, sea erróneo decir que la selección actúa sobre los organismos, favoreciendo a aquellos que están mejor adaptados a sus circunstancias locales. En cambio, dice que el punto de vista de la evolución centrado en el organismo hace que sea fácil pasar por alto fenómenos importantes que son obvios, si pensamos en la selección actuando sobre genes individuales, favoreciendo a algunos y penalizando a otros. Creo que lo mismo es cierto sobre una concepción extendida de la evolución. Es una perspectiva que hace que la construcción de nichos, la plasticidad de desarrollo y el sesgo de desarrollo sean obvios, y lógicamente importantes. Obliga a los teóricos evolutivos

a realizar preguntas sobre el alcance y los límites de estos fenómenos. ¿Por qué algunos linajes muestran cantidades generalizadas de plasticidad fenotípica mientras que en otros, algunos íntimamente relacionados, están más restringidos? Los eucaliptos de nieve, por ejemplo, varían enormemente en su forma: muchos otros eucaliptos no. Podemos hacer estas preguntas desde los modelos convencionales de evolución, pero no estamos obligados a basarnos en ellos.