



Evolución, desarrollo y (auto)organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la evo-devo

Tesis doctoral presentada por

Tomás García Azkonobieta

Bajo la dirección de

Miren Arantzazu Etxeberria Agiriano

Donostia- San Sebastián 2005

Capítulo I

Vida, evolución y organización

Evolution is a change from a no-howish untalkaboutable all-alikeness by continous sticktogetherations and somethingelsifications

William James

1. Introducción

El universo nos ofrece un espectáculo de constante cambio en el que percibimos la insistente sucesión entre la generación, desarrollo y destrucción de diversas formas. Galaxias formadas de cientos de miles de estrellas en diferentes estados de evolución, planetas compuestos de polvo de estrellas muertas y, en algunos de esos planetas, o por lo menos, a ciencia cierta, en uno de ellos, la vida. La vida en la Tierra es una muestra ineludible de esta cambiante diversidad formal. Los seres vivos, a través de un largo proceso evolutivo, están presentes en medios tan diferentes como los océanos y el aire, se han asentado en las cálidas y húmedas franjas tropicales, y también en las frías y áridas zonas polares, desplegando una enorme variedad de complejas formas funcionales.

Sin embargo, antes de contar con la idea de la evolución, el mundo se consideraba fundamentalmente estático. Las fuerzas de la naturaleza, se pensaba, sólo podían mantener las formas originales creadas por Dios, y tanto la diversidad orgánica como la complejidad adaptativa de cada forma se consideraban evidencia directa de un diseño intencional concebible únicamente como producto de la perfección y sabiduría divinas, y prueba, por lo tanto, de su existencia¹.

La teoría de la evolución biológica vino a romper con esta visión estática y prediseñada del mundo. En realidad, esta teoría forma parte de toda una nueva aproximación al estudio del pasado de la tierra. Antes de que Darwin abordara el problema del origen de las especies, los geólogos y cosmólogos habían comenzado ya a desafiar la visión medieval del mundo, postulando que la propia Tierra, e incluso el

¹ El “argumento del diseño”, como veremos en el segundo capítulo, era el principal principio de la corriente filosófica denominada teología natural y tuvo una gran influencia en los naturalistas del XIX.

I. Vida, evolución y organización

universo, habían cambiado significativamente desde su origen. Esta visión de un universo físico en evolución permitió imaginar que los seres vivos también podían estar sometidos al cambio natural. Una de las características del pensamiento científico moderno es que todos los rasgos del mundo natural, cosmológico, geológico y biológico pueden ser explicados como el resultado de fuerzas naturales actuando durante largos periodos de tiempo (Bowler 1984).

La gran aportación de Darwin fue proporcionar un posible “mecanismo” que explicase la evolución: la selección natural. La selección natural permitía dar cuenta de las causas del diseño adaptativo de la vida sin recurrir a una explicación teológica. Sin embargo, durante los años siguientes a la publicación del *Origen de las Especies*, aunque se constató una positiva acogida del principio del origen común de las especies, de la aceptación del hecho de la evolución –la mayoría de los naturalistas se hicieron evolucionistas— no se aceptó igualmente el mecanismo de cambio. Uno de los principales problemas que planteaba la teoría de Darwin a los biólogos del periodo pre-sintético, sobre todo a los morfólogos y experimentalistas, herederos de la morfología trascendental pre-darwiniana², era el carácter fundamentalmente histórico que imprimía a las forma orgánicas (Russell 1916).

En efecto, la embriología experimental de la *Entwicklungsmechanik*, desarrollada por Roux y His, centrada en encontrar las causas próximas del desarrollo, reaccionó contra el modo de explicación historicista usado por el darwininismo. Desde la morfología, D’Arthy Thompson (1917), rechazó en los mismos términos la aproximación histórica a la explicación de la forma. Este tipo de trabajos no trataba de explicar la complejidad adaptativa de la vida, sino su organización interna.

De hecho, si hay otro fenómeno que haya despertado una fascinación similar a la que causa la enorme diversidad biológica y sus complejas adaptaciones, ese es el del desarrollo. El hecho de que de una pequeña semilla, o de un óvulo fertilizado, emerja, en un corto lapso temporal, que va desde varios minutos a varios años, un organismo vivo, compuesto de una gran cantidad de células, órganos especializados, y capaz de comportamientos extremadamente complejos, nunca dejó de estimular el interés de los biólogos, y llevó a muchos investigadores a considerar el problema del desarrollo como paradigma del problema de la vida en general (Bertalanffy 1933).

Haeckel comparaba el cambio que introdujo Darwin en biología al que implantó Copérnico en cosmología. Pensaba que uno de sus principales méritos consistía en haber eliminado de la ciencia los últimos restos de la concepción antropocéntrica del

² Cuando apareció la obra de Darwin existía ya una morfología bien definida que trataba de descubrir en detalle la unidad del plan existente bajo la diversidad formal, separando lo accesorio y adaptativo de constante y fundamental.

universo, es decir, de un modo de explicación *teleológica*, según la cual las características orgánicas han sido creadas con vistas a determinados fines. Sin embargo, para los morfólogos experimentales, el darwinismo no acababa completamente con este tipo de explicación puesto que la selección natural no se veía como un principio realmente causal. En el desarrollo, estos investigadores observaban un proceso de diferenciación causado por las interacciones entre diversas sustancias, tejidos y formas emergentes, por lo que conceptos como adaptación, selección, lucha por la existencia, eran completamente ajenos a la práctica habitual de los mismo, y sencillamente, no les servían para explicar adecuadamente el desarrollo. La desconfianza a este modo de explicación se acrecentaba debido a que el darwinismo enfocaba desde el punto de vista de su eficacia para la conservación del organismo, no alguno, sino todos los fenómenos de la vida.

La *Entwicklungsmechanik*, por lo tanto, aunque se mostrase plenamente de acuerdo con el darwinismo en cuanto que también consideraba como misión esencial de la biología la investigación puramente causal de los fenómenos en el organismo, la entendía de una forma diferente, que debía ser distinguida del modo de explicación que éste proporcionaba. Proyectaba sus miradas sobre las formas de vida y sus cambios, sin preguntarse si estos sucedían como producto de una intención consciente o una inmanente finalidad. Antes de abordar el estudio de la filogenia, sostenía, es necesario un estudio previo de los mecanismos causales del desarrollo. En este sentido, la morfología experimental se planteaba problemas “trascendentales” en la terminología kantiana, ya que deseaban saber con arreglo a qué supuestos y principios es posible en general la investigación filogenética. Sólo resolviendo ese problema previo “es posible superar la “simplística filogenética” anterior y elevar la teoría de la evolución al plano de una ciencia consciente de su misión específica y de sus límites metodológicos” (Cassirer 1979, p. 208).

Este conflicto que tuvo lugar en los primeros momentos del darwinismo deja translucir el problema al que nos enfrentaremos a lo largo de este capítulo. A la hora de intentar caracterizar la vida en la biología actual se puede constatar la existencia de dos formas fundamentales de entenderla, una basada en su aspecto evolutivo y otra en su aspecto organizativo (Maynard Smith 1986, Kauffman 1993) que, en principio, no son fácilmente integrables. La visión externalista intenta comprender los sistemas vivos como producto de un proceso histórico adaptativo que puede interpretarse como el cambio de las frecuencias genéticas de las poblaciones en función de las presiones selectivas externas del entorno. La visión internalista, por su lado, considera la comprensión de la organización biológica como una condición previa necesaria e ineludible para poder entender la evolución, y es más, tiende a tratar la evolución como un factor secundario, no esencial de la vida (Varela 1979, Rosen 1991). Desde nuestro

I. Vida, evolución y organización

punto de vista sólo una perspectiva que aborde el estudio de la evolución y la organización biológica de forma conjunta va a ser capaz de ofrecer una visión completa y coherente de la vida.

En el siguiente apartado ofrecemos una caracterización de estas dos visiones. Más adelante examinaremos varias propuestas que han tratado de unificarlas y mostraremos por qué a nuestro parecer no son completamente satisfactorias. Pero previamente analizaremos críticamente una serie de principios filosóficos desarrollados por Ernst Mayr que forman parte de la base conceptual de la Síntesis Moderna—como la dicotomía entre causas próximas y últimas, la ruptura con el “pensamiento tipológico” y el problema de la autonomía de la biología.

2 . El problema del orden biológico: dos visiones de la vida

Puede parecer sorprendente el hecho de que en el denominado “siglo de la biología” todavía no se haya conseguido una definición de “vida” aceptada por toda la comunidad científica. La mayoría de las propuestas de definición se limitan a la enumeración de una serie de propiedades³ (Umerez 1995, Bedau 1996).

Este tipo de definiciones, a pesar de su disparidad, tratan de integrar dos aspectos fundamentales de la vida: organización y evolución. Estos dos aspectos, como diferentes autores han puesto de manifiesto (Maynard-Smith 1986, 2000c, Pattee 1995, Kauffman 1993), generan dos vías de investigación o dos formas de aproximarse al estudio de lo viviente, dos visiones de la vida. Por un lado, tenemos la que denominaremos *visión externalista*, que, al contemplar la vida fundamentalmente como el resultado de un proceso evolutivo, se interesará por ciertas propiedades de la misma ligadas a este aspecto, como su capacidad replicativa, o la apariencia de diseño que se

³ Bedau (1996) nos ofrece una muestra de este tipo de “definiciones”.

i) Self reproduction; information storage of self-representation; metabolization; functional interactions with the environment; interdependence of parts; stability under perturbations; the ability to evolve (Farmer and Belín 1992)

ii) Teleonomic or purposeful behaviour; autonomous morphogenesis; reproductive invariance (Monod 1972)

iii) Self-reproduction, genetics and evolution; metabolization. (Crick 1981).

iv) Metabolism; self-reproduction; mutability (Küpers 1985).

v) Self-reproduction; the capacity for open-ended evolution (Ray 1992).

vi) 1. All levels of living systems have an enormously complex and adaptive organization 2. Living organisms are composed of a chemically unique set or macro-molecules. 3. The important phenomena in living systems are predominantly qualitative, not quantitative. 4. All levels of living systems consist of highly variable groups of unique individuals. 5. All organisms possess historically evolved genetic programs which enable them to engage in “teleonomic” processes and activities. 6. Classes of living organisms are defined by historical connections of common descent. 7. Organisms are the product of natural selection. 8. Biological processes are especially unpredictable. (Mayr 1982)

desprende de la complejidad adaptativa de ciertas características de los organismos. La *visión internalista*, sin embargo, centra su atención esencialmente en la organización de los sistemas biológicos, entendida como la serie de procesos causales que dan lugar a la forma orgánica “aquí y ahora”, y toma como modelo procesos como el desarrollo, el metabolismo o la autoorganización.

Hemos utilizado el término “visión” en su sentido “natural” o intuitivo. Sin embargo, creemos que puede construirse un concepto de visión más específico. Nuestra idea de “visión” se apoya la noción de “perspectiva” (Griesemer 2000, Callebaut & Müller 2002) y la de “background assumptions” (Depew & Weber 1988). Partiendo de una noción de las teorías científicas como las “colecciones de modelos y sus consecuencias” que representan e interpretan fenómenos (Griesemer 2000, p. 350), las perspectivas, o “presupuestos básicos” en la terminología de Depew y Weber, se encargarían de coordinar los modelos y los fenómenos. Esta coordinación es necesaria puesto que los fenómenos son complejos, los intereses científicos en ellos son heterogéneos y el número de maneras posibles de representarlos es enorme. Un ejemplo de una perspectiva de este tipo sería la noción de determinismo genético. Existen multitud de modelos de interacción genética para casos particulares. En ciertos casos, permiten explicar la presencia de un rasgo en función de la presencia o ausencia de un determinado gen en el organismo, en otros, sólo cuando se da una determinada combinación de genes y factores ambientales y existen muchos otros en los que el factor genético es irrelevante. Sin embargo, bajo la perspectiva del determinismo genético, se tiende a tomar como modelo o caso paradigmático el primero, y los demás como casos derivados, particulares o más complejos del mismo.

Pues bien, una visión se genera a partir del conjunto de perspectivas preferidas en la disciplina, e incluye además los elementos metafóricos que forman parte central de su discurso. Las teorías científicas hacen metáforas de un alto nivel de abstracción, con una gran resonancia filosófica, que transmiten una visión de los fenómenos que explican. Estas perspectivas son expresadas en “imágenes” que especifican líneas preferentes de abstracción de los fenómenos de interés y dan prioridad a ciertos principios para la construcción de modelos⁴ (pensemos, por ejemplo, en la imagen del desarrollo como un programa genético de la visión externalista).

⁴ La idea de imagen está directamente relacionada con lo que Kuhn denominó “matriz disciplinaria” (Callebaut & Müller 2002). Estas matrices forman parte implícita de la educación científica, en la cual el aprendizaje de ciertos ejemplos paradigmáticos (*exemplars*)—aplicaciones típicas de generalizaciones simbólicas o teorías a fenómenos—es fundamental. Las comunidades científicas con diferentes imágenes tenderán a ver el mundo de formas diferentes. Las imágenes que muestran un mecanismo, especialmente si éste es visual, son particularmente aptas para proporcionar inteligibilidad, tanto a los investigadores o estudiantes, como al público en general (Machamer et al. 2002). Si se quiere convencer a un genetista de

I. Vida, evolución y organización

Ofrecemos a continuación una caracterización de estas dos visiones enfrentadas de la vida y de la evolución.

2.1 La visión externalista

La visión externalista, nacida como una respuesta científica a la *teología natural*, heredó de ésta los problemas que se consideraban relevantes, y, con ellos, su concepción sobre las características fundamentales de lo vivo. Como veremos en el segundo capítulo, en la *teología natural* los organismos, diseñados por una inteligencia divina, se conceptualizaban a la manera de dispositivos mecánico-funcionales⁵. De ahí se explica la tendencia del darwinismo a concentrarse en las relaciones funcionales externas de los organismos, consideradas en términos de la utilidad de una característica del organismo en relación con un modo de vida particular en un entorno dado (adaptaciones). Así, Maynard Smith (1975) afirma:

We shall regard as alive any population of entities which has the properties of multiplication, heredity and variation. The justification for this definition is as follows: any population with these properties will evolve by natural selection so as to become better adapted to its environment. Given time, *any degree* of adaptive complexity can be generated by natural selection (p. 96, la cursiva es mía).

Este tipo de enfoque tiende a enfatizar la diversidad del dominio biológico, las peculiaridades específicas de los organismos y la forma en que las especies difieren entre ellas en relación a sus entornos particulares y sus modos de vida (Webster & Goodwin 1982, p. 22). Para ello, promueve una concepción atomística de las formas de vida en la que las relaciones funcionales internas entre las partes, aunque no ignoradas, son relegadas a un papel secundario. Así, sugiere que toda forma, es en principio, posible.

La teoría de la selección natural proporcionó un “mecanismo” que permitía explicar la sorprendente funcionalidad adaptativa de la vida sin recurrir a explicaciones teológicas. La *concepción heredada*, representante actual de la visión externalista de la vida, considera la evolución por selección natural como el nexo que une todas las subdisciplinas biológicas, la “teoría del todo” en biología. La confluencia de las recientes aportaciones de la biología molecular y la biología evolutiva con el lenguaje informacional traído de la cibernética y la ciencia de sistemas (Kay 1997, 2000, Sarkar 1996a), ha llevado a subsumir la organización biológica bajo la noción de programa

la plausibilidad de una interpretación epigenética del desarrollo, una reconstrucción visual del fenómeno sería ideal, mientras que el mejor de los argumentos siempre puede fallar.

genético, un programa cuya decodificación mediante el proceso de desarrollo produce al organismo, y cuya codificación o diseño depende fundamentalmente de la selección natural (Mayr 1961, Maynard-Smith 2000a). La evolución, desde esta perspectiva, se entiende como el proceso de modificación de este programa, que puede observarse en el cambio de las frecuencias de genes en las poblaciones (Arms & Camp 1987). Como la variabilidad del sistema genético se considera ilimitada en principio, la evolución puede interpretarse como una exploración aleatoria del espacio de secuencias genéticas, en el que la selección asume el papel de “filtro” funcional externo.

Baste por el momento con esta breve caracterización de la “visión externalista” de lo viviente, ya que dedicaremos el segundo capítulo específicamente a esta cuestión, y pasemos a describir la que denominamos “visión internalista”.

2.2 La visión internalista

La visión internalista proviene de una larga tradición biológica más próxima a disciplinas como la biología del desarrollo, la fisiología y la biología teórica. La evolución, desde este punto de vista, más que como un “mecanismo” generador de orden, se interpreta como un proceso dinámico, orgánico, que emerge de la organización biológica.

Como señalábamos en la introducción, la idea de que la selección natural es un mecanismo ha sido, desde sus orígenes, fuente de controversia para los desarrollistas. A éstos la selección natural no les parecía un mecanismo causal ya que atribuye el desarrollo de la vida a una azarosa combinación de accidentes⁶. La selección sólo puede eliminar las variantes que por azar no se vean favorecidas en la lucha por la existencia, y las variaciones se producían por un efecto que Darwin no podía describir, aunque, en principio, no tenía relación con las necesidades de la especie. ¿Cómo entonces podía decir, se preguntaban, que había explicado la evolución si no podía dar cuenta del origen de las variaciones en las que está basada? Una verdadera causa de la evolución debería dar cuenta de la producción de variación (Bertalanffy 1933).

La selección natural, desde este punto de vista, no tiene propiedades generativas, no es un mecanismo que produzca organización, ya que la selección actúa sobre una variabilidad previamente organizada que demanda de una explicación. Por ello, desde esta perspectiva, la selección se interpreta más como efecto que como una causa de las

⁵ Es decir, los organismos se interpretan como sistemas “descomponibles” en la terminología de Simon (1962), en los que cada parte tiene una función específica que puede ser descrita independientemente de la organización funcional global del sistema.

⁶ Herschell, por ejemplo, denominó a la selección natural como “law of higgeldy-piggeldy” (“ley del sin ton ni son”)

I. Vida, evolución y organización

propiedades organísmicas y, de hecho, la evolución no se considera realmente indispensable para entender la vida⁷.

Es conveniente que nos detengamos en describir diferentes aproximaciones teóricas que pueden enmarcarse dentro de esta visión alternativa de la vida, como son el estructuralismo, la teoría autopoietica y las teorías “autoorganizativas”.

2.2.1 Estructuralismo

El estructuralismo (Webster & Goodwin 1982, Goodwin 1982, 1989, Smith 1992) tendría sus raíces en la *morfología transcendental* del siglo diecinueve. La morfología transcendental, practicada por un importante grupo de biólogos (Oken, Tiedemann, Meckel y von Baer en Alemania, Owen en Inglaterra, y Cuvier y Geoffroy St. Hilaire en Francia, por citar a los principales) influidos por la filosofía idealista alemana de la *Naturphilosophie*, fundamentada a su vez, sobre las ideas de Goethe, Schelling y Kant, consideraba que el mundo animal puede ordenarse en unos pocos tipos básicos o patrones abstractos, consistentes en un arreglo de partes de relaciones topológicamente constantes. Las relaciones de transformación entre estos tipos ideales se consideran como la causa (formal) de las transformaciones en el desarrollo. Estos biólogos compartían un concepto de cambio “evolutivo” en el que los organismos tienden a una mayor perfección, sea mediante el desarrollo, la metamorfosis o la transmutación, aunque siempre preservando un ideal racional. Algunos de ellos —muchos eran explícitamente antievolucionistas, como Cuvier, y otros, como von Baer, sólo podían aceptar un tipo de cambio evolutivo restringido a las constricciones impuestas por los tipos básicos— extendieron este principio de cambio del organismo individual a la filogenia, que, en contraposición al neodarwinismo, consideraban guiada por propiedades generativas internas de la organización biológica (Russell 1916, Richards 1992).

El estructuralismo trata de recuperar de esta perspectiva dos importantes características de la organización biológica que la teoría darwiniana tiende a

⁷ Rosen sostiene que “We cannot answer the question ...”Why is a machine alive?” with the answer “Because its ancestors were alive.” Pedigrees, lineages, genealogies and the like are quite irrelevant to the basic question. Ever more insistently over the past century, and never more so than today, we hear the argument that biology is evolution; that living systems instantiate evolutionary processes rather than life; and ironically, that these processes are devoid of entailment, immune to natural law, and hence outside of science completely. To me, it is easy to conceive of life, and hence biology, without evolution” (Rosen 1991, pp.254-255). Varela, en una línea similar afirma “I maintain that evolutionary thought, through its emphasis on diversity, reproduction, and the species in order to explain the dynamics of change, has obscured the necessity of looking at the autonomous nature of living units for the understanding of biological phenomenology. Also I think that the maintenance of identity and the invariance of defining relations in the living unities are at the base of all possible ontogenic and evolutionary transformation in biological systems (Varela 1979, p.5, en Etxeberria 2002).

infravalorar. En primer lugar, los organismos son “todos estructurales” en los que las partes deben entenderse en función de su relación entre ellas y su lugar en la estructura global. En segundo lugar, las diversas formas adultas constituyen sistemas de transformaciones empíricamente reconocibles (Webster & Goodwin 1982).

El organismo, por lo tanto, se percibe como una unidad estructural autoorganizada y gobernada por leyes. Los genes, elemento ontológico fundamental de la visión externalista, se interpretan, desde esta posición, como una más de las constricciones que actúan sobre el proceso generativo, junto al resto de recursos y los factores ambientales. Un cambio aleatorio en cualquiera de estos factores no resulta en un cambio aleatorio en el fenotipo, sino en un cambio ordenado hacia otra posibilidad, hacia otro estado posible dentro de un sistema de transformaciones. De hecho, tanto las perturbaciones mecánicas del desarrollo como las genéticas, si no son letales, generalmente resultan en nuevas formas que son típicas, estructuralmente armoniosas aunque no adaptativas (en el tercer capítulo mostramos como el estudio de “malformaciones” ha sido una de las claves de la visión internalista). La forma orgánica no puede explicarse únicamente en términos selectivos, es necesario dar cuenta además de cómo son posibles las formas particulares que observamos, lo que demanda un conocimiento de los procesos generativos que construyen estas formas.

La teoría de la selección natural requiere que la variación en una población no esté constreñida con respecto a las relaciones funcionales externas o adaptativas. Sin embargo, esta idea, piensa Goodwin (1982), se ha llevado más allá de su ámbito legítimo de actuación

For the “Darwinists”, organismic form was entirely defined in terms of an atomistic aggregate of “parts” in functional relation to the environment, so that the slide from a concept of a lack of constraint on variation relative to “needs” to a concept of the absolute lack of constraint of production is intelligible, if unforgivable (Webster & Goodwin 1982, p. 26).

Por lo tanto, el hecho de que la forma orgánica no pueda explicarse únicamente en términos selectivos, hace que las demandas adaptativas del entorno no sean las determinantes únicas del proceso de cambio orgánico y que los procesos de constitución de la misma sean igualmente relevantes para determinar el cambio evolutivo.

2.2.2 La teoría autopoietica

La teoría autopoietica comparte con el estructuralismo esta visión sistémica y centrada en la organización. La noción de autopoiesis (“auto-producción”) fue planteada por Maturana y Varela como una caracterización mínima y general de los seres vivos,

I. Vida, evolución y organización

tomando como modelo la unidad biológica básica: la célula (Varela et al. 1974, Varela 1979, Maturana & Varela 1980, Maturana. & Varela 1984). La vida, para estos autores, se funda en un patrón de organización que no se puede atribuir a ningún componente en particular. La unidad autopoietica se constituye como un todo sistémico en el que las partes, los componentes del sistema, no tienen sentido si se aíslan de una red global de procesos constructivos íntimamente relacionados entre sí, que continuamente producen y transforman dichos componentes. Esta red global de relaciones establece una dinámica de auto-mantenimiento en la cual *acción y constitución* significan lo mismo para el sistema: es decir, *su ser es su hacer* (Weber & Varela 2002), su actividad es la continua reconstrucción de todo aquello que lo constituye como unidad operacional⁸. La autopoiesis lleva consigo, pues, que componentes y procesos queden imbricados en una lógica de producción cíclica, recursiva. Una organización autopoietica se define, por lo tanto, como una red de producción de componentes que i) participa recursivamente en la misma red de producción de componentes y ii) realiza la red de producciones como una unidad en el espacio en el que los componentes existen.

Un sistema autopoietico puede sufrir transformaciones a partir de dos tipos de fuentes: el ambiente, visto como una fuente de eventos independientes, en el sentido de que no están determinados por la organización del sistema, y el propio sistema, como fuente de estados que pueden aparecer como una compensación a una perturbación, pero que pueden en sí mismos considerarse perturbaciones que generan cambios compensatorios. En la fenomenología del sistema autopoietico estas dos fuentes de perturbación son indistinguibles, están unidas para formar una única ontogenia. Las continuas interacciones de un sistema plástico con perturbaciones recurrentes producirá una selección continua de la estructura del sistema. Esta estructura determinará, por un lado, el estado del sistema y su dominio de perturbaciones permitidas, y por otro, permitirá al sistema funcionar en un entorno sin desintegración. Este proceso se denomina acoplamiento estructural. Si consideramos también el entorno del sistema como un sistema plástico, entonces el sistema y el entorno tendrán una historia acoplada de transformaciones estructurales (Varela 1979).

Desde este punto de vista, la selección natural se limita a ir eliminando los organismos menos adaptables, no tiene propiedades generativas, sino que es resultado de la reproducción diferencial de unidades autopoieticas, no el mecanismo que las genera. La evolución se entiende como un proceso de “deriva natural” (*natural drift*). La noción de “deriva natural” ofrece una noción de adaptación no histórica. Desde la visión externalista las adaptaciones se consideran rasgos evolucionados por selección natural, desde esta perspectiva, sin embargo, los organismos se consideran ya adaptados

⁸ También Jonas (2000), defiende una posición similar a la de la autopoiesis, en la que el metabolismo

a sus entornos, puesto que constituyen formas viables capaces de interactuar con su entorno. Esta adaptabilidad hace ver a los organismos como agentes activos de su cambio evolutivo (Etxeberria 2004).

2.2.3 El concepto de autoorganización

La visión internalista ha recibido un fuerte apoyo gracias al desarrollo de nuevas teorías sobre la autoorganización en diferentes tipos de sistemas y a diferentes niveles de la organización biológica (Thom 1975, Prigogine & Stengers 1979, Bak 1996, Kauffman 1993). Frente a la visión externalista, que, como veremos en la tercera sección, tiende a ver el estudio de la organización biológica como un dominio autónomo al de las ciencias físicas, este tipo de teorías tratan de integrar la vida en solución de continuidad con la materia inanimada, para elaborar de este modo una perspectiva más naturalizada tanto de la fenomenología viviente como de la evolución. La evolución, desde esta perspectiva, no puede ser entendida como un proceso desacoplado de la dinámica autoconstructiva del organismo.

El concepto de autoorganización, genéricamente descrito como el proceso mediante el cual surgen espontáneamente patrones estructurales de las interacciones de los subcomponentes del mismo, ha sido recientemente usado por toda una serie de investigadores descontentos con la tendencia adaptacionista que está sufriendo el neodarwinismo para proponer una reevaluación de la teoría evolutiva (ver por ejemplo, Oyama 1985, Kauffman 1993, Salthe 1993, Depew & Weber 1995, Müller & Newman 2003). La principal ventaja que tiene este tipo de aproximación es que proporciona una visión de la evolución más cercana al contexto material en el que la vida se inserta, acompañado en ciertas ocasiones además de un marco matemático-formal para el estudio de este tipo de dinámica. El uso de simulaciones, a su vez, permite construir y testar modelos que de otra manera escaparían a nuestra comprensión debido al gran número de componentes e interacciones que caracteriza la aparición de este tipo de orden.

A pesar de que el término “autoorganización” se usa ampliamente en la literatura científica (Yates 1987) no parece haber una definición canónica del mismo (Ver la Tabla 1). Una de las más recientes y generales la define como:

A phenomenon in which system-level patterns spontaneously arise solely from interactions among subunits of the system. (Anderson 2002, p.247)

tiene una importancia fundamental.

I. Vida, evolución y organización

Esta situación no es extraña por la propia pluralidad de fenómenos que parecen estar regidos por principios autoorganizativos. Se habla de autoorganización para explicar fenómenos puramente físicos, como la formación de tornados o láseres, químicos, como estructuras disipativas, biológicos, como reacciones básicas del metabolismo o las sociedades de insectos, y formales, como los que se producen en las redes booleanas y autómatas celulares (Solé & Goodwin 2000).

Ante esta situación sería conveniente en primer lugar distinguir el fenómeno ontológico de la autoorganización de las diferentes aproximaciones teóricas o metodológicas al mismo. Es decir, no hay que confundir la autoorganización con las herramientas teórico-conceptuales desarrolladas para dar cuenta del fenómeno. Por ejemplo, la aproximación a la autoorganización que proviene de la termodinámica de los procesos alejados del equilibrio cuenta con un arsenal conceptual propio de ésta teoría (transición de fase, estructura disipativa) muy diferente al que se maneja desde las ciencias de la complejidad (“orden al borde del caos”, redes booleanas, etc.). Estas herramientas conceptuales dispares no deben distraernos del principio ontológico fundamental que está en la base de las diferentes posiciones teóricas, la aparición espontánea de patrones ordenados, organización, causados por la interacción recurrente y no lineal entre los componentes del sistema.

Esta disparidad conceptual es, en parte al menos, un reflejo del doble origen del concepto de autoorganización. El concepto de autoorganización proviene de dos tradiciones distintas. Una es la denominada “Segunda Cibernética”, cuyos trabajos se remontan a los primeros años sesenta, y que puede considerarse la precursora de las modernas ciencias de la complejidad, y la otra la Escuela de Bruselas, que haría populares sus investigaciones sobre la termodinámica de procesos irreversibles.

Self-organization is considered to be:

1. indicative of a machine that is “determinate and yet able to undergo spontaneous changes of internal organisation” (Ashby, 1947: p. 125)
2. “a set of dynamical mechanisms whereby structures appear at the global level of a system from interactions among its lower level components” (Nicolis and Prigogine, 1977, cited in Bonabeau et al., 1997)
3. “associated with the spontaneous emergence of long-range spatial and/or temporal coherence among the variables of the (organized) system” (Nicolis, 1986: p. 7)
4. “the spontaneous emergence of coherence or structure without externally applied coercion or control” (Ho and Saunders, 1986: p. 233)
5. ‘a system is self-organizing if it acquires a spatial, temporal or functional structure without specific interference from the outside. By “specific” we mean that the structure or functioning is not impressed on the system, but that the system is acted upon from the outside in a nonspecific fashion’ (Haken, 1988: p. 11)
6. “the ability of systems comprising many units and subject to constraints, to organize themselves in various spatial, temporal or spatiotemporal activities. These emerging properties are pertinent to the system as a whole and cannot be seen in units which comprise the system” (Babloyantz, 1991: p. ix)
7. “the creation of macroscopical patterns by the action of forces distributed in a much more homogeneous way than the structures that arise. Hence, this kind of transformation implies a spontaneous breaking of symmetry” (Belousov, 1993)
8. “the spontaneous emergence of nonequilibrium structural organization on a macroscopic level due to collective interactions between a large number of simple, usually microscopic, objects” (Coveney and Highfield, 1995: p. 432)
9. “a process where the organization (constraint, redundancy) of a system spontaneously increases, i.e. without this increase being controlled by the environment or an encompassing or otherwise external system” (Heylighen, 1997)
10. “a process in which pattern at the global level of a system emerges solely from numerous interactions among the lower-level components of the system. Moreover, the rules specifying interactions among the system’s components are executed using only local information, without reference to the global pattern” (Camazine et al., 2001: p. 8)

Tabla 1. Varias definiciones de autoorganización, ordenadas cronológicamente (Anderson 2002).

I. Vida, evolución y organización

2.2.3.1 El concepto termodinámico de autoorganización. La Escuela de Bruselas

En un principio, el desarrollo de la termodinámica en la mitad del siglo diecinueve pareció aportar resultados contrarios a la teoría darwiniana. La segunda ley implicaba que el universo se dirigía hacia una muerte térmica, un proceso irreversible en el que las diferencias energéticas se desvanecen paulatinamente hasta una situación de completa homogeneidad y pérdida de orden o máxima entropía. Esto parecía entrar en contradicción con el desarrollo de la vida en la Tierra, en el que no sólo se aprecia heterogeneidad y estructura, sino incremento en su complejidad.

Schrödinger (1944) mostró que esta interpretación era en realidad un “pseudoproblema”. Un ser vivo no es un sistema cerrado, es un sistema abierto, que intercambia constantemente materia y energía con su entorno. Un sistema abierto puede mantener su estructura interna a costa de aumentar la entropía de su entorno en mayor medida, en efecto, la segunda ley sólo requiere que el universo en su totalidad incremente su entropía. El trabajo de Schrödinger inspiró a muchos investigadores a aplicar consideraciones termodinámicas a sistemas biológicos, que constatarían que la capacidad de mantener la organización interna en detrimento de la de su entorno es propia de sistemas abiertos que se mantienen lejos del equilibrio.

La Escuela de Bruselas (Glansdorf & Prigogine 1971, Prigogine & Stengers 1979, 1984, Nicolis & Prigogine 1977, Prigogine 1980, Nicolis 1989) ha estudiado cómo, en sistemas estabilizados lejos del equilibrio termodinámico, el aumento de entropía y orden van de la mano. Según Prigogine la segunda ley no sólo es consistente con la evolución sino que ayuda a explicarla. Muchos de los sistemas que presentan dinámicas no lineales están fuertemente ligados a sistemas alejados del equilibrio, sistemas abiertos, que mantienen su estructura interna absorbiendo energía y materia y que luego disipan en un estado más degradado a su entorno. Son sistemas abiertos cosas tan dispares como tornados, células, comunidades ecológicas o sistemas económicos. Prigogine llama a este tipo de sistemas estructuras disipativas⁹. Las estructuras disipativas suelen formarse por algún tipo de autoorganización. En un sistema químico,

⁹ “A partir de cierta distancia del equilibrio, de cierta intensidad de los procesos disipativos, el segundo principio ya no sirve para garantizar la estabilidad de ese estado estacionario. En ciertos sistemas existe un umbral, una distancia crítica respecto al equilibrio a partir de la cual el sistema se hace inestable, a partir de la cual una fluctuación puede eventualmente no remitir, sino aumentar. Una de las consecuencias más notables de la termodinámica de los sistemas alejados del equilibrio es que *este umbral existe siempre en sistemas químicos en los que las reacciones están acopladas, y en los que existen circuitos de realimentación*. Cuando una fluctuación aumenta más allá del umbral crítico de estabilidad el sistema experimenta una transformación profunda, adopta un modo de funcionamiento completamente distinto, estructurado en el tiempo y en el espacio, funcionalmente organizado”. Surge entonces “ (...) un proceso de autoorganización, (...) una estructura disipativa. Podemos decir que la estructura disipativa es la fluctuación amplificada, gigante, estabilizada por las interacciones con el medio, que sólo se mantiene por el hecho de que se nutre continuamente con un flujo de energía y de materia, por ser la sede de procesos disipativos permanentes” (Prigogine 1983, pp. 88-89).

por ejemplo, la forma más efectiva de construir estructura y disipar entropía es por medio de la autocatálisis. Una reacción química que produce una sustancia que puede ayudar a la producción de esa misma reacción mostrará una rápida amplificación de la concentración de la sustancia en cuestión. Es lo que se denomina un ciclo autocatalítico. Las estructuras disipativas, en virtud de los procesos autoorganizativos no lineales que las originan, muestran una gran sensibilidad a las condiciones iniciales, dependiendo de éstas pueden generar comportamientos ordenados, caóticos o complejos.

Se han elaborado modelos matemáticos de gran cantidad de reacciones fundamentales que se producen en las células vivas que muestran que pueden considerarse estructuras disipativas temporales (ver Montero y Morán (1992) para una buena compilación en castellano). También pueden explicarse desde esta perspectiva ciertos fenómenos ecológicos, como las relaciones cazador-presa en un ecosistema, o comportamientos sociales en insectos (Solé et al. 1993, Solé & Goodwin 2000). La característica común de todos estos ejemplos es que el sistema está formado por numerosas unidades en interacción, y que los sistemas se hallan abiertos a un flujo de materia y energía. La no linealidad de los mecanismos de interacción, en ciertas condiciones, da lugar a la formación espontánea de estructuras coherentes.

2.2.3.2 La autoorganización desde las ciencias de la complejidad

El tratamiento formal de los fenómenos autoorganizativos que parte de de las ciencias de la complejidad es cualitativamente diferente al termodinámico. Tiene sus raíces históricas en la cibernética y ciencia de sistemas de los años cincuenta que, apoyándose en las similitudes formales entre organismos y máquinas trató de caracterizar los fenómenos vitales en términos regulativos y de control, haciendo abstracción de los procesos físico-materiales que los soportan (Wiener 1948, Ashby 1956, 1962, Bertalanffy 1968). La “Segunda Cibernética” (von Förster 1962), surgida en los años sesenta, planteó la cuestión de la autoorganización desde la perspectiva de qué tipo de sistemas abstractos podían aparecer ante un observador como capaces de generar nuevas formas de organización imprevisibles o, por lo menos, no fácilmente predecibles por el mismo. El éxito de la Escuela de Bruselas hizo que este tipo de trabajos sobre autoorganización quedara relegado a un segundo plano, sin embargo, el reciente auge de las “ciencias de la complejidad”, la Vida Artificial (Langton 1989 a, b, Langton et al. 1992), o el conexionismo, han vuelto a poner de relevancia esa visión abstracta de la autoorganización de la tradición cibernética.

Un ejemplo paradigmático de este enfoque es el trabajo de Kauffman (1993) sobre redes booleanas. Este tipo de análisis (que tratamos más específicamente en el tercer

I. Vida, evolución y organización

capítulo), muy similar al utilizado en física para el estudio de materiales ferromagnéticos, denominado “modelo de Ising”, opta por abandonar la aproximación clásica basada en el cálculo integral. El sistema se representa como una red discreta de nodos, componentes básicos con pocos estados dinámicos, conectados variablemente. El estado de cada nodo está determinado por su propio estado y el de los nodos a los que está conectado. Este procedimiento permite abstraer las particularidades que distinguen a un miembro del conjunto de otro, considerándolos como conjunto de entidades simples que comparten ciertas características y modos de interacción, para centrarse en la interacción resultante entre los elementos y el efecto de su organización en la evolución del sistema que forman. Los resultados del análisis de este tipo de modelos muestran la existencia de un tipo de mecánica estadística que gobierna los sistemas complejos, una serie de leyes o patrones generales de comportamiento que dependen únicamente de propiedades formalmente caracterizables de sus elementos constituyentes.

Desde esta perspectiva, la autoorganización se considera como un fenómeno de formación espontánea de patrones, que se manifiesta en sistemas formados por un gran número de elementos en interacción (Casti 1994). La autoorganización, por lo tanto, no se considera como un fenómeno únicamente físico-material, como en la Escuela de Bruselas, sino que es la expresión de propiedades formales emergentes en este tipo de sistemas. La ventaja de esta aproximación es precisamente ésa, su universalidad¹⁰. Al no depender del sustrato material específico, los modelos autoorganizativos pueden aplicarse a sistemas tan dispares como avalanchas en montañas de arena (Bak 1996), formación de tipos celulares en el desarrollo (Kauffman 1993, Kaneko 2003) o el comportamiento de colonias de hormigas (Solé, Miramontes, & Goodwin 1993) o consistir ellos mismos en un modelo natural a estudiar (Waldrop 1992).

2.2.3.3 Propiedades fundamentales de los fenómenos autoorganizativos

A pesar de la diversidad de aproximaciones teóricas al fenómeno de la autoorganización podemos definir cuatro propiedades básicas que en los diferentes enfoques se toman como centrales.

i) Descentralización: las interacciones entre los componentes del sistema no están determinadas por una unidad de control que especifique el comportamiento del mismo. Las formas generadas mediante este tipo de procesos son más estables que las

¹⁰ Sin embargo, el riesgo que corre este tipo de aproximación universalista del fenómeno es derivar en posiciones excesivamente computacionalistas o descorporeizadas, es decir, independientes de la materialidad orgánica, de la vida.

estructuras centralizadas ya que pueden asimilar errores en alguna de las unidades e integrar más fácilmente fluctuaciones del entorno.

ii) Retroalimentación (*feedback*): normalmente la interacción entre los componentes es recursiva. Al formar parte de una red de interacciones acopladas, los resultados de un comportamiento anterior de un componente se reinsertan de nuevo en el mismo, realimentándolo. La realimentación puede ser positiva, en la que el resultado del comportamiento original se refuerza, o negativa, en la que se reduce. Este tipo de relación entre las unidades del sistema hace que algunas fluctuaciones de su dinámica se amplifiquen mientras que otras tiendan a desaparecer. Muchas de las propiedades no-lineales de estos sistemas, como la sensibilidad a las condiciones iniciales, o la aparición de dinámicas caóticas y atractores, pueden explicarse mediante la interacción entre ciclos de realimentación positivos y negativos.

iii) Transiciones de fase y ruptura de simetría. Una transición de fase de primer orden se caracteriza por que la alteración continua de un determinado parámetro (p.e. temperatura, presión, etc.) lleva a producir cambios drásticos en el estado del sistema. Las ecuaciones dinámicas de una transición de primer orden tienen sólo una solución estable, sin embargo, en las transiciones de fase de segundo orden, propias de los sistemas complejos, el sistema presenta bifurcaciones, es decir, dos conjuntos de soluciones igualmente estables. Cualquier mínima perturbación lleva a la evolución dinámica del mismo hacia una de ellas, produciendo una ruptura de simetría (Solé et al. 1996). De este modo el sistema puede combinar la estabilidad y el cambio en estadios sucesivos.

iv) Emergencia: la interacción entre los componentes del sistema produce propiedades dinámicas emergentes, no deducibles en principio de las propiedades de los componentes. Estas nuevas propiedades, que habitualmente toman la forma de estructuras funcionales, son las que permiten que el sistema se auto-mantenga. En el reduccionismo clásico, el comportamiento del sistema debe ser explicado mediante una referencia explícita a la naturaleza de sus constituyentes. Aunque en cierto sentido el sistema no es más que un conjunto formado por sus componentes y sus interacciones, no podemos deducir que podamos explicar el comportamiento del sistema mediante una teoría de sus conexiones. A veces necesitamos recurrir a conceptos holísticos que describen el comportamiento del sistema como un todo (atractores, rupturas de simetría, bifurcaciones, etc.). Estas propiedades, aunque definibles en términos del estado de los componentes, son eficaces causalmente, es decir, pueden modificar el estado de estos mismos componentes. La autoorganización, por lo tanto, es un fenómeno inherentemente antirreduccionista ya que la propiedades dinámicas cualitativas globales del sistema son esenciales para su constitución.

I. Vida, evolución y organización

2.3 La antítesis internalismo-externalismo

Podemos constatar, después de este análisis, que la visión internalista y la externalista, tienen dos formas, en principio, antitéticas de explicar la organización biológica. La vida, desde la perspectiva internalista, emerge en función de principios materiales, como una propiedad dinámica y sistémica, resultado de la interacción entre unidades simples. Desde la visión externalista, sin embargo, la organización es producto de un proceso histórico-selectivo de adecuación funcional al entorno, en el que el organismo se ve descompuesto en una serie de rasgos que pueden considerarse, en último término, como manifestaciones cuasiepifenómicas de los genes que los constituyen. Desde esta posición el carácter autónomo de los organismos se debilita puesto que se hace derivar de un principio externo generador de orden.

La tensión entre ambas visiones puede manifestarse en una amplia gama de principios explicativos que utilizan y que apuntamos en la Tabla 2. Así, por ejemplo, la visión externalista de la vida tenderá a adoptar una visión analítica o atomicista del organismo, es decir, descomponible en unidades simples, cuyo estudio puede explicar el comportamiento del todo. La visión organizativa, sin embargo, contempla al organismo desde una perspectiva holista, en el que “el todo es más que la suma de las partes”. La perspectiva externalista tenderá a centrarse en la replicación, es decir los procesos que garantizan una transmisión eficaz de ciertas moléculas portadoras de “información”, mientras que la perspectiva internalista prestará mayor interés en los principios constitutivos de la organización, en las relaciones metabólicas que la sustentan.

<i>VISIÓN EXTERNALISTA</i>	<i>VISIÓN INTERNALISTA</i>
<i>Atomismo</i>	<i>Holismo</i>
<i>Selección natural</i>	<i>Autoorganización</i>
<i>Cambio en las frecuencias génicas</i>	<i>Cambio fenotípico</i>
<i>Programa</i>	<i>Estructura disipativa</i>
<i>Replicación</i>	<i>Reproducción</i>
<i>Información</i>	<i>Organización</i>
<i>Mecánica</i>	<i>Dinámica</i>
<i>Estructura</i>	<i>Proceso</i>

Tabla 2. Diferencias conceptuales fundamentales entre la visión externalista y la internalista

La visión internalista, al estar centrada en características como la identidad y la autonomía, tiene problemas para dar cuenta del aspecto evolutivo. Éste, derivado de una

capacidad reproductiva altamente eficaz, se toma como un factor secundario, no realmente relevante para una definición de lo vivo, sino como una consecuencia derivada de la dinámica autoconstructiva del organismo. El problema de la visión externalista es exactamente el opuesto, al centrarse en la variación y el cambio deja de lado los aspectos organizativos constitutivos de lo vivo, lo que, por un lado, le impide dar cuenta del origen de la organización y, por otro, le lleva a otorgar a los genes, protagonistas últimos de la evolución, poderes causales altamente idealizados, como el de autorreplicación, a depender de una relación fundamentalmente lineal entre genotipo y fenotipo, y, en definitiva, a una interpretación “descorporeizada” o “algorítmica” de la evolución, en la que cualquier forma, al considerarse condicionada por una ilimitada combinatoria genética se considera, en principio, posible.

La solución a este dilema ha de encontrarse en algún tipo de compromiso entre ambos principios explicativos, y de hecho, como mostraremos, a pesar de la existencia de posturas que defienden una visión externalista extrema (Dawkins 1976b, 1982, 1986, 1992, Dennet 1999), la situación parece apuntar en esa dirección. Pero, antes, es conveniente analizar a qué tipo de problemas ha de enfrentarse una posible integración de ambas visiones. Pensamos que varios supuestos filosóficos que han sido clave para el desarrollo conceptual de la Síntesis Moderna han podido ser, al mismo tiempo, importantes para la elaboración de esa visión externalista. En concreto, revisaremos algunas de las ideas centrales desarrolladas por Ernst Mayr, como la distinción entre causas próximas y últimas, la distinción entre el pensamiento tipológico al poblacional, y la cuestión de la autonomía de la biología.

3. Mayr y la Síntesis Moderna: problemas para la integración

La conferencia de Princeton (1947), en la que se reunieron los mayores representantes de las principales disciplinas biológicas: paleontólogos, morfólogos, ecólogos, etólogos, sistemáticos y genetistas, puede como considerarse el hito fundacional de la Síntesis Moderna (Mayr 1980). La conferencia se caracterizó por la existencia de un acuerdo esencial entre todos los participantes, antes en discordia, sobre el modo gradual en el que se produce la evolución y sobre la idea de que la selección natural es el mecanismo básico causante de la misma, la única fuerza que produce dirección en la evolución. Este hecho, para Mayr, era una prueba de que se había producido una síntesis, de que durante los años previos se había roto una barrera que impedía la comunicación entre los biólogos de las diferentes áreas. En efecto, Bertalanffy (1933) describe la situación en la investigación biológica en los años previos a las síntesis como un periodo de crisis. A pesar de contar con un creciente número de datos experimentales desde los diversos campos de la biología, se percibía la necesidad de una teoría general que pudiese

I. Vida, evolución y organización

unificarlos¹¹ (aunque Bertalanffy buscaba otro tipo de teoría, en la que el carácter sistémico de la organización biológica jugaba un papel central).

Mayr presenta la Síntesis Moderna como la teoría que permitió unificar el creciente número de estudios biológicos, y que consistió, en último término, en una fusión entre dos tradiciones investigadoras, la de los experimentalistas, que trabajaban principalmente con genes, y la de los naturalistas de poblaciones. La genética de poblaciones no podía explicar los fenómenos de interés para los naturalistas como la multiplicación de las especies, el origen de novedades evolutivas y taxones superiores y la ocupación de nuevos nichos. El problema de fondo, para Mayr, consistía en que se estaban centrando en diferentes aspectos de la causalidad biológica.

3.1 Causas próximas y últimas

El constante debate en biología en los años previos a la Síntesis se debía, piensa Mayr, a que estudiaban dos tipos de causas. Mientras los experimentalistas se centraban en el estudio de las *causas próximas*, los naturalistas hacían especial énfasis en las *causas últimas*. Estos dos tipos de causas establecerían dos diferentes dominios de investigación en biología. La biología funcional estudia la operación e interacción de elementos estructurales. Es decir, estudia el funcionamiento de algo—un órgano, una molécula—mediante un análisis de *cómo* los elementos estructurales contribuyen causalmente a cierta capacidad funcional del organismo. La biología evolutiva, por su lado, se centraría en el aspecto histórico de la vida, y trata de explicar *por qué* las poblaciones han llegado a ser como son (Mayr 1961). La tensión existente en el periodo pre-sintético, piensa Mayr, se debía fundamentalmente a la confusión que genera el hecho de que normalmente todo fenómeno biológico puede investigarse desde ambas perspectivas.

Para la Síntesis Moderna, todo fenómeno biológico tiene alguna causa última, de ahí el tan repetido "motto" de Dobzhansky (1973): "nothing in biology makes sense except in the light of evolution". El reconocimiento de que la vida está conectada a través de

¹¹ "We find in biology a bitter dispute between spheres of investigation, opinions, and principles. In their methods and fundamental concepts the various branches of biology are extraordinarily diverse and disconnected, and occasionally even in direct opposition to one another. The physico-chemical investigation of the vital process has given us (...) an interrupted chain of important discoveries, and yet are good grounds for the belief that they still scarcely touch the essential problems of biology. The physiology of development and of behaviour work with systems of ideas which, at least at present, show only superficial relations to physics and chemistry. In genetics we have the most developed branch of biology, the only region in which we have an insight into the real biological laws, but we are still far from possessing a satisfactory theory of phylogenetic development, the fundamental idea of which is the most comprehensive that has so far appeared in the biological sphere" (Bertalanffy 1933, pp. 2-3).

lazos genealógicos supuso un gran impacto en el modo de explicación científico. De hecho, una de las mayores aportaciones del darwinismo consiste en la introducción de la dimensión histórica en la ciencia, la aceptación de que conceptos históricos y principios causales no son contrapuestos, sino que se complementan mutuamente.

Sin embargo, los biólogos del desarrollo del periodo pre-sintético, compartían la sensación de que este tipo de explicación histórica estaba cobrando un excesivo protagonismo, tratando de resolver problemas que son ajenos a su verdadera naturaleza y que no está capacitado para resolver. La exclusión del desarrollo de la Síntesis Moderna (Hamburger 1980) está asociada al rechazo de los “desarrollistas” a aceptar que el método de investigación filogenética se apropiase de su dominio de investigación.

Wilhelm Roux, expresó por primera vez este problema de forma clara. Mientras que Haeckel afirmaba que Darwin había logrado descubrir las “verdaderas causas activas” de las estructuras infinitamente complejas del mundo orgánico, Roux, sin embargo invierte los términos de esta afirmación y sostiene que “a pesar de todos los progresos alcanzados por la historia de la descendencia, ignoramos todavía en absoluto las causas de los fenómenos de la evolución y que, para llegar a conocerlas, tenemos que apoyar la palanca en un terreno completamente distinto de aquel en que hasta ahora se la venía apoyando. Son cosas totalmente distintas (...) el seguir un proceso a través de su desarrollo en el tiempo y el distinguir y comprender causalmente las distintas fases de ese proceso” (citado en Cassirer 1979 p. 218). Una explicación histórica, es desde este punto de vista, meramente descriptiva, y por lo tanto, no causal. Es precisamente esta tensión entre historia y causalidad la que no acaba de resolverse en la interpretación de Mayr, ya que en la evolución los procesos históricos, contingentes, y los causales, o legales, se hallan íntimamente relacionados¹². Veamos.

Mayr identifica las causas próximas con el proceso de decodificación de un programa genético, el contenido del cual es el resultado de causas últimas. Sin embargo, en ocasiones parece fundamentar la particularidad de las causas últimas en su carácter histórico. “Son los acontecimientos del pasado que alteraron el genotipo. No se pueden investigar con los métodos de la física y de la química, sino que hay que reconstruirlos mediante inferencias históricas” (Mayr 1998, p.86). En otras, en cambio, subraya el carácter legal de los procesos evolutivos, haciendo la distinción un tanto oscura. “The functional biologist deals with all aspects of the decoding of the programmed information contained in the DNA code of the fertilized zygote. The evolutionary biologist, on the other hand, is interested in the history of these codes of information

¹² Ariew (2003) piensa también que la distinción es confusa, y la revisa críticamente para concluir que sería más apropiado hablar en realidad de dos modos de explicación, uno estadístico y otro dinámico.

I. Vida, evolución y organización

and in the laws that control the changes of these codes from generation to generation” (Mayr 1961, p. 1502. La cursiva es mía).

Waddington (1968), en su comentario al citado artículo, muestra de qué forma, si reconocemos la existencia de ciertas leyes en la evolución, como la selección natural, la distinción entre causas próximas y últimas puede distenderse en gran manera. Si definimos un proceso teleonómico¹³ como un proceso regido por ciertas reglas que actúan sobre unas determinadas condiciones iniciales, y que ciertos mecanismos de realimentación (*feedback*) permiten la modificación de esas reglas durante el transcurso del proceso, entonces, piensa Waddington, la evolución por selección natural se ajusta igualmente bien a este esquema:

Mayr accepts the theory that ontogenetic development depends on quasi-finalistic mechanisms of this type, the programme and feedback relations both being incorporated in the genotype which has been moulded by natural selection. But there is nothing in the nature of such quasi-finalistic mechanisms which makes it impossible to suppose that the evolutionary process itself is also of this kind. It is obviously characterized by a programme, that involved in the theorem of natural selection. This in itself suffices to determine, to a certain degree, the nature of the end towards which evolution will proceed, (...) and there are, surely, many feedback relations which will serve to determine ends in a more precise fashion. (Waddington 1968, pp. 55-56)

Waddington mencionaba como algunos de los posibles mecanismos de realimentación el efecto Baldwin (1896), involucrado en el hecho de que el comportamiento de un organismo influya en la naturaleza de la presión selectiva que recibe o la selección por la “canalización”, es decir la flexibilidad o plasticidad del desarrollo (Waddington 1957). Este comentario muestra que Waddington manifestaba una cierta incomodidad a la visión de la evolución de la Síntesis Moderna, y trataba de buscar principios causales próximos, que, junto a la selección natural, pudiesen explicar la organización biológica.

De hecho, la influencia de factores causales “próximos” en la evolución es más importante de lo que podría haber parecido y, aunque trataremos más adelante esta cuestión (capítulo cuarto), esbozaremos aquí algunos de los motivos por los que la dinámica evolutiva depende de este tipo de factores. En primer lugar, el proceso de desarrollo de cada organismo hace que ciertas variantes sean más accesibles que otras, definiendo el rango de variación sobre el que la selección puede actuar. El estudio

¹³ El término “teleonomía” fue utilizado por primera vez por Pittendrigh (1958) para designar a los fenómenos biológicos con tendencias a alcanzar estados finales a pesar de perturbaciones externas, para evitar las connotaciones vitalistas, o intencionales del término teleología. Mayr restringe el término a

comparativo de procesos de desarrollo, por lo tanto, aporta indicios de las posibles rutas evolutivas que sistemas similares pueden seguir. Esta cuestión ha dado origen a una extensa literatura en torno a las "constricciones de desarrollo" (Maynard Smith et al. 1985, Alberch 1989, Amundson 1994, Sansom 2003).

En segundo lugar, la evolución morfológica no puede entenderse a nivel genético únicamente. El desarrollo es un proceso causal de complejas interacciones entre genes, recursos extracelulares y condiciones ambientales. Por ejemplo, las novedades morfológicas, como veremos, parecen ser resultado de fenómenos dinámicos autoorganizativos que posteriormente son estabilizados genéticamente.

Por último, la *evolucionabilidad* de un sistema depende de forma fundamental de la adaptabilidad de los procesos de desarrollo (Gerhart & Kirschner 1997). La concepción heredada establece una rotunda separación entre la generación de variación y la selección. Como consecuencia, el estudio de los procesos selectivos y sus resultados, las particulares y complejas adaptaciones orgánicas, ha sido el principal objeto de investigación, y la generación de variación, al ser considerada como fundamentalmente aleatoria e independiente del contexto, no ha recibido un interés similar. En lugar de simplemente constatar el hecho de que la variación está constreñida (aspecto cuantitativo), se trata ahora de estudiar de qué modo se produce esa variación (aspecto cualitativo) para producir sistemas capaces de evolucionar. Con otras palabras, se trata de dar cuenta, no ya de qué formas concretas pueden llegar a producirse estudiando las constricciones a las que está sometida la variación genética, sino de la propia capacidad de producir variación viable. La pregunta central que se plantea es ¿de donde proviene la capacidad de los sistemas vivientes para facilitar la generación de variación fenotípica seleccionable no-letal a partir de mutaciones aleatorias?

La distinción de Mayr, por lo tanto, refuerza la impresión de que la biología funcional y la evolutiva son dominios independientes de investigación. En sus esfuerzos por establecer un particular "nicho" de investigación para la biología evolutiva, un último reducto autónomo ante los afanes reduccionistas de la biología molecular, Mayr asevera que la evolución es una ciencia que trata únicamente con causas últimas, pero "Does not evolution also have its proximate causes? If adaptation is the why of evolution, must not variation and natural selection provide the hows? This has, after all, been the Darwinian theme from the beginning"(Wicken 1988, p. 151)

Por ello, pensamos, y este será uno de los temas centrales en la evo-devo, para entender el cambio evolutivo en organismos complejos hay que poder entender el cambio en los sistemas de desarrollo. Para saber *por qué* existe cierta característica es

sistemas regidos por un programa (esta noción de teleología se remonta a los trabajos de la cibernética, Rosenblueth et al. 1943)

I. Vida, evolución y organización

necesario estudiar, además de su historia selectiva, no sólo *cómo* se construye, sino también *cómo* evolucionan los propios procesos de construcción. Comparando procesos de desarrollo de especies relacionadas evolutivamente se pueden encontrar indicios de qué posibles rutas evolutivas están disponibles. Estudiando las propiedades físicas de los diferentes componentes que intervienen en el desarrollo, como la adhesividad celular (Newman & Comper 1990) podemos establecer hipótesis acerca del origen evolutivo de su morfología.

3.2 La “ruptura” con el pensamiento tipológico

Desde que Mayr ofreció la interpretación de que uno de los grandes avances de la visión externalista moderna consistió en la ruptura con el que denomina “pensamiento tipológico” y su sustitución por el “pensamiento poblacional” (Mayr 1982), ésta se ha convertido en la historia estándar de la concepción heredada. Una historia en la que se presenta a Darwin como el héroe que supo vencer los prejuicios filosóficos esencialistas¹⁴ de sus contemporáneos, que se asociaban a la interpretación creacionista de las especies (Mayr 1982, Hull 1965, 1970, Ruse 1979, Dennet 1999). El pensamiento tipológico, cuenta la historia, está enraizado en la filosofía idealista de Platón y fue dominante hasta la época de Darwin. Durante este período se tendía a la idealización o reificación de las características comunes que comparten los miembros de una especie a costa de ignorar la variación entre los individuos, e impedía ver cómo las especies podían haber evolucionado unas de otras. La gran contribución de Darwin consistió en realizar un cambio paradigmático: para entender el origen de las especies desde un punto de vista evolucionista era necesario centrarse en las diferencias individuales, no en sus similitudes. La selección natural actúa sobre la variación entre individuos, alterando la constitución de la población, y por lo tanto, produciendo un cambio en la constitución de la misma que podría llevar a la generación de una nueva especie.

El pensamiento poblacional enfatiza la unicidad de todo fenómeno biológico. No hay dos organismos iguales, por ello, una especie sólo puede ser descrita estadísticamente, no tiene una existencia real, ya que sólo los individuos de los que está compuesta tienen una realidad. “For the typologist, the type (*eidos*) is real and the variation an illusion,

¹⁴ El término “esencialismo”, acuñado por Popper (1944), se refiere a la noción de que las especies biológicas deben poseer ciertas esencias que las definen en términos de propiedades intrínsecas ahistóricas, necesarias y suficientes. La lógica escolástica afirmaba que las cosas reconocibles como pertenecientes a un tipo natural deben tener propiedades esenciales, características presentes en cada caso particular. El método aristotélico consistía en dar una definición correcta dando una lista de esas propiedades. El ejemplo clásico era el del bipedismo. “Ser bípedo” no entra en la definición de humano, ya que los pájaros también tienen dos piernas, sin embargo, “ser racional” sí que es una característica esencial de nuestra especie (Winsor 2003).

while for the populationist the type (average) is an abstraction and only the variation is real. No two ways of looking at nature could be more different” (Mayr 1959, p. 2).

Esta historia ha servido para poner en cuestión, rechazándolos como anclados en antiguos prejuicios metafísicos, los trabajos de un amplio grupo de biólogos de la morfología transcendental, que ofrecían modelos alternativos para explicar la organización biológica. Sin embargo, la historia de esta ruptura ha sido sometida a una reciente revisión historiográfica que permite deslizar el trabajo de estos investigadores de características más propias de los defensores de posturas creacionistas (Amundson 1998, Winsor 2003)

En primer lugar, a pesar de la interpretación estándar, al parecer los métodos taxonómicos pre-darwinianos no eran esencialistas (Winsor 2003). El método esencialista desarrollado por seguidores de Platón y Aristóteles, requería definiciones para establecer propiedades necesarias del tipo. Los naturalistas de la época, en cambio, ya no se ajustaban a este esquema propio de la antigua escolástica, y trabajaban según el que Winsor denomina “método de los ejemplares”, que consiste en realizar una descripción de un ejemplar característico del grupo en cuestión, y después realizar un análisis comparativo con el resto de los ejemplares. Esta metodología, sostiene, no implicaba la necesidad de establecer una serie de características como esenciales, y se apoyaba más en la gran capacidad humana de reconocimiento de patrones. “A competent botanist was expected to hold in his memory all the Linnaean genera, which did not mean he had to remember all the species for each genus, that upon seeing an unfamiliar plant, he would recognize which genus it probably belong to. He could make this judgment because his memory was a storehouse of what cognitive scientist call prototypes” (Winsor 2003, p. 393).

Sin embargo, la influencia de Popper, Mayr y también Hull (1965), llevó a asociar la noción de esencialismo con el idealismo y la tipología biológica, y, de este modo, los conceptos de esencialismo, idealismo y tipología se convirtieron en el núcleo metafísico de la visión anti-evolucionista. Estas nociones, señala Amundson (1998) eran las que caracterizaban a los verdaderos oponentes de Darwin, que eran fundamentalmente creacionistas defensores de la teología racional de Paley (p.e., Cuvier), sin embargo parecían “preadaptadas”¹⁵ para los morfólogos transcendentales.

Con la celebración del centenario de la publicación del *Origen de la especie*, la discusión filosófica sobre la biología giró fundamentalmente en torno a la idea de la revolución darwiniana, cuyo eje conceptual era el debate evolución/creación

¹⁵ El idealismo platónico fue, de hecho, aceptado por algunos de los trascendentalistas. El principio de la Unidad del Tipo, la alternativa al principio funcionalista de las Condiciones de Existencia, parece un caso paradigmático del pensamiento tipológico. De este modo, la morfología transcendental pudo interpretarse como una variante del creacionismo de la teología natural (Amundson 1998).

I. Vida, evolución y organización

(Amundson 1998). El debate evolución/creación, señala Amundson, se presenta ya en el propio *Origen de la especie*, puesto que Darwin planteó el problema del origen como una opción entre únicamente dos alternativas, creación divina o transformación gradual, aunque posteriormente reconocería que muchos de sus contemporáneos no podían considerarse ni evolucionistas ni creacionistas, ya que creían, por ejemplo, en ciertas causas naturales, aunque no selectivas, del origen de las especies. Esta dicotomía, de hecho, ha seguido dando forma a muchos de las interpretaciones históricas de los debates biológicos

Desde la perspectiva del debate evolución/creación, señala Amundson, no resultó difícil incluir a la morfología transcendental como una subclase de la teología natural y presentar a Darwin como el héroe que “mató dos pájaros de un tiro”. Sin embargo, como venimos señalando, la teología natural y la morfología son dos tradiciones completamente diferentes.

As a matter of the history of religious thought, the attempts to classify transcendentalism as a species of Natural Theology may be relatively harmless (...). But as a matter of the history of science, such subtyping of Natural Theology is unhelpful. It belies the intellectual origins of transcendentalism, which was not at all product of Natural Theological thinking. The tendency to see it as such may arise from an attachment to the E/C (evolution/creation) Schema, assuming that if transcendental anatomy was not an evolutionary movement it must have been a creationist one (Amundson 1998, p.165).

De hecho, la dicotomía conceptual que refleja más adecuadamente el estado del debate biológico en el siglo diecinueve es el debate entre funcionalistas y estructuralistas¹⁶, que constituye la manifestación de la tensión entre la visión externalista y la internalista en la época. Una tensión que seguía sin resolverse cuando se escribió la historia sobre el esencialismo y la tipología pre-darwiniana, y que se usó, de manera no inocente según Amundson, para quitar prestigio a las posibles alternativas a la visión de Síntesis Moderna. “The writings on essentialism and typology served not only to explain preDarwinian creationist error, but also to associate that error with contemporary competitors to Modern Synthesis biology” (Amundson 1998, p. 174).

La noción de pensamiento poblacional despojada de toda la interpretación histórica que la acompaña puede servir, de todos modos para distinguir, entre dos tipos de evolución, la transformacional y la variacional (Mayr 1988). En la evolución transformacional o de desarrollo, cualquier cambio en un objeto o sistema es resultado de su potencial intrínseco (p.e., las diferentes fases en la historia de transformaciones de

¹⁶ El debate entre funcionalismo y estructuralismo aparece bajo diferentes denominaciones, internalismo-externalismo (Alberch 1989), o teleología-morfología transcendental (Russell 1916).

una estrella, desde su origen a su conversión en una gigante roja y su final como enana blanca, marrón o supernova dependiendo de su masa inicial). Este cambio es causado por procesos físicos o teleomáticos, como el proceso de desarrollo. Por el contrario, la evolución variacional se produce en poblaciones y consta de dos etapas, la selección, o mejor, la eliminación, de ciertas entidades de poblaciones variables, compuestas de individuos únicos, y la producción de nueva variación en cada generación.

Ahora bien, la selección natural puede en efecto alterar la distribución de los fenotipos en una población, pero ¿de donde surge esa variación? La constatación de la gran variabilidad existente entre los miembros de una población que llevó al pensamiento poblacional, está sirviendo ahora para dar más importancia a los mecanismos que dan lugar a esa variabilidad (Gerhart & Kirschner 1997). Como veremos en el cuarto capítulo, la variabilidad en una especie, no es “isotrópica” (Gould 2002), no se genera por igual en todas las direcciones, sino que está constreñida. Es posible, por lo tanto, que una especie pueda definirse no como por el conjunto de rasgos morfológicos que comparte, sino el tipo de variabilidad que genera. El énfasis en la unicidad de cada individuo no debe cegarnos ante las similitudes que observamos entre los mismos. La similitud entre diferentes fenómenos es, de hecho, uno de los motores de la actividad científica. La idea de que la evolución actúe sobre poblaciones no es incompatible, como veremos, con la existencia de procesos “legales”, de principios generales de organización que, en sus diferentes combinaciones, dan lugar a la identidad específica, una identidad provisional, sometida a los posibles cambios en los mecanismos de desarrollo que la constituyen.

Creemos que la distinción entre causas próximas y últimas como la del pensamiento tipológico y poblacional se entienden mejor si tenemos en cuenta que Mayr elaboró su distinción en un periodo en que la “nueva biología”, molecular, reduccionista e inspirada en las ciencias físicas, estaba invadiendo el terreno explicativo de la biología evolutiva (Chung 2003), por lo que se hacía necesario clarificar los conceptos y métodos de las ciencias naturales históricas de modo que, a la vez, sirviesen para defender la autonomía de la biología.

3.3 La autonomía de la biología

Tanto el énfasis en la unicidad de cada organismo, como la distinción entre causas próximas y últimas, muestran que Mayr tiene una especial preocupación en establecer un criterio de demarcación de la biología frente a la física. De hecho, durante el último siglo se ha producido un intenso debate acerca del estatus de la biología como ciencia (Mayr, 1982, 1985, 1988, Hull 1974 Ruse 1977, Rosenberg 1985). En un principio la discusión se situó en si la biología cumplía todos los requisitos requeridos para poder

I. Vida, evolución y organización

ser considerada realmente como ciencia. Después de los grandes logros de la biología molecular, este debate parece ahora fuera de cuestión. Sin embargo todavía queda pendiente la cuestión de su autonomía. Ruse (1977) por ejemplo, sostiene que la biología es una ramificación de la física, una ciencia provincial, ya que, según su análisis, la genética de poblaciones, se adecua al modelo hipotético deductivo de Nagel (1961) Mayr (1982), por su parte, defiende abiertamente la autonomía de la biología.

Su defensa de la autonomía de la biología proviene, por un lado, de un análisis crítico de la filosofía de la ciencia. La filosofía de la ciencia ha tomado a la física como ciencia modelo, por lo que las importantes diferencias entre la biología y la física han tendido a ser ignoradas. ¿Hasta que punto la metodología y el marco conceptual de las ciencias físicas son modelos apropiados para la biología?

A unification of science is indeed possible if we are willing to expand the concept of science to include the basic principles and concepts of not only the physical but also the biological sciences. Such a new philosophy of science will need to adopt a greatly enlarged vocabulary- one that includes such words as biopopulation, teleonomy, and program. It will have to abandon its loyalty to a rigid essentialism and determinism in favor of a broader recognition of stochastic processes, a pluralism of causes and effects, the hierarchical organization of much of nature, the emergence of unanticipated properties at higher hierarchical levels, the internal cohesion of complex systems, and many other concepts absent from- or at least neglected by- the classical philosophy of science. (Mayr 1982, p.)

Estas consideraciones nos parecen muy acertadas, es más, muchos de los problemas achacados a la teoría evolutiva, como el de su infalsabilidad o el de su carácter tautológico, provienen de contemplarla bajo la encorsetada interpretación de las teorías científicas de la concepción heredada que tomaba a las ciencias físicas como modelo (Cadevall i Soler 1988). Sin embargo Mayr, en otras ocasiones, manifiesta una cierta incomodidad ante el acercamiento de la física a la problemática biológica, quizá como reacción a una biología molecular en creciente expansión ¹⁷. Por un lado, sugiere que las

¹⁷ Los físicos que se han acercado a la biología, por su parte, han manifestado también este tipo de preocupación sobre la disparidad metodológica y ontológica entre ambas ciencias. Delbruck, en una charla en la Academia de Artes de Connecticut afirmaba: "A mature physicist, acquainting himself for the first time with the problems of biology, is puzzled by the circumstance that there are no 'absolute phenomena' (...) The animal or plant or micro-organism he is working with is but a link in an evolutionary chain of changing forms, none of which has any permanent validity. Even the molecular species and the chemical reactions which he encounters are the fashions of today to be replaced by others as evolution goes on. The organism he is working with is not a particular expression of an ideal organism, but one thread in the infinite web of all living forms, all interrelated and all interdependent. The physicist has been reared in a different atmosphere. The materials and phenomena he works with are the same here and now as they were at all times and as they are on the most distant star. (...) Biology is a very interesting field (...) [because of] the vastness of its structure and the extraordinary variety of strange facts, but to the physicist it is also a depressing subject, because (...) the analysis seems to have stalled

posiciones fisicalistas y las de la biología no están, en principio, en conflicto, gracias a tres desarrollos en particular: la refutación del vitalismo, el reconocimiento de que todos los procesos biológicos son consistentes con las leyes de la física y la química, y la toma de conciencia de que las diferencias que existen entre la materia inerte y la vida “are due to the organization of matter in living organism” (Mayr 1985, p. 53). En cambio, piensa que el estudio de esa organización constituye un dominio autónomo, en el que los métodos explicativos que pueden aportar las ciencias físicas para dar cuenta de ciertas particularidades de la misma (como por ejemplo las provenientes de la termodinámica), son inapropiados. “Most of what is most characteristic of living organism cannot be expressed in mathematical terms or in terms of the simplistic laws of physics. All this led to the inevitable conclusion that physicalism is in every respect as unsuitable as a basis for a philosophy of biology as vitalism” (Mayr 1985, p. 54).

Uno de los motivos por lo que, piensa, las “simplistas” leyes de la física no son adecuadas para el estudio de la organización biológica es su alta complejidad e integración.

The predominant role played by organized, highly integrated systems in biological research is a further difference between the physical and the biological sciences. When one asks where the greatest gaps in our understanding of organism are, three sets of problems are usually mentioned; (1) the control of differentiation during ontogeny; (2) the workings of the central nervous system; and (3) the interaction of controlling factors in ecosystems (Mayr 1985, p. 57).

Sin embargo, y aunque este tipo de problemas no puedan considerarse paradigmáticos de “la física”, es aquí donde los modelos matemáticos autoorganizativos, traídos de la física y las ciencias de la computación, están aportando más resultados. Sistemas que antes nos parecían intratables, debido al gran número de componentes, las múltiples interacciones regulatorias y procesos de retroalimentación, comienzan ahora a mostrarse accesibles a la investigación gracias al uso de herramientas computacionales con gran capacidad de cálculo y modelos traídos de las ciencias de la complejidad (Mainzer 1994), que ponen de manifiesto las propiedades autoorganizativas de los mismos. Compartimos por lo tanto la opinión de Wicken de que, desde un punto de vista metodológico, una defensa de una estricta autonomía de la biología puede resultar perjudicial para la comprensión de la vida.

around in a semi-descriptive manner without noticeably progressing towards a radical physical explanation (...) we are not yet at the point where we are presented with clear paradoxes and this will not happen until the analysis of the behaviour of living cells has been carried into far greater detail" (Delbruck 1959, citado en Varmus 1999)

I. Vida, evolución y organización

From a methodological point of view, in which integrating life with rest of nature is a desirable goal, Mayr's triumphant remark that "the last 25 years have seen the final liberation of biology from the physical sciences" is very much a step in the wrong direction. We evidently need a richer explanatory structure, where hows and whys can coexist in a complementary, rather than in a mutually muddling adversarial, relationship (Wicken 1988, p. 152).

En resumen, tanto la tesis de la autonomía de la biología como la de la "ruptura" con el pensamiento tipológico, y la de la distinción entre causas próximas y últimas, que aparecen como obstáculos para una integración entre la visión externalista y la internalista, presentan problemas. La presunta ruptura con el pensamiento tipológico, no es tan directa ni tan brusca como se narra desde la *concepción heredada*, según la historiografía más reciente, y parece más un intento de desprestigiar a los programas rivales a la Síntesis Moderna. La distinción entre causas próximas y últimas, aunque puede servirnos para distinguir distintas áreas de investigación en biología, puede llevar fácilmente a interpretar esta diferencia como un alegato para la independencia entre ambas.

(..) identifying different explanatory projects only partially resolves the relations between different domains of biology. *For while these projects are distinct, they are not independent.* Or views on development, for example, affect our views on evolution, and vice versa. What is developmentally possible influences what is possible in evolution through its effect on the range of variation available to selection. At the same time, developmental mechanisms have themselves evolved. But while no one denies that there are connections between developmental and evolutionary questions, there is a good deal of controversy about the nature of those connections. (Sterelny & Griffiths 1999, p. 50)

La tesis de la autonomía de la biología, fundamentada también, en ocasiones, en esta distinción, puede resultar metodológicamente "inapropiada" para el avance en el estudio de estas conexiones entre las cuestiones evolutivas y las del desarrollo. De hecho, en la siguiente sección mostraremos de qué modo la autoorganización, un principio generador de orden proveniente de las ciencias físicas y las ciencias de la complejidad puede relacionarse con la selección natural como principio explicativo en la evolución y qué tipo de programas de investigación se generan.

4. Hacia la integración de evolución y organización

Como venimos repitiendo, creemos que la comprensión de la fenomenología viviente necesita de una nueva visión de la evolución que, en lugar de establecer dos dominios de investigación, uno fundamentalmente histórico y centrado en la adaptación y otro

experimental centrado en la organización y en los aspectos materiales, trate de combinar ambas aproximaciones para generar un estudio combinado de cómo la evolución puede producir organizaciones capaces de evolucionar, y, a su vez, de qué forma se constituye la organización biológica para poder dar lugar a un proceso evolutivo.

Una de las formas en que se puede promover la integración de la visión externalista y la internalista parte del concepto de autoorganización. Decíamos que la universalidad de este concepto lo hace aplicable a una gran cantidad de fenómenos biológicos y ha llegado a ofrecerse como alternativa a la selección natural como principal generadora de orden en la evolución. En efecto, proponer un principio capaz de generar orden o dar una cierta dirección a la evolución traerá consigo la cuestión de cómo este principio se va a relacionar con la selección natural. Examinaremos en primer lugar de qué manera pueden relacionarse la autoorganización y la selección en la evolución, para después revisar críticamente algunas de las propuestas que promueven la complementariedad.

4.1. Autoorganización y selección natural

Como decíamos anteriormente, con la aparición de los estudios sobre la dinámica autoorganizativa y la termodinámica de los procesos alejados del equilibrio, varias comunidades de investigadores, descontentas con el paradigma darwiniano, han usado las herramientas conceptuales y matemáticas de estas disciplinas para promover un concepto de evolución capaz de integrar en su corpus teórico la dinámica autoorganizativa propia de muchos fenómenos biológicos (Brooks y Wiley 1986, Salthe 1993, Kauffman 1993, Swenson 1989, Depew y Weber 1995). Depew y Weber (1995, 1996) han elaborado una taxonomía de las diferentes ideas que aparecen en la literatura que establece siete diferentes modos en los que la selección natural y la autoorganización pueden relacionarse para explicar la evolución¹⁸. Estas posturas pueden clasificarse en tres grandes tipos: las que defienden que la selección natural es la principal fuerza evolutiva, las que, al contrario, piensan que la autoorganización es la causante de la evolución y, finalmente, las que defienden que ambas son igualmente relevantes.

¹⁸ 1. Natural selection and self-organization are not related at all.

2. Self-organization is auxiliary to natural selection

3. Self-organization constrains natural selection, which drives evolution.

4. Natural selection constrains natural selection, which drives evolution

5. Natural selection instantiates self-organization

6. Natural selection generates self-organization

7. Natural selection and self-organization are aspects of a single process.

(Depew & Weber 1995, p. 480, también en Weber & Depew 1996, pp. 44-45)

I. Vida, evolución y organización

4.1.1 La selección natural es la principal fuerza evolutiva

Una posición claramente delimitable es aquella que considera que la principal fuerza evolutiva es la selección natural y que su poder causal en la generación de orden no es comparable a nla autoorganización no tendría una especial relevancia para entender la evolución ya que la selección natural se considera la principal fuerza evolutiva. La dinámica selectiva, actuando sobre poblaciones durante largos periodos de tiempo, es capaz de dar cuenta, no sólo de los fenómenos micro-evolutivos paradigmáticos, sino de la evolución de nuevos rasgos o nuevos tipos. No nos detendremos aquí demasiado en describir esta postura, puesto que la desarrollamos ampliamente en el siguiente capítulo, baste con mencionar que, desde la constitución de la Síntesis Moderna, esta posición ha tendido hacia un “endurecimiento” (Gould 1983), que ha derivado en la defensa de un “adaptacionismo explicativo” (Godfrey-Smith 2001), que, aunque reconoce la existencia de otras “fuerzas” o procesos que pueden limitar o constreñir el poder causal de la selección —sean estos fenómenos autoorganizativos, constricciones de desarrollo, deriva genética, etc.—, mantiene que la selección natural es la única fuerza evolutiva capaz de producir adaptaciones complejas. Esta interpretación hace que la ubicuidad de fenómenos que limitan el poder de la selección no se considere problemática, ya que se apoya en el presupuesto de que la explicación de la complejidad adaptativa del diseño orgánico es el problema fundamental en biología evolutiva, y ésta sólo puede explicarse mediante selección natural.

Existe otra forma de adaptacionismo, sin embargo, más sofisticada, que simplemente recomienda el estudio de los organismos “como si” hubiesen sido diseñados. Es decir, se trata de un adaptacionismo heurístico que interpreta la biología como un especie de “ingeniería inversa” encargada de descubrir las presiones selectivas y los problemas de diseño que resuelven los artefactos orgánicos. (Dennet 1999, Lewens 2002). Las constricciones se entienden como impedimentos de diferentes tipos para lograr una solución óptima—equivalentes a aquellos a los que se enfrenta un ingeniero, por ejemplo, tratando de optimizar la resistencia de un motor y su peso, no como posibles generadoras de organización (Amundson 1994).

Esta posición desplaza todo el poder causal en la generación de orden biológico a la selección natural, y deriva en una interpretación del organismo como un producto moldeable a las expensas de las demandas de un entorno cambiante, otorgando a la organización biológica un poder causal nulo o limitador en la dinámica evolutiva.

4.1.2 La autoorganización es la principal fuerza evolutiva

La idea de que la autoorganización se considere como la principal fuerza rectora de la evolución, relegando a la selección natural a un papel secundario o derivado de requerimientos termodinámicos más universales tiene como uno de sus precursores a Herbert Spencer (1862). Este autor ofrecía ya una perspectiva mecanicista de la evolución biológica derivada de principios “termodinámicos”, y basándose en analogías del estudio de los diferentes estados de la materia, concluía que la integración de la materia era consecuencia de la disipación de movimiento. Un incremento en el movimiento de las partes componentes, sugería, resulta en la desintegración, como la transición de sólido a líquido, o de líquido a gas. La integración, por lo tanto, involucra la disipación de movimiento. De ahí proviene su definición de evolución “Evolution is definable as a change from an incoherent homogeneity to a coherent heterogeneity, accompanying the dissipation of motion and the integration of matter” (Spencer 1862 en Blitz 1992, p. 26). La fuerza fundamental de la evolución, por lo tanto, deriva, para Spencer, de este principio organizador básico de la materia, la transformación de lo homogéneo en lo heterogéneo. La selección natural sería un factor secundario, que entra en funcionamiento únicamente cuando la vida ya ha aparecido, y que selecciona al más eficaz en la lucha por la existencia.

El desarrollo pleno de la termodinámica tendría que esperar hasta el siglo siguiente. Ludwig Boltzmann rebautizó al siglo diecinueve como el “siglo de Darwin”, un siglo que, gracias, en parte, a la gran aportación del propio Boltzmann, podría denominarse también como el de la termodinámica. Sin embargo, a pesar de la afinidad conceptual entre la termodinámica y la evolución¹⁹, se generó un profundo debate sobre las relaciones entre ambas. Una dificultad evidente, que mencionábamos anteriormente, proviene del error inicial de considerar que la evolución y la termodinámica seguían diferentes tendencias, la primera hacia la generación de orden y la segunda hacia su desintegración. Schrödinger (1944) fue el que dio los primeros pasos hacia la subsanación del error, unos pasos que dieron lugar a todo un programa de investigación como el de la Escuela de Bruselas, que liga la disipación de energía en sistemas alejados del equilibrio a la autoorganización, al aumento de la complejidad.

La perspectiva termodinámica de la evolución tiene la ventaja de la coherencia, es decir, de que conecta la organización viviente de una forma fundamental con la dinámica natural. Darwin, sin embargo, para elaborar su teoría, tuvo que partir de una organización previa que se asumía como dada, una organización que, una vez

¹⁹ Tanto la evolución como la segunda ley introducen la dimensión temporal como un hecho ontológico, es más, de la misma manera que la selección natural requiere de poblaciones de organismos, la segunda ley de la termodinámica requiere poblaciones de partículas en las que la energía puede parcelarse de formas alternativas.

I. Vida, evolución y organización

establecida, era capaz de variar y ser seleccionada en función de su adecuación al medio. La cuestión del origen de esa organización quedó fuera de su argumentación, lo que le permitió, de este modo, establecer la evolución como una ciencia, dejando el problema de la creación de lado, pero, a la vez, cerrando el discurso evolutivo a las aportaciones de las ciencias físicas y contribuyendo a una estricta autonomía de la biología.

La termodinámica, sin embargo, puede aportar mucho a pesar de su exclusión (Weber & Depew 1988), pero la integración no es, en principio, fácil. El problema que se presenta a la hora de usar el concepto termodinámico de autoorganización para la explicación del fenómeno evolutivo es que presenta problemas para dar cuenta de una de las características principales de los sistemas vivos, su capacidad replicativa (Collier 1986, 1988). No se ve cómo el orden químico de las estructuras disipativas se relaciona con la evolución de codificaciones genéticas en los seres vivos. Gran parte del orden en los organismos proviene de la información almacenada en sus genes. Si queremos aplicar la termodinámica de forma no trivial para explicar el orden biológico sería necesario definir un concepto de información para la organización funcional con una interpretación física directa. Esto es lo que hacen Brooks y Wiley (Wiley & Brooks 1982, Brooks 1998). Usan el concepto físico de entropía y el concepto formal de información, derivado de la teoría de la comunicación de Shannon y Weaver, unificados en una teoría de información física (infodinámica) para predecir la producción espontánea de orden biológico por la incorporación de variación genética en organización biológica a nivel de especie. Usando esta teoría muestran cómo la variación genética que es capturada y propagada mediante la reproducción dentro de una especie incrementa una entropía definible formalmente. Proponen que este aumento de entropía guía la evolución y a la vez explica su irreversibilidad. La entropía que usan es definible en términos puramente físicos y es un componente de la entropía química del sistema vivo y su ambiente. La irreversibilidad de la evolución sería un caso especial de la segunda ley de la termodinámica, y el orden biológico sería una consecuencia de esa ley²⁰.

²⁰ Aunque no entraremos en el tratamiento formal que desarrollan, el argumento fundamental de su hipótesis puede formularse como sigue. Hay dos clases de procesos que generan entropía: la tendencia al equilibrio de temperaturas entre el sistema y su entorno y la expansión del espacio de fase en el que el sistema reside. La organización de un sistema puede aumentar si la tendencia al equilibrio es más lenta que la expansión del espacio de fase, permitiendo una diferencia entre la entropía del sistema y la máxima entropía que el sistema puede poseer (función directa del tamaño del espacio de fase). Este fenómeno es el responsable de la aparición de estructuras como galaxias o estrellas en el universo, en el que las fuerzas fundamentales que unen los cuerpos ralentizan la expansión de la materia en el universo (Frautschi 1988). En los sistemas biológicos las mutaciones expanden el espacio genético de la vida, mientras que los lazos genéticos y genealógicos que unen a todos los seres vivos, así como los ambientes en los que existen, juegan roles análogos a las fuerzas fundamentales que unen a los cuerpos materiales, construyendo el incremento entrópico (diversidad) del sistema de información biológico.

Estos autores proponen una teoría unificada de la evolución que contaría con los siguientes principios fundamentales: a) el orden y organización en los sistemas biológicos resulta de la interacción de contingencias históricas, tendencias cohesivas entre las subunidades de los sistemas biológicos, e integración funcional entre esas subunidades, junto con la acción de la selección natural y sexual; b) la teoría evolutiva actual carece de explicaciones generales que den cuenta de la existencia y efectos de estos elementos; c) encontrar estas explicaciones requiere extender algunos principios de las leyes físico-químicas a los sistemas biológicos.

Aunque este enfoque proporciona una buena base para el acercamiento de la biología a las ciencias físicas, y ello sin negar el carácter peculiar de la biología, ya que incorpora los conceptos de reproducción y herencia que no se encuentran dentro del dominio de la física, cabe preguntarse hasta que punto es adecuada la interpretación termodinámica del concepto de información que utilizan (Wicken 1987, 1988), y si es posible interpretar físicamente una información principalmente funcional o semántica (Pattee, 1969, 1979, Moreno et al. 1994, Emmeche 1992,1999, Hoffmeyer 1997).

Swenson (1989, 1997, 1998, 2000) por su parte, sugiere que la selección natural es meramente una instanciación de la segunda ley de la termodinámica. La selección natural se interpreta como una consecuencia derivada de la autoorganización, que empuja a los sistemas a un estado de producción máxima de entropía. La selección natural sería un caso especial de esta ley termodinámica, en la que los componentes se replican. Sin embargo, cómo señalábamos anteriormente, el concepto de replicación es ajeno a la teoría termodinámica, por lo que considerar la selección natural como simplemente un “caso especial” de la segunda ley en la que los componentes se replican, sin contar con una interpretación física adecuada del concepto de replicación es otorgar a la segunda ley un poder explicativo que no posee.

4.1.3 Selección natural y autoorganización actúan conjuntamente en la evolución

Esta posición opta por la integración de ambos principios explicativos, y pone de manifiesto que la selección natural no opera sobre una materia altamente maleable, sino sobre poblaciones de individuos construidos por sistemas con una dinámica robusta frente a las perturbaciones tanto externas (cambios en el entorno) como internas (cambios genéticos). Los fenómenos autoorganizativos son una clave para entender esta especial dinámica. La selección natural, por tanto, opera sobre un material previamente organizado, por lo que las demandas adaptativas de las presiones selectivas se verán constreñidas por las demandas integrativas de los organismos, pero a su vez, la organización biológica ha de mostrarse “abierta” al oportunismo del proceso evolutivo.

I. Vida, evolución y organización

Siguiendo este tipo de argumentación, Depew y Weber (Depew & Weber 1995, 1998 Weber & Depew 1996), subrayan la dependencia genealógica del proceso de selección natural de procesos autoorganizativos más básicos. La selección natural puede ser un buen mecanismo para explicar la evolución, afirman, pero no hay que olvidar que la vida se origina en un mundo en el cual el fenómeno de la selección natural, como tal, no existe. Para que la selección natural se ponga en marcha son necesarias las características reproductivas y variacionales que sólo los organismos vivos poseen. Pero el pensamiento darwinista ha tendido a apreciar insuficientemente el contexto autoorganizativo en el que la vida apareció.

Depew y Weber sugieren que el proceso que dio origen a la vida es también un proceso selectivo, pero mucho más básico. Las unidades más básicas de selección serían ciclos de utilización y disipación de energía. Los sistemas que, en la lucha por recursos, creasen ciclos más efectivos que sus competidores, acabarían predominando. Sistemas que acoplasen sus propios productos en el siguiente ciclo energético, como sistemas autocatalíticos, serían especialmente favorecidos. Así podríamos hablar de una selección de lo estructuralmente estable (selección física), y de una selección de lo químicamente eficiente (selección química) previas a la selección de lo reproductivamente eficaz (selección biológica). La selección química es inseparable de la amplificación de eventos estocásticos por las tendencias autoorganizativas de sistemas abiertos y estructuras disipativas. Estos autores consideran la selección natural como un proceso emergente de sistemas disipativos complejos que han adquirido la habilidad de variar y retener información. Las organizaciones naturales se considerarían como sistemas alejados del equilibrio que funcionan, y se producen a sí mismos, degradando recursos energéticos. De este modo, el concepto de selección natural se reformularía en términos de la competencia por convertir autocatalíticamente recursos en organización.

La cuestión importante es si esta relación entre la dinámica selectiva, la autoorganizativa y el azar que jugó un papel relevante en el origen de la vida sigue teniendo un papel similar en la actualidad. La respuesta es, afirman, positiva. Aunque en la actualidad los organismos son sistemas autocatalíticos informados, evolucionan como parte de sistemas ecológicos (Ulanowicz 1997) ue disipan energía. “Ecological systems are prior to the species that, through complex webs of both competition and cooperation, evolve as their parts; and natural selection among such information-storing, information-varying, and energy-dissipating systems will itself be an emergent property of chemically-selecting, autocatlytic, entropy-dissipating systems” (Weber & Depew 1996, p.53). Los procesos autoorganizativos, además, como veremos en el cuarto capítulo, juegan un papel fundamental en el origen de novedades evolutivas.

Los modelos NK de Kauffman (1993) aplicados a la coevolución (ver capítulo III) apuntan a una interpretación similar²¹. Los cambios que se producen en un ecosistema de este tipo siguen el patrón de una ley escalar (*power law*), lo que apunta a que estos sistemas se sitúan “al borde del caos”. Si el número de interacciones entre especies supera un umbral crítico pueden producirse “catástrofes” ante pequeños cambios en el ecosistema. Esta sensibilidad a las condiciones iniciales es lo que se puede esperar de un sistema dinámico con las características que Weber y Depew postulan.

¿Cómo explicar esta tendencia a los sistemas naturales a situarse “al borde del caos”? Kauffman sugiere que la selección natural es la encargada de llevar a estos sistemas a esa posición. Depew y Weber secundan la idea, y la consideran darwiniana, ya que da a la selección natural un papel importante en la evolución. La autoorganización constriñe el espacio de posibilidades de modo que da una gran oportunidad a un sistema para que pueda evolucionar por selección. La selección natural actuaría recursivamente sobre los sistemas biológicos para que éstos puedan evolucionar mediante mecanismos selectivos.

Kauffman, sugieren Burian y Richardson (1996), nos propone una “hipótesis nula” para medir el efecto de la selección natural. Sus modelos nos proporcionan una reconstrucción teórica de cómo se comportan los sistemas en ausencia de selección. Las desviaciones con respecto a este patrón pueden ser usadas para detectar los efectos perturbadores de la selección y otros agentes del cambio evolutivo.

Esta tercera posición nos parece la más adecuada, ya que, sin negar la relevancia de la dinámica selectiva, es más, quizá dándole incluso un nuevo protagonismo, los procesos autoorganizativos aparecen como el sustrato sobre el cual se construye. Sin embargo, la tradición darwiniana debe estar preparada para admitir que en muchos casos la selección natural no hace todo el trabajo en la evolución, sino que opera sobre entidades previamente autoorganizadas en virtud de sus propiedades intrínsecas.

4.2 Hacia la complementariedad.

La integración entre la selección natural y la autoorganización como causas del proceso evolutivo es una forma de promover la síntesis entre la visión externalista y la internalista. Una integración en principio nada fácil, ya que pasa por una previa

²¹ “The task of enlarging evolutionary theory would be far from complete even if we could show that fundamental aspects of evolution and ontogeny had origins in some measure reflecting self-organizing properties of the underlying systems. The present paradigm is correct in its emphasis on the richness of historical accident, the fact of drift, the many roles of selection, and the uses of design principles in attempts to characterize the possible goals of selection. Rather, the task must be to include self-organizing properties in a broadened framework, asking what the effects of selection and drift will be when operating on systems which have their own rich and robust self-ordered properties. For in such cases, it seems preeminently likely that what we observe reflects the interactions of selection processes and the underlying properties of the systems acted upon” (Kauffman 1993, p. 23).

I. Vida, evolución y organización

reevaluación de los referentes ontológicos de ambos tipos de explicación, en último término genes y sistemas dinámicos, que puede interpretarse como la forma más básica de la distinción entre genotipo y fenotipo.

Howard Pattee (1969, 1972, 1973, 1977, 1979 a, b, 1982, 1987, 1995, 1997) ha desarrollado todo un planteamiento teórico basado en la relación de complementariedad existente en la organización biológica entre las macromoléculas de ADN y el sistema dinámico en el que están insertas. La vida, piensa Pattee, se caracteriza por el establecimiento de un *cierre semántico*, entre los genes y el sistema dinámico que permite su “interpretación”. Los genes sólo pueden ser interpretados dinámicamente, pero, a su vez, esos procesos dinámicos están controlados por proteínas producidas por esos mismos genes. La vida, por lo tanto, no puede reducirse a un proceso dinámico, pero tampoco puede interpretarse como un fenómeno puramente macromolecular, estructural, sino que aparece como producto de la relación de codependencia entre estos dos modos de orden. La estabilidad y capacidad combinatoria de los genes, por otro lado, incrementa la capacidad evolutiva de este tipo de sistemas.

La vida, por lo tanto, ya en su mínima expresión, presenta una organización que la hace especialmente apta para evolucionar. Ruiz Mirazo et al. (2004) presentan una potente definición de vida que da perfectamente cuenta de esta circunstancia.

“A living being” is any autonomous system with open-ended evolutionary capacities, where (i) by autonomous we understand a far-from-equilibrium system that constitutes and maintains itself establishing an organizational identity of its own, a functionally integrated (homeostatic and active) unit based on a set of endergonic-exergonic couplings between internal self-constructing processes, as well as with other processes of interaction with its environment, and (ii) by open-ended evolutionary capacity we understand the potential of a system to re-produce its basic functional-constitutive dynamics, bringing about an unlimited variety of equivalent systems or ways of expressing that dynamics which are not subject to any pre-determined upper bound of organizational complexity (even if they are indeed, to the energetic-material restrictions imposed by a finite environment and by the universal physico-chemical laws) (Ruiz Mirazo et al. 2004)

El aspecto (auto)organizativo de la vida viene dado por su carácter autónomo. Es decir, es un sistema lejos del equilibrio que se constituye y mantiene a sí mismo estableciendo una identidad organizacional propia. Su aspecto evolutivo viene representado por su capacidad de evolución abierta. Un sistema ha de contar con ambos “ingredientes” para estar “vivo”. Como los genes poseen, en principio, una estabilidad superior a la de los fenómenos dinámicos y, es más su estructura modular los hace idóneos para participar en una dinámica evolutiva, debido a la enorme capacidad combinatoria que poseen, es natural pensar que van a ser relevantes para explicar la

evolución. La evolución biológica está ligada a la posesión de un sistema de componentes registro (genes) que instruyen la construcción de componentes funcionales y que además adoptan una estructura desacoplada de la dinámica del sistema que permite la construcción de nuevos sistemas individuales de creciente complejidad (Etxeberria & Moreno 2001).

Aunque compartimos en gran parte esta interpretación, ya que muestra cómo los genes sólo tienen prioridad causal dentro de una dinámica autónoma²², pensamos que no da el suficiente énfasis a la relevancia de la organización en la dinámica evolutiva, que parece hacerse depender casi²³ exclusivamente en términos de propiedades de las moléculas de ADN. El sistema genético aporta toda una nueva serie de posibilidades evolutivas a los sistemas autónomos, pero la cuestión que se nos plantea es la siguiente, ¿es esta complementariedad entre ADN y proteínas, elaborada para dar cuenta de la mínima expresión de lo viviente—la célula—suficiente para dar cuenta de la evolución en toda su complejidad?

En el siguiente apartado pasaremos a mostrar cómo se origina esta distinción entre dos tipos de principios causales en la materia viva, cómo se explica, desde una perspectiva genealógica, la evolución de un sistema capaz de evolucionar de una manera abierta. Ya en el origen de esta dicotomía podemos encontrar pistas a favor de la relevancia del factor organizativo en la evolución.

4.3 El problema del origen de la evolución abierta

La idea de evolución abierta (*open-ended evolution*) fue desarrollada por von Neumann (1951) en el contexto de su discusión sobre los requerimientos lógicos para que un sistema pudiera evolucionar aumentando su complejidad indefinidamente—el umbral mínimo de complejidad para la evolución abierta, estableció, requiere que éste contenga su propia descripción. Decíamos que se centró en los requerimientos lógicos, dejando conscientemente de lado el problema de cómo esta característica podía haber aparecido en la evolución (Pattee 1995, Umerez 2001).

La aparición del sistema genético puede explicarse por dos motivos fundamentales (Ruiz-Mirazo et al 2004). En primer lugar, por la imposibilidad de compatibilizar en un mismo tipo de estructura molecular dos propiedades fundamentales para el potencial

²² Frente a otras interpretaciones más “descorporeizadas” (por ejemplo Maynard-Smith 2000), la información, desde esta perspectiva, no se entiende sino como un elemento causal, implicado en el mantenimiento y evolución de sistemas autónomos complejos, en la que los genes forman parte de una red autoconstructiva de componentes, y es esta red la que interpreta y usa esa información (Pattee 1982).

²³ Decimos casi por que en la última frase de la definición se menciona que la capacidad de evolución abierta está constreñida por las leyes físico-químicas. El concepto de construcción, como veremos, jugará un papel relevante en nuestra propuesta, aunque dotado de una connotación más “positiva”.

I. Vida, evolución y organización

evolutivo de un sistema, como son la plasticidad, especificidad y eficiencia en la catálisis por un lado y por otro el almacenamiento, replicación y transmisión de información. En segundo lugar, por la imposibilidad de generar un incremento progresivo de complejidad molecular sin mecanismos de copia fiable acoplados a los de autocatálisis regulada y que llevaría a la aparición de componentes con actividad de molde (*template*) subsumidos en la dinámica del sistema. Esta situación, provoca un “cuello de botella” evolutivo que conduce a una redistribución de funciones entre componentes dinámicos, metabólico-operativos (fenotipo-proteínas) y componentes informacionales²⁴ (genotipo-genes).

De este modo, la maquinaria genética permite una replicación altamente eficaz de las macromoléculas, proteínas y enzimas, que constituyen los organismos que conocemos. Es más, su naturaleza secuencial y desacoplada de la dinámica le da unas posibilidades evolutivas novedosas ya que estos sistemas son capaces de evolución abierta. Un sistema autónomo puede reproducirse variacionalmente, pero no hacerlo de modo ilimitado. Es un requisito de la evolución abierta que puedan ser capaces de crear *indefinidamente* nuevas versiones de sí mismos, sin ningún techo de complejidad organizativa predeterminado²⁵.

Así pues, desde esta interpretación, la evolución podría dividirse en dos etapas. Una primera etapa de evolución no abierta, que estaría en funcionamiento hasta el origen del código genético, seguida de una fase posterior de evolución abierta, en la que es posible un incremento de complejidad indefinido, derivada de la, en principio, ilimitada variabilidad de las moléculas de ADN (ver capítulo 4). La evolución prebiótica, no abierta, al no contar con esta capacidad, se considera como un proceso de segundo orden, no paradigmático de lo “evolutivo”.

Esta interpretación sugiere una serie de cuestiones interesantes. La evolución prebiótica es un proceso realmente importante y potente que ha permitido un crecimiento en complejidad produciendo formas cada vez más estables, hasta la generación de organismos con una sofisticada maquinaria genética. ¿Qué tipo de propiedades permitieron a estos sistemas evolucionar? ¿No seguirán teniendo este tipo de propiedades un papel relevante en la evolución después de la aparición del código? O, de forma más general, ¿qué determina la capacidad evolutiva de un sistema? Como veremos en el capítulo cuarto, existe un creciente número de investigadores que

²⁴ Es importante recalcar que estos autores defienden la necesidad de ambos tipos de componentes, es decir, genes y proteínas. Un sistema de macromoléculas “autocatalíticas” en evolución no produce resultados interesantes, al contrario, se produce una situación en la que se producen secuencias cada vez más simples, hasta llegar a la mínima capaz de replicarse (Spiegelman 1967).

²⁵ Excepto el determinado por las constricciones físico-químicas, de desarrollo, etc. del sistema.

muestran como la evolucionabilidad de un sistema depende de la plasticidad del mismo y de su adaptabilidad que de las propiedades de sus constituyentes moleculares.

Otro hecho hace remarcar la relevancia de la evolución pregenética, y es su eficacia. Los primeros seres vivos aparecieron muy pronto, hace casi 4.000 millones de años, muy cerca del origen de la propia Tierra, y permanecieron sin grandes cambios durante casi 2.000 millones de años a pesar de ser capaces de evolución abierta. La evolución prebiótica fue rápida y eficaz, ¿por qué?

La importancia de la autoorganización en la evolución es especialmente clara y reconocida por la mayoría de los biólogos en el problema del origen de la vida, ya que permite anclar la organización biológica en procesos más básicos de organización material. Sin embargo, este reconocimiento no se extiende de forma tan general cuando se pretende usar este tipo de aproximaciones para explicar la evolución de los seres vivos modernos. Es decir, la visión externalista asume que la autoorganización pierde su relevancia original una vez que aparecen sistemas con reproducción genética, puesto que desplazarían a estos sistemas “primitivos,” y que, por lo tanto, una vez constituidos los primeros seres propiamente vivos, el estudio de la dinámica genética ha de situarse en el centro de la investigación en biología evolutiva. Esta interpretación soslaya el hecho de que estos nuevos sistemas genéticos están insertos en una dinámica autoorganizativa, cuyas propiedades, como veremos, se hacen especialmente importantes, por ejemplo, a la hora de explicar el origen de nuevos rasgos o innovaciones evolutivas.

En breve, pensamos que desde la visión externalista la evolucionabilidad tiende a hacerse depender casi exclusivamente de la capacidad de evolución abierta derivada de las propiedades combinatorias de los genes en la historia evolutiva, mientras que las propiedades derivadas de la organización biológica no se consideran igualmente relevantes para entenderla.

5. Conclusiones

La vida se caracteriza por dos rasgos distintivos: su organización y su capacidad para evolucionar. A lo largo de la historia de la biología, o de la filosofía de la vida, se puede observar un constante movimiento en el acento que se pone en alguno de estos aspectos. La Síntesis Moderna supuso un desplazamiento del centro de gravedad de la explicación biológica hacia el lado evolutivo, ya que considera que la evolución (con la selección natural como la principal “fuerza”) es el principio unificador de la biología, y que todo fenómeno biológico descansa en una causa evolutiva o última. Este sesgo hacia el lado evolutivo en la concepción moderna de la vida se reflejó en la exclusión de la biología del desarrollo del proyecto sintético, cuyo reflejo conceptual se manifiesta en una serie

I. Vida, evolución y organización

de presupuestos histórico-filosóficos que consideramos problemáticos, como la tesis de la ruptura con el pensamiento tipológico, y la defensa de una autonomía de la biología entendida de una forma que ponía obstáculos a aproximaciones que intentaban explicar la evolución dentro del contexto más general del mundo físico-químico. El concepto de autoorganización, como hemos visto, puede servir de puente para volver a poner de relevancia la importancia de la organización en la evolución, de manera que el papel de la selección natural como “filtro” funcional sobre la construcción de nuevas combinaciones de genes, se vea complementado por procesos organizativos que permiten la generación de variabilidad no-letal y que hacen que la evolucionabilidad del sistema no dependa únicamente de la naturaleza molecular del mismo.

Esto no implica que sea posible sustituir un tipo de explicación por otra, puesto que la evolución es un proceso tremendamente oportunista, pero creemos que estudio de los principios fundamentales de la organización biológica va a servir para acotar el enorme rango de historias posibles que permite generar la perspectiva histórico-selectiva. Se trata ahora de unificar ambos aspectos, en un estudio combinado de causas próximas y últimas, de procesos de desarrollo y de acontecimientos históricos, para elaborar una visión de la evolución y de la vida más sistémica, una evolución a la vez producto y causa de la organización biológica.