

Orden y caos en biología

La autoorganización como fuente de complejidad en los seres vivos



ELENA ÁLVAREZ-BUYLLA
LUIS MENDOZA
FRANCISCO VERGARA

¿Podría repetirse la historia de la vida?

La biología evolutiva contemporánea considera que la vida es *monofilética*—es decir, concibe a todos los seres vivos que han existido sobre la tierra provenientes de un ancestro común— y uno de sus objetivos principales consiste en descubrir la mayor cantidad posible de detalles del particular y único *orden* de aparición de las ramas en la aún desconocida reconstrucción filogenética enteramente natural.¹ La evolución puede entenderse como el nexo entre dos elementos: el primero es justamente el *patrón* de surgimiento de nuevas formas vivas a partir de otras más antiguas, mientras el segundo es el conjunto de *procesos* evolutivos mediante los cuales aparecen nuevas estructuras y funciones establecidas en las poblaciones naturales. Evidentemente, los procesos tienen como consecuencia la topología específica de las reconstrucciones filogenéticas. Por tradición, la enorme riqueza de las estructuras y funciones propias de los seres vivos ha sido vista como si existiera en una casi completa *armonía con el medio*; incluso una revisión superficial de los conceptos acerca de la vida defendidos a lo largo de una gran parte de la historia de Occidente permitiría afirmar que, al menos desde Aristóteles, para mucha gente ha resultado irresistible adoptar la suposición de que *todo lo vivo es como es y está donde está por adaptación*. Tal vez sobra decir que el descu-

¹ A pesar de lo esotérico que pueda parecer este enunciado, en realidad se refiere a algo muy sencillo. Los millones de características—morfológicas, genéticas, fisiológicas, etcétera— imaginables en los organismos que todo el mundo conoce pueden ser usadas para estimar cuán emparentadas se encuentran dos especies biológicas cualesquiera. Si esta comparación se hiciera entre absolutamente todos los organismos, vivientes y extintos, y no tuviésemos ninguna duda acerca de las relaciones ancestro-descendiente entre ninguno de los grupos comparados, estaríamos en presencia de “la reconstrucción filogenética natural”, la cual refleja el orden *exacto* en que han ido apareciendo las diferentes clases de seres vivos a lo largo de la evolución. Este ideal aún no existe y las clasificaciones biológicas con las que contamos son en menor o mayor medida artificiales.

brimiento del mecanismo mediante el cual surgen y se fijan las adaptaciones de los organismos es precisamente la gran contribución de Darwin a la historia de la ciencia. Un famoso zoólogo británico ha llegado al extremo, no hace mucho tiempo, de considerar básicamente terminada la tarea de encontrar los *procesos* que han generado y generarán el *patrón*, aunque todavía nos llevará algún tiempo añadir notas al calce a la obra comenzada por Darwin y Wallace (Dawkins, 1987).

El *orden* al que aquí estamos refiriéndonos es, entonces, esa “armonía con el entorno”, que de manera intuitiva percibimos en la naturaleza, en instancias tan evidentes como la aparentemente perfecta adecuación de la estructura del ojo humano respecto a la función que cumple—ejemplo clásico que tomamos de *The Origin of Species*—. Sin embargo, no debemos olvidar que a) *la aparición de estructuras y funciones, nuevas y ordenadas, es un fenómeno posible en todos los niveles de la organización jerárquica de la vida*, desde los genes hasta los taxa supraespecíficos, pasando por las células, los individuos, las poblaciones y las especies, y que b) *los eventos sucedidos en cualquiera de los niveles de esta jerarquía inciden de manera directa en los fenómenos observables en niveles superiores de la misma*.

Algunos de los episodios que conocemos de la historia de los seres vivos ilustran con mucha claridad que *las preguntas fundamentales de la biología se refieren justamente a los factores determinantes de la aparición, conservación y pérdida de elementos morfofuncionales que interactúan de manera coordinada en los sistemas vivos a lo largo de la evolución y dan origen así a nuevos tipos de organismos*. No todas ellas están respondidas; por ejemplo, si los primeros procariontes y protistas que aparecieron sobre la tierra estaban “perfectamente adaptados”, ¿por qué razón ha habido al menos diecisiete eventos diferentes de transición hacia la multicelularidad (Buss, 1987)? ¿Por qué no nos quedamos todos siendo organismos unicelulares? Más aún, ¿por qué sólo tres de los grupos en los cuales ocurrieron

tales transiciones —los que generaron a los hongos, las plantas y los animales— adquirieron la habilidad de formar agregados multicelulares que se diferencian en tipos celulares particulares, o sea la capacidad de formar embriones?

Sigamos con las preguntas. Una vez establecido el desarrollo embrionario como una estrategia estable y abierta para siempre la posibilidad de crear nuevos tipos de células, ¿por qué después de un periodo de lentos cambios morfológicos que duró unos ochocientos millones de años a partir de la aparición de los primeros eucariontes, hubo una súbita y extraordinaria diversificación de los planes estructurales de los animales, evento conocido con el gráfico nombre de explosión del Cámbrico —hace unos seiscientos millones de años—, en el que aparecieron unos veinte phyla que no dejaron absolutamente ningún descendiente al posterior periodo geológico (Gould, 1980)? Además, ¿por qué dicha temporada de innovaciones masivas en los patrones morfológicos de los seres vivos fue seguida por una estabilidad prolongada hasta nuestros días?

Por último, ¿podrían los episodios aquí recordados, y todos los demás que hemos dejado de lado por el momento, suceder *otra vez*? Si la vida apareciera en otro planeta diferente del nuestro en las mismas condiciones iniciales de la tierra, ¿la sucesión de los eventos evolutivos sería la misma? Creemos que el intento por responder esta última pregunta es especialmente importante porque, *si se descubre que en algún lugar de la jerarquía ecológico-genealógica* (Salthe, 1985; Eldredge, 1985) *existe una tendencia hacia la autoorganización y el aumento de la complejidad, la selección natural dejaría de ser vista como la fuente primordial de orden en el mundo vivo,² y muchas estructuras y procesos calificados a priori como adaptativos comenzarían a verse no sólo como el producto de limitaciones y moldeos ambientales, sino también de restricciones históricas, genéticas y embriológicas* (Brooks y Wiley, 1988; Kauffman, 1993).

Contestar este tipo de interrogantes no es tarea fácil, pero lograrlo significaría, como decíamos, cumplir uno de los objetivos más importantes de la biología. Parece pues evidente que, para comenzar dicha labor, es necesario elaborar aparatos conceptuales y metodológicos en extremo con-

² La mayoría de los científicos que trabajan dentro del paradigma neodarwinista afirman que *la fuente más importante de orden en los organismos y sus relaciones es la selección natural*. De ninguna manera pretendemos afirmar que esta fuerza evolutiva y su consecuencia, la adaptación, son irrelevantes para explicar la compleja organización de lo viviente. Sólo hemos querido hacer énfasis en que definitivamente no todos los elementos estructurales y funcionales de la jerarquía de niveles de organización biológica que parecen *acomplamientos perfectos* pueden ni deben ser explicados como productos exclusivos de dichas causas, y hemos tratado de revisar las posibles alternativas que una serie de novedosas aproximaciones teóricas y datos empíricos han permitido vislumbrar para explicar esos mismos interesantes fenómenos. Los puntos de vista críticos más importantes sobre estos aspectos particulares y en general sobre el *status* de la teoría evolutiva contemporánea pueden encontrarse en Gould, 1980; Raff y Kaufman, 1983; Eldredge, 1985; Edelman, 1988; Brooks y Wiley, 1988; Kauffman, 1993; Zuckerkandl, 1994, y Berry, 1995.

gruentes que funcionen como una guía y una inspiración para el trabajo experimental y de campo en biología evolutiva.

Breve historia de la aplicación en biología de los cuerpos formales para explicar el orden de lo vivo

Los biólogos teóricos se han preocupado por buscar explicaciones físicas y elaborar cuerpos formales que nos sirvan para describir y entender el origen y mantenimiento de la complejidad biológica. En este ensayo nos referiremos a los tres principales desde los cuales se ha analizado la fenomenología de la complejidad en los seres vivos. Estos cuerpos teóricos se diferencian entre sí por la manera en que se concibe a un ser vivo: como un sistema termodinámico, como un sistema caótico o bien como un sistema autoorganizativo.

El primer intento de descripción formal del orden biológico involucró el uso de la entropía, término acuñado por Rudolf J. E. Clausius en 1865 para referirse a la cantidad de energía disipada por un sistema. Posteriormente, Ludwig Boltzmann proporcionó una interpretación física de los cambios de entropía de un sistema en relación con el número de posibles microestados propios del macroestado donde se encuentra el sistema. Por ejemplo, de acuerdo con una descripción probabilística del aumento de entropía, si nuestro sistema es un gas ideal compuesto de partículas idénticas, los microestados serían las diferentes combinaciones de la posición espacial, la masa y la velocidad de las partículas, y el macroestado estaría definido por la temperatura, volumen y presión del gas (las variables T, V y P, respectivamente). Ahora bien, una característica importante de los sistemas termodinámicos es que su entropía siempre aumenta —nunca disminuye— conforme avanza el tiempo; este enunciado es una de las versiones más empleadas de la Segunda Ley de la Termodinámica.

La interpretación probabilística del aumento de la entropía ha sido popularizada como un aumento en el “desorden” del sistema. Así, el incremento del orden presente en los seres vivos —ya sea durante el desarrollo ontogenético o a través de la evolución— ha tratado de verse como un proceso en el cual la entropía disminuye con el tiempo. Esto, sin embargo, parece contradecir el segundo principio de la termodinámica. Para evitar la contradicción, Ilya Prigogine desarrolló una teoría termodinámica generalizada que permite estudiar sistemas que intercambian materia y energía con el medio (Prigogine, 1972; Prigogine y Stengers, 1984), en los cuales sí puede haber una disminución de la entropía en algunas de sus partes. En dicha formulación se describe a los seres vivos como estructuras disipativas —que gastan energía—, en estado estacionario —cuya estructura no cambia con el tiempo—, fuera del equilibrio termodinámico —con diferente temperatura, presión, etcétera, que el medio.

El intento más moderno y sólido dentro de esta línea argumentativa es el de Brooks y Wiley (1988). De acuerdo

con ellos, la aproximación termodinámica para explicar el orden está del todo justificada porque los organismos vivos —en particular sus genomas— están sujetos a las restricciones de la Segunda Ley de manera similar a como lo está el flujo de energía en cualquier sistema físico. Para ellos, “si la evolución es una consecuencia axiomática de ciertos procesos biológicos que siguen la Segunda Ley, entonces las teorías actuales acerca del proceso evolutivo necesariamente están incompletas porque son teorías acerca de causas próximas” (Brooks y Wiley, *op. cit.*, p. xi). Más aún, esta hipótesis, en la cual figuran con un papel prominente los conceptos de entropía e información, proporciona una conexión entre los procesos biológicos y las leyes físicas, mostrando que no existen leyes de aplicación exclusiva en el ámbito biológico, además de que brinda una manera de demostrar la plausibilidad de un cambio evolutivo no por completo azaroso e internamente dirigido.³

Si bien la descripción termodinámica de los sistemas biológicos parece ser un excelente modo de aproximarse a entender el orden en la naturaleza, en todos los niveles, este enfoque tiene limitaciones importantes. La más obvia es que la teoría de la termodinámica considera el comportamiento de cantidades enormes de partículas idénticas ideales. Por lo tanto, los criterios que debe cumplir un sistema para considerarlo termodinámico —energía total y número fijo de partículas, partículas ideales rígidas que pueden estar en cualquier parte del sistema, etcétera— difieren radicalmente de los aplicados para considerar a un sistema como biológico —donde intervienen procesos como la reproducción y la réplica de información, los intercambios de materia y energía con el medio, la selección natural, la deriva y el flujo génico, etcétera—. Además, como ya hemos indicado antes, el orden biológico en general se refiere a la presencia de diferentes elementos morfofuncionales en los sistemas vivos, que interactúan de manera coordinada en el contexto de los procesos evolutivos y generando la biodiversidad. Ante esto, la idea de desorden como sinónimo de entropía se viene abajo fácilmente.

De acuerdo con Berry (1995), autor de una de las críticas más importantes formulada a la hipótesis Brooks-Wiley, la entropía no es una medida de orden o desorden, sino una medida del número de microestados que pertenecen a un macroestado en el cual se encuentra un sistema. Precisamente en este mismo trabajo, Berry llega a la conclusión de que “no existe una

conexión directa entre eventos evolutivos tales como la especiación y los cambios en la entropía termodinámica; (del mismo modo) la irreversibilidad de la evolución no es una consecuencia de la irreversibilidad termodinámica” (Berry, *op. cit.*). El uso incorrecto de la entropía como sinónimo de desorden se puede ilustrar con un ejemplo sencillo tomado del trabajo antes citado. En una solución (macroestado #1 del sistema agua-sal) sobresaturada de tiosulfato de sodio, éste se cristaliza de manera espontánea (macroestado #2 del sistema agua-sal). Esta cristalización implica un aumento del orden espacial, ya que las moléculas de solvente y soluto se separan físicamente. Al mismo tiempo, sin embargo, este proceso espontáneo se acompaña de un aumento de la entropía del sistema. Ello se debe a que al macroestado #2 corresponde un mayor número de microestados posibles que al macroestado #1. Esta diferencia en el número de macroestados se debe ante todo a la gran cantidad de combinaciones de posición espacial y velocidad de las moléculas de agua, cuando la sal se halla en un estado cristalino, ya que, en solución, las moléculas de agua quedan pegadas a los iones de sal formando puentes de hidrógeno, mientras que, al cristalizarse la sal, las moléculas de agua tienen mayor movilidad. Así, en conclusión se puede decir que el dar interpretaciones laxas a términos que han sido formalmente definidos puede llevar a contradicciones o sinsentidos.

La hipótesis Brooks-Wiley es, sin duda, una contribución importante a la tarea de encontrar un marco conceptual integrativo que permita resolver los retos intelectuales planteados por los fenómenos evolutivos. Sin embargo, es un hecho que las discrepancias entre los sistemas termodinámicos no biológicos y los biológicos indican la necesidad de diseñar nuevas estrategias para el estudio de estos últimos.

En años recientes se ha encontrado en los *sistemas dinámicos no lineales* una formalización alternativa para describir los sistemas biológicos, con especial énfasis en las llamadas *dinámicas caóticas*. El estudio matemático de los sistemas dinámicos se remonta a los trabajos de Henri Poincaré de finales del siglo pasado. Pero no fue sino hasta 1960 cuando Stephen Smale atrajo la atención sobre las dinámicas caóticas como una descripción adecuada de ciertos fenómenos naturales, como las turbulencias. El auge de la computación ha estimulado desde entonces la publicación de infinidad de aplicaciones de dinámicas caóticas, hasta llegar a 1976, cuando Robert May realizó el primer estudio detallado de un proceso biológico caótico (May, 1976), analizando la llamada ecuación logística de crecimiento poblacional.

Como se puede ver, el campo de las dinámicas caóticas en sistemas biológicos es muy joven; pero ha atraído mucho la atención por dos razones principales: la primera es la posibilidad de generar dinámicas muy complicadas a partir de modelos muy sencillos y la segunda es la capacidad de formar patrones geométricos con una infinidad de detalles a partir de dinámicas muy sencillas (Gleick, 1987). En algunas áreas de la biología, como el caso de las dinámicas de poblaciones, ha habido desde hace mucho tiempo una importante producción de modelos matemáticos, muchos

³ En esta cita, los autores no se refieren a una teleología de lo vivo, sino a lo que les ha sido evidente en su labor como sistemáticos filogenéticos: los efectos de las restricciones históricas sobre los patrones de desarrollo, la morfología comparada, los patrones de especiación, la biogeografía y la ecología son ubicuos, y sin duda han moldeado el proceso evolutivo. Esto les sugiere la influencia de “una ley natural de la historia” (Brooks y Wiley, 1988, p. xiii). Tal vez su interpretación va demasiado lejos, pero lo que no deja de ser interesante es la convergencia con algunas de las conclusiones de los científicos que trabajan en el área de complejidad y en la interpretación evolutiva de los datos empíricos de la genética molecular del desarrollo contemporánea (como Kauffman y Zuckerkandl, respectivamente).

de ellos no lineales; este tipo de estudios permite establecer de manera inmediata, rigurosa y clara, si los modelos pueden dar lugar a dinámicas caóticas o no (véase, por ejemplo, Doebeli, 1994). Pero en contraparte, surge un problema cuando en vez de partir de un modelo matemático se cuenta con resultados experimentales, pues aunque los datos muestren dinámicas muy complejas, eso no es garantía suficiente de la existencia del caos formalmente definido; para ello es necesario estudiar las ecuaciones que dan lugar a las dinámicas. Por ello, si no se cuenta con un modelo matemático que reproduzca los datos experimentales, no es trivial ni claro el procedimiento para demostrar que alguna dinámica cumple con las tres características de las dinámicas caóticas: sensibilidad a las condiciones iniciales, presencia de mezcla y existencia de puntos periódicos densos (Peitgen *et al.*, 1992).

La introducción de la idea del caos en biología ha tenido dos vertientes. Por un lado, se ha insistido en describir ciertos procesos —oscilaciones en poblaciones, actividad eléctrica cerebral, etcétera— como caóticos y, por otra parte, se ha utilizado el término caos para describir el orden biológico como un "anticaos". Esto último es incorrecto, pues en tanto que una dinámica caótica se encuentra perfectamente bien definida en términos matemáticos, no lo está así el concepto de anticaos. Este último término se ha utilizado para describir el estado de algunos sistemas que muestran una organización compleja —y se encuentran en "el borde del caos"; (Kauffman, 1991, 1993)—. Esto representa varios problemas; primero, el caos con el cual se compara el anticaos es un desorden y no el caos definido en matemáticas; y segundo, tanto organización compleja, como orden y desorden, son términos aún no bien definidos, por lo cual su aplicación queda más bien al criterio de quienes estudian ciertos sistemas.

A pesar del problema de la falta de formalización, se han emprendido numerosos esfuerzos interdisciplinarios para encontrar las leyes que regulan la aparición, mantenimiento y evolución de los sistemas complejos. El nombre genérico con el que se denominan estos estudios es el de *teoría de sistemas complejos*, la cual es aún un área nueva y difusa (Waldrop, 1992). Vistos en conjunto, dichos estudios tratan como un tipo particular de organización a los sistemas complejos, independientemente de si son sistemas mecánicos, biológicos, sociales o de cualquier otro tipo. El interés central del estudio de la complejidad es *comprender cómo pequeños sistemas sencillos que interactúan entre sí en nivel local dan lugar a macrosistemas con dinámicas y estructuras globales muy complejas*.

Si bien hasta ahora no hay un consenso acerca de lo que constituye la complejidad en cualquier sistema imaginable, es posible hacer una clasificación de los niveles de análisis de los llamados sistemas complejos. De este modo, se puede hablar de complejidad espacial —definida por el número, tipos y jerarquías de los elementos y las relaciones entre ellos—, temporal —definida por dinámicas locales y globales, como sistemas autónomos o dinámicas de adaptación al medio— y funcional —definida por el número y tipo de funciones.

Existen, pues, muchos niveles de descripción para establecer la complejidad de un sistema determinado. De la multiplicidad de criterios posibles, uno de los más utilizados es el basado en el estudio de los *autómatas celulares*, estructuras matemáticas espacio-temporales sencillas que interactúan entre sí en nivel local. El estudio de las dinámicas originados por los autómatas revela que con ellos se pueden generar patrones espacio-temporales de cuatro tipos (Wolfram, 1984; Levy, 1992): *a*) aquellos que desaparecen con el tiempo, *b*) los que evolucionan hacia un tamaño finito fijo, *c*) los que crecen indefinidamente a una velocidad constante y *d*) los que crecen y se contraen irregularmente. Por las estructuras generadas y su capacidad de procesamiento de



información, las dinámicas del tipo *a* y *b* se consideran simples; las del tipo *c*, caóticas, y las del tipo *d*, complejas.

Una vez aclarada la noción de caos, podemos analizar otra de las ideas más empleadas en el área de sistemas complejos. Se trata del concepto de *autoorganización*. En la primera parte de este ensayo apelamos a una comprensión intuitiva de este término, pero no quisiéramos tratar este concepto de manera superficial; ahora diremos que este concepto implica la hipótesis de que la complejidad espacio-temporal de algunos sistemas es *inevitablemente* originada por las dinámicas e interacciones de sus componentes. Los sistemas autoorganizados tienen un nivel externo, que de hecho permite su reconocimiento como tal, y un nivel interno, que

incluye los mecanismos gracias a los cuales es posible la aparición de las propiedades autoorganizativas. El nivel externo —es decir, la manera de reconocer la autoorganización— no es fácil de definir, pero se puede decir que las principales características de los sistemas autoorganizativos son *la gran estabilidad ante las perturbaciones del medio en el cual se encuentran y su capacidad de aumentar su complejidad en escalas temporales relativamente cortas.*

El análisis de algunos sistemas autoorganizativos ha mostrado la presencia extensiva de retroalimentaciones y reforzamientos mutuos entre las diferentes partes de los sistemas. Un aspecto importante de estas retroalimentaciones es que existen tanto del tipo negativo como positivo. Las retroalimentaciones negativas proveen el mecanismo de homeostasis que mantiene estables a los sistemas. La presencia de estas retroalimentaciones negativas es característica de muchos sistemas de control; pero las retroalimentaciones positivas permiten a los sistemas autoorganizativos el aumento de su complejidad. Veamos algunos ejemplos.

Autoorganización biológica: genes y desarrollo

Una de las instancias más claras de la autoorganización biológica la representa el ciclo de vida del moho *Dictyostelium discoideum*. Este organismo tiene un periodo en el cual vive como una colonia formada por individuos unicelulares (amibas). Cuando los nutrientes del medio donde habitan se agotan, comienza para ellos una fase de agregación, debido a que algunas de las amibas de toda la colonia empiezan a secretar una molécula —el AMP cíclico, o cAMP— en el medio donde se encuentran. Esta señal causa dos efectos principales en cada una de las amibas que la reciben: primero, hace que éstas se muevan hacia la fuente de secreción de dicha molécula; y segundo, las amibas comienzan a producir y secretar la misma sustancia que las indujo a migrar.

Este ciclo de recepción-migración-secreción genera gradientes circulares de concentración de cAMP e induce a las amibas a agregarse en el punto de mayor concentración de esa molécula. Una vez agregadas las células, en lo que se denomina pseudoplasmodio, se tiene ya a un organismo multicelular. Este pseudoplasmodio comienza a migrar, en algún momento se detiene y empieza otra transformación morfológica. El pseudoplasmodio se diferencia ahora en un cuerpo

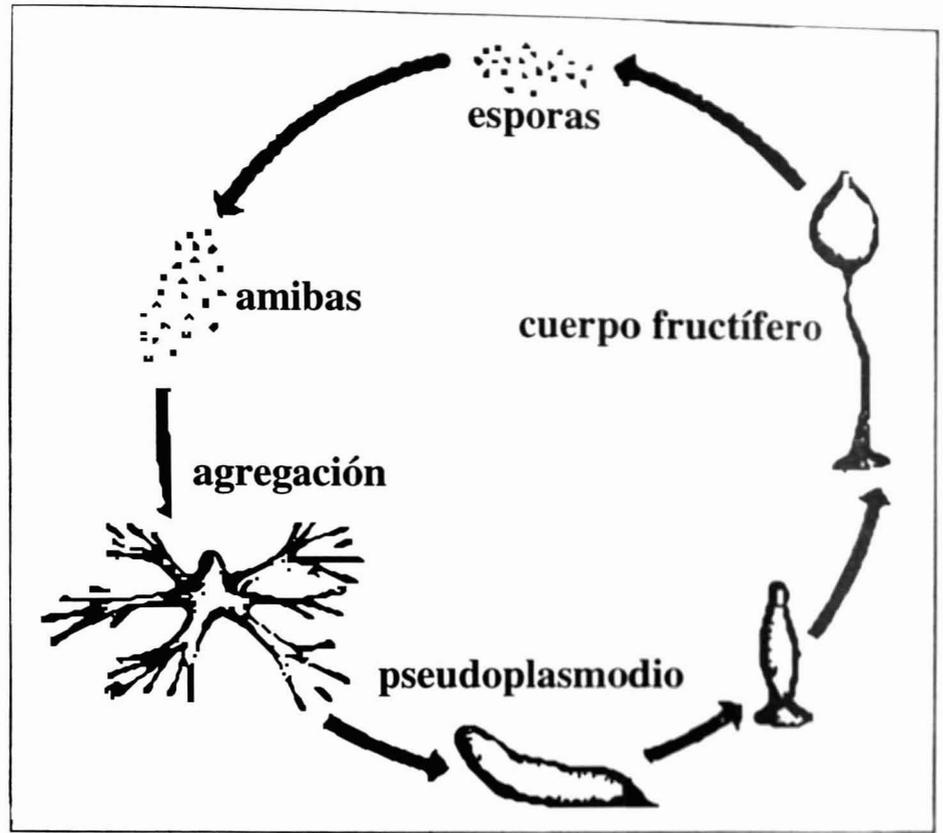


Fig. 1. Ciclo de vida de *Dictyostelium discoideum*

compuesto por un tallo y al final de él un cuerpo fructífero. Este último contiene esporas que, al dispersarse y encontrar un medio adecuado, forman nuevamente a las amibas generadoras de otra colonia de organismos unicelulares (Firtel, 1991; véase figura 1).

En este ejemplo se distingue claramente el surgimiento de un nuevo tipo de organización en *Dictyostelium discoideum*, que consiste en la transición de una forma unicelular a una multicelular. Este aumento en la complejidad es desencadenado por una señal externa (falta de nutrientes), pero todo el mecanismo es enteramente dependiente de dinámicas locales propias de cada una de las amibas (recepción-migración-secreción). En este caso específico, la señal que provee la retroalimentación positiva es el cAMP; mientras más de él se encuentra en el medio, más células lo recibirán y se producirá una mayor cantidad de dicha molécula. Con este breve ejemplo se muestra que interacciones locales simples entre muchos individuos, aunadas a mecanismos que involucren retroalimentaciones positivas, pueden dar lugar a un incremento en la complejidad del sistema, esto es, a una autoorganización. ¿Podrían dinámicas de tal estilo hallarse detrás de los múltiples eventos de aparición de la multicelularidad a los que hicimos referencia al principio del ensayo?

El siguiente ejemplo está relacionado de manera directa con otro de los escenarios evolutivos que empezamos a reconstruir al comienzo, y que definitivamente nos parece fascinante, más aún porque el uso de algunos elementos del estudio de los sistemas complejos suministra una excelente explicación de los mecanismos y procesos involucrados en él.

Uno de los modelos con una amplia aceptación para el estudio de las interacciones genéticas, que constituye una de las herramientas usadas en el área de sistemas complejos, es el de las redes booleanas. Una red de este tipo está compuesta por muchos elementos que interactúan entre sí, y cada elemento puede adquirir uno de dos estados diferentes en algún momento dado. Finalmente, si un elemento de la red se activa o inactiva, depende del estado en que se encuentren los elementos con los cuales tiene conexiones directas —para un amena introducción a este tema ver Kauffman, 1991.

Las redes booleanas son útiles para identificar algunas propiedades intrínsecas (autoorganizativas) en sistemas con alta o baja conectividad entre sus elementos. En particular, es interesante la interpretación que Stuart Kauffman ha dado a los parámetros N (número de elementos de la red) y K (número de interacciones de cada uno de los elementos de la red) de este modelo. Si se considera a N como el número de genes en una célula y a K como el número de interacciones (regulatorias) entre los genes, al estudiar las propiedades estadísticas de dichas redes se obtienen resultados por demás interesantes. Para comenzar, estas redes muestran dinámicas cíclicas, esto es, los patrones de activación-inactivación varían con el tiempo, pero en algún momento estos patrones se repiten. Además, una misma red puede tener más de una de estas dinámicas cíclicas, llamadas *atractores*.

Una característica importante de este tipo de estudios consiste en que, cuando cada elemento tiene una baja conectividad ($K = 3$), las dinámicas de las redes de regulación presentan una gran estabilidad y al mismo tiempo son complejas. Dichas dinámicas en las redes de regulación les permiten tener una gran flexibilidad para adaptarse rápida y exitosamente, pues las interacciones entre sus elementos forman una verdadera homeostasis —en una acepción no muy distinta de la empleada en fisiología.

Ahora bien, la presencia de distintos atractores en las redes de regulación mencionadas ha sido interpretada como la posibilidad de que existan patrones de actividad genética distintos dentro de un mismo genoma. Si se toma en cuenta, además, que tener diferentes actividades genéticas en células con genomas idénticos no es otra cosa que *la existencia de diferentes tipos celulares dentro de un organismo*, resulta que estos modelos de redes permiten estudiar la diferenciación celular. Los trabajos de Kauffman predicen que el número de tipos celulares distintos, existentes dentro de un mismo organismo, corresponden aproximadamente a *la raíz cuadrada del número de elementos de la red —es decir, del número de genes de ese organismo—*. Resulta que el pronóstico se cumple con bastante aproximación en algunos casos: si consideramos que los humanos tienen unos cien mil genes, el número de células calculado es de 370, en tanto que experimentalmente se conocen 254. Otras buenas aproximaciones se tienen para las bacterias (con uno o dos tipos celulares), las esponjas (de doce a quince) y los anélidos (que tienen cerca de sesenta tipos celulares).

Para terminar, quisiéramos indicar que en el campo del análisis de los orígenes de la complejidad de los seres vivos, los descubrimientos empíricos apuntan en una dirección muy similar a la teoría de los sistemas complejos. Nos referimos a los genes homeóticos, cuyo descubrimiento ha marcado uno de los episodios más importantes de los últimos años en biología. Estos genes codifican para una serie de factores de transcripción cuyas características, según se ha comprobado mediante la aplicación de una amplia gama de técnicas de biología molecular, están ampliamente conservadas en varias especies de animales usados de modo habitual como sistemas modelo. Esto es así al menos en tres dimensiones diferentes: a) en sus relaciones con los genes estructurales que regulan, b) en el sentido espacial del orden génico en los cromosomas y c) en la correspondiente sucesión de regiones corporales en que estos genes ejercen sus efectos morfogenéticos. Si bien esta gran sorpresa —una de cuyas repercusiones ha sido el otorgamiento del premio Nobel de Medicina de 1995 a tres de los principales investigadores de los genes homeóticos de *Drosophila*— se analizó primero en el reino animal, en unos pocos años se ha generalizado a otros reinos. Sin ir más lejos, las plantas tienen un sistema de genes reguladores —los cuales codifican factores de transcripción y otras moléculas comprometidas con procesos de transducción de señales— que funciona de modo muy similar a los grupos de genes homeóticos de los insectos, los nemátodos, los mamíferos, los peces, etcétera, en el proceso de morfogénesis de importantes estructuras propias de las plantas, como la flor.

En su revisión más reciente de la estructura de las redes genéticas de regulación de la morfogénesis, Emile Zuckerkandl hace una síntesis de estos descubrimientos experimentales en el campo de la genética molecular del desarrollo, de la que entresacamos el siguiente comentario:

Todos los órganos están, de un modo básico, bajo el control de genes homólogos del desarrollo [...] *Tal como se había anticipado* (Zuckerkandl, 1983), *algunas de las relaciones regulatorias entre los genes han resultado ser extremadamente antiguas*. Una vez que los genomas se formaron, es posible que los nuevos genes no hayan aparecido de manera totalmente independiente de cuándo y dónde funcionarían, sino con cierto “compromiso” con relaciones particulares entre el producto génico y otras moléculas macroinformacionales [...] está claro que la noción de que a lo largo de la evolución habrían de encontrarse “islas” de patrones de interacción génica, ultraestables evolutivamente, por audaz que haya podido parecer en un principio, era en realidad bastante conservadora. Al menos esto es así en los organismos multicelulares, cuyas cadenas de interacciones génicas están tan ampliamente conservadas, tal como los trabajos más recientes han demostrado o sugerido fuertemente (Zuckerkandl, 1994).

Así pues, la teoría y los experimentos nos han colocado ante una perspectiva revolucionaria de algunos de los proble-

mas clásicos de la biología evolutiva, el origen de estructuras y funciones complejas —por ejemplo, los ojos—, problema que el mismo Darwin había colocado en la sección dedicada a “las dificultades de la teoría”. Hasta principios de los años ochentas, la mayoría de la gente creía que el “diseño” del ojo de un vertebrado era el resultado de una secuencia evolutiva independiente de la que llevó al origen y constitución del ojo compuesto de los invertebrados. Pues bien, ha resultado que estas estructuras con una función similar en diferentes animales pero con estructuras tan visiblemente divergentes están controladas por un par de reguladores de la morfogénesis altamente homólogos entre sí —los genes *Pax-6* y *eyeless* del ratón y la mosca, respectivamente (véase Zuker, 1994). Aunque sólo seis de los más de treinta phyla de metazoarios tienen sistemas ópticos capaces de producir imágenes (*Cnidaria*, *Mollusca*, *Annelida*, *Onychophora*, *Arthropoda* y *Chordata*), ellos contienen cerca de noventa y cinco por ciento de las especies animales, posiblemente gracias a la significativa ventaja evolutiva de poseer un sistema visual bien desarrollado.

La selección natural y la adaptación no desaparecen en esta nueva perspectiva. Ahora sabemos, sin embargo, que no son la única ni la más importante fuente de orden en los seres vivos. De hecho, en muchos casos —unos bien establecidos, otros en vías de serlo— el *origen mismo del orden* parece depender más bien de las propiedades autoorganizativas determinadas por la arquitectura jerárquica del genoma.

Recapitulación

Adoptar la idea de la autoorganización no tendría mucha relevancia en la biología si sólo se tratara de una manera de hablar acerca de algunos fenómenos. Sin embargo, el esquema de la autoorganización tiene consecuencias importantes para comprender los mecanismos de formación de orden en los sistemas biológicos.

Primero, el hecho de que las dinámicas locales de interacción celular sean las que den lugar a la autoorganización implica la existencia de importantes restricciones morfofuncionales durante el desarrollo de los organismos; por ejemplo, las células pueden establecer contacto directo con un número pequeño de vecinos, la expresión genética es susceptible de regulación directa por un número no muy grande de genes regulatorios, etcétera. En algunos casos, tales restricciones no pueden ser alteradas, sin importar cuánta selección a favor o en contra exista sobre esa estructura. Como consecuencia de ello, en dichos casos es muy probable que las estructuras y funciones en cuestión no hayan tenido un carácter adaptativo cuando aparecieron —es decir que su aparición en las unidades constitutivas de un determinado taxón no fue producto de la selección natural.

Finalmente, en los sistemas con autoorganización, la tasa evolutiva es mayor que en los sistemas sin ella, pues el aumento de complejidad en un organismo puede implicar sólo

unos pequeños cambios en las dinámicas de interacción genética, ya sea alterando la temporalidad de la expresión genética o cambiando los patrones de interacción de los genes (Zuckerandl, 1994). ♦

Bibliografía

- Berry, S., “Entropy, Irreversibility and Evolution”, en *Journal of Theoretical Biology*, Academic Press, vol. 175, 1995, pp. 197-202.
- Brooks, D. R. y E. O. Wiley, *Evolution as Entropy*, 2ª ed., University of Chicago Press, 1988.
- Buss, L. W., *The Evolution of Individuality*, Princeton University Press, 1987.
- Doebeli, M., “Intermittent Chaos in Population Dynamics”, en *Journal of Theoretical Biology*, Academic Press, vol. 166, 1994, pp. 325-330.
- Edelman, G. M., *Topobiology*, Basic Books, Nueva York, 1988.
- Eldredge, N., *Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*, Oxford University Press, 1985.
- Firtel, R. A., “Signal Transduction Pathways Controlling Multicellular Development”, en *Dictyostelium. Trends in Genetics*, 7, 1991, pp. 381-388.
- Gleick, J., *Chaos*, Penguin Books, Nueva York, 1987.
- Gould, S. J., “Is a New and General Theory of Evolution Emerging?”, en *Paleobiology*, vol. 6, núm. 1, 1980, pp. 119-130.
- Kauffman, S. A., “Antichaos and Adaptation”, en *Scientific American*, 265, 1991, pp. 64-70.
- , *The Origins of Order*, Oxford University Press, Nueva York, 1993.
- Levy, S., *Artificial Life*, Pantheon Books, Nueva York, 1992.
- May, R. M., “Simple Mathematical Models with Very Complicated Dynamics”, en *Nature*, 261, 1976, pp. 459-467.
- Peitgen, H. D., H. Jürgens y D. Saupe, *Chaos and Fractals*, Springer-Verlag, Nueva York, 1992.
- Raff, R. A. y T. C. Kaufman, *Embryos, Genes and Evolution*, Indiana University Press, 1983.
- Prigogine, I., “La termodinámica de la vida”, en *La Recherche*, junio de 1972. Traducido en Jacques Monod y otros, *Biología molecular*, CONACYT, México, 1981.
- y I. Stengers, *Order out of Chaos*, Bantam Books, Nueva York, 1984.
- Waldrop, M. M., *Complexity*, Simon and Schuster, Nueva York, 1992.
- Wolfram, S., “Cellular Automata as Models of Complexity”, en *Nature*, 311, 1984, pp. 324-419.
- Zuckerandl, E., “Topological and Quantitative Relationships in Evolving Genomes”, en C. Helène (ed.), *Structure, Dynamics, Interactions and Evolution of Biological Macromolecules*, D. Reidel Publishing, 1983, pp. 395-412.
- , “Molecular Pathways to Parallel Evolution, I. Gene Nexuses and their Morphological Correlates”, en *Journal of Molecular Evolution*, 39, 1994, pp. 661-678.
- Zuker, C. S., “On the Evolution of Eyes: Would you Like it Simple or Compound?”, en *Science* 265, 1994, pp. 742-743.