

Artículo

## Las Principales Transiciones en la Evolución desde la visión de Prigogine de los sistemas disipativos

Carlos de Castro\* y Daniel W. McShea

**Resumen.-** El concepto de *trinomio* de Ilya Prigogine es, según él, aplicable a muchos sistemas disipativos complejos, desde la física a la biología e incluso a los sistemas sociales. Para Prigogine, este trinomio – *funciones, estructura y fluctuaciones* – pretendía capturar las relaciones ricas en retroalimentación entre los niveles superiores e inferiores de estos sistemas. La principal novedad de su visión fue su visualización de la causalidad, en la que la flecha causal va hacia abajo desde las estructuras disipativas hasta sus componentes o funciones. Siguiendo esta visión, algunos físicos y biofísicos están empezando a aplicar términos que antes se utilizaban principalmente en biología como *evolución, adaptación, aprendizaje y comportamiento vital*, a los sistemas físicos y químicos que no están en equilibrio. Aquí, en cambio, aplicamos el punto de vista de Prigogine a la biología, en particular a la evolución, y especialmente a las principales transiciones en la evolución (MTE), argumentando que al menos las transiciones jerárquicas – las transiciones en individualidad – siguen una trayectoria anticipada por el trinomio. En esta trayectoria, los organismos que antes vivían libremente se transforman en “funciones” dentro de una “estructura” orgánica mayor. La visión de Prigogine también predice que, de acuerdo con los datos disponibles, el aumento del número de niveles jerárquicos en los organismos debería acelerarse con el tiempo. Por último, predice que, en escalas de tiempo geológicas, los ecosistemas y Gaia en particular tenderán a “des-Darwinizar” o “maquinizar” los organismos que los componen.

Carlos de Castro. Applied Physics Department and GEEDS, Escuela de Ingeniería Industrial (5221, Sede Mergelina), University of Valladolid, 47002 Valladolid, Spain. E-mail: [ccastro@termo.uva.es](mailto:ccastro@termo.uva.es)

Daniel W. McShea. Department of Biology, Duke University, Box 90338, Durham, North Carolina 27708, U.S.A. E-mail: [dmcshea@duke.edu](mailto:dmcshea@duke.edu)

Aceptado: 13 Febrero 2022

\*Autor correspondiente

**Traducción:** Sara Caraballo de León, Oficina de la Reserva de la Biosfera de Lanzarote, Diciembre 2022

### Introducción

Es bien sabido que el paradigma mecanicista - reduccionista - que explica los procesos de nivel superior en términos de mecanismos de nivel inferior - ha tenido mucho éxito en las ciencias físicas. Pero también lo ha tenido el enfoque macroscópico. La física define conjuntos de procesos y estructuras y formula leyes y principios que sólo tienen sentido desde un punto de vista macroscópico. Estos procesos y estructuras no existen en el nivel microscópico, sino que - se dice - emergen de las propiedades de ese nivel. Así, propiedades como la maleabilidad, viscosidad, la fricción entre dos objetos, la conductividad eléctrica, y demás, son todas propiedades macroscópicas que nos ayudan a describir y predecir la realidad física que observamos. Y se entiende que estas propiedades emergen del nivel microscópico, cuyas partes no las poseen. No hablamos, ni podemos hablar, de la viscosidad de un

átomo, por ejemplo, o de la fricción entre una molécula de cemento y una molécula de la suela de un zapato. A ese nivel, hablamos de fuerzas electromagnéticas. De hecho, los principios o leyes más firmemente establecidos en las ciencias físicas proceden de la termodinámica, que históricamente ha partido de esas propiedades emergentes (por ejemplo, la presión o la temperatura).

Las ciencias biológicas intentan ser coherentes con las ciencias físicas. Parece evidente que los seres vivos cumplen las leyes físicas. Pero más allá de eso, los físicos y biofísicos, al menos desde Alfred Lotka (1922) han hecho importantes aportaciones a la biología. La más conocida quizá sea la obra de Erwin Schrödinger (1944) *¿Qué es la vida?*, pero también están los trabajos de Kleidon y Lorenz (2005), Schneider y Sagan (2005) y Skene (2017). En ecología, contribuciones importantes han venido de biólogos que adoptan una perspectiva biofísica, como son los trabajos de Odum y Pinkerton (1955), Margalef (1963, 1968), Ulanowicz (1977, 2009), Jorgensen y Fath

(2004), y Jorgensen y Svirezhev (2004), así como en la visión Macro de la hipótesis Gaia de Lovelock y Margulis (1974). Estas dos visiones – de la biología y de la física – son complementarias, enriqueciéndose la una a la otra.

Ilya Prigogine escribió muchas veces que todos los sistemas complejos disipativos son estructuras físicas abiertas a los intercambios de energía, materia, e información. Estos sistemas se definen por tres elementos:

- Estructura: el sistema en su conjunto, a macroescala. Algunos ejemplos incluyen las células de Bénard, la llama de una vela, la Gran Mancha Roja de Júpiter y el huracán Katrina.
- Funciones: las partes o unidades del sistema cuyos procesos y relaciones determinan la estructura y, a su vez, son estabilizadas por esta.
- Fluctuaciones: las variaciones en el flujo de materia y energía a nivel de función, variaciones que son potenciadas o disminuidas, estabilizadas o eliminadas, por su interacción con el flujo de materia y energía a través de la estructura mayor.

En la visión de Prigogine, existen retroalimentaciones internas – flujos causales de energía y materia – entre cada elemento del trinomio y los otros dos elementos del sistema, mostrados esquemáticamente (p.ej, Prigogine 1977b) en la Figura 1. Este patrón de interacción puede ser recursivo, dando lugar a una retroalimentación positiva.

La opinión de Prigogine es que el trinomio de la Figura 1 puede aplicarse a cualquier sistema disipativo suficientemente complejo y que todos estos sistemas deben cumplirlo<sup>1</sup>. Llamaremos a este punto de vista *conjetura de Prigogine*. Suponiendo que la conjetura es correcta entonces, como todos los sistemas biológicos son disipativos y muy complejos, cualquier teoría biológica que describa los sistemas biológicos, desde las bacterias hasta la biosfera, debe tratar de ser coherente con ella, al igual que esos sistemas deben serlo con otros principios de la física. Prigogine utilizó este trinomio para explicar como evolucionan los sistemas disipativos. Nosotros lo utilizaremos para explicar el aumento continuo y acelerado en jerarquía en la historia de la vida, la trayectoria marcada por las grandes transiciones evolutivas (MTE).

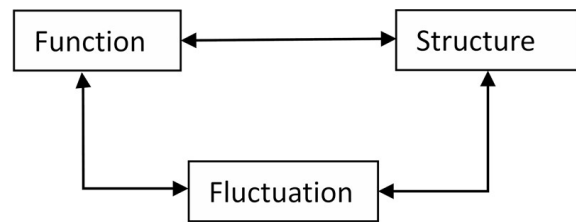


Figura 1. El "trinomio de Prigogine". En los sistemas disipativos complejos cada elemento del trinomio está en interacción con los demás. Las flechas dobles se refieren a las retroalimentación causal entre los tres miembros del trinomio.

Comenzamos con una formulación cualitativa de la visión de Prigogine de los sistemas disipativos complejos. A continuación, generalizamos el trinomio en una forma "recursiva" que da lugar a un anidamiento de trinomios y mostramos cómo esta forma ilumina ciertas características de la MTE y contribuye a la discusión en curso en la literatura. Al final de esta sección, desde la física de los sistemas disipativos, trataremos de explicar las tendencias biológicas a gran escala. Por último, al final, consideramos las posibles consecuencias para nuestra comprensión del proceso evolutivo en cada nivel y especulamos sobre la posibilidad de aplicar el trinomio a los ecosistemas y a Gaia.

### La física detrás del trinomio de Prigogine

Las estructuras disipativas son sistemas abiertos con un comportamiento autoorganizativo que se sitúan en macroestados organizativos alejados del equilibrio termodinámico. Esto se consigue mediante la absorción de un flujo de energía (en términos físicos, exergía) y la disipación o dispersión de esa energía, exportando entropía fuera del sistema al tiempo que se reduce el gradiente que generó el flujo de energía (Glandsdorff y Prigogine 1971; Brooks et al. 1989; Weber et al. 1989; Salthe 1993; Toussaint and Scheider 1998; Jorgensen and Svirezhev 2004; Schneider and Sagan 2005). Así, por ejemplo, un huracán es una estructura macroscópica que se autoorganiza en un gradiente de calor, una columna de aire caliente que se eleva desde los océanos ecuatoriales. Este absorbe la energía de la subida de aire caliente y libera esa energía en el movimiento de rotación de la masa de aire que lo constituye. Es disipativo en el sentido de que su movimiento actúa para disipar o reducir el gradiente de calor entre la atmósfera superior e inferior, exportando en el proceso entropía a la masa de aire circundante (véase, por ejemplo, la discusión de la termodinámica del comportamiento de los huracanes en Emanuel 1999).

En la visión de Prigogine, el gradiente mantiene la estructura, pero también la causa. Más concretamente, la estructura surge cuando se producen fluctuaciones en procesos de nivel inferior y son ampliadas por el sistema. En el ejemplo del huracán, las fluctuaciones son parcelas de aire que por casualidad se mueven en la misma dirección. El

1. El trinomio no se aplica a todo sistema disipativo físico o químico. Por ejemplo, una roca que cae en el aire es un sistema disipativo que no tiene todas las relaciones causales del trinomio.

gradiente amplía estos movimientos para producir un movimiento rotatorio local coherente, arrastrando otras parcelas, cuyos movimientos se amplían aún más, produciendo finalmente el vórtice a gran escala. Son las fluctuaciones las que rompen la simetría inicial – el aire caliente que se eleva uniformemente desde la superficie del océano – y su ampliación da lugar a la estructura a macroescala, el huracán<sup>2</sup>.

Los huracanes tienen una gran complejidad estructural: el ojo del huracán, su “pared”, una periferia rica en tormentas locales, que ocasionalmente, “desprenden” tornados. Estas son las partes del sistema, o lo que Prigogine habría llamado sus “funciones”. Los sistemas vivos tienen muchas más, por supuesto. Pero en ambos, la fuente de la complejidad son las relaciones acopladas no lineales y los ricos ciclos de retroalimentación autogenerados presentes en su acoplamiento con sus entornos externos.

Así, para Prigogine, la causa de la estructura, del orden a gran escala, es la amplificación de las fluctuaciones a pequeña escala. Y lo que hace estable este orden a través de las fluctuaciones es el intercambio de energía con el mundo externo. Se podría decir que la estructura a gran escala es el “objetivo” o la “meta” del sistema, en el sentido de que la estructura surge de forma predecible, sobre una gama de diferentes fluctuaciones a pequeña escala, y está implícita, por así decirlo, en las condiciones iniciales, el gradiente. Esta estructura se origina por el gradiente, se “alimenta” en el gradiente, y se mantiene por su contribución a disiparlo.

Fueron las observaciones de la termodinámica de los sistemas físico - químicos las que llevaron a Prigogine a afirmar:

Hay tres aspectos que *siempre* están vinculados en las estructuras disipativas: la *función* expresada por las ecuaciones químicas, la *estructura* espacio - temporal que resulta de las inestabilidades, y las *fluctuaciones*, que desencadenan las inestabilidades... [en combinación se puede decir que generan] orden a través de las fluctuaciones. (Prigogine 1977b: p.272, cursiva añadida)<sup>3</sup>

2. Un trabajo reciente de Chartier et al. (2021) muestra que una inestabilidad hidráulica (una fluctuación, en términos de Prigogine) es ampliada por fuerzas físicas que hacen que algunas células germinales crezcan y otras reduzcan su volumen en las células de la línea germinal del nematodo *Caenorhabditis elegans*. A continuación, la muerte celular programada elimina las células encogidas, ampliando aún más el proceso de diferenciación, tal y como se requiere para el correcto desarrollo del embrión de *C. elegans*. Otra palabra para designar este proceso, en el que las fluctuaciones a pequeña escala se amplían y estabilizan, podría ser (como sugiere un revisor anónimo) “sincronización”.

3. Prigogine piensa aquí en estructuras como huracanes y relojes químicos, así como en sistemas biológicos. En todos los casos, la afirmación es que el nivel de macroescala – lo que él llama “las estructuras espacio-temporales” – puede entenderse como el producto de la dinámica de las funciones a nivel micro. Así, para un huracán, estas son las ecuaciones de la meteorología, para un reloj químico las ecuaciones químicas de las reacciones moleculares, para un sistema biológico las ecuaciones de las reacciones bioquímicas u

Para Prigogine, las fluctuaciones estadísticas a microescala se ven ampliadas por gradientes a macroescala que dan lugar a flujos de intercambio de energía y materia entre entorno y la estructura, así como dentro de la estructura (Prigogine 1977b). Además, el sistema responde con cambios internos, cambios en las funciones, a las fluctuaciones externas en la macroescala. En física, estas incluyen fluctuaciones en los gradientes de temperatura, densidad y presión; en química, los gradientes de concentración; o en biología, los cambios en el entorno, como los recursos disponibles (Prigogine 1977a)<sup>4</sup>.

*El trinomio.* – En definitiva, Prigogine buscó una base común para todos los sistemas disipativos, que van desde la clásica “inestabilidad de Bénard” (Prigogine 1977b) hasta los organismos y las sociedades humanas. Y esa base común era el trinomio fluctuación – función – estructura (Fig.1). Prigogine pensaba en el trinomio como un puente que unía las ciencias, uniendo lo físico con lo biológico, lo social y lo humano (Prigogine 1982).

Sin embargo, aunque utilizó el trinomio con frecuencia como prueba heurística, no la formalizó completamente, ni siquiera cualitativamente. No describió las relaciones causales una por una con ejemplos generalizables de forma sistemática, y la razón puede haber sido que la física de los sistemas “alejados del equilibrio” no había sido completamente elaborada en términos cuantitativos. Así, para él, el trinomio era menos un principio físico formal y más una gran intuición, su “conjetura”, que defendería durante décadas<sup>5</sup>

Aún así, a partir de sus múltiples escritos, podemos intentar aclarar las relaciones causales del trinomio de forma explícita. Así, por ejemplo, escribió que las funciones pueden considerarse la “microestructura” del sistema (Prigogine 1977a). Como ejemplos, utilizó las moléculas en la convección de las células de Bénard, las miles de enzimas coordinadas en una célula, las células neuronales en un cerebro (Prigogine y Stengers 1978), y los individuos en una sociedad. Y la organización espacial o espacio- temporal a gran escala corresponde a la “macroestructura”, que aquí llamamos simplemente estructura. En sus términos, una fluctuación a pequeña

otros principios microbiológicos. En otras palabras, las funciones pueden entenderse en términos de ecuaciones “físicas” de nivel inferior, las estándar utilizadas en cada una de las disciplinas pertinentes.

4. El uso del término “fluctuaciones” puede ser un poco confuso. Prigogine lo utiliza para describir las pequeñas fluctuaciones iniciales que se producen a microescala, pero también la utiliza para describir los cambios en los gradientes externos a gran escala, materiales o energéticos. Gradiente podría ser una palabra mejor para nuestros propósitos, pero la palabra sugiere una relación estática, y Prigogine está interesado en los aspectos más dinámicos. En cualquier caso, el tema común es el cambio, en una variedad de escalas diferentes. Aquí aclararemos la escala a la que nos estamos refiriendo en cada caso.

5. Tal vez del mismo modo, la “conjetura de Kepler”, relativa al empaquetamiento de las esferas, se formuló inicialmente solo de forma cualitativa, y luego requirió siglos de desarrollo matemático para convertirse en un teorema científico cuantitativo (Hales et al.2017).

escala provoca una modificación local de una función, de manera que, si los mecanismos de regulación son inadecuados, modifica la estructura mayor [en otras palabras: fluctuación → estructura] también.

Sin embargo, hay algo más en la historia causal. Las flechas causales no van todas hacia arriba, con fluctuaciones y funciones que afectan a la estructura. La estructura disipativa también reacciona a los cambios del entorno, actuando en sentido descendente sobre sus partes, afectando a las trayectorias de las fluctuaciones que se producen en la microescala y reorganizando a veces las funciones para acomodar el nuevo régimen externo [estructura → fluctuación, y estructura → función] (Prigogine y Stengers 1978).

Así, en sistemas físicos como un conjunto de células de Bénard, un modesto aumento del gradiente de temperatura impuesto desde el exterior provoca un aumento de la tasa de movimiento rotatorio del fluido dentro de cada celda [estructura → función] y por tanto un cambio en la microestructura, es decir, en las trayectorias de las moléculas de fluido dentro de la celda [estructura → fluctuación]. De forma similar, un cambio de estación hace que un árbol caducifolio cambie la configuración de sus partes, una pérdida de hojas [estructura → función], lo que a su vez exige un cambio en la microestructura, en las concentraciones y movimientos de los materiales dentro del árbol [estructura → fluctuación]. Hay una diferencia, obviamente, entre estos dos sistemas. Las respuestas en el conjunto de células de Bénard son puramente físicas, y las del árbol también han sido diseñadas por el proceso evolutivo. Pero Prigogine señalaría que, dado que los organismos son estructuras disipativas, este tipo de causalidad descendente no tuvo que ser diseñada desde cero. Por el contrario, está primitivamente presente en todos los sistemas disipativos, en todos los sistemas biológicos, y por lo tanto está disponible para que el proceso evolutivo lo coopte y afine.

*Causación descendente.* – Esta última relación es la que cierra el trinomio y hace posible la retroalimentación positiva. Y en realidad es la más difícil de reconocer, ya que añade algo prohibido por el paradigma reduccionista clásico, en concreto, una causalidad simultánea “hacia atrás” o descendente. El estilo estándar de explicación ascendente puede ser el más común de la biología. Pero en ciertas áreas, como las discusiones sobre el origen de las células a partir de la química abiótica o la aparición del cerebro a partir de las neuronas, el lenguaje descendente aparece de forma rutinaria. En estos sistemas, cuando la estructura de nivel macro se está formando o se ha formado, se habla de las “miles de enzimas coordinadas por la célula o las neuronas coordinadas por el cerebro”. “La causalidad descendente no siempre se reconoce explícitamente, pero a menudo está implícita en el lenguaje utilizado. Donde suele aparecer explícitamente es en diversos enfoques de sistemas teóricos en biología, como los de Maturana y Varela (1973; también Varela et al. 1974), Rosen

(1991,1994), Reid (2007)<sup>6</sup>, Ulanowicz (2009) y Shapiro (2013). Esto es totalmente apropiado en biología, argumentaría Prigogine, porque la biología se ocupa de sistemas que son a la vez disipativos y altamente conectados, sistemas en los que las partes se combinan para formar conjuntos unificados (Prigogine y Nicolis 1971). Y a los biólogos que podrían justificar su preferencia por el estilo ascendente de explicación apelando a la física, la ciencia que en el pensamiento reductivo subyace a todas las demás, Prigogine les señalaría que la explicación descendente es rutinaria en la física para muchos sistemas disipativos puramente físico-químicos. “A pesar de lo que algunos biólogos dicen inconscientemente”, señaló en un momento dado, “nuestra ciencia [la física] que ellos creen invocar ya no es de Laplace” (Prigogine y Stengers 1975; p.67).

De hecho, trabajos recientes en termodinámica fuera del equilibrio con microsistemas físicos y químicos han utilizado el lenguaje de la causalidad descendente para sistemas bastante simples – mucho más simples que los biológicos – incluso adoptando un lenguaje que suele reservarse a la biología, como la adaptación y la capacidad de autoorganización (England 2015; Perunov et al. 2016; Horowitz e England 2017; Kachman et al. 2017; Ropp et al. 2018; Kedia et al. 2019). Se dice que los sistemas físicos simples exhiben un comportamiento similar al de la vida (Colomer et al. 2018; te Brinke et al. 2018) e incluso muestran cierta capacidad de predicción anticipatoria (Zhong et al. 2021; M. Jacob, J.M. Gold y J.L England datos no publicados). En física, la conjetura de Prigogine está viva y de actualidad.

*Complejidad y estructura jerárquica.* – Los sistemas con la estructura subyacente al trinomio, tienen – más allá de la estabilidad presente en cualquier sistema disipativo – dos características más esenciales: el potencial de cambio histórico - evolutivo y el de aumento de la estructura jerárquica. Aquí nos centramos en la segunda. Cuanto más complejo sea el sistema disipativo, más definida puede ser su estructura jerárquica. Y esto a su vez crea el potencial para una retroalimentación evolutiva (Prigogine 1997b). Es decir, las estructuras disipativas complejas y jerárquicas, pueden convertirse en la base de estructuras de nivel aún más alto. En términos más familiares en biología, la complejidad jerárquica – o lo que se ha llamado la “complejidad vertical” (Sterelny 1999) – del organismo aumenta. Como describiremos más adelante, cuando los organismos hacen esto, el

6. Reid escribe (p.306) que los niveles superiores generan un “efecto direccional descendente” sobre los niveles inferiores. Él cita, por ejemplo, a Koestler: “Holon significa simplemente una subunidad o módulo de un nivel jerárquico”; Rollo: “No sólo la organización jerárquica proporciona fiabilidad y estabilidad sino que la estructura modularizada también permite modificar de los subcomponentes sin que se produzca una alteración global”; Vrba y Eldredge: “La jerarquía es un fenómeno central de la vida... La causalidad... puede ser ascendente desde los niveles inferiores, descendente desde niveles superiores o alojada en el nivel focal”; y Polanyi que “escribió sobre cómo los niveles emergentes en las jerarquías imponen condiciones de contorno a los niveles inferiores (en la estructura irreductible de la vida)” (Reid 2007: pp. 301-307).

resultado es un aumento del número de niveles de anidamiento de individuos dentro de individuos, de organismos dentro de organismos. Las transiciones de la célula procariota a la célula eucariota, de la célula eucariota solitaria a la eucariota multicelular y de las multicelulares a las colonias son todas transiciones de este tipo (Maynard Smith y Szathmáry 1995; Pettersson 1996; McShea 2001)<sup>7</sup>.

En los sistemas disipativos en general, la fuerza motriz de estos aumentos, cuando se producen, es la mayor capacidad de disipación que confiere cada nivel adicional. Por un lado, un aumento de la anidación es también un aumento de tamaño, y un sistema más grande – junto con la complejidad de la anidación en sí – tiene más capacidad disipativa que uno pequeño. Judson (2017) muestra que a lo largo de la historia la capacidad disipativa de los organismos tiende a crecer, incluso a acelerarse. Toman cada vez más energía libre y la disipan más rápido. Además, el nivel adicional aumenta el número de estados posibles y por tanto tiende a aumentar las rutas posibles para la disipación del gradiente. Además, si la diversidad de posibles rutas de disipación aumenta, entonces el potencial de producción de entropía también aumenta (de acuerdo con el llamado principio de máxima producción de entropía [MEP]). Sin embargo, muchos sistemas disipativos no podrán realizar estas transiciones. Los huracanes, los relojes químicos o los vórtices de fluidos de varios tipos, todos estos sistemas físicos tienen una estructura jerárquica, pero esa estructura tiene límites. Estos sistemas evolucionan a través de etapas bien definidas pero no tienden a aumentar su estructura jerárquica una vez que se alcanzan esos límites. Una de las limitaciones para muchos sistemas disipativos son las restricciones termodinámicas locales que impone el entorno en sus fronteras (Kleidon 2012,2021). Las restricciones son superables para algunos sistemas disipativos, en particular aquellos como los sistemas biológicos, psicológicos y sociales que pueden modificar ese entorno. Otra limitación es que, en comparación con los sistemas biológicos, muchos sistemas físicos tienen un número limitado de grados de libertad (un pequeño número de coordenadas o variables independientes que especifican el sistema) y, por tanto, un rango limitado de comportamiento. En los sistemas biológicos y sociales, más complejos, la gama de comportamientos posibles es bastante amplia, hasta el punto de que aumenta significativamente la probabilidad de que el sistema descubra configuraciones con mayor estructura jerárquica. Se ha argumentado que esto ocurre en las redes fractales de partes dentro de grandes organismos multicelulares (West et al. 1997). En ellos, una consecuencia es que la disipación por fricción se reduce, y el sistema interno

7. Es importante destacar que, “jerarquía” se utiliza aquí sólo en su sentido estructural para referirse a la anidación de sistemas dentro de sistemas, como las células nerviosas dentro de un cerebro o los individuos dentro de una sociedad. No se trata de una jerarquía en el sentido de las jerarquías causales, como las cadenas de mandos militares, en las que no hay una anidación física de niveles inferiores dentro de los superiores, ni en el sentido de las jerarquías de especificación, como las direcciones postales.

se vuelve más eficiente. Eventualmente se alcanza un nuevo límite físico local, que podría volver a superarse a medida que el sistema sigue explorando. Volveremos a hablar de esto en la discusión de las MTE.

La asociación entre el aumento de los grados de libertad y la emergencia de nivel superior es conocida en algunos sistemas físicos (Perunov et al. 2016). Como dicen Kachman et al. (2017: p.5): “La resonancia autoorganizada que hemos caracterizado proporciona una ilustración *in silico*, clara e idealizada de un mecanismo termodinámico potencialmente más general para el comportamiento emergente de búsqueda de energía en una mezcla de muchos cuerpos con un espacio diverso de combinaciones químicas”. La aplicación a la biología es sencilla. El comportamiento emergente de búsqueda de energía – la alimentación – es habitual en los sistemas biológicos. En términos más generales, como dicen Prigogine y Nicolis (1971: p. 109), la evolución en biología y sociología está asociada a un aumento de la jerarquía, ya que da “lugar a la creación de estructuras más y más complejas”. Estos sistemas son en realidad una “superposición de estructuras y funciones coordinadas de complejidad creciente. Esta jerarquía en la estructura ... [es una]... característica” del sistema (p.114).

Así, en ciertos sistemas, el trinomio de la Fig.1 llega a tener una estructura anidada, múltiples niveles de [función ↔ fluctuación ↔ estructura] anidados unos dentro de otros, con niveles más nuevos y mayores que emergen secuencialmente en la parte superior. El esquema de Prigogine (1982) explica y predice la jerarquía.

### **Trinomio de Prigogine: Las “muñecas Matryoshka” en biología**

El trinomio de Prigogine nos ayuda a entender cómo puede surgir una estructura jerárquica anidada en los organismos. Consideremos un organismo simbiótico descrito por Lynn Margulis y Dorion Sagan en *Acquiring Genomes* (Margulis y Sagan 2003). Un solo individuo de termita es, en términos de Prigogine, una compleja estructura disipativa con una diversidad de funciones internas que se retroalimentan entre sí. Es decir, en términos biológicos, es un organismo, con partes de nivel inferior que interactúan y se regulan entre sí. Una de estas funciones dentro de la termita es el conjunto de partes que participan en la digestión de la madera, un conjunto que incluye en algunas especies una variedad de microbios intestinales o en otras especies los hongos que crecen en los nidos de las colonias de termitas y son ingeridos. Estos microbios y hongos, junto con otras partes relacionadas con la digestión, cumplen una función para la estructura mayor, la termita en su conjunto. En niveles inferiores, por ejemplo, dentro de los microbios del intestino de la termita, otras partes constituyen funciones que operan en nombre de los microbios, por ejemplo, sus orgánulos celulares (mitocondrias, núcleo, etc). Algunos de los microbios eucariotas también tienen bacterias en simbiosis con

ellos. En efecto, estamos ante un caso de endosimbiosis, funciones dentro de funciones dentro de un todo, es decir, una organización jerárquica.

Pero la termita individual también es una función dentro de una estructura mayor, el termitero, que considerado en su conjunto es un superorganismo, con división del trabajo y especialización entre sus partes (castas), incluida la división del trabajo reproductivo. Se podría decir que los hongos son *domesticados* por la colonia de termitas (Margulis y Sagan 2003), mantenidos por una especie de práctica y tecnología agro cultural por el colectivo de termitas. Este acuerdo es una colaboración o coordinación simbiótica, en el sentido de que sirve a los intereses de los hongos y de las termitas, del mismo modo que el funcionamiento de una célula dentro de un organismo pluricelular sirve a los intereses de la propia célula, hasta cierto punto, así como a los del cuerpo. En esta disposición, los hongos no son meras partes auxiliares, sino que son componentes centrales. La mayor parte del flujo de energía metabólica en el montículo pasa por los hongos y no por las termitas (Turner 2002).

Así que, de nuevo, como dicen Margulis y Sagan, se trata de una domesticación, pero ¿quién ha domesticado a quién? Nuestro uso del término es jerárquico, y por tanto es el nivel superior, el termitero, el superorganismo, el que ha *domesticado* tanto a las termitas como a los hongos, que a su vez han domesticado a sus microbios internos<sup>8</sup>. ¿Cuál es el nivel superior? En algunos casos, no está perfectamente claro. En Sudáfrica, los termiteros *Macrotermes natalensis* son “rascacielos” de hasta 3m de altura, que a medida que la colonia se reproduce van sembrando las colonias adyacentes, generando al final ecosistemas de “ciudades” de termiteros – un nivel jerárquico aún más alto.

Obsérvese que, desde este punto de vista, el superorganismo no es sólo el producto de la interacción de las termitas, sino que es – en el caso del termitero de *Macrotermes* – un *holobionte* (Margulis y Fester 1991) formado por una simbiosis de unidades vivas anidadas que consisten en termitas, hongos, protistas y bacterias, además de una variedad de unidades no vivas (como los exoesqueletos de las termitas y la tierra del termitero). El superorganismo es todo esto junto, el termitero completo. Obsérvese también que en la evolución de este superorganismo se ha producido una transferencia de funciones hacia arriba. Se puede entender que las células de las termitas han transferido algunas de sus funciones a las termitas, y las propias termitas han transferido algunas de sus funciones al termitero. Las termitas trabajan por y para el superorganismo del mismo modo que las células de las termitas trabajan por y para ellas.

En resumen, tenemos un anidamiento de trinomios en el que las estructuras pueden convertirse

en funciones de una estructura mayor, como en un conjunto anidado de “muñecas matryoshka” (véase la Fig.2).

*La trayectoria histórica de los trinomios.* – El salto jerárquico de las bacterias a las primeras células eucariotas parece haberse producido cuando las mitocondrias se incorporaron de forma definitiva e irreversible a otras células (Lane y Martin 2010). En nuestro trinomio, las mitocondrias que antes eran bacterias de vida libre se transformaron desde estructuras independientes en partes, o funciones – en este caso partes que funcionan en la respiración celular – dentro de la célula eucariota. Luego, en el origen de la multicelularidad como vemos en las plantas y los animales, las células que antes eran protistas de vida libre se transformaron desde estructuras independientes en partes, convirtiéndose en funciones dentro de un organismo multicelular, una nueva estructura a un nivel superior. Como ilustra el diagrama de flujo trinomial (Fig.2), la flecha causal apunta tanto hacia arriba como hacia abajo en estas entidades. Por un lado, la célula eucariota dirige sus orgánulos, incluyendo sus mitocondrias, y el animal dirige sus células eucariotas componentes. Por otro lado, tanto las células eucariotas como los animales son estructuras que surgen de sus partes o funciones.

Nuestra hipótesis es que precisamente esta anidación del trinomio de Prigogine es la que permite un aumento de la complejidad jerárquica en la historia de la vida, que incluye el MTE en los organismos pero que también extiende la tendencia a la jerarquía en el ámbito de la ecología, hasta el nivel de toda la Tierra, Gaia. A medida que surge cada nuevo nivel y se exploran las diversas posibilidades biofísicas en ese nivel, finalmente se agotan, y sólo se dispone de nuevas posibilidades con la adición de niveles más nuevos y más altos todavía. Además, como veremos en la siguiente sección, la anidación permite una aceleración de la adición de nuevos niveles, un aumento del ritmo más allá de lo que cabría esperar de un proceso puramente pasivo.

8 J. Scott Turner, que escribe brillantemente sobre los organismos extendidos, no va, sin embargo, más allá del enfoque estándar de las propias termitas. Según él, las termitas son las protagonistas, y en su conjunto han sido capaces de formar un organismo extendido cuya digestión (y respiración) está fuera de ellas mismas (Turner 2002).

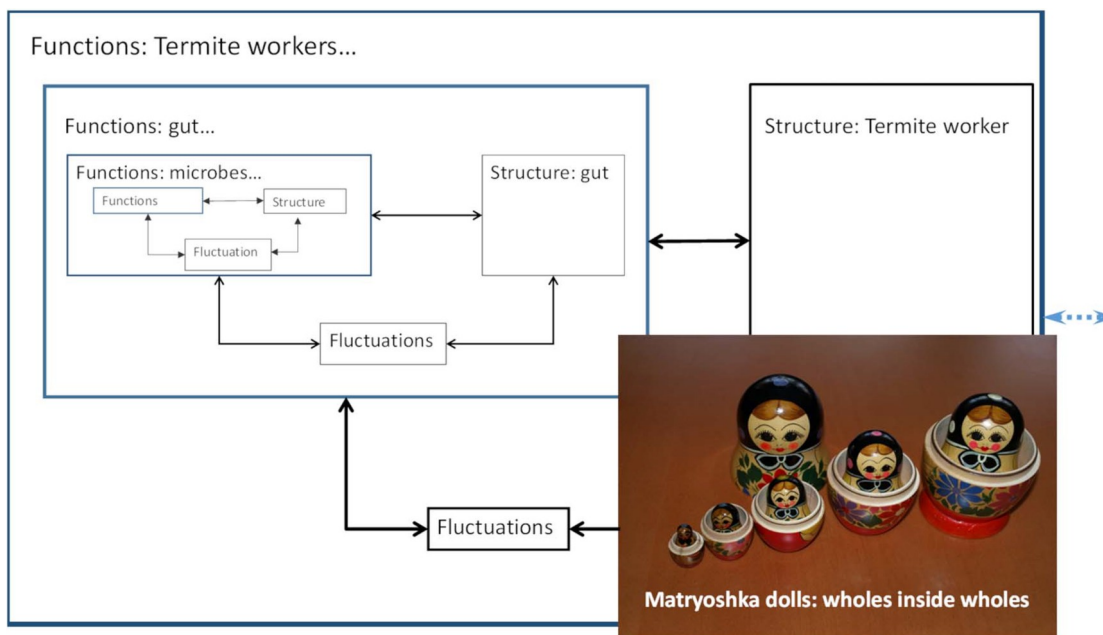


Figura 2. Sucesión de trinomios de Prigogine, anidados unos dentro de otros. Por analogía, un conjunto de partes dentro de una bacteria realiza una función para la bacteria. La bacteria a su vez es una de un conjunto de partes dentro de una célula del intestino que realiza varias funciones para la célula. Las células del intestino son un conjunto de partes que realizan la digestión para una termita individual. Y un conjunto de termitas más los hongos asociados al nido son un conjunto de partes que realizan funciones para un termitero.

Para la transición a la célula eucariota, Lane y Martin (2010) han argumentado que la endosimbiosis permitió un enorme aumento de la energía disponible para la célula eucariota naciente, energía que pudo ser utilizada para la síntesis de proteína y la expansión del componente de ADN en la célula. Esta expansión, argumentan, extiende órdenes de magnitud más allá de lo que habría sido posible por otras vías, como la poliploidía. Y es esta expansión del ADN la que permitió a los eucariotas explorar nuevas áreas del espacio proteico, nuevas vías de innovación. En términos de Prigogine, es la transferencia de capacidad a la entidad jerárquicamente superior, la estructura (aquí, la célula eucariota), por sus partes (antiguas procariotas), ahora transformadas en funciones de Prigogine, lo que permitió dar el salto evolutivo y superar las barreras biofísicas (en este caso, energéticas) a la innovación presentes en las procariotas. Como concluyen Lane y Martin (2010), el salto no habría sido posible por la vía neo-Darwiniana estándar, la selección natural actuando sobre mutaciones gradualmente acumuladas en individuos procariotas aislados.

Las células eucariotas de vida libre, a su vez tienen límites biofísicos que podrían ser trascendidos al formar organismos multicelulares. Por ejemplo, Bonner (1988) ha señalado que el tamaño del cuerpo en los organismos unicelulares es limitado por la velocidad a la que el oxígeno puede llegar al interior por difusión. West et al. (1997) muestran que las redes fractales accesibles a la vida multicelular resuelven el límite y también tienen una mejor eficiencia relativa. Además, el flujo relativamente libre de materiales dentro de una sola célula puede limitar el grado de diferenciación y, por tanto, el grado de división del

trabajo entre sus partes. Los orgánulos celulares proporcionan cierta división del trabajo pero ni de lejos las enormes oportunidades que ofrece la multicelularidad – organismos algunos con cientos de tipos de células especializadas, cada una de las cuales sola o combinada puede desempeñar potencialmente una función del trinomio de Prigogine. Con la transformación de las antiguas estructuras de vida libre (células eucariotas solitarias) en funciones, surgió una nueva estructura de nivel superior (multicelularidad diferenciada), con propiedades macroscópicas no disponibles – incluso inimaginables – en un nivel inferior. Algunos ejemplos obvios son la homeotermia y la aparición de complicados sistemas de regulación neuronal y hormonal, posibilitados por la diferenciación de las células en tipos. Una innovación aún más sencilla es el origen de los sistemas circulatorios, lo que también fue posible gracias a la diferenciación del tipo de célula, lo que permitió un aumento espectacular del tamaño del cuerpo (Bonner 1988). El paso de tamaño de la célula procariota a la eucariota fue grande. Pero el paso de célula eucariota a los gigantes multicelulares – de los protistas a los enormes árboles de sequoia y a las ballenas azules – fue muchos órdenes de magnitud mayor (Heim et al. 2017).

El siguiente nivel jerárquico en la historia de la vida fue la transformación de los organismos multicelulares en colonias, en algunas de las cuales la colonialidad se desarrolla hasta un grado que hace apropiado el término “superorganismo”. Los ejemplos más conocidos son los insectos sociales, como las termitas de las que hemos hablado antes, que surgieron hace unos 200 Ma (Bordy et al. 2004). Menos conocido es que este grado de colonialidad fue

alcanzado mucho antes por los briozoos, hace unos 480 Ma (Taylor y Wilson 1999). Estos animales coloniales están formados por unidades modulares repetidas, cada una de ellas un individuo multicelular. En muchas especies, existe una importante división del trabajo, con ciertos módulos (zooides) especializados en la alimentación, otros en la reproducción y otros en la defensa. En estos zooides, el compromiso con un fenotipo y una función concreta es a menudo irreversible. Además, en algunas especies, los módulos individuales se combinan para formar estructuras de escala intermedia, como las chimeneas excéntricas que dirigen el flujo de agua carente de nutrientes fuera de la colonia, el equivalente a un “órgano” a nivel de la colonia (McShea 2001). No está claro hasta qué punto esta transición al nivel de la colonia ha procedido o puede proceder. El alcance de la división del trabajo es bastante modesto, ya que incluso las especies más coloniales sólo tienen unas pocas castas o tipos de zooides. Por otro lado, el aumento del tamaño del cuerpo que permite estas transiciones es bastante impresionante. Las colonias de hormigas tienen cientos de miles de individuos y las supercolonias de hormigas de fuego tienen millones, repartidos en algunos casos a lo largo de cientos de kilómetros.

Lo que marcan estas tres transiciones es el advenimiento de un nuevo nivel en lo que Volk (2003) llamó “holarquía”, o lo que Lenton y Latour (2018) llamaron “heterarquía”. En nuestros términos (McShea 2001, 2015; McShea y Changizi 2003), se trata de un aumento de jerarquía.

La “*Maquinización*”, “*Domesticación*” y “*Des-Darwinización*” de las Estructuras de Nivel Inferior. – La selección natural tal y como se entiende convencionalmente, actúa directamente sobre los organismos, y sólo indirectamente sobre sus partes. El éxito reproductivo de una mitocondria, o de una obrera en un termitero, está en función del éxito reproductivo de los individuos más grandes que las contienen. Evidentemente existe cierta reciprocidad aquí, ya que el éxito reproductivo del conjunto depende del buen funcionamiento de las partes, pero la selección solo “ve” el efecto neto de la interacción de las partes entre sí, por lo que, en gran medida, las partes individuales quedan excluidas de la selección a nivel del conjunto (Brandon 1990). En la medida en que esto ocurre, la expectativa es que la selección que actúa a nivel del todo modificará las partes para adaptarse a las necesidades del conjunto. Así, en la aparición de un nuevo nivel jerárquico, a medida que las entidades de vida libre se combinan para formar un nuevo conjunto de nivel superior, las capacidades funcionales presentes en las entidades se transfieren al conjunto y en el proceso se ven despojadas de gran parte de su autonomía e individualidad. En términos de Michod y Herron (2006), las partes pierden su capacidad de adaptación. Margulis (1990) las describe como “despoietizadas”; Margulis y Sagan (2003) las describen como “domesticadas” por el todo, como ya se ha comentado; y Szathmáry (2015) llama a esto la “Des-darwinización” de las partes. Por último, McShea (2015) lo llama la “maquinización” de las partes, en el

sentido de que se vuelven en gran medida pasivas, transformadas en máquinas que sirven a las necesidades del todo. En términos del trinomio de Prigogine, las entidades que corresponden a las estructuras son – cuando se combinan para formar una nueva estructura de nivel superior – en funciones dentro de la estructura de nivel superior. Y en la posterior transferencia de capacidades de las entidades a la nueva estructura de nivel superior, estas nuevas funciones se modifican para sus nuevos roles. En otras palabras, como se ha comentado en la sección anterior, la flecha causal va en ambas direcciones: la estructura de nivel superior surge de las funciones de nivel inferior, y las funciones de nivel superior actúan hacia abajo modificando esas mismas funciones.

Esta mecanización de las partes de nivel inferior tiene un papel importante en la irreversibilidad (McShea 2015). En parte explica por qué la jerarquía es hasta cierto punto un trinquete. La mecanización proporciona una especie de suelo bajo cada nuevo nivel, reduciendo la probabilidad de que las funciones recuperen su autonomía y se pierda la ganancia de jerarquía. En otras palabras, contribuye al aumento continuo de la jerarquía a lo largo de la historia de la vida. Sin embargo, como se verá, hay algo más en esa tendencia.

### **Los trinomios de Prigogine y las causas subyacentes al cambio jerárquico**

El aumento de la jerarquía es ampliamente reconocido, pero la mayor parte del debate en la literatura se ha enfocado en cómo y bajo qué circunstancias la selección puede favorecer las colaboraciones estables de los organismos de nivel inferior (Maynard Smith y Szathmáry 1995; Michod y Herron 2006) – en otras palabras, en el problema de la entrada de tramposos y de la selección de grupo. También se ha prestado cierta atención a las condiciones que favorecen la especialización de los individuos de nivel inferior y al origen de la división del trabajo (p.ej., Simpson 2012). Y ciertas transiciones han suscitado bastante interés, especialmente en el origen de la eusocialidad y los superorganismos en las hormigas, abejas, avispas y termitas. Pero la tendencia general en sí ha traído muy poca atención (aunque véase Pettersson 1996; McShea 2001; McShea y Changizi 2003, Heim et al. 2017), y poco se ha dicho sobre sus posibles causas a escala de la vida en su conjunto. Se ha presumido que puede explicarse por los beneficios de la cooperación (Corning y Szathmáry 2015), o por la selección para el tamaño corporal grande (Bonner 1988; Heim et al. 2017). Aquí presentamos la trayectoria de la tendencia, argumentamos que no se puede explicar por ninguno de los dos mecanismos estándar de las tendencias de macroevolución. Mostramos entonces que el esquema conceptual de Prigogine ofrece una explicación que es a la vez unificadora de estas otras propuestas y consistente con la trayectoria de la tendencia.

*La tendencia de la trayectoria.* – La figura 3 muestra el aumento de la jerarquía, la repetida



anidación de trinomios de Prigogine, a lo largo de la historia de la vida (McShea 2001,2015). Hay cuatro puntos de datos que corresponden al origen de los procariotas en la Tierra, la primera célula eucariota, el primer individuo eucariota multicelular y el primer individuo eucariota colonial.

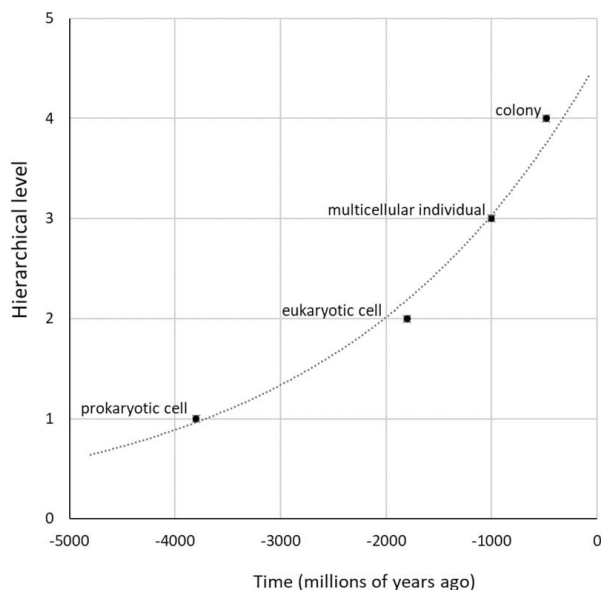


Figura 3. Primera aparición de los organismos según su nivel jerárquico en la historia de la Tierra. Véase el texto y el material suplementario para las explicaciones.

Basándose en el registro fósil y en las pruebas genéticas y químicas, las primeras ocurrencias (irreversibles) de cada nivel son las siguientes (ver la Tabla Suplementaria para referencias y justificación):

1. LUCA (último antepasado común universal y también para la eucariota): La primera bacteria en la Tierra, alrededor de hace 3,8 Ga<sup>9</sup>;
2. LECA (último ancestro común eucariota): primera célula eucariota (con mitocondria incorporada) alrededor de hace 1,8 Ga;
3. El primer organismo multicelular alrededor de hace 1 Ga; y
4. El primer organismo colonial (los briozoos), alrededor de hace 0,48 Ga.

Lo que estas transiciones tienen en común, más allá del resultado final, la aparición casi irreversible de un conjunto de nivel superior, es una vía evolutiva común. Okasha (2005) estudió en detalle estas transiciones y señaló tres fases características. La primera es la cooperación entre "partículas" (o entidades de nivel inferior). La segunda es la aparición de la comunidad. Y la tercera es la transferencia de aptitud al nivel superior (Michod y Herron 2006). En este proceso, las "partículas" se especializan y – en términos de Prigogine – se transforman en funciones dentro y para la estructura mayor. En el nivel superior, surge un nuevo individuo. En otras palabras, estas cuatro representan lo que se ha llamado las

principales transiciones en *individualidad*. Así pues, con respecto a la MTE, adoptamos la posición defendida por Herron (2021), limitando la lista a las transiciones en la individualidad. Esto corresponde a lo que McShea (2001) denominó jerarquía, el anidamiento de individuos dentro de individuos (sensu Lewontin 1970; Clarke 2016; y muchos otros), y se ajusta muy bien a la visión de Prigogine, coronada por la analogía de la muñeca matryoshka.

Teniendo en cuenta estos puntos de vista, se plantea la cuestión de si incluir las unidades ecológicas como individuos de nivel superior, por encima del nivel de la colonia. En consonancia con otros tratamientos de la jerarquía (p.ej., McShea 2001), nos hemos centrado en los individuos en el sentido organicista, pero más adelante hablaremos de Gaia, el individuo ecológico a mayor escala.

*La aceleración.* – La curva de la Figura 3 es una tendencia en el máximo, es decir, las primeras ocurrencias en el nivel de jerarquía alcanzadas por el organismo jerárquicamente más antiguo de la Tierra en un momento dado. Una de las características más llamativas de la tendencia de la figura 3 es la fuerte aceleración, una curva que se aproxima mucho a una función exponencial. Aunque LUCA (nivel jerárquico 1) apareció pronto en la historia de la Tierra, poco después de que esta se volviera habitable,<sup>10</sup> el tiempo de espera desde la primera procariota hasta la primera célula eucariota es de unos 2000 Ma, más si la vida procariota es anterior a los primeros microfósiles, como parece probable. El siguiente paso, hasta el primer individuo eucariota multicelular, llevó menos tiempo, unos 800 Ma, y el siguiente paso hasta la primera colonia individual requirió aún menos, unos 500 Ma.

Es necesario ser prudente debido a las incertidumbres de la lectura del registro fósil: las lagunas en el registro, los errores de datación, y la sensibilidad de los datos apuntan a interpretaciones alternativas de los fósiles. Pero varios factores sugieren que la tendencia y la forma de la curva son probablemente robustas. En primer lugar, hemos experimentado con lecturas alternativas del registro fósil (véase Tabla Suplementaria), pero la curva sobrevivió a todas las manipulaciones. En segundo lugar, McShea y Changizi (2003; también McShea 2001) encontraron una buena tendencia de crecimiento exponencial utilizando una escala jerárquica que reconocía grados intermedios de individualidad. Por ejemplo, las colonias de bacterias con división del trabajo se sitúan en la escala jerárquica de McShea y Changizi en un nivel superior

<sup>10</sup> De ello se desprende una especulación interesante: si consideramos a las bacterias como estructuras disipativas extremadamente complejas que surgieron de una "sopa" química, esa transición también debe añadirse a la trayectoria del máximo. Entonces, si la forma de la curva ha sido aproximadamente constante, el salto de nivel desde la sopa química hasta la primera bacteria habría tardado más que el tiempo que tardó la bacteria en producir la primera célula eucariota. Este razonamiento tiene una implicación obvia: el origen de la vida en el universo sería muy antiguo y extraterrestre, y LUCA tendría que haber venido de fuera de la Tierra.

al de una procariota solitaria pero inferior al de la célula eucariota. Utilizando esta escala, se tendrán nueve puntos en lugar de sólo cuatro, pero la forma de la curva es la misma. En tercer lugar, se trata de las primeras ocurrencias en el nivel de jerarquía alcanzado por el organismo jerárquicamente más antiguo de la Tierra en un momento dado, pero hubo muchas otras transiciones jerárquicas posteriores (independientes o no) en el mismo intervalo de tiempo. Por ejemplo, las transiciones a la multicelularidad y a la colonialidad se produjeron múltiples veces, todas ellas más rápidamente que la transición de procariota a eucariota, lo que sugiere que la curva se acelera, independientemente de que la primera ocurrencia se haya identificado correctamente. (Véase McShea [2001] para un mayor debate sobre las posibles fuentes de error y sobre la probable solidez de la forma de la curva). En resumen, la aceleración de tipo exponencial es bastante robusta, y es poco probable que se vea alterada por nuevos hallazgos, una mejor datación o cambios en la interpretación.

*El Mecanismo de la Tendencia: Ni Pasivo ni Impulsado por la Selección.* – ¿Qué explica la tendencia de la figura 3? Para investigarlo, tenemos que examinar primero lo que en los estudios macroevolutivos se denomina “mecanismo de tendencia”, el patrón de cambio entre linajes que subyace a una tendencia. Se han descrito dos amplias categorías del mecanismo de tendencia, pasiva y dirigida (Gould 1988, 1996; McShea 1994). Una tendencia impulsada es la que se produce cuando un grupo se diversifica bajo la influencia de alguna fuerza, normalmente entendida como selección natural. En una tendencia impulsada, los aumentos se producen con más frecuencia que las disminuciones, produciendo un aumento de la media del grupo. Una tendencia pasiva se produce cuando las fuerzas están ausentes, pero el grupo se diversifica en presencia de un límite inferior o frontera. En una tendencia pasiva, los aumentos y las disminuciones ocurren con la misma frecuencia, en promedio, pero la media del grupo aumenta a medida que el grupo se difunde hacia arriba, alejándose del límite inferior.

Hay buenas razones, tanto empíricas como teóricas, para rechazar el mecanismo pasivo para la jerarquía. En primer lugar, la empírica. En una tendencia pasiva, los aumentos y las disminuciones son igualmente probables, pero esto parece muy improbable para una tendencia como esta. Sería necesario que las transiciones inversas – células procariotas que surgen de células eucariotas, células eucariotas de vida libre que surgen de eucariotas pluricelulares y pluricelulares solitarios que surgen de especies coloniales – se produjeran con la misma frecuencia que las transiciones hacia adelante. Y esto no lo vemos. El origen de nuevos niveles superiores a partir de organismos de niveles inferiores suele ir acompañado de una reducción de la complejidad – una pérdida de partes – en el nivel inferior; una pérdida que hace que la reversión sea especialmente difícil. Las mitocondrias han perdido gran parte de su genoma, y

del mismo modo, en los organismos pluricelulares completamente individualizados, las células han perdido muchas de sus partes – incluidas las principales orgánulos – en relación con las eucariotas unicelulares de los que evolucionaron (McShea 2002). Presumiblemente, la eliminación de las partes de la célula se produce porque se han vuelto redundantes, realizando funciones que ahora realiza el conjunto. Un proceso similar se da en la formación de las colonias. Las obreras de algunas colonias de insectos sociales han perdido sus ovarios. En las colonias de briozoos, algunos zooides con una función puramente defensiva – avicularia – han perdido prácticamente todos sus tejidos fisiológicamente activos. Como ya se ha dicho, esta fuga de complejidad que acompaña al origen de los niveles superiores completamente individualizados tiene el efecto de “Des- darwinizar” o “maquinizar” (McShea 2015) a los individuos de nivel inferior; transformándolos en partes dentro de un todo mayor. Y estas partes maquinizadas serán, en general, incapaces de volver a la vida solitaria<sup>11</sup>

En teoría, también hay razones para rechazar un mecanismo pasivo, es decir, que no predice el aumento acelerado de la trayectoria evidente en la Figura 3. En las simulaciones, la trayectoria esperada para la primera aparición de un aumento jerárquico (o alguna medida de complejidad) para un mecanismo pasivo o un proceso difusivo es una función proporcional a la raíz cuadrada del tiempo desde la separación del nivel inicial (aquí, bacterias). Así, la trayectoria esperada es cóncava hacia abajo. Sin embargo, la trayectoria de la figura 3 es cóncava hacia arriba.

El mismo razonamiento nos obliga a rechazar un mecanismo de tendencia impulsada, al menos como se entiende convencionalmente. Una tendencia impulsada es, en general, impulsada por una presión de selección ascendente constante, que produce una mayor probabilidad de aumentos que de disminuciones. En la modelización de estas tendencias en la literatura actual, se supone que el sesgo a favor del aumento es constante, al igual que otros parámetros de la tendencia, como las tasas de especiación y extinción. (Y en general se supone que son aproximadamente iguales, porque incluso pequeñas diferencias dan lugar a aumentos explosivos poco realistas de la diversidad o a la rápida extinción de todo el clado de la vida). En cualquier caso, con parámetros constantes, una tendencia impulsada

11 A nivel genético, este proceso podría ser bastante general, produciendo una reducción de genes siempre que la inserción en una unidad ecológica (el “entorno” local) proporcione a un organismo nutrientes o funciones esenciales, permitiéndole perder las secuencias genéticas implicadas en la producción de esos nutrientes o funciones (Ellers et al. 2012). Esto podría explicar en parte la reducción genética recientemente observada dentro de cada nivel de filogenia (Albalat y Cañestro 2016; Guijarro – Clarke et al. 2020). Esta pérdida de genes y la transferencia de capacidad funcional a la unidad ecológica equivale a una maquinización parcial del organismo, un aumento de su dependencia de la unidad ecológica y una reducción de su autonomía. Pero a su vez, el anidamiento que implica, como razonamos antes, aumenta la probabilidad de encontrar nuevas rutas de dispersión y por tanto es seleccionado y estabilizado por la termodinámica de Prigogine.

produce un aumento en el máximo que es más rápido que en una tendencia pasiva, pero sigue siendo cóncava hacia abajo (McShea 1994).

Hay que hacer dos observaciones más. Una es que el rechazo de un mecanismo impulsado no descarta una ventaja selectiva para los niveles superiores. Lo que descarta es una ventaja consistente, una presión de selección constante que empuje hacia arriba. También descarta la presión de selección estocástica constante que se supone en los modelos estándar de un sistema impulsado. No descarta una serie de cambios dramáticos en los parámetros en las interfaces entre niveles, una tendencia impulsada por un tipo de mecanismo muy diferente, que discutiremos en breve.

Además, hay dos factores globales que hacen que la tendencia sea aún más difícil de explicar. Los llamamos “fricción” y “barreras”. Lo que llamamos “fricción” se refiere a las limitaciones biofísicas intrínsecas a los organismos en niveles jerárquicos sucesivamente mayores. En los niveles superiores, los organismos son más grandes y por tanto tienden a reproducirse más lentamente, con tamaños de población más pequeños. Ambos factores reducen la velocidad, en comparación con, digamos, los procariotas, cuyos linajes son capaces de explorar fenotipos alternativos, lo que a su vez reduce el ritmo de descubrimiento de niveles aún más altos. Cabe señalar que entre los procariotas y los termiteros o los vertebrados hay cuatro o cinco órdenes de magnitud de diferencia en el tiempo de generación y unos nueve órdenes de magnitud de diferencia en el tamaño de la población (aunque la biomasa total de las plantas supera a la de los procariotas en un orden de magnitud) (Bar-On et al. 2018). En otras palabras, se espera que estas consideraciones de fricción sean bastante severas, haciendo cóncava hacia abajo la expectativa de la curva de la figura 3. Además, en el caso de los procariotas, la expectativa sería que la diversidad de su metabolismo y su capacidad para adaptarse a entornos extremos les daría una ventaja sobre los organismos de nivel superior que experimentan estas limitaciones de forma más severa, disminuyendo – en relación con los procariotas – la velocidad a la que deberían ser capaces de explorar nuevos fenotipos, y por tanto la velocidad de descubrimiento de niveles aún más altos. Esto también sugiere que la curva debería ser cóncava hacia abajo. Y el hecho de que no lo sea sugiere que estos límites pueden ser superados.

Las barreras se refieren a los límites del entorno físico sobre los recursos y la energía libre disponible para los organismos y su capacidad de disipación (Kleidon 2012,2021). Esto significa que en un entorno “neutro”, habrá restricciones que limiten la evolución de la jerarquía. El medio ambiente fija los recursos materiales y energéticos disponibles para la vida, y la termodinámica a escala de toda la Tierra pone límites absolutos a todos los procesos biológicos. Este tema merece un tratamiento más extenso del que es posible dar aquí. Para los propósitos actuales, nos limitaremos a decir que la forma cóncava de la curva

deja claro que estos límites pueden ser superados, o quizás, más probablemente, que la propia biosfera ha evolucionado de forma que ha aumentado estos límites en general.

Por último, cabe imaginar que la tendencia cóncava ascendente puede explicarse por el aumento de la diversidad, en particular el inmenso aumento del número de especies en el registro fósil cerca de la época del origen de la multicelularidad. Más diversidad significa más tiradas de dados, más oportunidades de descubrir nuevos fenotipos y, por tanto nuevos niveles superiores, lo que quizá explique el descubrimiento relativamente rápido de la colonialidad. Por otra parte, es probable que nuestra imagen de la diversidad procariota temprana e incluso de la eucariota unicelular esté enormemente sesgada por lo incompleto del registro fósil. Es posible, incluso probable, que la diversidad del Arcaico y del Proterozoico fuera significativamente mayor que la producida en la revolución multicelular, lo que de nuevo da ventaja a los organismos de niveles jerárquicos inferiores.

Por tanto, para explicar una curva cóncava ascendente acelerada, tenemos que mirar fuera de la caja, más allá de los mecanismos habituales de tendencia.

Antes de dar ese paso, tenemos que abordar un “elefante en la habitación”: el azar. Todo este esfuerzo puede parecer infructuoso, ya que sólo disponemos de cuatro puntos de datos, y por tanto la tendencia podría haber sido enteramente el resultado de acontecimientos independientes y contingentes. Por ejemplo, la transición a las células eucariotas podría haber sido impulsada por el aumento del oxígeno en la atmósfera en ese momento (Heim et al. 2017), mientras que el origen de la multicelularidad podría haberse producido por algún otro cambio ambiental o tal vez por el origen fortuito de algún nuevo mecanismo regulador de genes. No podemos descartar esto, pero hay pruebas que sugieren un único régimen causal. Como se ha mencionado anteriormente, McShea y Changizi (2003; también McShea 2001) encontraron una clara tendencia, de aspecto exponencial, utilizando una escala jerárquica que reconocía grados intermedios de individualidad, una tendencia con nueve puntos de datos en lugar de sólo cuatro. En cualquier caso, aunque ahora no se pueda descartar una serie de acontecimientos contingentes no relacionados, irrepetibles en las repeticiones de la historia de la vida, la búsqueda de una causa consistente es un primer paso que merece la pena.

*Oportunidades y Fuerzas: El trinomio de Prigogine como Causa Probable.* – Para la tendencia de la jerarquía, pueden intervenir varios factores. El más obvio es el trinomio, visto anteriormente. El origen de cada nuevo nivel es irreversible y establece un umbral para el cambio de futuro. Los descendientes del linaje pionero que ascienden a cada nuevo nivel deben permanecer en ese nivel o – en ocasiones – volver a ascender. Knoll y Bambach (2000) parecen haber tenido en mente algo parecido a este mecanismo al

proponer una serie de “megatrayectorias” en la historia de la vida, cada uno de ellos un avance que condujo a una expansión de la utilización del ecoespacio y sentó las bases para la siguiente megatravesía. Describen el proceso como una difusión que se aleja de una pared izquierda y un escalamiento repetido de una pared derecha. Aquí la sugerencia es que cada nuevo trinomio de Prigogine se diversifica adyacente a una pared izquierda – una célula eucariota no puede revertir a la condición procariota – y sienta las bases para el posterior escalamiento de la derecha – el paso a la multicelularidad. Sin embargo, un trinomio, por fuerte e irreversible que sea, no puede explicar por sí mismo un máximo de aceleración, incluso dejando de lado las consideraciones de fricción y barreras.

Más allá del trinomio, hay una fuente de nuevas oportunidades, que es específica de la jerarquía y se encuentra en el corazón del esquema conceptual de Prigogine. En un organismo formado por entidades anidadas dentro de otras entidades, cada nuevo nivel aumenta el número posible de combinaciones de entidades de nivel inferior que podrían servir como fuente de innovación. Imaginemos un organismo multicelular con 4 tipos de células posibles que se combinan en tejidos y órganos en combinaciones de 3 células. Un organismo así tendría un espacio de 64 combinaciones diferentes de tipos de células, 64 tipos de tejidos u órganos diferentes, disponibles para explorar en su búsqueda de innovación adaptativa. En la evolución jerárquica, la innovación se ve sin duda fomentada por la diversidad genómica y taxonómica, pero también podría verse sobrealimentada por el poder combinatorio de los componentes anidados (McShea y Changizi 2003).

En el pensamiento de Prigogine, esto se extiende a las combinaciones de entidades de varios niveles inferiores en la jerarquía. Una colonia de termitas puede cultivar utilizando células de hongos, dos niveles más abajo. Un animal puede mejorar su digestión utilizando bacterias, también dos niveles más abajo. En estos casos, el individuo de nivel superior está aprovechando no sólo la diversidad y las combinaciones resultantes de las entidades de nivel inferior, sino el hecho de que estas entidades vienen precargadas con capacidades funcionales adquiridas a lo largo de millones o en algunos casos, miles de millones de años. Y esto se aplica a los cooperadores reclutados en asociaciones simbióticas de organismos, por supuesto, pero también a los genes y combinaciones de genes que se incorporan rutinariamente a los organismos a través de transferencia horizontal genética y otras vías. Además, estas entidades de nivel inferior – ya sean organismos o moléculas – están preadaptadas para el tipo de cooperación que hace que las combinaciones entre niveles funcionen. Las bacterias que sustentan nuestro intestino ya están adaptadas para cooperar bien con los demás.

La cuestión es que en este proceso combinatorio, los individuos de los niveles superiores (p.ej., los multicelulares y las colonias) tienen una

ventaja decisiva sobre los de los niveles inferiores (p.ej., los protistas y las bacterias) ya que tienen más niveles por debajo de ellos de los que pueden servirse. Las bacterias, por ejemplo, solo tienen el conjunto de genes y otras moléculas de su entorno para innovar. Un organismo colonial, tres niveles más arriba, dispone de ese *plus* de entidades procedentes de los tres niveles supramoleculares – bacterias, células eucariotas e individuos multicelulares – y por lo tanto tiene un número mucho mayor de oportunidades para encontrar combinaciones exitosas en las exploraciones que conducen al siguiente nivel. Además, como subrayan Margulis y Sagan (2003), la transferencia de genes y la simbiogénesis en los niveles inferiores fueron y siguen siendo factores importantes en esta ventaja de nivel superior, dando a los organismos de nivel superior acceso a todo el espacio de combinaciones genéticas. Este acceso fue probablemente crítico en la aceleración.

No es difícil ver un principio similar en la evolución de la tecnología. En el diseño de un nuevo abrelatas, un ingeniero tiene una gran variedad de metales, plásticos y formas diferentes con los que trabajar. Pero en el diseño de un nuevo dispositivo electrónico, tiene todo eso más una amplia gama de componentes electrónicos (enchufes, condensadores, chips, etc.) en el siguiente nivel, más una amplia gama de dispositivos complejos (ventiladores, transformadores, placas de circuitos, etc.) en un nivel superior, y así sucesivamente.

Por tanto, existe un bucle de retroalimentación positiva. Un aumento de la jerarquía conduce a un incremento dramático de las posibilidades combinatorias de cooperación, lo que a su vez conduce a un aumento dramático de la probabilidad de descubrir una ruta hacia el siguiente nivel superior. El mérito de esta idea quizá corresponda a Piotr Kropotkin (1902), que observó una tendencia progresiva hacia la “ayuda mutua”, que aquí se traduce como una tendencia a la jerarquía, señalando que la tendencia se ve reforzada por la complejidad de las entidades que participan en ella.

Añadiremos que hay otra tendencia ascendente que magnifica el efecto positivo de retroalimentación descrita. Cada nuevo nivel jerárquico es un punto de estabilidad, una estructura a la que se llega a través de fluctuaciones desde abajo y que se estabiliza por el flujo de energía a través de ella y, como hemos descrito (véase la discusión de “La Trayectoria Histórica de los Trinomios”), podría estar bien posicionada para superar cualquier barrera impuesta por el entorno local (West et al. 1997; Lane y Martin 2010). En términos de Prigogine, las variaciones en el nivel de los organismos (fluctuaciones) que aumentan la disipación de energía se amplían y, en el proceso de ser ampliados, aumentan a su vez la probabilidad de formación de organismos de nivel superior, que de nuevo se estabilizan por el mayor flujo de energía que permite un nivel superior. Lo más importante es que la tasa de disipación aumenta de forma no lineal con el tamaño.

Los sistemas más grandes disipan los gradientes con mayor rapidez que los sistemas más pequeños.

Reconocemos que esta formulación utiliza un lenguaje desconocido en biología, pero los principios subyacentes no son desconocidos. Sin embargo, ¿Por qué dar este paso? ¿Por qué recurrir al lenguaje de la física? Por un lado, este enfoque se suma a una creciente literatura que toma en serio el papel de los principios de los sistemas disipativos en la biología (p.ej., Jorgensen y Fath 2004; Chaisson 2010; England 2015). Pero lo más importante, es que este enfoque añade una nueva dimensión al estudio de las tendencias evolutivas a gran escala, que debería ser especialmente bienvenida para una tendencia en la que los modelos y explicaciones estándar han fracasado hasta ahora, y que trae consigo una nueva forma de pensar en la causalidad. Es importante destacar, que el enfoque de Prigogine no niega la selección. De hecho, podría interpretarse como un ejemplo de una forma alternativa de obrar la selección, en términos de flujos de energía y estabilidad (Van Valen 1976,1989), en lugar de los términos reproductivos (pero eso es un proyecto para otra ocasión). Por último, una virtud clave de la formulación de Prigogine es que establece una conexión directa entre la tendencia de saltos jerárquicos de los organismos y un conjunto más amplio de entidades y procesos, muchos de los cuales son puramente físicos. Es decir, sitúa el aumento de la jerarquía biológica en un contexto más amplio, revelando que es una tendencia que probablemente no es exclusiva de la vida en la Tierra, ni siquiera especial de los sistemas biológicos, sino más bien una característica genérica de las estructuras disipativas en general.

Resumiendo esta sección, parece claro que los mecanismos macroevolutivos convencionales no pueden explicar la tendencia a la aceleración de la jerarquía. Se necesita algo más, sobre todo porque se espera que la fricción y las barreras dificulten en muchos órdenes de magnitud el ritmo de aumento. Y el punto de vista de Prigogine ofrece un buen candidato para ese “algo más”, una retroalimentación positiva entre la jerarquía y la combinatoria que gobierna la tasa de exploración de nuevos niveles, además del aumento no lineal de la potencia disipativa (Judson 2017) y la eficiencia (West et al.1997) de las entidades de nivel superior. Además, existe – como se verá en la siguiente sección – la ayuda paralela de arriba-abajo de macroestructuras como los ecosistemas y Gaia. Por supuesto, aún está por ver si todo ello sería suficiente para explicar la curva de aceleración. Un enfoque cuantitativo – más allá del alcance de este artículo – es necesario.

### **Una Nota Final: la Conjetura de Prigogine de las Bacterias a Gaia**

La biosfera y los ecosistemas de la Tierra dispersan los fotones solares, aumentando rápidamente la entropía del universo en relación con un planeta sin vida similar a la Tierra (Kleidon y

Lorenz 2005; de Castro 2020: anexo 1). Este hecho abre la puerta a la existencia de una compleja estructura disipativa a escala regional y global mediada por los ecosistemas por encima de ellos y los organismos vivos por debajo, formando trinomios anidados de “muñecas matrioskas”. Al fin y al cabo, los propios organismos son comunidades ecológicas simbióticas (holobiontes: Margulis y Fester 1991), que viven dentro de ecosistemas, los cuales, a su vez, pueden entenderse como superestructuras orgánicas al estilo de los termiteros. Y, por tanto, esperamos que se produzca una “domesticación”, al igual que en la discusión anterior sobre los organismos, lo que significa que esperamos una transferencia de funciones hacia niveles ecológicos cada vez más altos. Y también esperamos que haya flechas causales que vayan hacia abajo desde la estructura (p.ej., el ecosistema) hasta sus funciones (p.ej., los organismos), modificándolas y organizándolas.

Según el trinomio de Prigogine, la misma lógica y la misma física que conducen al aumento de los niveles jerárquicos tenderán a conducir a la formación de la mayor de todas las estructuras ecológicas, Gaia. A nivel planetario, los organismos vivos están conectados por el ciclo global de los elementos, de una manera al menos análoga a la forma en que el sistema circulatorio conecta las células y los órganos en un organismo multicelular. Esta entidad global integrada, Gaia, es una estructura disipativa, por supuesto, una estructura ecológica en la que las pequeñas unidades ecológicas – y por debajo de ellas, los organismos – constituyen partes funcionales, que participan en la generación de entropía por parte del conjunto. Como para todas las estructuras disipativas, la disipación se estabiliza. Además, en la medida en que Gaia es una estructura disipativa compleja, actúa hacia abajo sobre las funciones que la componen. En palabras de Prigogine, “organizará su propio espacio funcional”. En efecto, la propia biosfera se convierte en una poderosa fuerza selectiva, que actúa hacia abajo sobre las unidades ecológicas que la componen, incluidos los organismos que las componen (Margulis y Sagan 2003: cap.4).

Así, a escalas superiores a la de los organismos, la conjetura de Prigogine dice que los ecosistemas tenderían a integrar a los organismos, Gaia tendería a integrar ecosistemas, y ambos a su vez tenderían a organizar las formas de vida y los procesos para realizar las funciones para ella. En efecto, el egoísmo de los organismos se ve compensado, en cierta medida, por una tendencia termodinámica a coordinarse simbióticamente entre sí y a participar en la misión disipativa del conjunto. Los “tramposos” que socavaban a los “altruistas” y creaban tantas dificultades en los modelos cibernéticos de Gaia, como el de Daisy-world y otros (de Castro y Rubin 2021), están domesticados, por así decirlo, porque para evolucionar un sistema más potente y con mayor capacidad disipativa se requiere coordinación y cooperación. Así, en los términos que utilizamos antes, al igual que un individuo termita domestica su flora intestinal, y un termitero domestica a las termitas, se

espera que Gaia domestique las unidades ecológicas y los organismos que la constituyen.

Es importante destacar, que el punto de vista de Prigogine es coherente con gran parte del debate reciente sobre la “selección secuencial” (Lenton et al. 2018), la “metacomunidad” (Leibold et al. 2004), la “selección desde el nivel del macrosistema” (Lansing et al. 1988), la “construcción de nichos” (Laland et al. 2016), la “selección de Gaia” (Margulis y Sagan 2003), el “impulso por los gremios biogeoquímicos de tasas de ciclado superiores” (Volk 2004), “la coordinación simbiótica (de Castro y Rubin 2021), “la selección de procesos y patrones” (Doolittle e Inkpen 2018), y la “integración holística de los procesos de la Biosfera” (Kleidon 2012). Pero además, la visión de Prigogine añade algo a todo este marco teórico: un doble bucle de retroalimentación positiva. La disipación termodinámica aumenta la probabilidad de una transformación jerárquica de Okasha (2005). Es decir, el aumento de la complejidad con cada paso ofrece más oportunidades para descubrir más y mejores formas de disipar la energía, lo que a su vez aumenta la probabilidad de nuevas transformaciones que, una vez alcanzadas, eliminan los límites biofísicos locales para seguir evolucionando. Además, el trinomio de Prigogine sitúa esta discusión en un marco teórico más amplio: la aparición de Gaia como la estructura que da forma a los organismos (ayudando a reducir lo que hemos llamado fricción), modifica y transforma la relación con el entorno externo (reduciendo lo que hemos llamado barreras). El elemento crítico en todas estas estructuras disipativas, desde las células de Bénard hasta los organismos, pasando por las unidades ecológicas hasta Gaia, es la flecha causal que apunta hacia abajo, la retroalimentación del nivel superior al inferior, cerrando el trinomio.

Por último, vale la pena señalar que la formulación de Prigogine problematiza la cuestión de de si Gaia es un organismo, transformando esa cuestión de un todo o nada a una cuestión de grado. El grado en que una estructura es un organismo podría decirse que depende de su complejidad, del grado en el que las fluctuaciones que aumentan la disipación se estabilizan y favorecen, y del grado en que las funciones componentes se domestican y transforman en partes al servicio del conjunto. El trinomio de Prigogine nos da una nueva forma de pensar en la “organicidad” de Gaia (de Castro 2013, 2019).

### Agradecimientos

Agradecemos a nuestros revisores, que aportaron excelentes, y a veces desafiantes, comentarios críticos. Gracias al grupo de investigación GEEDS de la Universidad de Valladolid que impulsó este trabajo D.W.M también desea agradecer a la John Templeton Foundation su generoso apoyo (subvención n.º 61408, “Increasing Complexity: La primera regla de evolución), que ayudó a hacer posible este trabajo.

### Declaración de disponibilidad de datos

La tabla suplementaria está disponible públicamente en: [https://geeds.es/wp-content/uploads/2022/01/Supplementary-material\\_Prigogineand-MTE.xlsx](https://geeds.es/wp-content/uploads/2022/01/Supplementary-material_Prigogineand-MTE.xlsx).

### Literatura Citada

- Albalat, R., and C. Cañestro. 2016. Evolution by gene loss. *Nature Reviews Genetics* 17:379–391.
- Bar-On, Y. M., R. Phillips, and R. Milo. 2018. The biomass distribution on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 115:6506–6511.
- Bonner, J. T. 1988. The evolution of complexity by means of natural selection. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Bordy E. M., A. J. Bumby, O. Catuneanu, and P. G. Eriksson. 2004. Advanced Early Jurassic termite (Insecta: Isoptera) nests: evidence from the Clarens Formation in the Tuli Basin, Southern Africa. *Palaeos* 19:68–78.
- Brandon, R. 1990. Adaptation and environment. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Brooks, D. R., J. D. Collier, B. A. Maurer, J. D. H. Smith, and E.O. Willey. 1989. Entropy and information in evolving biological systems. *Biology and Philosophy* 4:407–432.
- Chaisson, E. J. 2010. Energy rate density as a complexity metric and evolutionary driver. *Complexity* 16:27–40.
- Chartier, N. T., A. Mukherjee, J. Pfanzer, S. Fürthauer, B. T. Larson, A. W. Fritsh, R. Amini, M. Kreysing, F. Jülicher, and S.W. Grill. 2021. A hydraulic instability drives the cell death decision in the nematode germline. *Nature Physics* 17:920–925.
- Clarke, E. 2016. A levels-of-selection approach to evolutionary individuality. *Biology and Philosophy* 31:893–911.
- Colomer, I., S. M. Morrow, and S. P. Fletcher. 2018. A transient self-assembling self-replicator. *Nature Communications* 9:2239.
- Corning, P. A., and E. Szathmáry. 2015. “Synergistic selection”: a Darwinian frame for the evolution of complexity. *Journal of Theoretical Biology* 371:45–58.
- De Castro, C. 2013. En defensa de una teoría Gaia orgánica. *Ecosistemas* 22:113–118.
- De Castro, C. 2019. Reencontrando a Gaia: a hombros de James Lovelock y Lynn Margulis. Ediciones del Genal, Málaga, Spain.
- De Castro, C. 2020. El origen de Gaia: una teoría holista de la evolución. Libros en Acción.
- De Castro, C., and S. Rubin. 2021. Gainizing Darwin. Natural selection impairs the effectiveness of Daisyworld temperature selfregulation (unpublished data). <https://eartharxiv.org/repository/view/2673>.
- Doolittle, W., and S. A. Inkpen. 2018. Processes and patterns of interaction as units of selection: An introduction to ITSNTS thinking. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 115:4006–4014.

- Eldredge, N., and S. N. Salthé. 1984. Hierarchy and evolution. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 1:182–206.
- Ellers, J., E. T. Kiers, C. R. Currie, B. R. McDonald, and B. Visser. 2012. Ecological interactions drive evolutionary loss of traits. *Ecology Letters* 15:1071–1082.
- Emanuel, K. 1999. Thermodynamic control of hurricane intensity. *Nature* 401:665–669.
- England, J. L. 2015. Dissipative adaptation in driven self-assembly. *Nature Nanotech* 10: 919–923.
- Glandsdorff, P., and I. Prigogine. 1971. *Thermodynamics of structure, stability and fluctuations*. Wiley-Interscience, New York.
- Gould, S. J. 1988. Trends as changes in variance: a newslant on progress and directionality in evolution. *Journal of Paleontology* 62:319–329.
- Gould, S. J. 1996. *Full house: the spread of excellence from Plato to Darwin*. Harmony Books, New York.
- Guijarro-Clarke, C., P. W. H. Holland, and J. Paps. 2020. Widespread patterns of gene loss in the evolution of the animal kingdom. *Nature Ecology and Evolution* 4:519–523.
- Hales, T., M. Adams, G. Bauer, D. T. Dang, J. Harrison, T. Hoang, C. Kaliszky, et al. 2017. A formal proof of the Kepler conjecture. *Forum of Mathematics, Pi* 5:e2.
- Heim, N. A., J. L. Payne, S. Finnegan, M. L. Knope, M. Kowalewski, S. K. Lyons, D. W. McShea, et al. 2017. Hierarchical complexity and the size limits of life. *Proceedings of the Royal Society of London B* 284:20171039.
- Herron, M. D. 2021. What are the major transitions? *Biology and Philosophy* 36:2.
- Horowitz, J. M., and J. L. England. 2017. Spontaneous fine-tuning in large chemical networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 114:7565–7570.
- Jorgensen, S. E., and B. D. Fath. 2004. Application of thermodynamic principles in ecology. *Ecological Complexity* 1:267–280.
- Jorgensen, S. E., and Y. M. Svirezhev. 2004. *Towards a thermodynamic theory for ecological systems*. Elsevier, Oxford.
- Judson, O. P. 2017. The energy expansion of evolution. *Nature Ecology and Evolution* 1:0138
- Kachman, T., J. A. Owen, and J. L. England, 2017. Self-organized resonance during search of a diverse chemical space. *Physical Review Letters* 119:038001.
- Kedia, H., D. Pan, J.-J. Slotine, and J. L. England. 2019. Drive-specific adaptation in disordered mechanical networks of bistable springs. arXiv:1908.09332.
- Kleidon, A. 2012. How does the Earth system generate and maintain thermodynamic disequilibrium and what does it imply for the future of the planet? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A* 370:1012–1040.
- Kleidon, A. 2021. What limits photosynthesis? Identifying the thermodynamic constraints of the terrestrial biosphere within the Earth system. *BBA-Bioenergetics* 1862:148303
- Kleidon, A., and R. D. Lorenz. 2005. Entropy production by Earth system processes. Chap. 1 in A. Kleidon and R. D. Lorenz, eds. *Non-equilibrium thermodynamics and the production of entropy: life, Earth, and beyond*. Springer Verlag, Berlin.
- Knoll, A. H., and R. K. Bambach. 2000. Directionality in the history of life: diffusion from the left wall or repeated scaling of the right? *Paleobiology* 26:1–14.
- Kropotkin, P. 1902. *Mutual aid: a factor of evolution*. Heinemann, London.
- Laland, K., B. Matthews, and M.W. Feldman. 2016. An introduction to niche construction theory. *Evolutionary Ecology* 30:191–202.
- Lane, N., and W. Martin. 2010. The energetics of genome complexity. *Nature* 467:929–934.
- Lansing, J. S., J. N. Kremer, and B. N. Smuts. 1998. Systemdependent selection, ecological feedback and the emergence of functional structure in ecosystems. *Journal of Theoretical Biology* 192:377–391,
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M.F. Hoopes, R. D. Holt, et al. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601–613.
- Lenton, T. M., and B. Latour. 2018. Gaia 2.0. *Science* 361:1066–1068.
- Lenton, T. M., S. J. Daines, J. G. Dyke, A. E. Nicholson, D. M. Wilkinson, and H. T. P. Williams. 2018. Selection for Gaia across multiple scales. *Trends in Ecology and Evolution* 33:633–645.
- Lewontin, R. C. 1970. The units of selection. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 1:1–18.
- Lotka, A. 1922. *Contribution to the energetics of evolution*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 8:147–151.
- Lovelock, J., and L. Margulis. 1974. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the Gaia hypothesis. *Tellus* 16(1–2):2–10.
- Margalef, R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *American Naturalist* 97:357–374.
- Margalef, R. 1968. *Perspectives in ecological theory*. University of Chicago Press, Chicago.
- Margulis, L. 1990. Kingdom Animalia: the zoological malaise from a microbial perspective. *American Zoologist* 30:861–875.
- Margulis, L., and R. Fester. 1991. *Symbiosis as a source of evolutionary innovation*. MIT Press, Cambridge, Mass.
- Margulis, L., and D. Sagan. 2003. *Acquiring genomes: a theory of the origin of species*. Basic Books, New York.
- Maturana, H., and F. Varela. 1973. *De máquinas y seres vivos: una teoría sobre la organización biológica*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Maynard Smith, J., and E. Szathmáry. 1995. *The major transitions in evolution*. Freeman, Oxford.
- McShea, D. W. 1994. Mechanisms of large-scale evolutionary trends. *Evolution* 48:1747–1763.
- McShea, D.W. 2001. The hierarchical structure of organisms: a scale and documentation of a trend in the maximum. *Paleobiology* 27:405–423.
- McShea, D.W. 2002. A complexity drain on cells in the evolution of multicellularity. *Evolution* 56:441–452.

- McShea, D.W. 2015. Three trends in the history of life: an evolutionary syndrome. *Evolutionary Biology* 43:531–542.
- McShea, D.W., and M. A. Changizi. 2003. Three puzzles in hierarchical evolution. *Integrative and Comparative Biology* 43:74–81.
- Michod, R. E., and M. D. Herron. 2006. Cooperation and conflict during evolutionary transitions in individuality. *European Society for Evolutionary Biology* 19:1406–1409.
- Odum, H. T., and R. C. Pinkerton. 1955. Time's speed regulator: the optimum efficiency for maximum power output in physical and biological systems. *American Scientist* 43:331–343.
- Okasha, S. 2005. Multilevel selection and the major transitions in evolution. *Philosophy of Science* 72:1013–1025.
- Perunov, N., R. A. Marsland, and J. L. England. 2016. Statistical physics of adaptation. *Physical Review X* 6:021036.
- Pettersson, M. 1996. *Complexity and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Prigogine, I. 1977a. The evolution of complexity and the laws of nature. Pp. 221–304 in E. Laszlo and J. Biermann, eds. *Goals in a global community*. Pergamon Press, Oxford.
- Prigogine, I. 1977b. Time, structure and fluctuations. Nobel Lecture, Stockholm, 8 December.
- Prigogine, I. 1982. La lecture du complexe. *Academia Europea de Ciencias, Artes y Letras* 1982 (communication at the Science, Art and Letters European Academy in 1982). *Le genre humain* 1–2(7–8):221–223.
- Prigogine, I., and G. Nicolis. 1971. Biological order, structure and instabilities. *Quarterly Reviews of Biophysics* 4:107–148.
- Prigogine, I., and I. Stengers. 1975. Naturaleza y Creatividad (from *La Revue de l'AUPELF*, 13 (1975), 2, 42–72). Pp. 65–97 in I. Prigogine: ¿Tan Solo una ilusión? (Tusquets, cuadernos ínfimos 111). Tusquets Editores, Barcelona, Spain.
- Prigogine, I., and I. Stengers. 1978. Neptunianos y Vulcanianos (from *Neptuniens et Vulcaniens. Ensayo sobre lo interdisciplinario*. Francois Perroux homage. Presses Universitaires de Grenoble, Grenoble). Pp. 99–120 in I. Prigogine: ¿Tan Solo una ilusión? (Tusquets, cuadernos ínfimos 111). Tusquets Editores, Barcelona, Spain.
- Reid, R. G. B. 2007. *Biological emergences: evolution by natural experiment* (Vienna Series in Theoretical Biology 7). MIT Press, Cambridge, Mass.
- Ropp, C., N. Bachelard, D. Barth, Y. Wang, and X. Zhang. 2018. Dissipative self-organization in optical space. *Nature Photonics* 12:739.
- Rosen, R. 1991. *Life itself: a comprehensive inquiry into the nature, origin, and fabrication of life*. Columbia University Press, New York.
- Rosen, R. 1994. What is biology? *Computer and Chemistry* 18:347–352.
- Salthe, S. N. 1993. *Development and evolution: complexity and change in biology*. MIT Press, Cambridge, Mass.
- Schneider, E. D., and D. Sagan. 2005. *Into the cool: energy flow, thermodynamics and life*. University of Chicago Press, Chicago.
- Schrödinger, E. 1944. *What is life? The physical aspect of the living cell*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shapiro, J. A. 2013. *Evolution: a view from the 21st century*. FT Press Science, Upper Saddle River, N.J.
- Simpson, C. 2012. The evolutionary history of division of labour. *Proceedings of the Royal Society of London B* 279:116–121.
- Skene, K. R. 2017. Thermodynamics, ecology and evolutionary biology: a bridge over troubled water or common ground? *Acta Oecologica* 85:116–125.
- Sterelny, K., 1999. Bacteria at the high table. *Biology and Philosophy* 14:459–470.
- Szathmáry, E. 2015. Toward major evolutionary transitions theory 2.0. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 112:10104–10111.
- Taylor, P. D., and M. A. Wilson. 1999. *Dianulites Eichwald, 1829: an unusual Ordovician bryozoan with a high-magnesium calcite skeleton*. *Journal of Paleontology* 73:38–48.
- te Brinke, E., J. Groen, A. Herrmann, H. A. Heus, G. Rivas, E. Spruijt, and W. T. S. Huck. 2018. Dissipative adaptation in driven self-assembly leading to self-dividing fibrils. *Nature Nanotech* 13:849–855.
- Toussaint, O., and E. D. Schneider. 1998. The thermodynamics and evolution of complexity in biological systems. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 120:3–9.
- Turner, J. S. 2002. *The extended organism: the physiology of animal built structures*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Ulanowicz, R. E. 1997. *Ecology: the ascendant perspective*. Columbia University Press, New York.
- Ulanowicz, R. E. 2009. *A third window: natural life beyond Newton and Darwin*. Templeton Foundation Press, West Conshohocken, Pa.
- Van Valen, L. M. 1976. Energy and evolution. *Evolutionary Theory* 1:179–229.
- Van Valen, L. M. 1989. Three paradigms of evolution. *Evolutionary Theory* 9:1–17.
- Varela, F., H. R. Maturana, and R. Uribe. 1974. Autopoiesis: the organization of living systems, its characterization and a model. *Biosystems* 5:187–196.
- Volk, T. 2003. *Gaia's body: toward a physiology of Earth*. MIT Press, Cambridge, Mass.
- Volk, T. 2004. Gaia is life in a wasteworld of by-products. Pp. 27–36 in S. H. Schneider, J. R. Miller, E. Crist, and P. J. Boston, eds. *Scientists debate Gaia: the next century*, MIT Press, Cambridge, Mass.
- Weber, B. H., D. J. Depew, C. Dyke, S. Stanley, E. D. Schneider, R. E. Ulanowicz, and J. S. Wicken. 1989. Evolution in thermodynamic perspective: an ecological approach. *Biology and Philosophy* 4:373–405.
- West, G. B., J. H. Brown, and B. J. Enquist. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276:122–126.
- Zhong, W., J. M. Gold, S. Marxen, J. L. England, and N. Y. Halpern. 2021. Machine learning outperforms thermodynamics in measuring



