

Morfogénesis, inestabilidad y modelos químico-matemáticos: Turing y Prigogine

Ronald Durán Allimant¹ & Oscar Orellana Estay²

Resumen

Existen modelos científicos que por su carácter híbrido permiten el desplazamiento de conceptos entre áreas de estudio diversas, posibilitando nuevas vías de investigación y comprensión de fenómenos complejos. Este el caso de los dos modelos que consideraremos en este artículo: el modelo morfogenético del matemático inglés Alan Turing, y el modelo químico «Brusselator» del físico-químico ruso-belga Ilya Prigogine. Ambos modelos contribuyeron a desplazar el concepto de inestabilidad, propio de la mecánica o de la hidrodinámica, a la comprensión de la morfogénesis biológica. El surgimiento espontáneo de formas, característica propia de la morfogénesis, aparece desde esta perspectiva como un ejemplo de inestabilidad «que rompe la simetría», en sistemas dinámicos no-lineales.

Palabras claves: morfogénesis, inestabilidad, modelos, química, matemática, física.

¹ Instituto de Filosofía, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile.

² Departamento de Matemáticas, Universidad Técnica Federico Santa María, Chile. El trabajo de Oscar Orellana fue financiado en parte por el Fondo Nacional de Desarrollo Científico y Tecnológico (FONDECYT) bajo el proyecto n° 1141260 y la Universidad Técnica Federico Santa María (UTFSM), Valparaíso, Chile.

Introducción

El modelamiento y la simulación mediante computadores constituyen hoy en día una práctica de «ciencia normal». Es indudable que ofrecen algún tipo de conocimiento, sin embargo no es fácil responder qué tipo de conocimiento específico ofrecen. Poseer el modelo de un fenómeno o proceso ¿implica tener conocimiento de los mecanismos involucrados en el proceso, o se posee meramente una «copia» o reproducción de las «formas», sin conocimiento específico de los procesos que las producen? No existe una respuesta tajante. Se afirma, muchas veces, que los modelos tienen un valor meramente heurístico, por lo que su relevancia epistémica quedaría reducida a la apertura de vías inexploradas de investigación. Se ha resaltado menos el valor que podría tener la formulación de modelos teóricos en el desplazamiento de conceptos entre disciplinas o áreas de estudio diversas, desplazamiento que se hace posible gracias a la conjunción de los objetivos epistémicos antes mencionados: intento de imitación del resultado de un proceso para sacar a luz los mecanismos implicados en él, abriendo así nuevas vías de investigación. El desplazamiento conceptual se ve favorecido además por modelos cuyo carácter híbrido actúa de puente entre ámbitos teóricos y prácticos de naturaleza diversa.

En este artículo estudiaremos dos modelos concretos: el modelo morfológico del matemático inglés Alan Turing (1952), y el modelo químico «Brusselator» del físico-químico ruso-belga Ilya Prigogine (1968), y mostraremos cómo gracias a su formulación contribuyeron a situar el concepto de inestabilidad, propio de la mecánica y de la hidrodinámica, como clave interpretativa en la comprensión de la morfogénesis biológica. La morfogénesis, el surgimiento espontáneo de formas o patrones en el desarrollo biológico, es comprendida como un ejemplo de inestabilidad que «rompe la simetría», es decir, como un proceso en el que se produce el paso de un estado homogéneo a otro heterogéneo, gatillado por perturbaciones o fluctuaciones.

El modelo morfológico de Turing: inestabilidad y rotura de simetría

En 1952, en el artículo «The Chemical Basis of Morphogenesis», Alan Turing expone su modelo teórico abstracto matemático-químico de la morfogénesis biológica (el problema del desarrollo del embrión). En palabras del propio Turing: «Se sugiere que un sistema de sustancias químicas, llamadas morfógenos, en reacción entre ellas, y difundiendo a

través de un tejido, es adecuado para dar cuenta del importante problema de la morfogénesis. Tal sistema, a pesar de que pueda ser originalmente bastante homogéneo, puede luego desarrollar un patrón o estructura debido a una inestabilidad del equilibrio homogéneo, que es gatillada por perturbaciones aleatorias» (Turing, 1952, p. 37). Para modelar el proceso biológico de la morfogénesis como un proceso químico, Turing establece como elementos básicos sustancias químicas que él denomina «morfogenes» [*morphogens*] (productores de forma), que establecerían una suerte de plantilla o molde a partir del cual se desarrollarían las formas orgánicas. Establece además las relaciones entre estos elementos: reacciones y difusión, y una dinámica formalizada como un sistema de ecuaciones diferenciales no-lineales de reacción-difusión. Aquí presentamos el sistema discreto, tal como aparece en su artículo (Turing, 1952, p. 47):

$$\left. \begin{aligned} \frac{dX_r}{dt} &= f(X_r, Y_r) + \mu(X_{r+1} - 2X_r + X_{r-1}) \\ \frac{dY_r}{dt} &= g(X_r, Y_r) + \nu(Y_{r+1} - 2Y_r + Y_{r-1}) \end{aligned} \right\} (r = 1, \dots, N).$$

Las ecuaciones indican las variaciones en el tiempo de las concentraciones de los morfogenes X e Y, como funciones de las reacciones y las difusiones, que tienen lugar en el sistema. El sistema de ecuaciones diferenciales permite plantear esquemas de reacciones químicas, que especifican la estructura del sistema. En su artículo, Turing ofrece el siguiente ejemplo que sirve para ilustrar su procedimiento (Turing, 1952, p. 42):

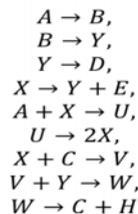
Sistema de ecuaciones

$$\frac{dX}{dt} = 5X - 6Y + 1$$

$$\frac{dY}{dt} = 6X - 7Y + 1$$



Esquema de reacciones



En el planteo de su modelo, Turing ejecuta simplificaciones e idealizaciones. Por ejemplo: considera las células como puntos geométricos (en su modelo discreto), o los tejidos como continuos (en su modelo continuo); o bien, descarta los factores mecánicos como el crecimiento, o los factores eléctricos. Turing está consciente de que su modelo no es ni pretende ser una copia fiel del proceso real de desarrollo del embrión, o del proceso como sería considerado experimentalmente o mediante observación. Tan sólo espera que las simplificaciones operadas saquen a la luz los mecanismos esenciales implicados en el proceso de morfogénesis: «Este modelo será una simplificación y una idealización, y en consecuencia una falsificación. Es de esperar que las características retenidas en la discusión sean aquellas de la mayor importancia en el presente estado de conocimiento» (Turing, 1952, p. 37). En palabras de Keller: «Turing no estaba sugiriendo que sus reacciones hipotéticas correspondían a algunas reacciones reales que ocurrieran en la célula: era la utilidad y la accesibilidad matemática la que guiaba su construcción más que cualquier intento de realismo. Su modelo tenía la virtud de ser a la vez simple y elegante, pero era en el mejor de los casos biológicamente inocente y en el peor de los casos irrelevante» (Keller, 2002, p. 99).

Para analizar el modelo, Turing opera una nueva simplificación: linealiza el sistema de ecuaciones diferenciales no-lineales. Luego estudia las soluciones y la estabilidad de este sistema lineal mediante la técnica tradicional de modos normales. Su modelo lineal sólo le permite concentrarse en el comienzo [*onset*] de la inestabilidad, pero esto le es suficiente para conseguir una imagen bastante amplia de las posibles soluciones o estados estables que puede alcanzar el sistema más allá de la inestabilidad: «Después del paso de un cierto periodo de tiempo, desde el comienzo de la inestabilidad, aparece un patrón de concentraciones de morfogenes, que puede ser descrito en términos de “ondas”» (Turing, 1952, p. 66). Obtiene seis tipos posibles de solución, las que interpreta biológicamente: a) caso estacionario con longitud de onda extremadamente larga: sería el caso menos interesante según Turing, aunque podría explicar patrones de color a manchones (*drappled colour pattern*); b) caso oscilatorio con longitud de onda extremadamente larga: similar al caso anterior, pero el alejamiento del equilibrio es oscilatorio: «Hay probablemente muchos ejemplos de esta oscilación metabólica, pero ninguna realmente satisfactoria es conocida por el autor» (Turing, 1952, p. 67); c) ondas estacionarias de longitud de onda extremadamente corta: no existía ningún ejemplo biológico conocido para Turing; d) ondas estacionarias con longitud de onda finita: algunos ejemplos biológicos serían los tentáculos de la

Hydra, o la disposición de las hojas en la aspérula; e) caso oscilatorio con longitud de onda finita (ondas viajeras): por ejemplo, el movimiento de la cola del espermatozoide; y, f) caso oscilatorio con longitud de onda extremadamente corta: ningún ejemplo conocido por Turing (1952, p. 68). Estos resultados parecen confirmar la posible relevancia biológica del modelo, y confirmar además que el mecanismo implicado en la morfogénesis puede corresponder a un proceso de inestabilidad que «rompe la simetría» [*breakdown of symmetry*], una inestabilidad que hace pasar al sistema de un estado homogéneo a otro heterogéneo de manera espontánea (gatillado por perturbaciones o fluctuaciones) (Turing, 1952, p. 41), tal como el que se da en sistemas mecánicos o hidrodinámicos.

Turing no sólo estudia la dinámica de su modelo con técnicas matemáticas tradicionales, sino que dando un paso pionero analiza y simula su modelo usando computadores (Turing, 1952, p. 60). Estudia un modelo del tipo d, «ondas» estacionarias con longitud de onda finita, modelo que le parece más interesante desde el punto de vista biológico. Para resolver numéricamente su modelo tiene que especificar valores y reacciones concretas: el número y dimensiones de las celdas o células del anillo, las difusibilidades de los morfogenes, las reacciones consideradas, las tasas a que ocurren las reacciones, información acerca de las perturbaciones aleatorias, etc. Respecto a su elección nos dice: «Desafortunadamente no es posible especificar reacciones químicas reales con las propiedades requeridas, pero pensamos que las tasas de reacción con las reacciones imaginarias no son irrazonables» (Turing, 1952, 60). Los resultados numéricos confirman la solución ondulatoria obtenida con las técnicas analíticas tradicionales. Turing es muy consciente de la importancia del uso de computadores para el estudio de sistemas no-lineales, y el rol de los modelos en la comprensión de ciertos procesos para los que se carece de una teoría, abriendo así la vía a un modo de hacer ciencia que es normal hoy en día: «La mayor parte de un organismo, la mayor parte del tiempo, se está desarrollando desde un patrón a otro, más que de la homogeneidad a un patrón. Uno querría ser capaz de seguir matemáticamente este proceso más general. Sin embargo, las dificultades son tales que no podemos esperar tener ninguna teoría que abarque tales procesos, más allá del planteo de las ecuaciones. Podría ser posible, sin embargo, tratar en detalle algunos casos particulares con la ayuda de un computador digital» (Turing, 1952, p. 72).

A la base del planteo de Turing se encuentra una analogía clave que le da sentido a su esquema de ecuaciones diferenciales: concebir la aparición

espontánea de formas en el desarrollo biológico como una cuestión de inestabilidad, de inestabilidad química, como una «rotura de simetría» en sistemas no-lineales. Los conceptos de inestabilidad y de rotura de simetría eran propios de la hidrodinámica y la física de cambio de fase, y su aplicación a la comprensión de sistemas químicos o biológicos resultaba un paso pionero (Durán, 2013, p. 138). De esta manera, simplificando la complejidad de los procesos que tienen lugar en la morfogénesis a dos tipos de procesos: reacción y difusión, Turing no espera lograr una copia del desarrollo biológico, sino obtener con este esquema simplificado una inestabilidad que dé lugar a la aparición espontánea de una «forma» espacial o temporal. La comprensión de la morfogénesis como inestabilidad permite la elaboración y el planteo del modelo. Es decir, el análisis del proceso biológico como un proceso puramente físico-químico. Ahora bien, esta suposición de partida, o analogía básica, una vez realizado el modelo y obtenidos resultados que pueden asemejarse en cierta medida a los resultados del proceso biológico, adquirirá un valor no meramente analógico. En última instancia, y es lo que creemos espera Turing y Prigogine sobre todo, la inestabilidad no será simplemente una analogía entre procesos de diversa naturaleza, sino la demostración de la identidad de estos procesos, siendo entonces la inestabilidad física, química o biológica, ejemplos o casos particulares de la inestabilidad en general. Esta posición ontológica será exacerbada al extremo por Prigogine, quien considerará desde la perspectiva de la inestabilidad incluso procesos sociales o culturales. Las pretensiones de Turing son más acotadas, quedándose sólo en el ámbito biológico y químico.

Para comprender y estudiar un proceso biológico complejo, Turing plantea un modelo teórico abstracto que conjuga elementos físicos, químicos, biológicos, matemáticos³, e incluso innovaciones técnicas, el computador, considerando el proceso de desarrollo morfogenético como un ejemplo de inestabilidad que rompe la simetría. Da así un paso pionero desde una perspectiva tanto conceptual como metodológica. El modelo morfogenético de Turing nos ofrece un ejemplo notable de modelo híbrido que gracias a su propia condición inespecífica permite el desplazamiento de un concepto, en este caso el concepto de inestabilidad, situándolo como clave de interpretación y comprensión de un proceso

³ Como afirma el propio Turing: «La comprensión acabada del artículo requiere un buen conocimiento de matemáticas, algo de biología, y algunos elementos de química» (Turing, 1952, p. 37).

complejo, en este caso el desarrollo biológico. Este modelo tendrá escasa resonancia, probablemente por su propia condición híbrida. Muy pocos biólogos lo tomaron en cuenta, y menos matemáticos. Durante varios años será prácticamente ignorado, hasta su redescubrimiento en los años 60, cuando contribuirá a consolidar como disciplina la biología matemática (Keller, 2002, p. 89). En esta época será redescubierto también por Ilya Prigogine y jugará un rol fundamental en el planteo del modelo químico «Brusselator», herramienta clave de la teoría de estructuras disipativas y procesos de autoorganización por la que Prigogine recibió el premio Nobel de Química en 1977.

Modelo químico «Brusselator»: estructuras disipativas y auto-organización

A comienzos de los años 60, Prigogine se ocupaba del estudio de la inestabilidad en sistemas hidrodinámicos, en particular en la inestabilidad de Bénard, experimento que consistía en una capa delgada de líquido en reposo calentada por debajo, en la que dado cierto gradiente de temperatura aparecían de manera espontánea convecciones y figuras hexagonales (Durán, 2013, p. 142). El estudio de la inestabilidad había surgido como extensión de su termodinámica lineal de procesos irreversibles, termodinámica de sistemas abiertos y de no-equilibrio, área en la que Prigogine desde los años 40 era una de las figuras principales. La inestabilidad Bénard ofrecía la conjunción entre orden y disipación que Prigogine consideraba característica propia de los procesos biológicos. Sin embargo, un sistema hidrodinámico era insuficiente para estudiar las bases físico-químicas de los seres vivos. Es en este contexto, en el año 1966, en el que redescubre el trabajo de Turing⁴. Y lo redescubre en sentido estricto, pues como él mismo afirma: «Había conocido a Turing en Manchester alrededor de tres años antes [de 1952]. Fue sólo bastante después que recordé los comentarios de Turing sobre aquellas cuestiones de estabilidad, a las que no fui suficientemente receptivo entonces, por haber estado demasiado interesado en la termodinámica lineal» (Prigogine, 1977)⁵.

⁴ Conoce el modelo gracias al «profesor Wasserman de la Universidad de Newcastle-upon-Tyne» Prigogine y Nicolis, 1967, p. 3544.

⁵ «A partir de la biografía de Turing de Andrew Hodges publicada en 1983, se colige que Prigogine asiste a una conferencia de Turing sobre la morfogénesis realizada en el departamento de química de Manchester, el 29 de febrero de 1952. Prigogine precisa que él

Este redescubrimiento jugará un rol crucial en el desarrollo del trabajo de Prigogine, pues conlleva un reenfoque metodológico y conceptual que da comienzo a la teoría de estructuras disipativas y procesos de autoorganización. El artículo que inaugura este periodo, «On Symmetry-Breaking Instabilities in Dissipative Systems» [Acercas de las inestabilidades que rompen la simetría en sistemas disipativos] (1967), deja en evidencia ya desde el título la influencia de Turing. En él, Prigogine estudia junto a su colaborador Grégóire Nicolis un esquema químico, planteado en el artículo de Turing, que conduce a inestabilidades, realizando algunas modificaciones en el esquema, y considerando con énfasis las cuestiones termodinámicas, apenas tomadas en cuenta por el matemático inglés. Se concluye en este artículo: «Existe una inestabilidad más allá de la cual la solución estacionaria estable corresponde a una situación no-homogénea [*inhomogeneous*]; esta situación es mantenida a través de un sutil balance entre las tasas de reacción y difusión. Una propiedad característica de esta inestabilidad es, por lo tanto, que rompe la simetría [*symmetry breaking*] a medida que lleva de un estado estacionario homogéneo a uno no-homogéneo [o heterogéneo]» (Prigogine y Nicolis, 1967, p. 3543). Para Prigogine y su grupo, la tarea es ahora elaborar un modelo teórico abstracto, que permita estudiar y comprender de mejor manera la inestabilidad en sistemas químicos, el tipo de dinámica y las formas o patrones espacio-temporales que puedan aparecer en sistemas no-lineales lejos del equilibrio. Prigogine denomina, de manera un poco inadecuada, «estructuras disipativas» a los patrones o formas que surgen más allá de una inestabilidad (Durán, 2013, p. 165).

En 1968, Prigogine y su colaborador René Lefever dan a conocer el modelo buscado: modelo químico teórico «trimolecular» (Prigogine y Lefever, 1968), conocido posteriormente como «Brusselator», por la denominación que le dio en 1973 el químico estadounidense John J. Tyson (1973). Este modelo teórico abstracto resulta un avance notable respecto a otros esquemas químicos propuestos, pues es muy sencillo, consiste sólo en 4 reacciones, dando lugar no obstante a una gran variedad de patrones. El modelo condensa las dos condiciones básicas establecidas por Prigogine para la aparición de inestabilidades que rompen la simetría: distancia del equilibrio termodinámico y «auto-catálisis» (expresada por

no asistió a esta conferencia, sino que Turing vino a verlo a su hotel: “Nuestra discusión no tuvo como resultado gran cosa, porque ni Turing, ni yo, habíamos establecido el lazo entre su efecto y la distancia al equilibrio” (nota. Prigogine, comunicación privada) (Percault y Perraud, 1997, p. 105).

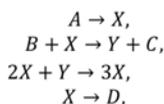
ecuaciones que implican una retroalimentación positiva). Siguiendo un orden inverso al de Turing, que iba del sistema de ecuaciones diferenciales a los distintos esquemas químicos posibles, Prigogine parte de un esquema de reacciones general, y considera las ecuaciones diferenciales que se derivan de él ya sea con difusión o sin difusión. El siguiente es el esquema del Brusselator:

Sistema de ecuaciones con difusión

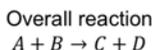
$$\frac{\partial X}{\partial t} = k_1 A - (k_2 B + k_4) X + k_3 X^2 Y + D_X (\partial^2 X / \partial r^2)$$

Esquema de reacciones

$$\frac{\partial Y}{\partial t} = k_2 B X - k_3 X^2 Y + D_Y (\partial^2 Y / \partial r^2)$$



Sistema ecuaciones sin difusión



$$\begin{aligned} \frac{\partial X}{\partial t} &= k_1 A - (k_2 B + k_4) X + k_3 X^2 Y \\ \frac{\partial Y}{\partial t} &= k_2 B X - k_3 X^2 Y \end{aligned}$$

Esta secuencia de reacciones teóricas describe de manera general la transformación o conversión de A y B (los reactantes) en C y D (los productos), mientras X e Y (los intermediarios) son formados y destruidos. La tercera reacción constituye la clave del esquema, es el paso trimolecular, pues implica una reacción donde intervienen tres reactantes, y consiste en una reacción de «autocatálisis», en la que el producto requiere de sí mismo para producirse. En este caso se trata de una retroalimentación positiva que vuelve inestable al sistema. Esta reacción establece el grado de no-linealidad necesario para la inestabilidad y para tener una gran variedad de comportamientos posibles.

La reacción trimolecular vuelve, al mismo tiempo, no realista al modelo, pues se trata de una reacción que no se encuentra en sistemas reales. «Este esquema de reacción es físicamente no-realista debido al paso trimolecular» (Prigogine y Lefever, 1968, p. 1697). Siguiendo la estrategia de Turing, el Brusselator no busca asemejarse a algún tipo específico de reacciones o sistema en concreto, sino que usando reacciones teóricas, busca exponer los mecanismos generales implicados en las inestabilidades en sistemas no-lineales, y en este caso en sistemas lejos del equilibrio ter-

modinámico. No obstante, a diferencia del modelo de Turing, que tenía como referente el desarrollo embrionario, la morfogénesis biológica, el Brusselator no tiene un referente específico, sino que se trata de un modelo que busca exponer en general, en sistemas químicos, o en sistemas que puedan ser modelados usando reacciones químicas, los mecanismos y la dinámica de la inestabilidad y la aparición de estructuras disipativas. El Brusselator no se refiere a ningún objeto o sistema concreto, no tiene un carácter representacional o referencial, como el de Turing. «El mecanismo [o esquema de reacciones], por lo tanto, tiene que ser considerado como un modelo más que como una representación de un proceso químico particular» (Lefever y Nicolis, 1972, p. 1697). De hecho, cuando se formula el modelo Brusselator, todavía no se conocían ejemplos concretos o experimentales de ordenación espontánea en química. No obstante, no se trata de un modelo puramente ficticio, en cuanto cumple las leyes de la física-química.

Al igual que el modelo de Turing, el Brusselator conjuga diversas teorías y leyes, teniendo así un carácter intrínsecamente interdisciplinar: leyes físicas y químicas (termodinámica, ley de acción de masas), técnicas matemáticas (ecuaciones diferenciales y estudios de estabilidad), interpretación biológica (morfogénesis, autoorganización), desarrollos técnicos (computador). Prigogine emplea técnicas similares a las de Turing para estudiar la dinámica y la estabilidad del modelo, aunque incorporando el enfoque termodinámico propio de su trabajo anterior, y que no está presente en el matemático inglés. Así el estudio del Brusselator se emprende usando varias técnicas: análisis lineal de estabilidad, resolución analítica de ecuaciones diferenciales, uso del criterio termodinámico de estabilidad, estudio de bifurcaciones (Petitgirard, 2004, p. 509). Pero es sobre todo el uso de computadores, más poderosos ahora que los usados por Turing, para el análisis numérico y la visualización de las estructuras disipativas, el que establece la novedad principal de este enfoque.

El análisis exhaustivo del modelo Brusselator, principalmente efectuado por Lefever, llevó al descubrimiento de distintos tipos de comportamientos espacio-temporales, o estructuras disipativas, más allá de un punto de inestabilidad. La aparición de los distintos tipos de comportamiento depende de la distancia del equilibrio (establecida por los parámetros de control A, B, E, D), de los valores de las constantes del sistema (constantes de reacción y de difusión D_A, D_B, D_X, D_Y), y del tipo de perturbaciones o fluctuaciones que lo afecten. En general se identificaron los siguientes tipos de comportamientos (Lefever, 1968; Prigogine y Nico-

lis, 1971; Glansdorff y Prigogine, 1971; Prigogine, Nicolis y Babloyantz, 1972; Nicolis y Prigogine, 1977; Prigogine y Stengers, 1994): a) estado de equilibrio; b) estados estacionarios de la «rama termodinámica», que al igual que el equilibrio presentan distribución espacial homogénea; c) distribución espacial regular heterogénea de X e Y, que rompe la simetría u homogeneidad inicial (estructura disipativa espacial); d) ondas de concentración espacial y oscilación temporal (estructura disipativa espacio-temporal), que pueden estar localizadas u ocupar todo el volumen; y e) oscilaciones temporales tipo «ciclo límite». También se realizaron estudios en dos o tres dimensiones encontrándose asimetrías espaciales, con aparición de ejes privilegiados (Prigogine y Stengers, 1994, p. 189).

Al igual que Turing con su modelo morfogenético, Prigogine considera que algunos de estos comportamientos podrían tener relevancia biológica, en cuanto se asemejan a tipos de actividad propios de lo vivo. Por ejemplo: asocia el comportamiento c), a una «memoria primitiva» (Prigogine, Nicolis y Babloyantz, 1972, p. 26), y el comportamiento d) a un «mecanismo primitivo de propagación de información» (p. 26); en el caso de dos o tres dimensiones, en donde aparecen asimetrías espaciales con ejes preferentes, Prigogine asocia estos patrones directamente con la morfogénesis biológica: «Esto corresponde a un nuevo y extremadamente interesante proceso de ruptura de simetría, especialmente cuando se recuerda que uno de los primeros pasos de la morfogénesis de un embrión es la formación de un gradiente en el sistema» (p. 26). En cada caso el salto analógico es exagerado, pero muestra con claridad que Prigogine, generalizando el enfoque de Turing, busca mostrar con su modelo teórico que los distintos casos de aparición espontánea de formas o patrones en sistemas y procesos de naturaleza muy distinta (morfogénesis en un sentido muy general), son en el fondo ejemplos o casos de inestabilidad que rompen la simetría. Respecto a la interpretación biológica del Brusselator, creemos justas las palabras de Tyson: «[...] Prigogine y colaboradores] han comentado la significación biológica del Brusselator, puesto que el desarrollo de organización temporal y espacial en este mecanismo de reacción simple semeja los ritmos complejos y patrones intrincados exhibidos por los organismos biológicos. Pero sería seguramente conceder demasiado considerar el Brusselator como algo más que una analogía: un ejemplo simple de un sistema químico que copiosamente despliega el conjunto de comportamientos interesantes de la dinámica no lineal [...] Sus insinuaciones de oscilaciones celulares, señales químicas viajeras, e incluso radios químicos son tan seductoras debido a que tales comportamientos en sistemas químicos son poco familiares» (Tyson, 1973, p. 3927).

El planteo del Brusselator fue crucial para apuntalar la teoría de estructuras disipativas de Prigogine, pues ofrece una «demostración» de la posibilidad de aparición de patrones espaciales y temporales más allá de una inestabilidad en sistemas químicos, a pesar de que no se refiera a un sistema químico concreto. En la presentación de la teoría por parte de Prigogine, los gráficos e imágenes obtenidas mediante las simulaciones computacionales adquieren un valor epistémico casi equivalente al de los ejemplos experimentales. La teoría de estructuras disipativas parece ser confirmada tanto por modelos con referencia, como por modelos sin referencia, incluso antes del descubrimiento de ejemplos experimentales. Al menos así nos parece que lo entiende Prigogine. «La existencia de tales estructuras ha sido confirmada tanto por cálculos de máquina [*machine calculations*] como por experimentos de laboratorio» (Prigogine, 1971, p. 163). Las estructuras disipativas son tanto modelos e imágenes computacionales como experimentales. Esto es una muestra clara del peso epistémico que adquieren los modelos teóricos y las simulaciones en la validación y la comprensión de una teoría científica a partir de los años 60 y 70.

El Brusselator también permitió asentar el valor del experimento de Belousov-Zhabotinsky como ejemplo efectivo de aparición espontánea de ordenaciones (en particular oscilaciones químicas) en sistemas químicos homogéneos, algo que parecía *contra natura*, debido a que se interpretaba la segunda ley de la termodinámica como prohibiendo este tipo de comportamientos (Durán, 2013, p. 202). El Brusselator hace ver así la aparición espontánea de formas en sistemas químicos como una cuestión natural: «El mayor valor del Brusselator parece ser pedagógico: hacer que la organización espacial y temporal en sistemas químicos sea tan poco misteriosa y tan común como el decaimiento monotonóico hacia un estado de equilibrio homogéneo» (Tyson, 1973, p. 3927). Con esto, la aparición espontánea de ordenaciones en sistemas químicos aparece como una cuestión de inestabilidad que rompe la simetría, desplazándose así este concepto de la mecánica y la hidrodinámica a la química, y a todos aquellos sistemas que puedan modelarse como un sistema de reacciones químicas de las características del Brusselator.

En su libro de 1977, junto a Nicolis, *Self-Organization in Nonequilibrium Systems*, en donde Prigogine compendia su trabajo en estructuras disipativas y procesos de autoorganización, aparecen considerados una gran variedad de procesos y sistemas de diversa naturaleza: experimentos, sistemas puramente teóricos, modelos, etc. Aunque desde una perspecti-

va experimental no es posible considerarlos todos como meros casos de inestabilidad que rompe la simetría, al imitar la variedad de ordenaciones y patrones aquí presentes, el Brusselator dio coherencia y sirvió como una herramienta heurística para considerarlos como tales, como ejemplos de inestabilidad que rompe la simetría. Así, el paso dado por Turing al modelar la morfogénesis como un sistema de reacciones químicas que dan lugar a una inestabilidad que rompe la simetría, es extendido y generalizado por Prigogine y su grupo, abarcando ahora con una misma metodología, que plantea modelos teóricos abstractos para estudiar procesos complejos, estudiándolos mediante computadores, sistemas tan distintos como: oscilaciones temporales y diferenciación espacial en la reacción Belousov-Zhabotinsky (Glansdorff y Prigogine, 1971, p. 244; p. 261; Nicolis y Prigogine, 1977, p. 339), oscilaciones bioquímicas en la glicólisis (Nicolis y Prigogine 354), agregación de acrasiales (Prigogine y Stengers, 1984 p. 156), construcción de nidos de termitas (p. 181), histéresis (p. 166), procesos de regulación celular y subcelular (Nicolis y Prigogine, 1977, p. 354), diferenciación morfogenética (p. 354), entre otros. De esta manera, la inestabilidad aparece como un proceso general, de las que lo biológico y lo químico (e incluso lo social), pueden considerarse casos particulares.

Conclusiones: modelos, desplazamientos conceptuales y metodología científica

Hemos presentado dos modelos teóricos que han buscado exponer o sacar a luz los mecanismos implicados en procesos en los que se produce aparición espontánea de formas. De manera general podemos llamar a estos procesos, procesos morfogenéticos (no asociando ya este término solamente a lo biológico). En el caso de Turing, se trata de un modelo que tiene como referencia la morfogénesis biológica. En el caso de Prigogine de un modelo, el Brusselator, y de una metodología y enfoque teórico, la teoría de estructuras disipativas, que intenta explicar la morfogénesis en un sentido general: desde lo físico a lo social. Cada uno de estos modelos fue concebido tomando en cuenta criterios de simplicidad y coherencia, y sin tener intención de imitar de manera concreta todo el detalle de procesos reales. De hecho el Brusselator no tenía referente concreto, y fue elaborado antes de que fuera conocido y aceptado el primer ejemplo experimental de ordenación espontánea en sistemas químicos, la reacción de Belousov-Zhabotinsky. Tanto el modelo de Turing como el Brusselator, buscaban exponer lo esencial de los procesos de morfogé-

nesis, basándose en una analogía básica: considerar estos procesos como inestabilidades que rompen la simetría, concepto propio del ámbito de la mecánica, de los procesos físicos de cambio de fase, y de la hidrodinámica. En la construcción de sus modelos, tanto Turing como Prigogine conjugaron teorías y métodos de disciplinas diversas: física, química, matemática, biología, e innovaciones técnicas (el uso del computador), constituyendo así modelos de naturaleza híbrida, facilitando la aplicación de la noción de inestabilidad a la comprensión e investigación de la morfogénesis, en sentido biológico en Turing, en un sentido más general en Prigogine. Con cada modelo se obtuvieron resultados que imitaban en cierta medida el resultado de los procesos o sistemas modelados, usando no obstante criterios interpretativos muy amplios que apelaban fuertemente a la analogía y la metáfora. De hecho, la relevancia estrictamente biológica de ambos modelos, que fue el incentivo para su construcción, ha sido en el mejor de los casos marginal. A pesar de esto, es indudable que ambos modelos contribuyeron a situar la inestabilidad y una serie de conceptos asociados tales como no-linealidad, no-equilibrio, fluctuaciones, como un marco teórico en la comprensión de diversos sistemas naturales y artificiales a partir de los años 60 y 70 (Durán, 2013). El desplazamiento conceptual operado no fue fruto del mero capricho, o de una mera analogía superficial, sino que nació de un esfuerzo concreto de modelamiento usando enfoques teóricos y metodológicos pioneros. Además del desplazamiento conceptual mencionado, los modelos estudiados contribuyeron a configurar la metodología de la «ciencia normal» actual en al menos tres aspectos: a) el uso de modelos teóricos abstractos para la comprensión general de procesos o sistemas complejos; b) el uso de computadores para el estudio y simulación de modelos teóricos; c) el asentamiento del valor epistémico de modelos teóricos en la aceptación y validación de teorías científicas.

Bibliografía

- COOPER, S. B. & VAN LEEUWEN, J. (Eds.). (2013). *Alan Turing: His Work and Impact*. Elsevier.
- DURÁN, R. (2013). *Autoorganización y estructuras disipativas: la imagen de naturaleza en Ilya Prigogine*. Tesis doctoral no publicada, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile.

- GLANSDORFF, P. & PRIGOGINE, I. (1971). *Thermodynamic Theory of Structure, Stability and Fluctuations*. Wiley.
- HODGES, A. (2012). *Alan Turing: The Enigma*. Princeton University Press.
- KELLER, E. F. (2002). *Making Sense of Life*. Cambridge: Harvard University Press.
- KONDO, S. & MIURA, T. (2010). «Reaction-Diffusion Model as a Framework for Understanding Biological Pattern Formation». *Science*, 329, 1616-1620.
- LEFEVER, R. & NICOLIS, G. (1972). «Chemical Instabilities and Sustained Oscillations». *Journal of Theoretical Biology*, 30 (2), 267-84.
- LEFEVER, R. (1968). «Dissipative Structures in Chemical Systems», *Journal of Chemical Physics*, 49, 4977
- NICOLIS, G. & PRIGOGINE, I. (1977). *Self-Organization in Nonequilibrium Systems: From Dissipative Structures to Order through Fluctuations*. Wiley.
- PACAULT, A. & PERRAUD, J.-J. (1997). *Rythmes et Formes en Chimie. Histoire des structures dissipatives*. Paris: Presses Universitaires de France.
- PETITGIRARD, L. (2004). *Les chaos: des questions théoriques aux enjeux sociaux*. Lyon.
- PRIGOGINE, I. & LEFEVER, R. (1968). «On Symmetry-Breaking Instabilities in Dissipative Systems. II». *Journal of Chemical Physics*, 48, 1695-1700.
- PRIGOGINE, I. & NICOLIS, G. (1967). «On Symmetry-Breaking Instabilities in Dissipative Systems». *Journal of Chemical Physics*, 46, 3542-3550.
- PRIGOGINE, I. & NICOLIS, G. (1971). «Biological order, structure and instabilities». *Quarterly Reviews of Biophysics*, 4 (2), 107-48.
- PRIGOGINE, I. & STENGERS, I. (1994). *La nueva alianza*. Madrid: Alianza.

- PRIGOGINE, I. (1977). «Autobiography», The Official Web Site of the Nobel Prize, disponible online en: http://www.nobel-prize.org/nobel_prizes/chemistry/laureates/1977/prigogine-facts.html
- PRIGOGINE, I. (1971). «Dissipative Structures in Biological Systems». En Marois, M. (Ed.), *De la physique théorique à la biologie*. Paris: CNRS.
- PRIGOGINE, I., NICOLIS, G. & BABLOYANTZ, A. (1971). «Thermodynamics of evolution». *Physics Today*, 25 (11), 23-28.
- SAUNDERS, P. T. (1993). «Alan Turing and Biology». *IEEE Annals of the History of Computing*, 15 (3).
- TURING, A. (1952). «The Chemical Basis of Morphogenesis». *Philosophical Transactions of The Royal Society London B*, 237 (641), 37-72.
- TYSON, J. J. (1973). «Some further studies of nonlinear oscillations in chemical systems». *Journal of Chemical Physics*, 58, 3919.
- WARDLAW, C. W. (1953). «A Commentary on Turing's Diffusion-Reaction Theory of Morphogenesis». *New Phytologist*, 52, 40-47.