

De moléculas a sociedades complejas: las restricciones de escala en la evolución a la complejidad

From Molecules to Complex Societies: Scale Constraints in the Evolution to Complexity

Edwin Francisco Herrera-Paz 

Resumen

Los sistemas biológicos y sociotecnológicos evolucionan de configuraciones simples a complejas. Este trabajo plantea que las transiciones evolutivas mayores en individualidad (TEMI) ocurren cuando los sistemas alcanzan restricciones de escala derivadas de relaciones alométricas y físicas, lo que limita la evolución de la complejidad dentro de un nivel organizacional. Mediante ejemplos que van desde moléculas hasta sociedades humanas, se analiza cómo variables relacionadas con el intercambio de materia y energía, el transporte interno y la coordinación funcional escalan de forma no lineal con el crecimiento del sistema, generando ventajas iniciales, pero también límites estructurales. La transición evolutiva de una simple población de elementos a un individuo de orden superior suele darse en tamaños intermedios, donde los sistemas comienzan a experimentar saturación funcional debido a restricciones alométricas. En lugar de detenerse el crecimiento, la complejidad se redistribuye a un nivel superior mediante integración, cooperación y división del trabajo, como ocurre en la transición de moléculas a células, de células a organismos multicelulares, de insectos a colonias eusociales, y de mamíferos a sociedades humanas complejas. Así, las restricciones de escala explican la aparición recurrente de nuevos niveles de organización en sistemas biológicos y sociotecnológicos.

Palabras claves: complejidad, evolución, escalamiento alométrico, sistemas complejos, transiciones evolutivas mayores, multicelularidad

Abstract

Biological and sociotechnological systems evolve from simple to complex configurations. This work suggests that major evolutionary transitions in individuality (METI) occur when systems reach scale constraints derived from allometric and physical relationships, which limit the evolution of complexity within an organizational level. Using examples ranging from molecules to human societies, it analyzes how variables related to the exchange of matter and energy, internal transport, and functional coordination scale in a nonlinear manner as the system grows, generating initial advantages but also structural limits. The evolutionary transition from a simple population of elements to a higher-order individual typically occurs at intermediate sizes, where systems begin to experience functional saturation due to allometric constraints. Instead of halting growth, complexity is redistributed to a higher level through integration, cooperation, and division of labor, as seen in the transition from molecules to cells, cells to multicellular organisms, insects to eusocial colonies, and mammals to complex human societies. Thus, scale constraints explain the recurring emergence of new levels of organization in biological and sociotechnological systems.

Keywords: allometric scaling, complex systems, evolution, major evolutionary transitions, multicellularity

Introducción

La evolución de los sistemas vivos muestra una tendencia recurrente hacia el aumento de complejidad organizacional a lo largo del tiempo. En trabajos previos hemos propuesto que este incremento no es aleatorio ni puramente contingente, sino que responde a la convergencia de un conjunto relativamente estable de factores que favorecen la emergencia, el mantenimiento y la expansión de estructuras cada vez más complejas. Entre estos factores se incluyen: el crecimiento en tamaño o escala del sistema; las ventajas competitivas y económicas relacionadas con tamaños mayores; el acceso y la eficiencia en el uso de la energía; la capacidad de procesar y almacenar información; la división del trabajo entre componentes especializados; el desarrollo de infraestructuras internas que permiten la comunicación; mejoras en el transporte de materia, de energía y de información, y en algunos casos, la especialización reproductiva (Carmel & Shavit, 2020; Herrera-Paz, 2015, 2022, 2025, 2026). Estos elementos aparecen reiteradamente en transiciones evolutivas que abarcan desde lo biológico hasta lo sociocultural y tecnológico, sugiriendo la existencia de principios generales subyacentes al aumento de complejidad.

Sin embargo, la presencia de estos factores, aunque necesaria, no es suficiente por sí misma para explicar la ocurrencia de transiciones evolutivas entre niveles de organización, llamadas “transiciones evolutivas mayores en individualidad” o TEMI (Maynard Smith & Szathmáry, 1995). Estos factores impulsan el crecimiento, la integración y la complejidad dentro de un mismo nivel organizacional, pero también conducen progresivamente al sistema hacia límites estructurales inherentes a dicho nivel. En este sentido, deben entenderse como motores del proceso de acumulación de complejidad, cuyo efecto combinado empuja al sistema hacia condiciones en las que la organización existente deja de ser sostenible.

En este trabajo se propone que la pieza faltante para comprender el salto entre niveles no reside en la aparición de nuevos factores, sino en la aproximación del sistema a dichos límites estructurales. En particular, la saturación progresiva de ciertas relaciones alométricas —derivadas de restricciones físicas y organizativas ampliamente documentadas en la literatura (West et al., 1997, 1999; Sánchez Garduño & Gutiérrez Sánchez, 2020)— actúa como condición crítica que desencadena la transición. A medida que la complejidad aumenta dentro de un nivel dado, el sistema entra en un régimen de tamaño intermedio en el cual algunas relaciones de escala comienzan a mostrar rendimientos decrecientes o comportamientos saturantes.

Estos límites emergen de relaciones no lineales entre el tamaño y variables fundamentales como el metabolismo, la capacidad de almacenamiento de información, el intercambio de materia y energía, el transporte interno y el soporte mecánico, las cuales siguen leyes de potencia bien caracterizadas en dominios biológicos, socioculturales y tecnológicos. En este régimen —previo al agotamiento completo del espacio alométrico viable— el conjunto de soluciones organizativas dentro del nivel se reduce progresivamente. Como consecuencia, aumenta la presión selectiva por reorganizaciones estructurales que permiten continuar la acumulación de complejidad funcional en un nivel superior, sin violar las restricciones impuestas por la escala (Herrera-Paz, 2022).

La alometría proporciona un marco teórico particularmente adecuado para abordar este problema. Las relaciones alométricas describen cómo distintas variables biológicas, ecológicas o sociotecnológicas escalan con el tamaño siguiendo

leyes de potencia, generalmente de la forma $Y=kX^p$. Estas leyes han demostrado una notable robustez empírica, aplicándose tanto a organismos individuales —por ejemplo, metabolismo, frecuencia cardíaca o longevidad— como a sistemas colectivos complejos, incluyendo colonias de insectos, ciudades y redes de transporte. La recurrencia de exponentes alométricos similares sugiere que muchas propiedades sistémicas no escalan linealmente con el tamaño, sino que están sujetas simultáneamente a ganancias de eficiencia, cuellos de botella y, eventualmente, a procesos de saturación (Savage et al., 2004; Brown et al., 2004; Allen, 2014).

Es importante destacar que las consideraciones alométricas no actúan exclusivamente como restricciones negativas. En muchos casos, el aumento de tamaño dentro de un nivel organizacional conlleva ventajas competitivas claras, como mejoras en la eficiencia energética, reducción de costos relativos de transporte o economías de escala en el procesamiento de información, tanto en organismos biológicos como en poblaciones humanas modernas (West et al., 2002; Bettencourt et al., 2020). Estas relaciones contribuyen activamente al aumento de complejidad dentro del nivel y explican por qué la selección favorece, hasta cierto punto, sistemas de mayor tamaño. No obstante, otras relaciones alométricas presentan un comportamiento fundamentalmente distinto: se saturan o se vuelven limitantes al crecimiento más allá de ciertos umbrales (Kempes et al., 2019), impidiendo que el sistema continúe expandiéndose bajo la misma organización. Es precisamente la interacción entre estos dos regímenes —uno que favorece el crecimiento y otro que lo limita— lo que genera una tensión estructural característica de los sistemas en transición.

Bajo estas condiciones, los factores previamente descritos (energía, información, crecimiento, especialización y comunicación) no solo impulsan la complejidad, sino que contribuyen indirectamente a acercar al sistema a su límite alométrico. Cuando este límite es alcanzado o aproximado, la reorganización hacia un nivel superior emerge como una solución evolutiva que permite continuar el crecimiento y la complejidad bajo una nueva arquitectura organizativa.

Desde esta perspectiva, las TEMI pueden entenderse como el resultado de la interacción entre motores de complejidad y restricciones de escala: los primeros impulsan el sistema, mientras que las segundas definen el punto crítico en el que el salto de nivel se vuelve necesario. En este proceso, a medida que el conjunto aumenta en complejidad, los elementos que lo constituyen tienden a simplificarse funcionalmente. Esto a su vez determina la irreversibilidad característica de las TEMI.

En Herrera-Paz (2026) se mostró que, en las transiciones a la multicelularidad y a sociedades humanas complejas, la saturación del contenido informacional a nivel del sistema impulsa su redistribución entre componentes, dando lugar a la división del trabajo como respuesta organizativa. Aquí se explora en general cómo la alometría, y en particular la aproximación del sistema a la saturación de determinadas relaciones de escala —sin necesidad de alcanzar los valores máximos teóricos de tamaño— puede entenderse como el mecanismo desencadenante de las transiciones evolutivas entre niveles de organización. Este enfoque mecanicista, basado en restricciones independientes del nivel, permite integrar la evolución hacia sistemas complejos en ámbitos biológicos, sociales y tecnológicos bajo un principio explicativo común. Asimismo, la proximidad a la saturación alométrica puede constituir un criterio teórico para identificar cuándo un sistema se aproxima a un umbral transicional. En las secciones siguientes, se examinan estas ideas a través de ejemplos empíricos. Estos incluyen las restricciones de tamaño

implicadas en la transición de moléculas biológicas a células, en la multicelularidad, en la aparición de superorganismos en algunas especies de insectos, y en la transición humana a sociedades complejas.

1. De moléculas a células: restricciones de escala en sistemas autorreplicantes

La evolución darwiniana no requiere, en principio, la existencia de células. Es suficiente con entidades capaces de autorreplicarse, almacenar información heredable y exhibir variación en su eficiencia replicativa. Algunos sistemas moleculares con actividad catalítica, como ribozimas u otros polímeros funcionales, cumplen estos requisitos mínimos (Gianni et al., 2026). Sin embargo, aunque permiten la emergencia de heredabilidad, variación y selección, presentan limitaciones estructurales severas cuando se considera la posibilidad de incrementar indefinidamente su complejidad mediante el aumento del tamaño molecular.

En el nivel molecular, el “tamaño” puede definirse operativamente como la longitud del polímero, su masa molecular o el número de grados de libertad conformational. El aumento de tamaño permite, hasta cierto punto, la incorporación de nuevas funciones catalíticas y una mayor capacidad de almacenamiento de información, como ilustran ARN catalíticos de cientos de nucleótidos, proteínas enzimáticas grandes y complejos macromoleculares especializados (Dobson, 2003). No obstante, la distribución empírica de tamaños moleculares funcionales muestra que la mayoría de estos sistemas se concentran en un rango acotado, muy por debajo de los tamaños máximos físicamente posibles, lo que sugiere la existencia de restricciones de escala bien definidas (Zhang, 2000).

En este contexto, los tamaños intermedios no corresponden a un valor absoluto, sino a un régimen funcional situado entre un tamaño mínimo insuficiente para sostener funciones complejas y un tamaño máximo impuesto por restricciones fisicoquímicas, cinéticas e informacionales. En este régimen, el aumento de tamaño aún proporciona beneficios funcionales, pero comienza a experimentar rendimientos decrecientes y costos crecientes asociados a estabilidad, plegamiento, replicación y difusión.

Uno de los límites más evidentes al crecimiento molecular es la estabilidad estructural. Moléculas grandes tienden a ser más frágiles y difíciles de sintetizar y mantener, especialmente en condiciones prebióticas (Dill & MacCallum, 2012). Las proteínas extremadamente largas, como la titina, ilustran este punto: su enorme tamaño solo es viable dentro de un entorno celular altamente controlado, con sistemas de plegamiento asistido, reparación y degradación. Fuera de ese contexto, estructuras moleculares de tal escala serían inestables y funcionalmente inviables, constituyendo excepciones dependientes de infraestructuras de nivel superior (Linke, 2008).

El plegamiento impone una restricción adicional. A medida que aumenta la longitud de un polímero, el número de conformaciones posibles crece exponencialmente, mientras que la probabilidad de adoptar espontáneamente una conformación funcional disminuye. Por ello, ribozimas y proteínas funcionales tienden a concentrarse en rangos de tamaño intermedios, mientras que las moléculas excesivamente largas sufren mal plegamiento, agregación o pérdida de especificidad catalítica (Dobson, 2003).

La difusión constituye otra limitación crítica. El coeficiente de difusión disminuye con el tamaño molecular, reduciendo la frecuencia de encuentros efectivos con sustratos u otras moléculas replicantes. En sistemas no compartimentalizados, esta pérdida de movilidad impone un costo cinético creciente que ralentiza la replicación y la catálisis, penalizando a moléculas

grandes frente a competidores más pequeños y móviles (Ellis, 2001).

Una restricción particularmente importante emerge a nivel informacional. Cuando la tasa de error por monómero es distinta de cero, la fidelidad de replicación disminuye exponencialmente con la longitud de la molécula, imponiendo un límite superior al tamaño de las secuencias que pueden mantenerse bajo selección darwiniana. En consecuencia, los sistemas autorreplicantes tienden a concentrarse en tamaños intermedios cercanos al máximo informacional viable, antes de que la acumulación de errores comprometa la herencia (Eigen et al., 1989).

Los virus ofrecen un ejemplo empírico ilustrativo tanto de estas restricciones como de sus excepciones. En la mayoría de los virus, el volumen del virión escala de manera no lineal con la longitud del genoma según la relación alométrica $V = kL^b$, con $b \approx 1.43$, de modo que incrementos modestos en información genética requieren aumentos desproporcionados en la estructura física que la contiene (Cui et al., 2014). Este escalamiento desfavorable impone límites prácticos al crecimiento del genoma viral. Los virus gigantes, como los mimivirus, constituyen excepciones notables, con genomas y viriones de tamaño comparable al de bacterias pequeñas (Abergel & Claverie, 2020). Sin embargo, estas excepciones dependen de condiciones altamente específicas y se sitúan cerca de los límites superiores del espacio molecular viable, sin dar lugar a una expansión indefinida de complejidad dentro del nivel molecular.

De manera similar, complejos macromoleculares como los ribosomas ilustran la existencia de umbrales funcionales en el tamaño de ensamblajes moleculares. Aunque altamente organizados, su tamaño y composición están finamente ajustados, y un aumento significativo de su escala sin compartimentalización y control celular resultaría inviable (Shajani et al., 2011; Noller, 2012). Estos complejos representan soluciones cercanas al límite superior funcional del nivel molecular, más que puntos de partida para una acumulación ilimitada de complejidad.

En conjunto, estas restricciones estructurales, cinéticas e informacionales conducen a una saturación progresiva del espacio evolutivo viable para sistemas autorreplicantes moleculares. Aunque es posible aumentar la complejidad hasta tamaños intermedios elevados, el crecimiento adicional se vuelve cada vez más costoso, frágil y dependiente de condiciones externas específicas.

La transición hacia un nuevo nivel organizacional ocurre cuando la complejidad se redistribuye mediante la emergencia de estructuras colectivas y compartimentalizadas. La aparición de membranas lipídicas y protocélulas permitió resolver simultáneamente varias de las restricciones descritas, al incrementar la estabilidad de los sistemas replicantes, mejorar la eficiencia de las interacciones moleculares, facilitar la separación funcional entre información y catálisis, y atenuar los efectos de los errores replicativos (Gómez-Márquez, 2025; Hadarovich et al., 2026). Así, la célula pudo haber emergido no como un requisito previo para la evolución, sino como una solución estructural a las limitaciones de escala inherentes a los sistemas moleculares autorreplicantes.

La evidencia geoquímica, paleontológica y experimental indica que los primeros sistemas evolutivos surgieron como redes moleculares autorreplicantes y catalíticas antes de la consolidación de la organización celular. Isótopos y microestructuras en rocas muy antiguas sugieren actividad biológica o prebiótica hace más de 4 mil millones de años, en una etapa temprana de la historia de la Tierra previa a la aparición de células plenamente desarrolladas.

La aparición de las primeras células se sitúa posteriormente, entre aproximadamente ~3.8 y ~3.5 mil millones de años atrás, coincidiendo con la estabilización de membranas, metabolismo integrado y mecanismos más robustos de herencia genética. Estudios filogenéticos recientes sobre el Último Ancestro Común Universal (LUCA) son consistentes con este escenario y apoyan una transición gradual desde sistemas moleculares no compartimentalizados hacia la organización celular (Westall, 2025; Dagan & Martin, 2023).

2. De células a organismos multicelulares: restricciones de escala en sistemas unicelulares

Una vez establecida la célula como unidad básica de la vida, la complejidad biológica pudo aumentar de manera significativa dentro de este nivel organizacional mediante la expansión metabólica, la diversificación funcional y el incremento del tamaño celular. Las células individuales son sistemas altamente integrados que combinan información genética, catálisis, regulación y compartimentalización, lo que les permite sostener una amplia gama de funciones adaptativas. Sin embargo, al igual que en el nivel molecular, la acumulación indefinida de complejidad mediante el simple aumento del tamaño celular se ve limitada por restricciones estructurales fundamentales.

En el nivel celular, el “tamaño” puede definirse operativamente como el volumen celular, la masa total de biomoléculas o la extensión espacial de la membrana y los compartimientos internos. El aumento del tamaño celular permite, hasta cierto punto, una mayor capacidad metabólica, mayor contenido informacional y mayor autonomía funcional. Existen ejemplos de células grandes y altamente complejas, como ciertas algas unicelulares (*Acetabularia*), protistas gigantes (*Gromia sphaerica*) y óvulos animales, que ilustran cómo la complejidad puede acumularse dentro de una sola célula hasta niveles elevados (Herrera-Paz, 2022; Gilbert, 2014). No obstante, la distribución empírica de tamaños celulares muestra que la mayoría de las células funcionales se concentran en un rango relativamente estrecho, muy por debajo de los tamaños máximos físicamente posibles (Czarnoleski & Verberk, 2025).

La restricción clásica más importante al crecimiento celular es la relación superficie–volumen. A medida que una célula aumenta su volumen, la superficie disponible para el intercambio de gases, nutrientes y desechos crece de manera sublineal según la relación $A=kV^{2/3}$, donde A es el área de la membrana celular y el volumen celular (Koch, 1996). Dado que la demanda metabólica total tiende a escalar aproximadamente con el volumen, mientras que la capacidad de intercambio está limitada por la superficie, este escalamiento desfavorable impone un límite funcional al tamaño celular, generando cuellos de botella en la difusión de nutrientes y la eliminación de productos de desecho.

A estas restricciones se suman limitaciones de transporte y control intracelular. En células pequeñas, la difusión es suficiente para distribuir metabolitos y señales regulatorias; sin embargo, a medida que el tamaño celular aumenta, los tiempos de difusión y las propiedades del citoplasma cambian de forma no lineal, volviéndose incompatibles con la regulación rápida y precisa requerida para mantener la homeostasis. Estudios recientes muestran que la difusión intracelular depende del tamaño celular y que las propiedades biocinéticas del citoplasma se reorganizan en células más grandes, afectando la movilidad de moléculas y la coordinación interna (Tan et al., 2013).

Desde luego, *Acetabularia*, *Gromia sphaerica* y otras células gigantes de vida libre excepcionales alcanzan tamaños extraordinarios valiéndose de arquitecturas altamente especializadas que permiten sortear parcialmente las

restricciones de transporte y control. Sin embargo, estas soluciones representan estados cercanos a la saturación funcional del nivel unicelular, más que trayectorias abiertas para una acumulación indefinida de complejidad. De manera similar, los óvulos animales alcanzan tamaños muy grandes en contextos altamente controlados y transitorios, sin constituir sistemas autosuficientes de larga duración.

En conjunto, las restricciones de intercambio superficial, transporte interno y control regulatorio conducen a una saturación progresiva del espacio evolutivo viable para células individuales. Aunque es posible aumentar la complejidad hasta tamaños celulares intermedios elevados, el crecimiento adicional se vuelve cada vez más costoso y funcionalmente ineficiente, limitando la acumulación sostenida de complejidad dentro de una sola célula.

La transición hacia un nuevo nivel organizacional ocurre cuando la complejidad se redistribuye mediante la cooperación y especialización de múltiples células. La multicelularidad permite resolver simultáneamente varias de las restricciones descritas al incrementar la superficie total de intercambio, reducir las distancias efectivas de transporte, distribuir funciones especializadas entre células diferenciadas y establecer formas más robustas de control y regulación a escala del conjunto (Czarnoleski & Verberk, 2025). Así, el organismo multicelular emerge como una solución estructural a las limitaciones de escala inherentes a las células individuales.

Este segundo caso refuerza el principio general identificado en el nivel molecular: las TEMI fraternas tienden a ocurrir cuando los sistemas operan en regímenes de tamaño intermedio cercanos a la saturación funcional del nivel inferior. En estos regímenes, las restricciones de escala no eliminan la viabilidad del sistema, pero canalizan la evolución de la complejidad hacia una reorganización en un nivel organizacional superior.

En la historia de la vida en la Tierra, el nivel unicelular dominó durante un intervalo extraordinariamente prolongado. La evidencia geológica y paleontológica sitúa la aparición de las primeras células entre ~3.8 y ~3.5 mil millones de años atrás, mientras que durante gran parte del Arcaico y el Proterozoico la biosfera estuvo compuesta casi exclusivamente por organismos unicelulares. Aunque existen evidencias recientes de eucariotas multicelulares simples en el Mesoproterozoico (~1.6 mil millones de años), estas formas tempranas no dieron lugar de inmediato a una diversificación amplia de organismos complejos. La emergencia y proliferación de multicelularidad compleja y macroscópica ocurrió de manera mucho más tardía, principalmente entre ~1.2 y ~0.8 mil millones de años atrás. Este extenso dominio unicelular sugiere que, durante miles de millones de años, la complejidad biológica se acumuló mayoritariamente dentro del nivel celular antes de redistribuirse hacia niveles organizacionales superiores (Westall, 2025; Miao et al., 2024). El salto a la multicelularidad fue dado por células eucariotas complejas que operaban en regímenes de tamaño intermedio, cercanos a la saturación funcional del nivel unicelular.

3. De insectos a colonias eusociales: restricciones de escala en organismos con exoesqueleto

Tras el establecimiento de la multicelularidad, la vida animal experimentó una expansión notable en diversidad morfológica, funcional y de tamaño corporal. En distintos linajes, la complejidad pudo acumularse durante largos intervalos evolutivos mediante el crecimiento corporal individual, dando lugar a organismos de dimensiones colosales (Rothier et al., 2025). Sin embargo, esta expansión no fue homogénea entre los distintos planes corporales, y en algunos grupos estuvo sujeta a restricciones particularmente severas.

En los artrópodos, y en especial en los insectos, el crecimiento corporal individual está limitado por la presencia de un exoesqueleto rígido. Aunque el exoesqueleto proporciona protección, soporte y anclaje muscular, introduce restricciones biomecánicas que no escalan favorablemente con el tamaño. A medida que aumenta la masa corporal, el peso del organismo escala más rápidamente que la resistencia mecánica del exoesqueleto, imponiendo un límite estructural al tamaño máximo viable de un individuo.

Desde una perspectiva alométrica, la resistencia del exoesqueleto depende del área de la sección transversal del material de soporte, que escala aproximadamente con el cuadrado de las dimensiones lineales ($A \propto L^2$) mientras que la masa corporal y el peso escalan con el cubo ($M \propto L^3$). Como resultado, el estrés mecánico aumenta con el tamaño corporal, imponiendo un escalamiento desfavorable para organismos con exoesqueleto rígido (Alexander, 1981; Campi & Scholtz, 2024). A tamaños progresivamente mayores, se compromete la integridad estructural, la eficiencia locomotora y la capacidad de soportar fuerzas dinámicas durante el movimiento. A estas limitaciones se suman restricciones fisiológicas asociadas al transporte interno y al intercambio gaseoso. En los insectos, el sistema traqueal distribuye oxígeno directamente a los tejidos, pero su eficiencia disminuye conforme aumentan las distancias internas, imponiendo límites adicionales al tamaño corporal (Woods & Casas, 2026).

El registro fósil documenta excepciones notables que ilustran los límites superiores del plan corporal artrópodo, como ciertas libélulas del Paleozoico con envergaduras muy superiores a las actuales. Sin embargo, estos casos estuvieron asociados a condiciones ambientales específicas y transitorias, como concentraciones elevadas de oxígeno atmosférico (Clapham et al., 2012), y representan estados cercanos al máximo viable del nivel individual, más que trayectorias abiertas para una expansión sostenida del tamaño.

En conjunto, estas restricciones biomecánicas y fisiológicas limitan severamente la posibilidad de seguir acumulando complejidad mediante el aumento del tamaño corporal individual en insectos. A diferencia de otros linajes multicelulares, los insectos alcanzaron relativamente temprano regímenes de tamaño intermedio cercano a la saturación funcional del nivel individual, en el cual el crecimiento adicional se vuelve inviable o extremadamente costoso.

Bajo estas condiciones, la evolución de la complejidad no se detuvo, sino que se canalizó hacia una reorganización en un nivel organizacional superior: la población. La formación de colonias eusociales en diversas especies de abejas, hormigas y termitas, permitió redistribuir la complejidad funcional entre múltiples individuos, cada uno de los cuales permaneció dentro de los límites estructurales impuestos por el exoesqueleto. La división del trabajo, la diferenciación de castas, la cooperación reproductiva y el desarrollo de infraestructuras colectivas transformaron a la colonia en una unidad funcional integrada, con propiedades emergentes no reducibles a las capacidades de un solo individuo. Así, la colonia eusocial puede interpretarse como una solución estructural a las limitaciones de escala del organismo individual en insectos, análoga a la multicelularidad en el nivel celular.

La evidencia paleontológica y filogenética indica que las primeras formas de eusocialidad surgieron al menos durante el Mesozoico temprano, hace aproximadamente 150–200 millones de años, con orígenes independientes en varios linajes, incluyendo himenópteros y termitas (Chouvenc et al., 2021; Boudinot et al., 2022). Al igual que en transiciones previas, este prolongado

intervalo evolutivo sugiere que la complejidad se acumuló durante millones de años dentro del nivel individual antes de que las restricciones estructurales canalizaran la evolución hacia una transición evolutiva mayor a nivel poblacional.

4. De mamíferos a ciudades: restricciones de escala en organismos con cerebro centralizado

Dentro del linaje de los vertebrados, los mamíferos exhiben un grado elevado de complejidad funcional, cognitiva y social (Dunbar & Shultz, 2007; MacLean et al., 2014). La multicelularidad avanzada, combinada con sistemas nerviosos centralizados y capacidades de aprendizaje, permitió la emergencia de comportamientos cooperativos, cuidado parental prolongado y estructuras sociales estables. En numerosos linajes de mamíferos, la complejidad pudo incrementarse durante largos intervalos evolutivos mediante el aumento del tamaño corporal, la expansión del cerebro y la sofisticación del comportamiento social.

Existen mamíferos de gran tamaño corporal y con cerebros grandes en términos absolutos, como elefantes y cetáceos, que muestran altos niveles de cognición, memoria y cooperación social (Sol et al., 2025). Asimismo, múltiples especies de primates y otros mamíferos sociales forman grupos cohesionados con jerarquías, comunicación compleja y aprendizaje social, evidenciando redes sociales estructuradas y comportamientos cooperativos estables (Silk, 2002; Dunbar & Schultz, 2007). Estos ejemplos demuestran que la cooperación y la vida social no son exclusivas del ser humano, ni requieren necesariamente la emergencia de estructuras supraindividuales complejas.

Sin embargo, en todos estos casos, la acumulación de complejidad dentro del nivel del organismo individual se ve limitada por restricciones estructurales y funcionales asociadas al tamaño corporal y cerebral. El cerebro es uno de los órganos más costosos energéticamente, y su aumento de tamaño impone demandas crecientes de energía, desarrollo y regulación térmica. Además, la conectividad neuronal, los tiempos de transmisión de señales y la coordinación de procesos cognitivos presentan escalamiento no lineal, generando rendimientos decrecientes a medida que el cerebro crece (Heldstab & Isler, 2022). Estas restricciones imponen un límite práctico a la complejidad cognitiva que puede acumularse dentro de un solo individuo.

El ser humano se sitúa en un régimen intermedio dentro del espectro de tamaños corporales y cerebrales de los mamíferos. No es el mamífero más grande ni el de mayor cerebro absoluto, pero se encuentra cerca de los límites funcionales impuestos por el costo energético del cerebro, las restricciones del desarrollo y las exigencias del control cognitivo centralizado. En este régimen, el aumento adicional de complejidad mediante la expansión del cuerpo o del cerebro individual se vuelve inviable o extremadamente costoso, aun cuando la presión selectiva favorezca formas más sofisticadas de cooperación y organización.

Bajo estas condiciones, la evolución de la complejidad en humanos no se canalizó hacia un aumento indefinido del tamaño o de la capacidad cognitiva individual, sino hacia una redistribución de la complejidad en un nivel organizacional superior. La externalización de la memoria, el procesamiento distribuido de la información, la división del trabajo cognitivo y el desarrollo de infraestructuras materiales y simbólicas permitieron la emergencia de comunidades humanas cada vez más complejas. Las ciudades, y posteriormente los estados y sistemas sociotecnológicos extensos, funcionan como unidades organizacionales supraindividuales, con propiedades emergentes que no pueden reducirse a las capacidades de un solo cerebro humano (Herrera-Paz, 2015; 2022).

Al igual que en las transiciones evolutivas previas, esta reorganización ocurrió cuando el sistema operaba en un régimen de tamaño intermedio cercano a la saturación funcional del nivel inferior. Otros mamíferos, aunque altamente sociales o de gran tamaño, no alcanzaron este régimen crítico o no desarrollaron los mecanismos necesarios para redistribuir la complejidad fuera del individuo. En el caso humano, la transición hacia sociedades complejas puede interpretarse como una TEMI fraterna en la que la complejidad dejó de acumularse predominantemente dentro del organismo individual y pasó a organizarse en estructuras colectivas, estableciendo un nuevo marco para su expansión sostenida.

Tabla 1. Transiciones evolutivas mayores medidas por restricciones de escala y reorganización de la complejidad

Nivel inferior (pretransición)	Variable de tamaño	Restricción de escala	Ejemplos cercanos al límite / excepciones	Régimen transicional (tamaño intermedio)	Nivel superior emergente	Marco temporal aproximado
Sistemas moleculares autoreplicantes	Longitud del polímero / masa molecular / información heredable	Inestabilidad estructural, difusión lenta, plegamiento, catástrofe del error	Ribozimas largas, proteínas grandes (titina), virus gigantes (mimivirus)	Moléculas funcionales complejas, pero aún replicables; genomas virales grandes con costos estructurales crecientes	Célula (compartimentalización, metabolismo integrado)	Sistemas moleculares ~4.0 Ga; primeras células ~3.8-3.5 Ga
Células individuales (unicelulares)	Volumen celular / área de membrana	Relación superficie-volumen, transporte interno, control regulatorio	Protistas gigantes, sincitos, óvulos animales	Células grandes con soluciones parciales (multinucleación, flujos citoplasmáticos)	Organismo multicelular (división del trabajo, tejidos)	Dominio unicelular ~3.5-1.2 Ga; multicelularidad compleja ~1.2-0.8 Ga
Organismo insecto individual	Masa corporal / dimensiones lineales	Soporte mecánico del esqueleto, intercambio gaseoso traqueal	Insectos gigantes paleozoicos, artrópodos grandes actuales	Tamaños corporales intermedios cercanos al máximo viable del plan artrópodo	Colonia eusocial (superorganismo poblacional)	Eusocialidad temprana ~200-150 Ma (Mesozoico)
Mamífero individual	Tamaño corporal y cerebral	Costos energéticos del cerebro, conectividad neuronal, control centralizado	Elefantes, cetáceos, primates altamente sociales	Humanos anatómicamente modernos cerca del límite cognitivo individual	Ciudad / sociedad compleja (cognición distribuida, infraestructura)	Sociedades complejas ~12-5 Ka; ciudades ~6-4 Ka

Gas=millones de años; Ma=millones de años; Ka=millones de años

Tabla 1. Resume la naturaleza de las restricciones en cada una de las cuatro transiciones expuestas en este trabajo.

Discusión y perspectivas

El marco propuesto aquí no se limita a los sistemas biológicos clásicos, sino que puede extrapolarse a sistemas socioculturales, tecnológicos, económicos y empresariales siempre que estos exhiban acumulación de complejidad, crecimiento en escala y restricciones estructurales asociadas al tamaño. En estos dominios, como en los sistemas vivos, la complejidad no aumenta indefinidamente dentro de un mismo nivel organizacional, sino que tiende a redistribuirse cuando los sistemas se aproximan a límites funcionales derivados de consideraciones de escala.

Un ejemplo lo constituyen las organizaciones humanas, como empresas, corporaciones y sistemas económicos complejos. Las firmas pueden crecer en tamaño, capital y número de empleados durante largos periodos, beneficiándose inicialmente de economías de escala, especialización interna y centralización de decisiones. Sin embargo, a medida que alcanzan tamaños elevados, comienzan a experimentar diseconomías de escala, manifestadas como rendimientos decrecientes asociados al aumento de los costos de coordinación, la burocratización, la latencia en la toma de decisiones, la sobrecarga informacional y la pérdida de control efectivo sobre procesos locales (Williamson, 1981; Canbäck et al., 2006). En este régimen, la complejidad deja de poder gestionarse eficientemente dentro de una sola entidad altamente integrada.

Cuando estas restricciones se intensifican, la complejidad organizacional no desaparece, sino que se reorganiza. En lugar de continuar creciendo como unidades monolíticas, las empresas tienden a fragmentarse funcionalmente o a integrarse en niveles superiores de organización –como conglomerados, consorcios, ecosistemas industriales, cadenas globales de valor o ecosistemas de plataforma– que operan como meta-organizaciones capaces de coordinar complejidad distribuida cuando la integración jerárquica alcanza rendimientos

decrecientes. En estos sistemas, funciones previamente integradas se redistribuyen entre múltiples entidades semiautónomas, coordinadas por infraestructuras comunes de información, regulación y mercado (Kretschmer et al., 2022; Liu et al., 2024). Este proceso es estructuralmente análogo a las transiciones evolutivas mayores observadas en sistemas biológicos, en tanto implica cooperación, especialización funcional y control distribuido.

Un patrón similar puede identificarse en la evolución histórica de las divisiones políticas. Las ciudades-estado, reinos e imperios lograron, en distintos momentos, expandirse hasta escalas enormes, acumulando complejidad administrativa, militar y económica; sin embargo, a medida que crecían enfrentaron crecientes problemas de gobernabilidad, latencia administrativa, fragilidad logística y pérdida de control sobre regiones periféricas, derivados de restricciones estructurales asociadas al escalamiento de la autoridad, la comunicación y la coordinación en espacios geográficos extensos (Turchin, 2016; Mann, 2012).

En este contexto, la emergencia de estados-nación, federaciones, confederaciones y, más recientemente, sistemas supranacionales y tratados multilaterales puede interpretarse como una redistribución de la complejidad política hacia niveles organizacionales superiores. Estas estructuras operan mediante mecanismos de soberanía compartida, regulación multinivel y cooperación institucional, permitiendo gestionar complejidad a escalas que resultarían ingobernables para unidades políticas completamente centralizadas.

Las ciudades constituyen otro ejemplo ilustrativo de esta dinámica. El crecimiento urbano genera ventajas alométricas bien documentadas, como mayor productividad, eficiencia energética e innovación. Sin embargo, a partir de ciertos umbrales emergen restricciones relacionadas con transporte, vivienda, sostenibilidad ambiental, cohesión social y capacidad administrativa. Cuando estas restricciones se aproximan a límites críticos, la complejidad urbana tiende a redistribuirse en sistemas metropolitanos, regionales o transnacionales, integrados por redes de ciudades y por infraestructuras compartidas que operan a escalas superiores. Un ejemplo de este proceso es la desconcentración concentrada, documentada en Costa Rica (Herrera-Paz, 2019), en la que funciones operativas y capacidades locales se redistribuyen territorialmente en el contexto de migraciones desde un núcleo urbano dominante hacia centros periféricos de menor tamaño, que comparten marcos regulatorios e infraestructuras críticas.

Desde una perspectiva prospectiva, este marco permite formular hipótesis sobre posibles transiciones futuras en la organización humana. Si las sociedades actuales continúan aumentando en complejidad e interdependencia, es plausible que se aproximen a restricciones estructurales asociadas a la capacidad del planeta para sostenerlas. En tal escenario, la complejidad adicional difícilmente podrá acumularse dentro de unidades organizacionales tradicionales –como ciudades o estados individuales– y podría redistribuirse hacia formas de organización supranacionales, o incluso planetarias, caracterizadas por infraestructuras globales, gobernanza distribuida y mecanismos de coordinación multinivel.

Estas posibles transiciones no deben interpretarse como inevitables ni teleológicas. Al igual que las TEMI biológicas, su ocurrencia dependerá de contingencias históricas, innovaciones institucionales y la capacidad de los sistemas para reorganizarse sin colapsar. No obstante, el marco de restricciones de escala y redistribución de complejidad ofrece una herramienta conceptual para identificar cuándo sistemas socioculturales, tecnológicos o

económicos se aproximan a regímenes transicionales y para comparar de manera sistemática las condiciones bajo las cuales podrían emerger nuevos niveles de organización.

En conjunto con factores energéticos, informacionales, infraestructurales y de división del trabajo descritos previamente (Herrera-Paz, 2026), este enfoque sugiere que las transiciones evolutivas mayores no constituyen eventos excepcionales confinados a la historia temprana de la vida, sino manifestaciones recurrentes de un patrón general en la evolución de sistemas complejos. La extrapolación cuidadosa de estos principios a dominios más allá de la biología y de contextos socioculturales, abre una vía prometedora para integrar la evolución de los sistemas complejos bajo un marco explicativo común.

Reconocimientos: El autor agradece a los participantes del seminario Batsheba De Rothschild "Evolución socio-tecnológica de la especie humana: ¿está la humanidad atravesando una transición evolutiva?" (<https://ste2019.net.technion.ac.il/program/>), celebrado en Safed, Israel, 2019, cuyas charlas inspiraron este trabajo.

Conflictos de interés: El autor declara que no tiene ningún conflicto de interés.

Referencias

- Abergel, C., & Claverie, J.-M. (2020). Giant viruses. *Current Biology*, 30(19), R1108–R1110. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.08.073>
- Alexander, R. M. (1981). Factors of safety in the structure of animals. *Science*, 211(4480), 132–138. <https://doi.org/10.1126/science.7444456>
- Allen, D. (2014). *How mechanics shaped the modern world*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-01701-3>
- Bettencourt, L. M. A., Yang, V. C., Lobo, J., Kempes, C. P., Rybski, D., & Hamilton, M. J. (2020). The interpretation of urban scaling analysis in time. *Journal of the Royal Society Interface*, 17(163), 20190846. <https://doi.org/10.1098/rsif.2019.0846>
- Boudinot, B. E., Richter, A., Katzke, J., Chaul, J. C. M., Keller, R. A., & Economo, E. P. (2022). Evidence for the evolution of eusociality in stem ants and a systematic revision of Gerontoformica (Hymenoptera: Formicidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 195(4), 1355–1389. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlab097>
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771–1789. <https://doi.org/10.1890/03-9000>
- Campli, G., & Scholtz, C. H. (2024). The moulting arthropod: A complete genetic toolkit review. *Biological Reviews*, 99(2), 345–369. <https://doi.org/10.1111/brv.13123>
- Canbäck, S., Samouel, P., & Price, D. (2006). Do diseconomies of scale impact firm size and performance? A theoretical and empirical overview. *ICFAI Journal of Managerial Economics*, 4(1), 27–70. <https://ssrn.com/abstract=1267964>
- Carmel, Y., & Shavit, A. (2020). Operationalizing evolutionary transitions in individuality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287, 20192805. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2805>
- Chouvenc, T., Su, N.-Y., & Robert, A. (2021). Termites emerged as eusocial wood-feeding roaches with extensive adaptive traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(3), e2021869118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2021869118>
- Clapham, M. E., Karr, J. D., & Berner, R. A. (2012). Environmental and biotic controls on the evolutionary history of insect body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(Suppl. 1), 16246–16251. <https://doi.org/10.1073/pnas.1204026109>
- Cui, J., Schlub, T. E., & Holmes, E. C. (2014). An allometric relationship between the genome length and virion volume of viruses. *Journal of Virology*, 88(11), 6403–6410. <https://doi.org/10.1128/JVI.00362-14>
- Czarnoleski, M., & Verberk, W. C. E. P. (2025). Cell size matters: A unifying theory across the tree of life. *Trends in Ecology & Evolution*, 40(11), 1113–1125. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2025.09.003>
- Dagan, T., & Martin, W. (2023). The last universal common ancestor between ancient Earth chemistry and the onset of genetics. *Journal of Molecular Evolution*, 91(6), 529–542. <https://doi.org/10.1007/s00239-023-10114-6>
- Dill, K. A., & MacCallum, J. L. (2012). The protein-folding problem, 50 years on. *Science*, 338(6110), 1042–1046. <https://doi.org/10.1126/science.1219021>
- Dobson, C. M. (2003). Protein folding and misfolding. *Nature*, 426(6968), 884–890. <https://doi.org/10.1038/nature02261>
- Dunbar, R. I. M., & Shultz, S. (2007). Evolution in the social brain. *Science*, 317(5843), 1344–1349. <https://doi.org/10.1126/science.1145463>
- Eigen, M., McCaskill, J., & Schuster, P. (1989). The molecular quasi-species. *Advances in Chemical Physics*, 75, 149–263. <https://doi.org/10.1002/9780470142578.ch4>
- Ellis, R. J. (2001). Macromolecular crowding: Obvious but underappreciated. *Trends in Biochemical Sciences*, 26(10), 597–604. [https://doi.org/10.1016/S0968-0004\(01\)01938-7](https://doi.org/10.1016/S0968-0004(01)01938-7)
- Gianni, E., Kwok, S. L. Y., Wan, C. J. K., Goeij, K., Clifton, B. E., Colizzi, E. S., Attwater, J., & Holliger, P. (2026). A small polymerase ribozyme that can synthesize itself and its complementary strand. *Science*. Advance online publication. <https://doi.org/10.1126/science.adt2760>
- Gilbert, S. F. (2014). *Developmental biology* (10th ed.). Sinauer Associates.
- Gómez-Márquez, J. (2025). The origin of life and cellular systems: A continuum from prebiotic chemistry to biodiversity. *Life*, 15(11), 1745. <https://doi.org/10.3390/life15111745>
- Hadarovich, A., Kuster, D., Romero Romero, M. L., & Toth-Petroczy, A. (2026). The evolution of biomolecular condensates. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 41, 403–432. <https://doi.org/10.1146/annurev-cellbio-101123-051723>
- Heldstab, S. A., & Isler, K. (2022). The economics of brain size evolution in vertebrates. *Current Biology*, 32(13), R697–R708. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.04.096>
- Herrera-Paz, E. F. (2015). *Superorganismo universal: Una teoría de la evolución a la complejidad*. CreateSpace Independent Publishing Platform.
- Herrera-Paz, E. F. (2022). A universal trend: Non-living, biological, and sociocultural/technological transitions in evolution towards complexity. *ResearchGate Preprint*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.19212.80003/2>
- Herrera-Paz, E. F. (2019). Biodemography research and the history of Central American and northwestern South American populations. En D. H. Ubelaker & S. E. Colantonio (Eds.), *Biological anthropology of Latin America: Historical development and recent advances* (Smithsonian Contributions to Anthropology No. 51, pp. 127–148). Smithsonian Institution Scholarly Press.
- Herrera-Paz, E. F. (2025). Is humanity undergoing a transition to reproductive specialization? Insights on the evolution of modern societies to superorganisms. *Revista Médica del Hospital General de México*, 88, 88–95. <https://doi.org/10.24875/HGMX.24000001>
- Herrera-Paz, E. F. (2026). Evolución de la multicelularidad y de las sociedades humanas complejas: Los factores comunes en ambas transiciones. *Innovare*, 15(1), 1–13. <https://doi.org/10.69845/innovare.v15i1.576>
- Kempes, C. P., Koehl, M. A. R., & West, G. B. (2019). The scales that limit: The physical boundaries of evolution. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 242. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00242>
- Koch, A. L. (1996). What size should a bacterium be? A question of scale. *Annual Review of Microbiology*, 50, 317–348. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.50.1.317>
- Kretschmer, T., Leiponen, A., Schilling, M., & Vasudeva, G. (2022). Platform ecosystems as meta-organizations: Implications for platform strategies. *Strategic Management Journal*, 43(2), 405–424. <https://doi.org/10.1002/smj.3250>

Referencias

- Linke, W. A. (2008). Sense and stretchability: The role of titin and titin-associated proteins in myocardial stress-sensing and mechanical dysfunction. *Cardiovascular Research*, 77(4), 637–648. <https://doi.org/10.1016/j.cardiores.2007.03.029>
- Liu, Z., Li, Z., Zhang, Y., Mutukumira, A. N., Feng, Y., Cui, Y., & Wang, S. (2024). Comparing business, innovation, and platform ecosystems: A systematic review of the literature. *Biomimetics*, 9(4), 216. <https://doi.org/10.3390/biomimetics9040216>
- MacLean, E. L., Matthews, L. J., Hare, B., Nunn, C. L., Anderson, R. C., Aureli, F., et al. (2014). The evolution of self-control. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(20), E2140–E2148. <https://doi.org/10.1073/pnas.1323533111>
- Mann, M. (2012). *The sources of social power: Volume 1. A history of power from the beginning to AD 1760*. Cambridge University Press.
- Maynard Smith, J., & Szathmáry, E. (1995). *The major transitions in evolution*. Oxford University Press.
- Miao, L., Zhu, S., Yin, Z., Cui, H., & Yuan, X. (2024). A multicellular eukaryote from the early Mesoproterozoic and the origin of multicellularity. *Science Advances*, 10(4), eadk3208. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adk3208>
- Noller, H. F. (2012). Evolution of protein synthesis from an RNA world. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 4(4), a003681. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a003681>
- Rothier, P. S., Herrel, A., Benson, R. B. J., & Hedrick, B. P. (2025). Body mass evolution as a driver of morphological and ecological diversity in terrestrial mammals. *BMC Ecology and Evolution*, 25, 120. <https://doi.org/10.1186/s12862-025-02393-9>
- Sánchez Garduño, F., & Gutiérrez Sánchez, J. L. (2020). La alometría, una ley de potencias ubicua en la estructura de los seres vivos. *INTER DISCIPLINA*, 8(20), 11–22. <https://doi.org/10.22201/ceich.24485705e.2020.20.71181>
- Savage, V. M., Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., & Charnov, E. L. (2004). The predominance of quarter-power scaling in biology. *Functional Ecology*, 18(2), 257–282. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00856.x>
- Shajani, Z., Sykes, M. T., & Williamson, J. R. (2011). Assembly of bacterial ribosomes. *Annual Review of Biochemistry*, 80, 501–526. <https://doi.org/10.1146/annurev-biochem-062608-160432>
- Silk, J. B. (2007). The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362(1480), 539–559. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1994>
- Sol, D., Bateman-Neubert, A., Noguera, L., & Taylor, A. H. (2025). The evolutionary puzzle of cognition: Challenges and insights from individual-based studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 380(1929), 20240123. <https://doi.org/10.1098/rstb.2024.0123>
- Tan, C., Saurabh, S., Bruchez, M. P., Schwartz, R., & Leduc, P. (2013). Molecular crowding shapes gene expression in synthetic cellular nanosystems. *Nature Nanotechnology*, 8, 602–608. <https://doi.org/10.1038/nnano.2013.132>
- Turchin, P. (2016). *Ultrasociety: How 10,000 years of war made humans the greatest cooperators on Earth*. Beresta Books.
- West, G. B., Woodruff, W. H., & Brown, J. H. (2002). Allometric scaling of metabolic rate from molecules and mitochondria to cells and mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(Suppl. 1), 2473–2478. <https://doi.org/10.1073/pnas.012579799>
- West, G. B., Brown, J. H., & Enquist, B. J. (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276(5309), 122–126. <https://doi.org/10.1126/science.276.5309.122>
- West, G. B., Brown, J. H., & Enquist, B. J. (1999). The fourth dimension of life: Fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science*, 284(5420), 1677–1679. <https://doi.org/10.1126/science.284.5420.1677>
- Westall, F. (2025). What the earliest evidence for life tells us about the early Earth. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 380(1974), 20240106. <https://doi.org/10.1098/rstb.2024.0106>
- Williamson, O. E. (1981). The economics of organization: The transaction cost approach. *American Journal of Sociology*, 87(3), 548–577. <https://doi.org/10.1086/227496>
- Woods, H. A., & Casas, J. (2026). Architecture of the insect tracheal system driven by spatially varying limitation of oxygen and carbon dioxide transport. *Journal of the Royal Society Interface*, 23(234), 20250420. <https://doi.org/10.1098/rsif.2025.0420>
- Zhang, J. (2000). Protein-length distributions for the three domains of life. *Trends in Genetics*, 16(3), 107–109. [https://doi.org/10.1016/S0168-9525\(99\)01922-8](https://doi.org/10.1016/S0168-9525(99)01922-8)