

Emergencia de las formas vivas: aspectos dinámicos de la biología evolutiva

Lorena Caballero

Universidad Nacional Autónoma de México

ISBN: 978-0-9831172-6-1

Ciudad de México

CopIt ArXives

2008

CopIt ArXives
Ciudad de México Copyright © 2008 por Lorena Caballero
Washington DC

Publicado 2008 por CopIt ArXives

Todos los derechos de propiedad de esta publicación pertenece al autor quien, no obstante, concede su autorización al lector para copiar, imprimir y distribuir su trabajo libremente, en partes o completo, con la única condición que (i) el nombre del autor y y el título original del trabajo sea citado en todo momento, (ii) que el texto no sea modificado o mezclado y (iii) el uso final de este contenido no debe ser comercial, el incumplimiento de estas condiciones será una violación a la ley.

Producido electrónicamente usando software libre
y en cumplimiento con un
espíritu Open Acces para publicaciones académicas.

Índice general

1. Complejidad y diversidad biológica	9
1.1. Las especies: ¿Unidades reales de la naturaleza o construcciones imaginarias de la clasificación taxonómica?	10
1.2. Atractores morfogénéticos como generadores de las formas en los sistemas vivos	14
2. Evodevo: biología evolutiva del desarrollo	19
2.1. Trazando el resurgimiento de evodevo	25
3. El Desarrollo y la emergencia de patrones	33
3.1. Los mecanismos morfogénéticos y la emergencia de las formas vivas	38
4. Los patrones de color en animales	49
4.1. Galería de Imágenes	52
4.2. Los patrones de color como bocetos embriológicos	63
4.3. Los patrones cromáticos en serpientes como modelo de geometría casi-unidimensional	72
5. Filotaxis, patrones estructurales en plantas	87
5.1. A patrones básicos, explicaciones matemáticas	89
6. Discusión	103

Resumen

El presente trabajo tiene como objetivo mostrar la existencia de vínculos complejos entre la evolución biológica y el desarrollo embrionario, de esta manera se plantea cómo algunos aspectos dinámicos relacionados con dicha vinculación, son relevantes dentro de la investigación interdisciplinaria entre la biología y las matemáticas para la búsqueda de patrones estructurales básicos.

A partir de este objetivo general se plantea la existencia del problema en la biología para ubicar y definir grupos taxonómicos dentro de la filogenia, como es el caso de las especies, desde un marco en el que no es considerada la complejidad biológica. En este libro se plantea la importancia que tiene la sistemática para comprender la relación entre la evolución biológica y la diversidad, y propongo a la teoría de la complejidad y la idea de los atractores morfogénicos como modelo para establecer de qué modo dentro de la diversidad emergen las formas. De esta manera se analiza la importancia que tiene la sistemática y su vinculación con la evolución Biológica y el desarrollo embrionario.

La relación entre el desarrollo embrionario y la evolución biológica ha tenido un lugar muy importante desde hace muchos años en las discusiones dentro de la biología, pero es hasta hace poco que surge la biología evolutiva del desarrollo: Evodevo, como el área de estudio que vincula y establece la importancia que tienen los cambios en etapas tempranas del desarrollo y la evolución biológica. Partiendo del auge que ha tenido evodevo en la actualidad, es trascendente crear bases teóricas que fortalezcan los planteamientos que propone y establecer dentro de dichas ideas, la importancia de la utilización de la teoría de los sistemas dinámicos y la modelación matemática para descubrir patrones estructurales básicos.

La biología es una ciencia que debido al objeto de estudio con el cual trabaja, se ha enfrentado constantemente con la realidad de la enorme com-

plejidad en que se desarrollan y evolucionan los sistemas vivos, por lo tanto la comprensión de los problemas que enfrenta dicha ciencia, requiere ser basada en el conocimiento de las características complejas que definen las leyes de la vida. A pesar de la gran complejidad en que emergen los seres vivos, en este trabajo se plantea la posibilidad de describir de manera sencilla fenómenos biológicos mediante el uso de las matemáticas.

La modelación matemática es posible, ya que en la naturaleza existen patrones estructurales que nos permiten descubrir fenómenos generales básicos. Los patrones de color en animales tienen un lugar importante durante el desarrollo de los embriones ya que es en esta etapa en las que se establecen los trazos de las futuras formas. En los adultos dichos patrones tienen un espacio fundamental en diversos aspectos, como lo es en la ecología, la fisiología, la etología, la evolución y el desarrollo. Por lo tanto el establecimiento de dichos patrones es muy importante para la biología. Dentro de este texto planteo que al igual que en la parte biológica los patrones cromáticos cumplen un papel importante, también la física y las matemáticas tienen ingerencia en dichos fenómenos ya que los seres vivos no pueden ser desvinculados de las leyes físicas y dentro de éstas las químicas en las cuales evolucionan y se desarrollan. Con base en lo anterior aplico un modelo matemático sencillo que describe la manera en la que se establecen patrones cromáticos en la piel, específicamente en la dermis de serpientes.

Los mecanismos por los cuales se establecen patrones en la naturaleza no son muy conocidos, sin embargo dentro de la biología matemática se han elaborado soluciones valiosas en la comprensión de dichos fenómenos, lo que nos habla de la necesidad de buscar explicaciones que no estén establecidas únicamente en el contexto genético, o por lo menos no de una manera lineal.

Dentro de la importancia de las matemáticas en la morfogénesis, en este trabajo el reino vegetal es tomado como ejemplo del modo en el que los patrones morfogenéticos se establecen y se conservan independientemente de la diversidad que ha generado la evolución. Mediante el análisis de los estudios matemáticos que han sido elaborados para explicar el orden numérico que caracteriza a la filotaxis, se plantea al arreglo estructural de las plantas como un modelo de la relación que tienen los patrones matemáticos en los mecanismos de construcción de formas en la naturaleza. A partir de la búsqueda de patrones estructurales en las plantas y en los animales en este texto planteo la existencia de vínculos en los mecanismos para estructurar formas en los seres vivos, es decir patrones estructurales básicos que se establecen a diferentes niveles trascendiendo los límites establecidos en los sistemas de clasificación y

planteo a la forma como un sistema útil en la comprensión de diversos problemas fundamentales en la biología como lo son el desarrollo de los embriones y la evolución de los seres vivos. De esta manera nos adentramos en aspectos importantes de la morfogénesis, estableciendo un puente entre el desarrollo, la evolución, y las matemáticas.

Lorena Caballero

Agradecimientos

Quisiera hacer un reconocimiento al apoyo económico otorgado para la realización de este proyecto por parte del CONACyT, durante los estudios de maestría y actualmente de doctorado.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas y al Instituto de Física de la UNAM..

Al Dr. Germinal Cocho Gil, al Dr. Pedro Miramontes Vidal, a la Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas y a la M. En C. Michele Gold Morgan al Dr. Octavio Miramontes Vidal

Al Dr. Robert Hodge, a la Dra. Gabriela Coronado y al Dr. Alberto Salazar

A Martina Patricio y Arturo

Introducción

Los seres vivos poseen características similares, por lo tanto desde bacterias hasta seres humanos presentan procesos esencialmente equivalentes. Los organismos vivos están formados por estructuras en común, están contruidos por los mismos mecanismos y por las mismas sustancias, extraen la energía utilizando principios semejantes y poseen códigos genéticos similares, que conformados de manera diferente los hace distintos unos de otros, pero sin duda emparentados. Estas características que hacen comunes a los sistemas vivos son las que han generado patrones similares a lo largo de la filogenia.

A lo largo de este trabajo se explora la manera en la que dichos patrones emergen, se desarrollan y evolucionan como procesos generales básicos y comunes entre los seres vivos, planteando la relevancia de encontrar dichos patrones, dichas similitudes que nos permitan comprender dentro de la complejidad del objeto de estudio, los mecanismos que les son comunes, los mecanismos generales, los patrones.

Los sistemas vivos han sido descritos desde muchos puntos de vista y sin embargo todas las vertientes apuntan hacia una concepción compleja del objeto de estudio. Al ser complejos, los sistemas vivos poseen interacciones múltiples que al trabajar con ellas podemos ver que la mejor manera de comprenderlos es partir de la idea clara de que la complejidad es parte constitutiva de los organismos en cuestión.

A partir de las características dinámicas complejas que definen a los seres vivos, es tarea de los biólogos entender el funcionamiento general de los fenómenos biológicos para describir procesos naturales esenciales. Con el fin de acercarnos a la problemática que implica analizar los procesos biológicos, este trabajo parte de la importancia que tiene la complejidad en la comprensión de la diversidad y la teoría de los sistemas dinámicos como marco teórico para entender el orden que se ha establecido al generarse unidades en la

naturaleza, por esta razón se presenta una pequeña discusión en la que se trata la existencia de las especies como resultado de un proceso natural de emergencia y conservación de las formas biológicas. En este texto se desarrolla la idea de la existencia real de especies y de la generación natural de unidades estructurales básicas como mecanismo inherente a lo vivo por lo que podemos ver que en realidad las formas vivas tienen la tendencia a generar tipos morfológicos básicos de los que parten la variación y la diversidad.

Para entender la manera en la que se establecen las especies y los grupos taxonómicos en general como entidades reales, introduzco el término “atractor extraño” para extrapolarlo al mundo de las formas con el nombre de “atractor morfogenético”. Los atractores para fines de este trabajo nos permiten entender la manera en la que los sistemas vivos generan patrones morfogenéticos, para explicarlo planteo la existencia de atractores morfogenéticos en el desarrollo de las flores, ya que durante dicho desarrollo podemos ver que existen redes genéticas que favorecen ciertas arquitecturas que son altamente conservadas.

El campo de investigación que abre el descubrimiento de los atractores morfogenéticos es fundamental tanto para la biología del desarrollo como para la biología evolutiva, por lo que en este trabajo se rescata la importancia que tiene tomar en cuenta a los fenómenos que desencadenan la construcción de formas en la naturaleza. La idea de atractor morfogenético surge, como herramienta para entender dicho fenómeno desde un enfoque dinámico.

El segundo capítulo titulado: “Evodevo: biología evolutiva del desarrollo”, presenta la gestación de esta nueva área de estudio en la biología, mostrando algunos de los antecedentes que existen en la vinculación entre la biología del desarrollo y la biología evolutiva, que dan como resultado una nueva síntesis de la biología. Partir de dichos planteamientos acerca de la importancia que tiene la vinculación entre el desarrollo y la evolución es útil ya que nos permite estructurar un conocimiento teórico que sustente la conjunción de estas dos áreas esenciales en la comprensión de la vida y la importancia que tiene la biología matemática en el discurso que plantea evodevo. Es vital asegurar que al existir una nueva síntesis biológica no suceda lo mismo que en el pasado en donde la pérdida de la importancia del desarrollo embrionario en el proceso evolutivo, estableció una vía que nos ha llevado a la centralización de los genes como únicos actores de la diversificación de la vida. De esta manera en este texto rescato las ideas que favorezcan la comprensión de los vínculos complejos que existen entre la evolución y el desarrollo y enfatizo la necesidad de encontrar patrones generales dentro de las redes complejas de

la trayectoria ontogenética y filogenética.

Gracias a los grandes avances que han tenido la genética y la embriología, hemos llegado a un punto en el que la síntesis de estas áreas en conjunto con la evolución traerá grandes avances, sin embargo es importante no reducir a la embriogénesis al fenómeno de prendido y apagado de genes, sino retomar la idea del desarrollo como un sistema complejo que no solamente dependa de los genes, sino asumiendo que es el resultado de un fenómeno emergente. En este trabajo se presenta al desarrollo embrionario como modelo de la morfogénesis en sentido general y de los mecanismos colectivos por los cuales se construyen las formas vivas.

En el capítulo tres, “El desarrollo y la emergencia de patrones” se plantea la importancia que tiene el desarrollo en la formación de patrones en la naturaleza. En esta parte es primordial concebir al desarrollo embrionario como un fenómeno de autoorganización y no solamente como un proceso genético. Todas las partes del sistema son importantes en la construcción del organismo y la emergencia de patrones es un proceso fundamental en la comprensión de la embriogénesis y de los procesos morfogenéticos. La emergencia es “el término que los filósofos usan para fenómenos en los que “el todo es mayor que la suma de las partes”. Más precisamente, fenómenos emergentes ocurren cuando un sistema compuesto de muchos elementos individuales muestra un comportamiento colectivo que no parece inherente de manera obvia o explícita a los individuos”¹ (Steward, 1998). De esta manera la emergencia no debe entenderse como la explicación mística de los factores que no conocemos o que son oscuros en ciertas áreas de los fenómenos que estudiamos. De hecho dentro de la biología matemática se han podido descubrir y modelar propiedades emergentes que parten de principios sencillos como resultado de las condiciones físicas a las que están expuestos los seres vivos.

Para entender algunos elementos importantes en el desarrollo de formas espaciales, en este texto, considero algunos ejemplos que nos hablan de los mecanismos morfogenéticos que existen durante la formación de patrones y de las interacciones que existen en dichos mecanismos. Dentro de los mecanismos morfogenéticos que se plantean a lo largo de esta parte son la importancia de la información genética, el papel que juega el medio ambiente embrionario, la interacción y diferenciación celular, los mecanismos de señalización y

¹The term philosophers use for phenomena in which “the whole is greater than the sum of its parts.” More precisely, emergent phenomena occur when a system composed of many individual elements exhibits collective behaviour that seems not to be built into the individuals in any obvious or explicit manner.”

transporte de morfógenos específicos, la manera en la que los receptores de membrana entran en escena, y los controles de volumen tamaño y forma como base para entender la relación mecánica que tiene la generación de formas durante el desarrollo embrionario.

En el capítulo cuatro: “Los patrones de color en animales”, se plantea la importancia de los patrones de color como mecanismo para entender procesos morfogenéticos generales. Con el fin de observar ejemplos de dichos patrones y abrir la discusión que plantea la existencia de patrones generales básicos en la naturaleza, en este capítulo presento una galería de imágenes que muestran parte de la diversidad de formas en la pigmentación.

Con el fin de adentrarnos a la dinámica que existe en la formación de patrones cromáticos, en este texto los patrones de color son vistos como bocetos embriológicos, ya que estos son generados desde etapas tempranas del desarrollo y forman parte importante de la vida adulta de los animales; de esta manera se toma al desarrollo embrionario de dos larvas de anfibio: *Triturus alpestris* y *Ambystoma mexicanum*, como ejemplo del proceso que siguen las células de pigmento durante la embriogénesis.

Partiendo de la información embriológica que nos aportan las larvas de urodelos se plantea un modelo matemático que nos sirve para entender la dinámica que siguen dichos patrones en la piel de las serpientes, que son consideradas parientes cercanos y con planes corporales similares, planteando la posibilidad de establecer la existencia de una relación entre los patrones de pigmentación y las matemáticas debido que dichos patrones son vistos como elementos discretos definibles geoméricamente y por lo tanto podemos modelarlos mediante el uso de matemáticas.

Gracias a este modelo podemos ver que existe una relación compleja en el establecimiento de patrones durante etapas tempranas del desarrollo, como parte de un fenómeno dinámico al intervenir múltiples factores y que la emergencia de patrones en los organismos adultos tiene claros vínculos con el desarrollo de los embriones y su vida futura; dicha vinculación no necesariamente se da como resultado de un proceso genético específico, en este caso podemos verlo como resultado de un sistema multifactorial que se analiza tomando en cuenta diversos factores explorados en el desarrollo de este trabajo.

Al describir matemáticamente un fenómeno morfológico podemos ver que los resultados que obtenemos no son abstracciones alejadas de la realidad sino que al contrario, es posible establecer que el modelo matemático que se plantea se acerca en gran medida a la realidad biológica del grupo que

análisis.

En el capítulo 5, “Filotaxis, el orden a los mecanismos de crecimiento en plantas”, se muestra que la modelación matemática ha tenido un lugar muy importante en la comprensión de la estructura y ordenamiento de las plantas o filotaxis, planteando que para la biología es importante utilizar las herramientas que establece el pensamiento teórico en el avance de nuevas metodologías que nos ayuden a entender aspectos relevantes de los sistemas vivos. Se muestra que la biología teórica y el uso de las biomatemáticas pueden ayudarnos a entender la emergencia de patrones altamente conservados como lo son la estructura y crecimiento de las plantas y los mecanismos por los cuales surgen dichos patrones.

Gracias al análisis realizado en este trabajo, se puede ver que los patrones de filotaxis que existen en el reino Plantae pueden ser considerados como parte de fenómenos generales que no necesariamente separan a los animales de los vegetales sino más bien los unifican como formas vivas con procesos en común altamente conservados, con mecanismos morfogénéticos similares, con patrones que emergen de manera repetitiva. En este capítulo intento constituir un puente entre los patrones morfológicos que surgen en las plantas y los animales, estableciendo la relación que existe entre los mecanismos morfogénéticos y la importancia que tienen los patrones estructurales básicos en la dinámica biológica.

El utilizar a los vegetales como ejemplo de que los patrones matemáticos existen en la naturaleza nos da la posibilidad de establecer un diálogo entre la biología y las matemáticas. Por esta razón la filotaxis en este trabajo aparece como fundamento de la posibilidad de utilizar modelos matemáticos para comprender procesos biológicos específicos, que pueden parecer muy complicados y que sin embargo parten de principios generales al menos desde ciertos enfoques.

A través de este viaje dentro de la biología teórica podemos adentrarnos más profundamente dentro de algunos aspectos de la biología que requieren en su análisis nuevos caminos y diferentes lecturas a los ya explorados. Este trabajo es sólo un intento o quizá más bien, un experimento en la búsqueda de nuevas herramientas, de nuevas ideas, de nuevas maneras de ver la biología que nos permitan acercarnos más a la comprensión de la complejidad de los seres vivos.

Capítulo 1

Complejidad y diversidad biológica

¿Qué es la complejidad en la teoría de los sistemas complejos y específicamente en la biología?. Complejo no es sinónimo de complicado o incomprendible, es la manera de definir a sistemas en los cuales existen múltiples factores que interactúan generando comportamientos no predecibles. Dentro de los sistemas vivos este tipo de organización es la única que existe, y por esta razón la nueva teoría de la complejidad, que surge como resultado de estudios dentro de las matemáticas y la física, representa la posibilidad de avanzar en la comprensión de los procesos de relación y transformación de los seres vivos.

Los seres vivos se estructuran como sistemas formados por múltiples interacciones entre sí y con el medio que los rodea, estableciendo conexiones entre los distintos niveles de organización que en ocasiones parecen ser desordenadas. Sin embargo desde la perspectiva de los sistemas complejos este aparente laberinto resultado de las múltiples relaciones, es capaz de generar un orden, el cual se observa a gran escala como formas o estructuras en las que el orden emerge del caos (ver Kauffman 1993).

Por lo tanto los sistemas vivos al ser sistemas dinámicos, es decir con relaciones complejas requieren para su estudio que se tome en consideración dichas características complejas que los estructuran. La teoría de los sistemas complejos (Nicolis; 1999), puede ayudarnos a comprender aspectos fundamentales que son la fuente de algunas controversias dentro de la biología, como por ejemplo el caso de la definición de especies, que requieren una aproximación distinta a la línea que se ha seguido.

1.1. Las especies: ¿Unidades reales de la naturaleza o construcciones imaginarias de la clasificación taxonómica?

La polémica acerca del concepto de especie está lejos de llegar a un consenso universal aplicable a todos los organismos vivos y por lo tanto la discusión seguirá su rumbo. Sin embargo, el estudio enfocado a solucionar qué son las especies y qué implica el concepto de especie en sí, es clave para el análisis en la biología de nuestros días (O'Hara, 1993). La noción de especie ha sido fundamental en todos los campos de la biología, ya que el definir las permite estructurar los sistemas con el fin de describir la complejidad de la diversidad que ha surgido como resultado de las intrincadas relaciones entre seres vivos. Asimismo nos permite definir e identificar particularidades en organismos que muchas veces son difíciles de diferenciar.

Desde el inicio de la discusión sobre las especies han surgido dos corrientes ideológicas principales que posteriormente se han ido ramificando como un intento de resolver el problema. La primera corriente, encabezada por Linneo considera que las especies son unidades reales, que pueden ser delimitadas y por lo tanto estáticas y fáciles de distinguir. La segunda corriente, originaria en las ideas del transformismo y que fueron retomadas por Charles Darwin (1809-1882), plantea que las especies son entidades cambiantes, no delimitables y por lo tanto no reales en el mundo natural. Lo único que es real en esta perspectiva es el individuo (ver Mayr, 1979). Mayr consideraba (1992), que la corriente más arraigada y desafiada por Darwin, fue el esencialismo (o de tipos naturales), doctrina que dominó el pensamiento occidental durante muchos años y que gracias a Darwin y a la comprensión de la importancia del individuo dentro de la población como ente único que no puede ser encasillado en un mundo de tipos, se pudo cambiar a una visión basada en el individuo no en las esencias. Sin embargo, en mi opinión ¿cómo podemos clasificar a los organismos en especies si no aceptamos que hay tipos, similitudes o esencias?. Si sólo consideramos lo que hace diferentes y únicos a los organismos y no lo que los agrupa, no tendría sentido hacer un libro sobre el origen de las especies. En las palabras de Dobzhansky: “¿cómo puede una teoría originalmente construida para describir el cambio continuo en poblaciones naturales explicar también la estructura discontinua de la diversidad

taxonómica de la naturaleza?”¹ (Dobzhansky en Gould, 2002-1). En realidad “el problema central de la evolución es el origen de la discontinuidad entre las especies” (Gould, 2002-1)².

A partir de la separación entre estas corrientes, los conceptos de especie se han diversificado dependiendo del criterio del investigador, el área de estudio y el grupo de organismos con el que se esté trabajando, lo que ha generado diferentes escuelas que han planteado propuestas distintas al problema de clasificación de las especies. En un principio las clasificaciones partían de la diferenciación de las características de tipo morfológico que podían percibirse a simple vista. Esta es la manera que desde que somos muy pequeños clasificamos a partir de la diferencia o semejanza, por ejemplo entre un perro y un gato. Así es como nuestro cerebro se ordena y genera clasificaciones instantáneas (Vygotsky, 1973). Siguiendo a Levi-Strauss (1964) es posible afirmar que toda cultura ha generado sus propios sistemas de clasificación con base en estructuras.

Partiendo de este procedimiento tan sencillo los naturalistas comenzaron a generar sistemas de clasificación basados en la “esencia” (del latín *essentia*, ser de las cosas). Así iniciaron los métodos para clasificar a “los tipos naturales”, (término propuesto por John Venn en 1866), o especies es decir a los seres vivos y las relaciones entre ellos constituyendo así los árboles creados por los sistemas de clasificación. La esencia es la que distingue a un tipo natural de otro. A esta doctrina se le llamó Esencialismo (Madrid, 1999).

Aristóteles introduce el término *ousia* que ha sido traducido como sustancia y/ o esencia que significa lo que es siendo. Para Aristóteles la esencia no es una determinación cualquiera de la cosa o entidad sino una determinación con base en el género al cual pertenece. La esencia es la naturaleza de la entidad: llamo forma a la esencia de cada ser, su substancia primera (Aristóteles en Ferrater, 1980). La esencia no es entonces el modelo del objeto, sino aquellas características básicas que comparten los objetos con respecto al grupo que conforman. De esta manera se establecen las características primarias para ser parte de o pertenecer al conjunto.

A partir de la concepción de esencia surge la idea de especie biológica como esencia. Si tomamos la idea de esencia como algo estricto e inflexible es imposible considerar que las especies son esencias, pero si la retomamos

¹Todas las notas en ingles han sido traducidas por mi. “how can theory originally constructed to describe continuous change in natural populations also explain the discontinuous structure of nature’s taxonomic diversity?”.

²“the central problem of evolution, is the origin of discontinuity among species”.

en el marco de la teoría de la complejidad, es posible generar una teoría dinámica de las especies en la que puedan ser simultáneamente consideradas como esencias, sin por ello negar sus procesos de transformación.

La parte del esencialismo que me interesa plantear es desde una visión flexible de la esencia; la esencia que evoluciona pero que permanece en un campo en el que la variación es la base del logro de la persistencia de la esencia. Las formas que percibimos, no son estáticas sino se encuentran en devenir y podemos ver arreglos que nos permiten agrupar y descubrir unidades estructurales básicas que podrían llamarse o no esencias, que cambian pero que hasta que sí pierden eso que las hace unidades, por lo menos por un tiempo. Si pensamos que las especies existen y podemos encontrarlas bajo la búsqueda de esqueletos es decir estructuras de muy diversos tipos, como en sus aspectos morfológicos o moleculares, entonces dichos esqueletos son las esencias que buscamos. Los seres vivos surgen a partir de otros seres vivos, están relacionados genéticamente, por lo tanto la idea de esencia y de individuo no se puede separar ya que aunque son únicos, autónomos, conjuntos o poblaciones o especies, las relaciones existen y los patrones se repiten.

El objetivo de una parte fundamental de la biología ha sido encontrar las diferentes especies que existen en nuestro planeta. A pesar de ser una de las áreas más atacadas por la biología experimental y la investigación genética y molecular en sus versiones reduccionistas, la sistemática es parte fundamental para comprender la vinculación entre la evolución y la diversidad. Sin embargo la relevancia que adquirieron los estudios de genética en los últimos años tuvieron en mi opinión un efecto nocivo en el prestigio de la sistemática y la relegaron a una posición subordinada (ver Gould 2002-1). No obstante, la sistemática ha sido considerada también como una de las disciplinas centrales para el conocimiento de los seres vivos “es la responsable del marco taxonómico usado en todas las ramas de la biología”³ (de Queiroz 2005).

Independientemente de los niveles de aproximación en la investigación e importancia que se le dé al estudio de la diversidad en diferentes áreas de la biología, la sistemática es fundamental para explicar la evolución. En este trabajo se plantea la necesidad de una propuesta basada en la complejidad de los seres vivos sin importar el área de estudio ni el nivel de aproximación taxonómica que se esté abordando. Sólo así es posible explicar lo que son los seres vivos preservando la “esencia” gracias a mecanismos genéticos, a la reproducción, al desarrollo, la evolución, la adaptación, la autopropagación

³ “is responsible for the taxonomic framework used in all branches of biology”

y todos los procesos que caracterizan lo vivo.

Debido al problema filosófico para definir las especies y por lo tanto la forma de clasificarlas, existen actualmente distintas maneras de clasificar y constantes cambios en la clasificación de los seres vivos. En consecuencia los biólogos han tenido que elegir la opción que consideren acertada o que resuelva más exhaustivamente los cuestionamientos dentro del grupo biológico con el que estén trabajando, “los organismos del mundo se clasifican en especies. El hombre las visualiza de diferentes formas, según sus conocimientos, el grupo con que trabaja y el punto de vista desde el cual lo enfoca” (Valencia, 1999).

En mi opinión es importante partir de la consideración de que las especies existen o que al menos podemos buscar patrones reconocibles dentro de la dinámica de lo vivo de la misma manera que lo hacemos con lo no vivo. Entonces podemos afirmar que los seres vivientes son entidades con estructuras básicas propias que representan la variación y el cambio, pero que sin embargo no se trata simplemente de piezas sueltas, ni continuos de genes. Emergen de ciertas bases, de patrones básicos, y de esta manera se relacionan con el espacio, con la materia y con ellos mismos:

“la diversidad emerge de la división de los linajes- es decir su especiación. La especiación produce discontinuidad en la naturaleza. ¿Como puede un proceso continuo de cambio genético generar separaciones tan delimitadas? El origen de las discontinuidades entre las especies debe por lo tanto ser contemplada como el problema clave de la teoría evolucionista. Sólo un naturalista (o mejor dicho un sistémata entrenado) podría haber reorganizado el campo para una síntesis de manera tan fructífera”⁴ (Gould, 2002).

Dentro de este trabajo es muy importante considerar el problema de la definición de especies ya que su rigidez en muchas ocasiones no permite incluir a una gran parte de los seres vivos dentro de las clasificaciones. Tal es el caso de los organismos con reproducción asexual, o de los microorganismos

⁴ “diversity arises by the splitting of lineages- that is by speciation. Speciation produce discontinuity in nature. How can a continuous process of genetic change yield such bounded separations? The origin of discontinuities between species must therefore be recast as the key problem in evolutionary theory. Only a naturalist (better yet, a trained systematist) could have reset the stage for synthesis in such a fruitful way”

que no tienen caracteres morfológicos claramente diferenciales solamente de tipo bioquímico; los organismos fósiles, de los que no siempre se posee la información completa del organismo; los líquenes que al ser la simbiosis de dos especies presentan la dificultad al definirlos como especie única; las algas, cuya forma de crecimiento tiene una fuerte influencia del medio ambiente en el que se desarrollan lo cual genera formas diversas dentro de una misma especie. Y así podríamos enumerar una gran cantidad de ejemplos importantes dentro de la naturaleza, que nos muestran que es importante plantear métodos prácticos que nos ayuden a clasificar y comprender la diversidad biológica desde una visión compleja y que no excluyan una gran cantidad de información que la biología ha generado.

1.2. Atractores morfogenéticos como generadores de las formas en los sistemas vivos

Un concepto proveniente de las teorías de los sistemas dinámicos que considero útil para comprender un poco mejor de qué manera existe “la esencia” en el mundo natural, en el mundo de los seres vivos, es la noción de atractores extraños. (ver Kauffman, 1993; Nicolis, 1999).

El término de atractor extraño fue propuesto a partir de la idea elaborada por Edward Norton Lorenz y sus estudios del clima durante la década de los 60's. Sus investigaciones se basaban en buscar la relación entre los fenómenos climáticos y su formulación matemática, es decir, estudiaba los patrones del clima y la manera en la que cambia impredeciblemente; observó que variaciones mínimas en los valores iniciales de su modelo podían resultar en cambios muy grandes, es decir, eran sensibles a las condiciones iniciales, característica fundamental de los sistemas caóticos. Lo que observamos es que por precisa que sea nuestra información inicial, la trayectoria del sistema tarda poco en volverse impredecible. Sin embargo podemos pronosticar el comportamiento de trayectorias individuales a corto plazo.

Ahora podemos definir atractor como “un conjunto de puntos o estados en el espacio hacia los cuales convergen asintóticamente durante un tiempo largo las trayectorias dentro de cierto volumen del estado espacio . . . Después de un tiempo, las variables muestran una oscilación repetitiva”⁵ (Kauffman,

⁵ “is a set of points or states in state space to which trajectories within some volume of state space converge asymptotically over time... Over time, the variables exhibit a

1993). No obstante esta repetición, la trayectoria que sigue el sistema no es del todo predecible, es decir no se repite de la misma manera, aunque sí se organice dentro de patrones reconocibles. A este tipo de atractor en el que la oscilación no se realiza de manera idéntica se le ha llamado atractores extraños. Los atractores extraños se caracterizan por el hecho de ser caóticos, es decir por su sensibilidad a las condiciones iniciales. Pequeñas diferencias en estados de inicio pueden ser suficientes para que cambie de un modo notable el comportamiento y evolución del sistema. Este fenómeno fue llamado por Lorenz en la década de los 60's, butterfly effect o efecto mariposa . Su nombre proviene de la explicación metafórica: el efecto que puede producir el sensible aleteo de una mariposa en un lugar del planeta sobre el clima de un lugar muy lejano.

En este trabajo quisiera integrar el término de atractor extraño al mundo de las formas, y llamarlo como se le ha nombrado, atractor morfogenético, ya que estamos hablando de patrones esenciales o estructuras básicas que emergen como caracteres morfológicos. Estos atractores podrían describirse como puntos dentro del sistema, que generan órbitas. Pueden considerarse como planos que dirigen la dinámica de dichos sistemas de características complejas, en el caso de mi propuesta, formas vivas.

En este contexto quisiera retomar la idea de esencia, y replantear la pregunta de cómo podrían existir organismos completamente diferentes y únicos en un mundo en el que se generan patrones estructurales básicos esenciales. A partir de la teoría de los sistemas dinámicos podemos establecer que la vida se mueve dentro de planos estructurales básicos que pueden variar, evolucionar y transformarse incluso en otra cosa, pero siguiendo un patrón, patrón que yo llamaría esencia, o sistema esencial.

Un sistema esencial lo definiría como un conjunto de partes que se interrelacionan, que se auto influyen, que se auto producen, que se auto organizan y que se auto mantienen, compartiendo un conjunto de características que les son comunes y que les permite seguir siendo, a pesar de los cambios que generan la diversidad.

Desde mi propuesta, dentro de estos sistemas esenciales los atractores morfogenéticos influyen en la formación de estructuras y por esta razón observamos formas básicas. Los atractores morfogenéticos tienen la capacidad de limitar los estados posibles de la forma, es decir estabilizan un estado morfológico dado, que nunca es exactamente idéntico a otro pero que gen-

repetitive oscillation”

era formas tan similares dentro del sistema esencial que podemos reconocer los patrones que construyen a su vez tipos de formas. De esta manera en la propuesta que planteo, la vida puede concebirse en un sentido como la reproducción de la esencia tantas veces como el sistema lo permita, tantas veces como el sistema se adapte y funcione en un campo como respuesta a una gran cantidad de presiones evolutivas, genéticas, ecológicas, físicas, químicas y de cualquier otro tipo.

Gracias a estudios interdisciplinarios entre la biología del desarrollo y las matemáticas se ha visto que la existencia de atractores morfogenéticos va más allá de simples especulaciones. Alvarez-Buylla et. al. (2004) han elaborado un modelo que muestra la manera en que se estructuran las redes arquitectónicas de genes durante la diferenciación celular en el desarrollo floral de organismos modelo, como por ejemplo *Arabidopsis thaliana*. A partir del estudio del desarrollo floral plantean que los aspectos fundamentales de la diferenciación celular durante el desarrollo están definidos dentro de estructuras en las que los genes de regulación forman redes específicas y aisladas. Al descubrir los mecanismos de estos “módulos” de interacción celular, es posible elaborar modelos espacio- temporales de interacción durante el desarrollo, en este caso de los órganos florales.

El modelo propuesto por Alvarez-Buylla et. al. se basa en la existencia de redes de interacción genética que regulan la diferenciación celular. Esta propuesta fue hecha por Jacob y Monod en 1961 pero la aplicación teórica de esta idea fue puesta de lado debido a que los modelos elaborados no tenían bases reales en términos biológicos, por lo cual la biología experimental no los consideró importante. En la actualidad existen descripciones bastante completas de un número importante de organismos, en las que se tienen definidas las redes de regulación de los genes encargados de la diferenciación celular. Con el material disponible proponen que mediante modelos dinámicos es posible trasladar dicha información sobre la mecánica de los genes de desarrollo a la manera en la que se estructuran los fenotipos.

Con el uso de datos experimentales el modelo genera circuitos dinámicos entre los diferentes tipos de interacción por ejemplo entre tipos celulares, observándose patrones morfológicos que vistos desde el punto de vista dinámico forman parte de un atractor. Dentro de las redes de interacción genética, cada atractor corresponde a la combinación de estados de expresión de genes que especifican un tipo celular particular en donde la arquitectura del circuito está determinada por la interacción de los distintos genes y los diferentes tipos celulares (ver Kauffman, 1993; Alvarez-Buylla et. al., 2004; Alvarez-Buylla

et. al. 2007; Chaos et. al., 2006).

Gracias a los avances alcanzados por la aplicación del modelo se ha visto que existen alteraciones que no influyen en la arquitectura general de la red es decir que dicha estructura de interacción genética es resistente a ciertos cambios resultando en la conservación de los patrones morfológicos durante la evolución. Asimismo, en el caso del plan estructural establecido durante el desarrollo floral, son las ventajas adaptativas en los mecanismos reproductivos de las flores lo que fortalece la conservación de la red de interacción genética.

Otro punto que resaltan los autores antes mencionados en su trabajo es la existencia de múltiples rutas en el desarrollo a diferentes estados iniciales en la activación de genes, y sin embargo, sólo se selecciona un número pequeño de estados de expresión, lo que implica que la activación de genes en estos sistemas es determinado por la arquitectura y dinámica de toda la red y no solamente por la existencia de sus componentes.

Al existir pruebas de la presencia de estas redes se plantea la necesidad de estructurar un marco teórico que considere las relaciones espacio-temporales en los procesos de morfogénesis, que incluyen las señales dentro de las células y entre células, los patrones involucrados en la división celular, la geometría y los genes involucrados en la red.(ver Sui et. al., 2005 & Wilhelm et. al., 2003)

Con base en este modelo, es posible explorar la manera en que el desarrollo evoluciona y restringe la variación de los fenotipos a lo largo de la filogenia. De esta manera podemos vincular a los procesos de desarrollo con mecanismos evolutivos, lo que nos ayuda a entender que la relación entre el desarrollo embrionario y la evolución biológica son parte de un mismo problema.

Las sistemas vivos y dentro de ellos las especies, las familias, las poblaciones etc, por lo tanto son parte de la manera en la que la selección natural y las redes de genes emergen como estructuras estables en las que la dinámica del sistema favorece configuraciones espaciales o arquitecturas determinadas o formas. Volviendo al problema de la determinación de las especies, el modelo propuesto por la biología evolutiva del desarrollo, evodevo refuerza el planteamiento hecho en la primera parte de este trabajo con respecto a que las especies no forman parte de un sistema con divisiones tajantes. Como podemos ver en el caso del desarrollo floral, independientemente de que existan diferentes especies de plantas, el desarrollo floral es parte de un sistema repetitivo o conservado que vincula a diferentes especies. De esta manera, así como las redes de genes formulan estructuras arquitectónicas definidas a

nivel de flores, lo pueden hacer en el nivel de especie o a distintos niveles lejanos al nivel de especie.

En este trabajo se parte de la idea de esencia para concebir a la especie y explicar a partir de la teoría de los sistemas dinámicos de qué manera existen las especies. Es decir propongo a las especies como esencias generadas por atractores extraños morfogenéticos con la capacidad de evolucionar no sólo como respuesta directa a la acción de los genes. Se trata así de concebir a la especie como un sistema que no es una simple construcción del pensamiento humano, sino que forma parte de un patrón estructural que se ha establecido como característica importante de la vida, que genera unidades que podrían ser los individuos, las especies, y dentro de las ideas que planteo mucho más aya de las especies ya que la emergencia de patrones estructurales supera el nivel de especie, por lo que no es posible encasillar a los seres vivos en clasificaciones estáticas que impiden describir la importancia de la evolución, diversificación y variación de la vida, y que encuadran de manera lineal las relaciones que existen entre los seres vivos.

Por ello en este texto enfatizo la potencialidad de tomar en cuenta a la teoría de los sistemas dinámicos como un acercamiento más adecuado para la clasificación de los sistemas vivientes en donde se reconozca como base para los sistemas de clasificación no un concepto de especie único sino basado en un sistema conceptual multivalente⁶.

Es importante destacar que este trabajo no tiene la virtud de elaborar un sistema de clasificación novedoso que resuelva el problema que planteo en este libro dentro de la biología. Sin embargo la discusión que muestro me parece importante considerarla y para los objetivos de este texto nos introduce de manera breve una parte fundamental de los planteamientos de la biología evolutiva del desarrollo y la clave dentro de la investigación interdisciplinaria entre las ciencias de la complejidad, y los estudios evodevo.

⁶Agradezco a la M. en C. Michele Gold Morgan por la introducción de estas ideas en el curso Análisis de los conceptos y sistemas conceptuales de especies modernos.

Capítulo 2

Evodevo: biología evolutiva del desarrollo

La biología evolutiva es la disciplina con mayor influencia y raíces en la biología y por lo tanto posee una gran lista de estudiosos que han abordado a la evolución desde muchos puntos de vista dándole a esta teoría un sin fin de vertientes que han generado fuertes discusiones en todas las áreas que abarca la biología. Entre ellas se incluye a una importante corriente, evodevo antes mencionada, en la que se establece al desarrollo embrionario como uno de los componentes fundamentales para la comprensión de los procesos evolutivos.

En este apartado se incluye una breve introducción a los antecedentes y estado actual de los planteamientos evodevo para posteriormente establecer nuevas herramientas que ayuden en la comprensión en su conjunto de la evolución y el desarrollo. Es importante destacar los planteamientos de la historia de las ideas en evolución y embriología que dieron forma a las teorías de evodevo en el pasado científico, ya que “la historia no es meramente un registro del pasado muerto” (Raff, 1996), sino la posibilidad de madurar ideas que aun pueden tener vigencia en la ciencia contemporánea.

Para que exista la posibilidad de unificar los conocimientos de evolución y desarrollo mediante el estudio de la complejidad, es importante no considerarlos como el simple agregado de tres parcelas de conocimiento, sino que debe estructurarse un planteamiento teórico particular que las integre. Por esta razón en este estudio se considera la importancia de trabajar con los vínculos complejos que se establecen entre el desarrollo y la evolución de la vida, y la manera en la que interactúan los genes, su regulación y el medio ambiente en la emergencia de patrones.

La relación entre la evolución y el desarrollo fue desatendida por muchos años debido a que el predominio del planteamiento darwinista de la selección natural relegó a la embriología o estudio del desarrollo al considerarlo de menor importancia para la explicación de la evolución. En consecuencia la embriología fue relegada en el establecimiento posterior de la síntesis moderna de la evolución. Los avances a partir de la síntesis moderna permitieron entender que las formas se transforman o cambian a través del tiempo siendo la selección natural una fuerza importante en el proceso evolutivo y que la información genética juega un papel vital en ambos procesos pero no es suficiente para poder esclarecer cómo es que los seres vivos evolucionan; es decir, como se generan y transforman, convirtiéndose en objetos tridimensionales, formas con configuraciones finitas.

Los representantes de la investigación en biología del desarrollo se desvincularon de los evolucionistas y genetistas (genética no del desarrollo), al considerar que los genes, de manera individual, y la selección natural eran suficientes para explicar la evolución. Esta posición dificultó que los conceptos fundamentales del desarrollo encajaran dentro de la centralización genética, en la que la selección de genes es considerada el motor del proceso evolutivo (véase Carroll, 2005).

“Aunque algunos o quizás muchos mecanismos del desarrollo sean en realidad mecanismos genéticos, considerar al desarrollo como nuestro modo de explicación primaria, resistir a la sustitución de metáforas genéticas para los mecanismos del desarrollo, mostrará que otros son irreducibles a los sustratos genéticos. Es muy posible que encontremos que incluso si tomamos el desarrollo como nuestro método explicativo encontraremos en la genética nuestra explicación, pero no debemos de asumirlo a priori, ni tampoco debemos enfilarnos ciegamente hacia dicho resultado. Hay en realidad buenas razones para creer que la genética se reduce al desarrollo y no lo contrario- pero no vayamos más allá de nuestras posibilidades”¹ (Robert, 2004).

¹To take development as our primary explanandum, to resist the substitution of genetic metaphors for developmental mechanisms; though some, perhaps many, developmental mechanisms will indeed be genetic mechanisms, others will be irreducible to genetic substrates. It may well turn out, even if we take development as our explanandum, that genetics will be our explanans; but we should not assume this a priori, and neither should we blindly aim for this result. There is indeed good reason to believe that genetics reduces to development, and not the other way around- but let's not get ahead of ourselves.

Gracias a la influencia de pensadores críticos como Gould y Lewontin (1979/1997), y especialmente su propuesta sobre el equilibrio puntuado, en donde reconocen la posibilidad de una evolución no lineal, empieza a replantearse el lugar del desarrollo en la comprensión del proceso evolutivo. De este modo se reconoció la importancia de introducir los conceptos de la biología del desarrollo para comprender procesos no resueltos por la genética y la evolución y de ahí la necesidad de incorporar a la genética, al desarrollo y a la evolución como un mismo problema, un problema de tres cuerpos; es decir la interacción entre varios elementos que generan un sistema complejo (véase Goodwin, 1994).

La Biología evolutiva del desarrollo, como se le ha nombrado a esta nueva corriente de conocimiento e investigación, surgió a partir de los intereses de los embriólogos comparativos del siglo XIX. Ésta, no como teoría formal, tiene antecedentes en las ideas de Aristóteles y posteriormente en el siglo XIX, era parte importante de las ideas de varios investigadores como Karl Ernst Von Baer, Ernst Haeckel, Meckel, Serres, Balfour, y durante el siglo XX Morgan, de Beer, Waddington, Goldschmidt, Osborn, Bonner y Garstang entre otros. No es hasta 1980 con el descubrimiento de grupos de genes asociados con secuencias de bases similares, las llamadas cajas homeóticas (Homeobox) o de desarrollo, y principalmente en relación a los genes de la familia Hox, que especifican la segmentación en insectos y planes corporales en vertebrados, que surge la necesidad de unificar fuerzas para avanzar en esta rama del conocimiento como parte importante dentro de la ciencia moderna- en la ciencia de los genes.

Antes del descubrimiento de la existencia de genes homeobox, en la investigación en biología del desarrollo se priorizaba el análisis de la expresión de ciertos genes que actuaban o eran reconocidos como genes del desarrollo; pero al descubrir la existencia de grupos de genes muy conservados evolutivamente - que se expresan por medio de factores de transcripción y que junto con otros mecanismos generan patrones de desarrollo conservados y al mismo tiempo muy diferentes en especies muy cercanas (incluso en estadios muy tempranos del desarrollo) - surge la duda acerca de las generalizaciones lineales en la genética del desarrollo (véase Raff, 1996).

Este gran descubrimiento alertó a los investigadores sobre lo complicado que es hacer generalizaciones acerca de los patrones de desarrollo. Fue evidente que iban de un extremo a otro buscando leyes que englobaran todo el proceso, haciendo experimentos causa- efecto que no producían los efectos esperados. A partir de esta dificultad se dieron a la tarea de trabajar con

base en una idea diferente del desarrollo:

“No es suficiente responder [preguntas con respecto al desarrollo] diciendo que se trata simplemente de activar algunos genes y desactivar otros en el momento correcto. Si bien es cierto que la biología molecular provee numerosos y detallados precedentes sobre los mecanismos por los cuales, en principio, ello se realiza, requerimos, sin embargo, algo más que estas declaraciones, absolutamente verdaderas, absolutamente vacías”² (Sydney Brenner en Robert 2004).

La incertidumbre acerca de los mecanismos ontogénicos y la manera en la que éstos se relacionan con la evolución generó el nacimiento de *evodevo* como resultado de la necesidad de encontrar patrones generales dentro de las redes complejas de la trayectoria ontogenética, y ver dentro de éstas los procesos que permiten la evolución hacia otras formas o, incluso, la conservación de las formas preexistentes.

En la actualidad la importancia de la cooperación entre la biología del desarrollo y la evolución se establece con gran fuerza en los planteamientos *evodevo*. *Evo- devo* busca relacionar al desarrollo del embrión con la evolución y se plantea las siguientes preguntas:

1. ¿Cómo afecta el proceso de desarrollo embrionario a los cambios evolutivos que sufren los seres vivos y cómo evoluciona el desarrollo en sí?
2. ¿Cómo modificaciones o cambios morfológicos influyen en la aparición de nuevas especies o “Novedades Evolutivas”?

Evodevo intenta dar un lugar fundamental a la emergencia como un proceso intrínseco del desarrollo, al mismo tiempo que trata de comprender la plasticidad adaptativa y fenotípica que tiene el embrión en la evolución y desde luego la importancia de la relación que tiene dicho sistema con el entorno.

A través de la historia, podemos darnos cuenta que los embriólogos o biólogos del desarrollo han postulado al desarrollo como la mejor herramienta para entender el mundo de las formas. Si dentro de este proceso, en el

² “It is not good enough to answer [questions regarding development] by saying it is simply a matter of turning some genes on and others off at the right times. It is true that molecular biology provides numerous detailed precedents for mechanisms by which this can, in principle, be done, but we demand something more than these absolutely true, absolutely vacuous statements”

que a partir de un célula obtenemos un organismo completo, con múltiples tipos celulares, definidos en arreglos y sistemas estructurados, podemos ver entonces que cualquier cambio generado dentro de la trayectoria que sufre el embrión para esculpirse, tiene repercusiones en la forma y en consecuencia también en la evolución de la misma.

A partir de que la biología apoyó la explicación de la síntesis moderna acerca de la evolución, se ha avanzado mucho en el estudio de la genética y biología molecular resultando nuevas posturas teóricas sobre la evolución. Ahora sabemos que, ni la selección natural ni la información directa que hemos obtenido del DNA es suficiente para explicar en su totalidad la manera en la que las formas emergen y evolucionan. Es así que la pregunta sobre cómo se genera la gran variedad de formas que observamos en nuestro planeta, y de qué manera evolucionan dichas formas, aparece continuamente al inspeccionar la historia de la biología. En este sentido es que Goodwin (2001) afirma que para responder a esta pregunta es fundamental comprender que toda forma animal es producto de ambos procesos, el de desarrollo a partir del huevo y el de la evolución a partir de sus ancestros. Es posible hablar entonces de que para entender la manera en que se da la generación de formas vivas, es necesario comprender estos dos procesos y las relaciones que surgen a partir de su interacción. En este punto tiene relevancia lo que planteo en el capítulo anterior, los patrones estructurales que se generan en estados del desarrollo, que pueden ser las redes de genes que generan estados de configuración espacial que emergen a partir de dichas redes, marcan los resultados futuros en la evolución de los organismos. Por lo tanto es de vital importancia estudiar dichos fenómenos en los que participan, los genes, el medio ambiente embrionario, el medio ambiente abiótico, la evolución, dentro de un sistema complejo.

Al analizar la evolución de la vida es posible notar la importancia de los cambios morfológicos. Estos cambios producen diferencias entre formas vivas y son los que nos permiten delimitar en primera instancia el continuo biológico. Nos permiten parcelar la realidad, aunque sea de manera artificial para poder manejar la complejidad, y darnos cuenta de la existencia de diferentes especies o, retomando lo que planteo en el capítulo anterior, “esencias”.

Las formas de vida se estructuran durante la morfogénesis en patrones reconocibles que surgen como arreglos ordenados en masas de tejidos. Desde una visión evodevo el desarrollo forma parte fundamental en la evolución de las formas vivas ya que es considerado una etapa con cierta susceptibilidad o plasticidad a los cambios evolutivos; es decir tiene sensibilidad a las

condiciones iniciales. Fenómenos que se establezcan en etapas del desarrollo embrionario van a verse reflejadas en la evolución de la especie y por lo tanto el desarrollo embrionario posee sistemas que permiten la plasticidad de la forma pero que al mismo tiempo la protegen, en este sentido:

“En organismos complejos, las etapas tempranas de ontogenia son notablemente resistentes al cambio evolutivo, presumiblemente debido a que la diferenciación de los sistemas de órganos y su integración en un cuerpo en funcionamiento es un proceso delicado, y fácilmente desviable debido a errores tempranos con efectos acumulativos” (Gould y Lewontin en Ridley,1997).³

En el análisis del desarrollo y la evolución nos topamos con disciplinas que exploran los cambios morfológicos dentro de los seres vivos en diferentes escalas de tiempo y espacio, por tanto los procesos involucrados aparentemente son diferentes; es decir por mucho tiempo se ha considerado al desarrollo como un proceso genéticamente programado, a diferencia de la evolución que no tiene un programa definido, ya que depende de muchos factores de contingencia impuestos por el medio ambiente, además de los factores relacionados con el aparato genético, de vital importancia en la transmisión de caracteres. Por lo tanto, al menos en teoría, dichos procesos están desvinculados. Es en este punto donde surge la necesidad de analizar de qué manera cosas aparentemente diferentes se interrelacionan en los procesos de funcionamiento y dan como resultado evolución a diferentes niveles que se conectan espacio temporalmente; “es muy probable que la microevolución y la macroevolución tengan esencialmente los mismos mecanismos” (Leroy en Raff, 2000). El descubrimiento de que existen conexiones y que posiblemente encontremos muchas similitudes en estos dos procesos, es el motor de la síntesis de estas disciplinas fundamentales en la biología, es el meollo de la biología evolutiva del desarrollo o evodevo.

En este texto presento un planteamiento teórico que parte precisamente de la vinculación de estos dos sistemas o procesos característicos de los seres vivos, el desarrollo y la evolución, vistos como procesos de transformación de la forma, con el objeto de mostrar en casos ejemplares la relación entre

³ “In complex organisms, early stages of ontogeny are remarkably refractory to evolutionary change, presumably because the differentiation of organ systems and their integration into a functioning body is a delicate process, so easily derailed by early errors with accumulation effects.”

características de forma en el desarrollo, que no son necesariamente resultado de la existencia de un gen específico pero que sí forman parte de las características conservadas en los patrones morfogenéticos.

Desde mi punto de vista para realmente entender la vinculación entre estas dos ramas del conocimiento, es importante considerar sus relaciones desde una perspectiva dinámica, es decir de cambio, de movimiento y tratando de incorporar las diferentes conexiones entre los procesos de desarrollo y evolución. Por ello es importante primero buscar los patrones que generan la relación entre desarrollo-evolución y a partir de ello es muy probable que podamos conocer los mecanismos que comparten y que hacen evidente su integración disciplinaria.

Una de las maneras para acceder a la comprensión de los patrones que unifican evodevo, es la aplicación de la teoría de los sistemas dinámicos. Dicha teoría plantea entre otras cosas que, cambios pequeños en el sistema pueden producir cambios grandes a otros niveles y viceversa. La implicación de la teoría de los sistemas dinámicos a evodevo sería por ejemplo reconocer la posibilidad de que del mismo modo que los cambios genotípicos pequeños se traducen en cambios morfológicos durante la evolución produciendo nuevas especies o formas, es decir cambios microevolutivos como las mutaciones puntuales pudieran contribuir a eventos macroevolutivos o por el contrario que cambios genotípicos pudieran no tener ninguna trascendencia a nivel macro. El establecimiento de evodevo como una disciplina compleja al reconocer el carácter de la realidad como procesos, es decir dinámicos no predecibles, permite una mejor comprensión de las condiciones implicadas en los fenómenos de evolución y desarrollo.

2.1. Trazando el resurgimiento de evodevo

La idea de sintetizar la información acerca del desarrollo para explicar la evolución, es probablemente uno de los logros más importantes en la biología, y como ya se ha mencionado no es algo nuevo, por lo que es importante referirse a algunos de los pensadores que establecieron las bases para considerar que el desarrollo cumplía un papel esencial en la evolución de la vida.

En primer plano quisiera mencionar a los científicos que establecieron, antes de Charles Darwin, las bases de la anatomía y morfología comparada. Éstos, con planteamientos poco elaborados, lo que les ha costado el térmi-

no de “precientíficos” en muchas fuentes bibliográficas (ver Gilbert, 1998), formularon teorías acerca de la relación que existe entre el desarrollo y la evolución, mediante la inclusión de la recapitulación embriológica como reflejo del proceso evolutivo. Durante el desarrollo, “los embriones de organismos superiores parecen cruzar a través, o recapitular, caracteres vistos en adultos de organismos inferiores” (Raff, 1996).

Uno de los anatomistas más conocidos del siglo XIX fue Étienne Geoffroy Saint Hilaire (1772-1844), quien trabajó en la búsqueda de analogías anatómicas entre grupos de animales. Estableció ciertos vínculos entre las relaciones evolutivas y la embriogénesis, a partir de los cuales formuló una de las preguntas más discutidas e interesantes en la ciencia: ¿La ontogenia recapitula la filogenia?. Como consecuencia de dicha pregunta surge la cuestión de si las etapas del desarrollo embrionario pueden describir la evolución del grupo que se está analizando. Las ideas de Geoffroy no fueron aceptadas del todo en su momento, incluso abiertamente rechazadas como resultado de un debate con Georges Cuvier (1769-1832) en el que se expusieron públicamente sus discrepancias (en Appel, 1987). Independientemente de no haber sido del todo aceptado en su tiempo considero que sus ideas tienen gran relevancia como precursoras de la síntesis de la evolución de evodevo. En este sentido es significativo que en muchos de los textos relativos a evodevo se habla de los anatomistas del siglo XIX como los precursores de dicha fusión. A mi parecer en esta nueva síntesis se ha hecho justicia a sus ideas, que fueron descartadas por contradecir los planteamientos dominantes en su época (véase Caballero, 2002).

Para los anatomistas del siglo XIX la idea de recapitulación formó parte de una guía de la historia evolutiva; representó una dimensión de tiempo, de la misma manera que lo fue el registro fósil. Desde la visión de la ciencia actual podemos pensar, que el concepto de recapitulación no es muy exacto, pero si lo vemos como idea intuitiva de las analogías que existen a diferentes niveles en las formas vivas, la recapitulación refleja en parte un fenómeno real en la evolución de los patrones del desarrollo.

Debido a que el soporte embriológico para el paralelismo entre estados del desarrollo y niveles evolutivos de la complejidad animal, fueron puntos de especulación basados únicamente en interpretaciones, como es el caso de los estudios de Geoffroy acerca de las comparaciones entre el esqueleto de los vertebrados y el exoesqueleto de los artrópodos, se generó una idea errónea sobre la seriedad de los estudios de dichos investigadores. Probablemente ésta es una de las razones por las cuales en la actualidad el concepto de

recapitulación ha sido subordinado de alguna manera en la agenda biológica. Sin embargo, su importancia permanece latente y aún no del todo explorada.

En el marco de las discusiones del siglo XIX acerca de las homologías existentes a lo largo de la filogenia, Cuvier tenía la idea de que las divisiones o ramas que se observaban en la naturaleza eran absolutamente distintas unas de otras, que se dividían debido a los requerimientos funcionales. Para él la función y la integración de todas las partes anatómicas era lo primero: eran el diseño anatómico apropiado para la función. Con esta concepción la evolución era inconcebible ya que cambios en alguna de las partes de la supuesta máquina perfecta tendrían como consecuencia cambios en todas las demás, para Cuvier, por lo tanto, las transformaciones en los seres vivos no tenían sentido y por lo tanto tampoco la evolución. Geoffroy, con una visión más evolucionista, pensaba que las homologías entre las partes eran el camino crucial para entender la anatomía. Consideraba que las estructuras homologas no eran idénticas pero esencialmente era la misma estructura en formas modificadas.

“Desde el punto de vista funcionalista de Cuvier los organismos son discretos, entidades intransformables, diseñadas por condiciones de vida específicas y no de otra manera. En contraste Geoffroy sostiene actitudes opuestas en tres campos – como un externo a la política, tanto académica como nacional, como soñador y visionario en su metodología, un hombre que explícitamente exalta el poder de las ideas para guiar e incluso dirigir la búsqueda de los hechos; y como un convencido formalista en morfología, con una teoría de robusta generación y transformación en las líneas impuestas por las leyes generales de la estructura y la forma arquetípica”⁴(Gould, 2002-1).

Geoffroy ha sido considerado como el pionero en el uso de las conexiones entre elementos para identificar homologías. De hecho el problema entre Cuvier y Geoffroy se vincula con los planteamientos de Saint-Hilaire acerca de

⁴ “For Cuvier’s functionalism views organisms as discrete, untransformable entities, designed for specific conditions of life and no other. By contrast, Geoffroy held opposite attitudes on all three accounts- as an outsider in politics, both academic and national; dreamer and visionary in methodology, a man who explicitly exalted the power of ideas to guide and even to channel factual inquiry; and a resolute formalist in morphology, with a theory of robust generation and transformation along lines set by overarching laws of structure and archetypal form.”



Figura 2.1: Diagrama elaborado por Ernst Haeckel en su famoso libro “The evolution of man” (1903), en el que representa la similitud que existe entre diferentes especies de embriones.

las homologías entre vertebrados-cefalópodos y vertebrados-artrópodos. Para Cuvier dichas ideas eran aberrantes; negando así la existencia de dichas homologías porque no podía ver las relaciones evolutivas que existían entre las diferentes, ahora llamadas, “ramas del árbol filogenético”.

Posteriormente Ernst Haeckel (1834-1919) mostró la recapitulación comparando los estados progresivos del desarrollo en diferentes vertebrados aduciendo que los animales durante el desarrollo recapitulan estados tempranos en la filogenia de sus linajes como puede observarse en la siguiente figura (véase Raff, 1996). Otro precursor importante fue el gran embriólogo Karl Ernst Von Baer (1792-1876). En 1828 realizó estudios sobre el desarrollo en vertebrados, a partir de los cuales formuló leyes empíricas que le permitieron observar que no existía una recapitulación estricta del desarrollo de formas más primitivas a más avanzadas, sino que los organismos divergían unos de los otros en el desarrollo. Von Baer concluyó que los embriones de formas superiores no duplicaban a los adultos de formas más primitiva, pero que sin embargo, los estadios de desarrollo de formas superiores se asemejan al desarrollo de embriones de formas inferiores emparentadas; dando como resultado la concepción de las ramas divididas por los planes corporales. Postuló también que no existía una gran cadena de organismos, sino que podían diferenciarse en cuatro ramas caracterizadas cada una por un estricto plan corporal.

A diferencia de Geoffroy, Von Baer fue más radical en su rechazo a las

concepciones de su tiempo y nunca aceptó las ideas sobre la evolución, incluso después de la publicación del origen de las especies de Darwin (1859). Un personaje muy importante en el fortalecimiento de la biología evolutiva fue Charles Darwin. Para Darwin el uso de embriones para trazar relaciones evolutivas era vital. Argumentaba que en los embriones de animales podíamos ver la relación estructural con sus progenitores. Por ejemplo las estructuras larvales nos permiten relacionar ciertos organismos que a simple vista parecen no tener vínculos claros con el grupo al que pertenecen.

Darwin observó que embriones de animales de cualquier phylum tenían transformaciones y se percató de que existía una relación entre embriones de animales superiores y adultos de formas más primitivas. Dicha relación la consideró como indicador de ancestría- descendencia, explicándolo como la manifestación de la “continuidad genética” (dicho no en esta terminología), entre ancestros y descendientes. Por lo tanto, el desarrollo del embrión sirve a Darwin como modelo de la transformación de la forma en la evolución.

A pesar de que podemos ver la inclusión del desarrollo en las ideas evolutivas de Darwin paradójicamente el peso que le dio en sus planteamientos a las fuerzas de selección natural, inclinó la balanza para que de alguna manera la importancia del embrión en la evolución no fuera tan inclusiva en las teorías evolutivas más aceptadas.

Debido a la aparición de la teoría de Darwin y posteriormente la proliferación de estudios en genética, la embriología se separó de los estudios evolutivos y gracias a la influencia del programa experimental propuesto por Wilhelm Roux (1850-1924) en 1894, el estudio sobre el embrión se centró, incluso hasta nuestros días, en la explicación genética del desarrollo.

La influencia de Wilhelm Roux en la separación de la embriología de las teorías evolutivas, se debió a sus sólidas bases experimentales; de hecho, fue el primer protocolo enfocado al estudio del embrión, es decir “el primer acercamiento fisiológico al estudio de la embriología” (Maienchein en Robert, 2004). Este hecho, le dio un mayor peso que a los estudios basados únicamente en observaciones empíricas. Es interesante destacar el hecho de que a partir de este punto crítico la biología siguió el camino de la certeza experimental y dejó de lado los estudios teóricos, que en diferentes momentos se ha tratado de rescatar.

Roux pensaba que los embriones eran la construcción de un desarrollo en mosaico, en el cual cada pieza del organismo contenía información diferente del material nucleico, generando una idea de especialización e integración en un sólo concepto. La hipótesis de la que partía era que si el huevo al

dividirse perdía alguna de las partes se tendría como resultado sólo una fracción del embrión. Dicha hipótesis trató de comprobarla experimentalmente. El protocolo se basaba en matar con una aguja caliente una de las dos células o blastómeros generados en la división del embrión, para de esta manera obtener medios embriones.

Fue hasta años después que Hans Driesch haciendo experimentos con erizos de mar con la esperanza de comprobar el modelo de mosaico de Roux, descubrió que al separar blastómeros con un sencillo procedimiento que consistía en agitar la solución con los blastómeros, el proceso de desarrollo se llevaba normalmente. Es decir, “cada célula conservaba la habilidad de regenerar cualquier material perdido en la separación por agitación de los dos blastómeros” (Robert, 2004). Observó que cada blastómero separado del principal, tenía la capacidad de controlar y regular el desarrollo de organismos completos.

Con los resultados que obtuvo Driesch comprobó que el modelo de mosaico planteado por Roux no era del todo correcto y estableció la existencia de procesos emergentes dentro de la dinámica embriogenética, ahora conocida como la emergencia de patrones. Como consecuencia la idea del desarrollo como epigénesis, es decir como resultado de un proceso gradual en el que a partir de estados iniciales simples se llega a generar una complejidad morfológica (Gould, 1977), y la dinámica embriogenética constituyeron ideas fundamentales en la concepción compleja y dinámica del desarrollo.

La noción de homología y la relación con el desarrollo surge actualmente de una forma renovada retomando los aciertos y fracasos de los estudios precedentes. La biología del desarrollo gracias a la influencia experimental de Roux (en un principio y muchos otros a partir de él), ha generado grandes avances en la comprensión de muchas de las áreas relacionadas con la embriogénesis. Es ahora, como resultado de la emergencia de la fusión evodevo que se integran dichos avances que surgieron de áreas de estudio separadas.

Es así que es posible destacar que el concepto de analogía en evodevo ha sido vital ya que al descubrir la importancia de las cajas homeóticas en el desarrollo y la relación que tienen dichas secuencias con la permanencia de patrones en un gran número de organismos, se puede ver que sí existen patrones analógicos en el desarrollo, que no son en el sentido estricto de recapitulación lineal pero que abrieron la puerta a una visión compleja de la evolución y del desarrollo.

Por la fuerte influencia que tiene en la biología la información proveniente del estudio de los genes, la genética del desarrollo, ha sido fundamental en la

idea de crear esta “nueva” disciplina, por lo tanto los avances metodológicos que han surgido en los últimos años, han hecho posible definir algunos de los mecanismos y regulación de la maquinaria de los genes del desarrollo en una gran cantidad de organismos y especies. Como resultado surge la pregunta: Cómo el desarrollo evoluciona y cómo la evolución del desarrollo resulta en cambios estructurales en el organismo y en la organización corporal.

La importancia de las cajas homeóticas dentro de *evodevo* es que nos muestran la existencia de mecanismos generales dentro de la diversidad morfológica, “¿De dónde vino la diversidad si los genes son altamente conservados?” (Wallace, 2002), ¿qué importancia tiene en la evolución que se conserven los genes? y ¿cómo es que genes altamente conservados especifican diferentes cosas en unos casos y en otros las mismas?. Por ejemplo, los genes *Hox* se encargan de la individualización de los segmentos y apéndices en artrópodos. Dichos genes también regulan el desarrollo del eje corporal de los vertebrados que habla de una gran flexibilidad reguladora, es decir, una regulación que ha evolucionado.

Podemos ver que las secuencias de nucleótidos en las cajas homeóticas están altamente conservadas, sin embargo en el nivel de regulación génica existen cambios visibles a la mirada de la evolución. Esto es importante ya que existen genes altamente conservados a lo largo de la filogenia, sin embargo las estructuras morfológicas que generan pueden no ser las mismas. Es justamente esta característica la que nos permite analizar desde otra visión la emergencia de formas y mecanismos que parten de una guía genética que está inmersa dentro de redes complejas que en conjunto actúan dentro del desarrollo.

A partir de este punto es importante plantear una discusión relevante para el pensamiento en sistemas complejos: el conocimiento de los componentes más pequeños de un sistema no nos llevan a entender las propiedades y el comportamiento que surge de la interacción de las partes, incluyendo el hecho de que los componentes materiales no determinan el desarrollo del sistema, sino son las interacciones entre los genes y su regulación lo que vincula realmente a los procesos de desarrollo y evolución, es decir “... el proceso de desarrollo es emergente y no predecible desde las propiedades de genes o células” (Raff, 2000).

En el capítulo siguiente, se hablará del desarrollo y la emergencia de patrones dentro de la embriogénesis y de qué manera los mecanismos morfo-genéticos intervienen en el desarrollo y formación de patrones.

Capítulo 3

El Desarrollo y la emergencia de patrones

La embriología clásica ha obtenido importantes resultados al explorar las posibilidades experimentales en el área, sin embargo en este trabajo se plantea al desarrollo como un proceso con diferentes niveles de aproximación, y como parte fundamental en la comprensión de la evolución de la vida y del establecimiento de patrones morfogénéticos por lo que se mostrará la importancia de esta concepción acerca del desarrollo presentando otros aspectos que intentan ir más allá de las descripciones únicamente genéticas. De este modo se considera necesario equilibrar la discusión.

Desde la perspectiva de este trabajo lo fundamental es ingresar a un nivel teórico más complejo en la investigación del desarrollo y ver no sólo la importancia que tiene la acción de los genes y sus derivados, sino todos los integrantes del proceso: “el material hereditario es simplemente algo que pasa de una generación a la siguiente, pero en su actividad son esencialmente agentes que operan en el proceso de desarrollo.”¹ (Waddington, 1961). La biología del desarrollo es una de las áreas de estudio que desde sus orígenes ha puesto como prioridad la noción del organismo como complejo y con características dinámicas que actúan en la construcción de la vida. De hecho, la biología del desarrollo no pudo ser absorbida por completo por las tendencias reduccionistas de la ciencia gracias a las condiciones particulares del proceso de embriogénesis.

¹ “the hereditary material is simply something which is passed on from one generation to the next, but in their activity are essentially agents which operate on developmental processes”.

Los embriólogos adoptaron los avances metodológicos que aportó la genética y la biología molecular pero nunca se han apartado de la concepción de sistema, de organismo complejo, hacerlo haría la comprensión del fenómeno prácticamente imposible. El peso que se le ha dado a las diferentes partes involucradas en el desarrollo ha variado a través de la historia y en este momento es importante hablar del proceso en sí y de los diversos actores que entran en escena.

Los seres vivos tienen la capacidad de autoorganizarse, ello implica que son el resultado de la interacción de diferentes “niveles de organización” o unidades. A partir de la interrelación entre las partes se construyen como organismos. Las partes que los construyen se relacionan unas con otras y son inseparables, es decir tienen vínculos con el total de las unidades de las cuales se conforma el organismo. Por lo tanto para entender cada una de las partes es importante comprender a todas las demás y sus relaciones. Obviamente no se puede estudiar el total de los fenómenos que actúan para conformar a un ser vivo; por esta razón es que ha sido necesario desarrollar la especialización. Sin embargo, si se excluye alguna de las partes que forman el sistema, existe la posibilidad de perder aspectos fundamentales del proceso global.

Los principales problemas a resolver para comprender el proceso de embriogénesis son en primer lugar, la diferenciación celular, y en segundo, la morfogénesis, por lo tanto:

“El problema central de la biología del desarrollo es entender cómo una masa celular relativamente simple y homogénea puede diferenciarse en un organismo relativamente complejo y heterogéneo cercanamente semejante a su progenitores en aspectos relevantes” (Robert, 2004).

Una vez que comienza el proceso de embriogénesis se desata un gran número de sucesos que en consecuencia generan organismos con una enorme cantidad de tipos celulares diferentes. Éstos, en momentos determinados del desarrollo se diferencian gracias a mensajes genéticos y del medio embrionario particular.

“... estudios en la diferenciación celular han mostrado que este proceso consiste no de cambios en la composición del genoma sino de la expresión selectiva de ciertos genes en dependencia del medio ambiente interno de la célula el cual resulta de la influencia de

otras células y de su origen en la ontogenia. El organismo no es pues el resultado del despliegue de un programa heredado genéticamente sino de un proceso dinámico autorregulado de interacción entre los genes, el ambiente celular y el ambiente externo.” (Medrano, 2002).

Para que exista la diferenciación celular es necesaria la actividad de una gran cantidad de genes que interactúan en diferentes fases y que codifican un enorme número de proteínas y otras sustancias constitutivas que le dan características únicas a cada célula. “La capacidad, o determinación, de una célula embrionaria para diferenciarse en tal tipo adulto debe, por lo tanto, involucrar las actividades de muchos genes” (Waddington, 1962).

La pregunta de cómo los genes actúan e interactúan dentro del contexto celular, es una parte importante del estudio del desarrollo, sin embargo en dicho proceso existen una gran cantidad de factores que ocupan lugares trascendentes en la explicación del fenómeno embriológico general. De hecho, aun existiendo gran cantidad de información molecular acerca de los fenómenos biológicos no se ha logrado centralizar al proceso embrionario en una explicación únicamente genética.

Si consideramos que los genes no tienen un papel único en la embriogénesis podemos hablar de la célula embrionaria como la unidad mínima necesaria para entender al desarrollo, su complejidad y las propiedades que se autogeneran, “incluso sin una polaridad interna o heterogeneidad externa, de todos modos, los huevos tienen la capacidad de romper espontáneamente su simetría esférica y polarizarse: ellos son medios con capacidad de excitación” (Solé y Goodwin, 2000). Una vez que tenemos cierto conocimiento de los patrones de transcripción y las señales involucradas en la diferenciación de las células en desarrollo, podemos ver claramente la existencia de propiedades emergentes. En los organismos en desarrollo con células y genomas prácticamente idénticos, cualquier cambio durante la diferenciación, incluso mínimo, puede producir cambios espaciales importantes en la forma; a esto se le ha llamado emergencia de patrones. La emergencia de patrones durante la diferenciación celular está fuertemente ligada con el proceso de morfogénesis y con la evolución o transformación en términos morfológicos que tenga el sistema.

Con el fin de comprender el desarrollo embrionario se ha generado una gran cantidad de experimentos que tratan de explicar respuestas celulares en el proceso de desarrollo (véase Solé y Goodwin, 2000). Gracias a la labor experimental se ha podido ver por ejemplo que en condiciones en las que se

controlan todas las variables en un medio de cultivo, las células son capaces de diferenciarse de manera espontánea. Es decir, células en cultivo generan cambios espontáneos no dependientes de las condiciones internas ni externas de las células, cambios, que son el resultado de propiedades emergentes no predecibles. Estos fenómenos emergentes al parecer son sensibles a las condiciones iniciales causadas por la interacción de las partes. Es decir, se trata de sistemas en los que interactúan caos y orden generando patrones inesperados de “organización emergente”.

Un caso en el que es posible ver las cualidades auto organizativas de los sistemas vivos, fue presentado por Elizabeth Ko y su grupo de colaboradores en 1994 (véase Solé y Goodwin, 2000). En el estudio de la actividad de enzimas de crecimiento en colonias de *Escherichia coli* descubrieron que en condiciones de cultivo y genoma idénticos, las células formaban colonias de diferentes tamaños. Al hacer mediciones de la producción enzimática de las colonias en cuestión observaron fluctuaciones en la producción de enzimas, es decir que se observaban diferentes niveles enzimáticos. Observaron que dichos niveles eran independientes de la competencia entre las células y que el crecimiento de las colonias tenía un comportamiento oscilatorio, es decir que no seguían un crecimiento progresivo. Al observar más detenidamente las fluctuaciones enzimáticas del cultivo, detectaron varios tipos de secuencias de prendido y apagado entre los fenotipos de la colonia, dando como resultado niveles enzimáticos altos y bajos en diferentes tiempos, produciendo ritmos auto controlados por las mismas células en cultivo. Al analizar los resultados, concluyeron que el genotipo y el ambiente no determinaban el comportamiento celular en dichas bacterias, deduciendo por lo tanto que existían cambios de estado dentro de la colonia que ocurrían de manera espontánea, es decir sin ninguna causa interna o externa definida. Se trataba así del resultado de un fenómeno epigenético.

El término epigenético proviene de la idea aristotélica de Epigénesis. Aristóteles propuso que en el desarrollo, debido a la interacción de las partes, surgen procesos emergentes. En la actualidad la epigénesis se define como los “procesos dinámicos que surgen de la interacción compleja de todos los factores involucrados en las actividades celulares, incluyendo a los genes” (Solé y Goodwin, 2000).

El planteamiento de la epigénesis surgió como concepto opuesto a la teoría preformacionista, en donde se consideró al organismo adulto como un ente preexistente dentro del huevo el cual sólo tiene que crecer; “oculto debajo de la piel, la totalidad de esas partes han estado en estado latente por largo tiem-

po, esperando su tiempo para desplegarse y empezar a vivir. Cada criatura que vivirá está ya preformada dentro de una criatura de la misma especie” (Swammerdam en Pinto, 1997).



El homúnculo de Nicolas Hartsoeker 1694, en esta imagen se representa la idea preformacionista del organismo.

A partir de estas ideas se gesta un largo camino en la creencia preformacionista y que se expresa en nuestra era en la idea del determinismo genético, de las escuelas genética de la biología del desarrollo y de la biología molecular. Del mismo modo que los preformacionistas, se considera que los genes son los elementos que encierran al organismo en potencia, como partes microscópicas del futuro ser vivo, como las instrucciones para las partes y no como las partes mismas.

paradójicamente dentro de la biología del desarrollo, en donde se gestaron las ideas preformacionistas, es precisamente donde en el presente resulta evidente que dicho determinismo no explica las propiedades emergentes características del desarrollo. Asimismo es en ella donde surge la clave para cambiar de concepciones.

Con este pequeño recuento de algunos puntos importantes para los intereses de este trabajo podemos ver que existen muchas razones para considerar que el desarrollo es un proceso con características complejas. Podemos ver también que dicho proceso puede concebirse como modelo para comprender la regulación genética, la interacción y diferenciación celular y la plasticidad

que caracteriza a los embriones al presentar propiedades emergentes que no son dependientes únicamente del aparato genético.

Es a partir de lo anterior que se plantea a la biología evolutiva del desarrollo o evodevo, como la posibilidad de concebir al embrión desde otra perspectiva en la nueva síntesis y es aquí donde la biología matemática puede ingresar para dar soluciones a algunos problemas biológicos.

3.1. Los mecanismos morfogenéticos y la emergencia de las formas vivas



“Imágenes del feto en el útero” Leonardo da Vinci 1510- 1512

El estudio de las formas que existen en los seres vivos ha sido y es parte fundamental en la biología ya que gracias a las estructuras espaciales, podemos generar información importante acerca de la biología de los organismos: las relaciones evolutivas que poseen, las características ecológicas esenciales y otros puntos de gran valor en la comprensión de la vida en general. Por esta razón la manera en la que los seres vivos generan formas diferentes

dentro de un número más o menos limitado de configuraciones es de gran interés para los biólogos del desarrollo y evolucionistas quienes estudian el proceso por el cual se erigen y cambian las formas (ver Cocho et. al., 1987).

La morfogénesis es el proceso por el cual un grupo de células dentro del desarrollo constituyen un embrión y cómo éste va cambiando hasta dar lugar a una forma determinada. En este sentido “Forma y patrón son dos aspectos de lo mismo – morfología, forma en su más amplio sentido. Los cambios de la morfología que ocurren durante el desarrollo biológico de un organismo son llamados “morfogénesis”² (Stewart, 1998). Los mecanismos morfogenéticos que llevan a un grupo de células dentro del desarrollo a formar un embrión específico son diversos, sin embargo los patrones de los que parten pueden ser generales. Por esta razón el problema que surge es esclarecer la manera en que se programa la información para generar formas durante el proceso morfogenético. La biología matemática trata de analizar algunos fenómenos que parten de dichos patrones, formulando modelos que nos ayuden en la comprensión de dichos mecanismos.

Se sabe que gran parte de los procesos implicados en la generación de formas vivas está especificada directamente en la información genética. Es decir, que a partir de genes particulares se estimula la formación de sustancias químicas que a su vez producen modificaciones en las propiedades de las células para estructurar ciertos patrones o formas. También sabemos que la información genética dicta que ciertos genes se “prendan” o “apaguen” a lo largo del proceso de morfogénesis, sin embargo, dicho proceso no es únicamente el resultado de un programa genético ya que la información de todos los fenómenos implicados en el sostén de un organismo vivo no puede estar especificada a nivel únicamente de genes. La información genética es insuficiente para explicar la morfogénesis: “Los genes tienen algunas propiedades notables, pero lo que nos pueden comunicar acerca de los organismos tiene un límite”³ (Goodwin 1994).

Junto con la información genética existen leyes que actúan en la morfogénesis, como ocurre con las leyes físicas y químicas fundamentales. Por ejemplo en los organismos en desarrollo “Parece ser que forma y patrón se programan en los embriones por los mismos mecanismos, un pre-patrón de

² “Shape and patterns are two aspects of the same thing- morphology, form in its most general sense. The changes of morphology that occur during biological development of an organism are called “morphogenesis.”

³ “Genes do have some remarkable properties, but there is a definite limit to what they can tell us about organisms”

cambios químicos espera la etapa adecuada de desarrollo y entonces detona cualquier pigmento, para crear patrones, o cambios celulares para crear formas”⁴ (Stewart, 1998). Si es posible modelar y describir los fenómenos físicos y químicos, también en muchos casos los sistemas vivos pueden ser estudiados a partir de las bases químicas y físicas de las que están conformados. Por ejemplo, en el caso de los patrones de pigmentación que se estudian en este texto, están involucrados varios fenómenos que implican la intervención de mecanismos físicos que en conjunto con sustancias químicas generan patrones que pueden ser analizarlos numéricamente.

En consecuencia las preguntas sobre cómo los organismos controlan y regulan sus propios patrones y formas y qué es lo que define los planes corporales en la naturaleza, no pueden ser resueltas desde un único enfoque. Para esto en este trabajo considero que la física, la química y la biología matemática tienen un lugar en la comprensión de los fenómenos morfogenéticos. Gracias a la modelación matemática y en consecuencia al establecimiento de nuevas metodologías analíticas, se ha podido establecer un nuevo rumbo en la explicación del comportamiento de la vida. Claramente no es la única, pero el trabajo en conjunto entre biólogos y matemáticos ha conducido a explicaciones que no son matemáticamente abstractas sino que mediante herramientas numéricas describen fenómenos biológicos.

“Cualquier sistema biológico para ser estudiado debe ser simplificado de varias maneras con el fin de hacerlo manejable por agentes como nosotros. La verdadera razón por la que construimos modelos simplificados es porque somos seres limitados, y la mayoría de los sistemas que queremos entender son demasiado complejos en su estado natural, así abstraemos de ellos lo que parecen ser las variables más fácilmente manipulables de modo que podamos generar una representación manejable de nuestros trabajos”⁵ (Robert, 2004).

⁴“Shape and pattern seems to be set up in embryos by the same mechanism, a prepattern of chemical changes that waits for the appropriate stage of development and then triggers either pigment, to create patterns, or cellular changes, to create shape”.

⁵“Any biological system to be studied must be simplified in various ways to make it tractable for agents like us. The very reason that we build simplified models is that we are limited beings, and most of the systems we want to understand are too complex in their natural state; thus we abstract from them what seem to be the most easily manipulated variables in order to generate a manageable representation of their workings”.

Para entender el modelo que propongo en este trabajo es importante mencionar los mecanismos morfogenéticos generales que llevan al embrión a generar patrones espaciales como consecuencia de la diferenciación de tipos celulares. Partiendo de que los mecanismos morfogenéticos en esencia son los mismos durante el desarrollo y a partir de que culmina el desarrollo del embrión, un:

“... organismo en desarrollo construye, procesa, y regula los recursos ontogenéticos específicos que se encuentran dispersos en el y en su ambiente. El desarrollo, para usar la frase de Russell, es una ‘actividad viva, reactiva del organismo’ (Russell en Robert, 2004). En este sentido entonces, el desarrollo organísmico es un proceso autopoietico (auto-construido) no solamente post natal (cuando es obvio que los organismos se construyen creativamente a sí mismos), sino también desde la concepción”⁶ (Robert, 2004).

De esta manera al estudiar procesos a partir de que se concibe un organismo, durante el desarrollo o después de él, podemos definir mecanismos y patrones que se observan en cualquier proceso o etapa de la morfogénesis.

El proceso de diferenciación celular y el establecimiento de patrones implican la existencia de la interacción de las células con sus vecinas por medio de la inducción, y otros procesos en los que están implicados morfógenos encargados de la señalización posicional a larga distancia. Se ha observado que los mecanismos de señalización posicional están involucrados en la formación de patrones espaciales, como en el caso del desarrollo de las alas en *Drosophila* y en las extremidades de los vertebrados en los que existen evidencias de dicha señalización (ver en Kerszberg y Wolpert, 1998).

La pregunta que surge es: cómo son programadas, difundidas e interpretadas las señales durante el desarrollo en patrones específicos, en lugares específicos. Uno de los mecanismos conocidos en este sentido es la difusión de moléculas de señalización con gradientes de concentración programados; es decir moléculas que se difunden en el espacio de la matriz extracelular durante

⁶ “A developing organism constructs, processes, and regulates specific ontogenetic resources dispersed throughout itself and its environment. Development, to use Russell’s phrase, is a ‘living, responsive activity of the organism’ (Russell en Robert, 2004). In this sense, then, organismic development is an autopoietic (self-constructive) process not only post-natally (when it is obvious that organisms creatively constructs themselves), but also from conception.”

el desarrollo, con el fin de informar a las células la posición que deben tomar. Este mecanismo, encargado de difundir sustancias para generar patrones muy específicos, sin embargo, no podría funcionar solamente con el hecho de producir cierta sustancia y repartirla en un área relativamente grande, dependiendo de una simple difusión en los espacios extracelulares.

Con el fin de resolver este problema Kerszberg y Wolpert proponen (1998) dos mecanismos encargados del transporte de morfógenos específicos. En el primero, en el momento que se da la transducción de la señal por parte del morfógeno se produce a su vez un incremento en la producción del mismo mientras el receptor está siendo utilizado. De esta manera las células pueden conocer la posición específica que deben tener. La segunda posibilidad que plantean es que el transporte de morfógenos no sea únicamente por difusión y generan un modelo de dispersión progresiva en la que los receptores de membrana juegan un papel importante en la repartición de sus ligandos. Esto implica una mayor participación de las membranas celulares y por lo tanto una menor participación de la matriz intercelular y del proceso de difusión mismo.

El modelo de Kerszberg y Wolpert está basado en el conocimiento de las propiedades de la familia de moléculas $TGF\beta$ (Transforming growth factor β), implicadas en gran medida en el proceso morfogenético (ver en Michalopoulos y DeFrances, 2005). Existe un gran número de receptores de la familia $TGF\beta$ que han sido descubiertos, pero los dos subtipos más estudiados dentro del grupo son: el receptor tipo I o $TBR - I$ y el tipo II o $TBR - II$, los cuales al interactuar con la Activina, inducen cascadas de señalización a nivel intracelular como se muestra, de manera simplificada, en las siguientes figuras:

Podemos ver que este sistema, en el que intervienen receptores de membrana y morfógenos, es muy eficaz en el transporte de información en la morfogénesis. De esta manera la señal puede ser transferida por las células en contacto a través de un área adecuada como se muestra en la siguiente figura:

Los estudios realizados por Kerszberg y Wolpert demuestran que el transporte de morfógenos utilizando receptores de membrana específicos es mucho más eficiente que la simple difusión entre los espacios de las células, por lo que el modelo establece que los morfógenos pueden distribuirse correctamente a distancias requeridas y finalizar la señal en el momento en que el morfógeno deje de producirse.

Para los intereses de este trabajo, dicho modelo aporta una aproximación

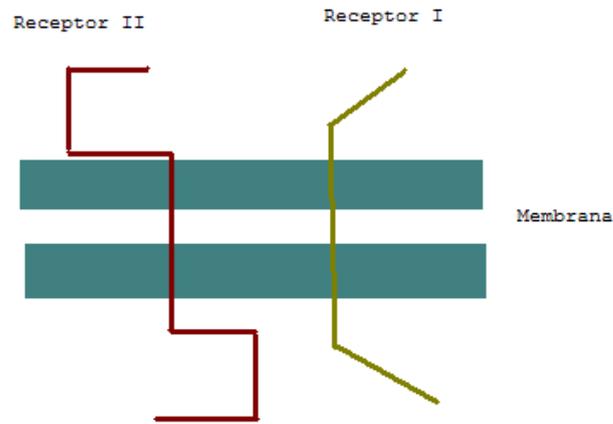


Figura 3.1: Dibujos basado en el modelo propuesto por Kerszberg y Wolpert de la activación de un receptor, en este caso receptor de Activina. a) Pueden verse dos tipos de receptor I y II.(Kerszberg y Wolpert 1998)

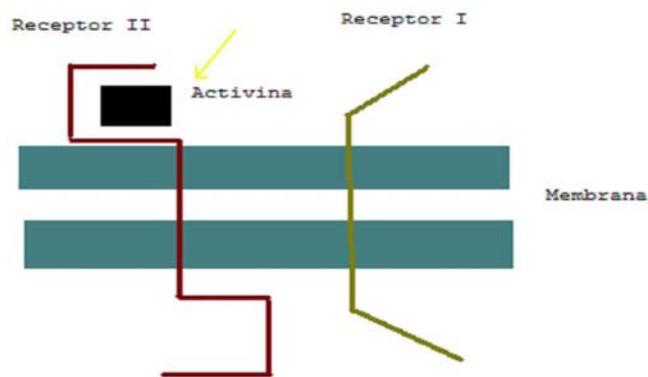


Figura 3.2: b) La Activina representada por el cuadrado negro se une con el receptor tipo II, induciendo una transformación alostérica de sus terminales intracelulares. Dicha transformación hace posible la dimerización con el receptor de tipo I.(Kerszberg y Wolpert 1998)

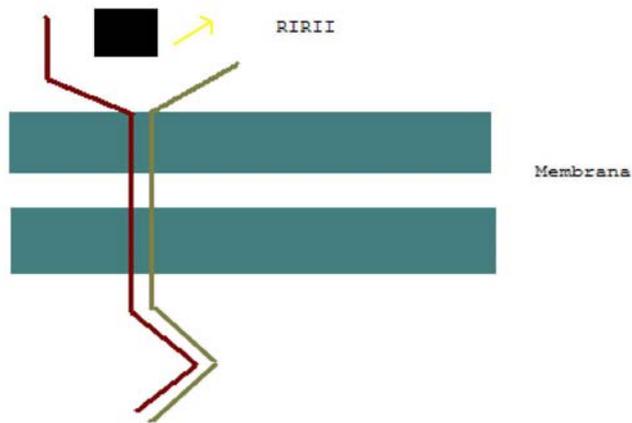


Figura 3.3: c) La señal intracelular es iniciada por la transfosforilación del receptor tipo I. (Kerszberg y Wolpert 1998)

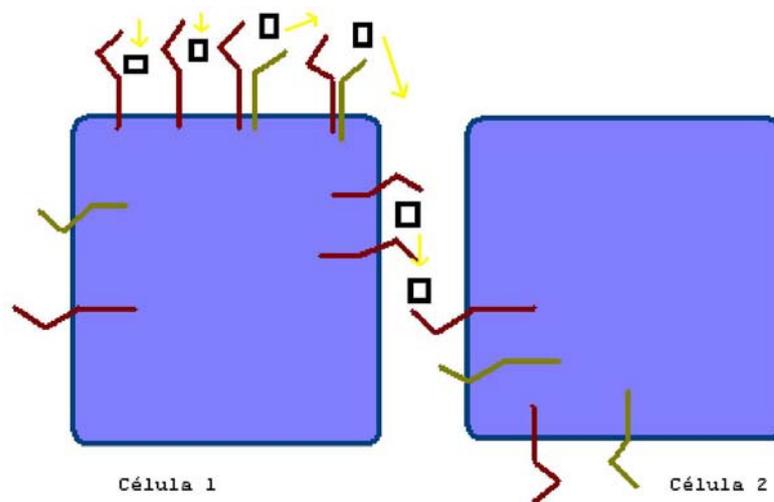


Figura 3.4: Modelo que muestra cómo los receptores transportan moléculas de Activina a otras células vecinas, siguiendo el proceso que se muestra en la figura anterior (ver Kerszberg y Wolpert 1998).

teórica importante ya que permite establecer de qué manera la interacción célula-célula cumple un papel importante en el establecimiento de patrones durante el proceso de desarrollo.

A partir del modelo de Kerszberg y Wolpert, es importante mencionar la relevancia que tiene la interacción entre células vecinas y la relevancia de la presencia de macromoléculas en las membranas. La interrelación entre células en plantas y animales puede entonces ser asociada a dos mecanismos básicos fundamentales (Cocho et. al., 1987). El primer mecanismo es llamado de interacción de distancias cortas, debido a que la presencia de macromoléculas en la superficie celular les permite interactuar con moléculas similares de las células vecinas. La unión entre estas moléculas de adhesión celular o CAMs (en inglés cell adhesión molecules), pueden ser de tipo homofílicas, es decir con moléculas iguales auto complementarias, o heterofílicas, entre macromoléculas diferentes pero complementarias. Los dos tipos de interacción no son excluyentes y la densidad o presencia de moléculas en la superficie celular puede sufrir cambios temporales dependiendo de las necesidades celulares. Es decir, se trata de un proceso dinámico.

El segundo mecanismo trata de la difusión de químicos que generan repuestas de repulsión, quimiotaxis negativa, y de atracción, quimiotaxis positiva. Este mecanismo juega un papel importante en el fenómeno de interacción a largo alcance entre células en desarrollo y es dependiente tanto del coeficiente de difusión de las membranas como de la destrucción de las mismas a causa de la presencia de enzimas específicas.

Por lo tanto, las interacciones de corto alcance, en conjunto con las moléculas CAM, generan restricciones importantes en la dinámica morfológica y de esta manera construyen el trazo o boceto para el establecimiento de estructuras y patrones en el futuro.

Las formas surgen a partir de estos trazos o esqueletos fundamentales en la transformación del sistema: “éstas son formas que surgen, no de la naturaleza de las unidades a partir de las cuales están construidas, o de la acción de un conjunto de instrucciones o un esquema actuando sobre dichas unidades, sino más bien de las interacciones de un número de condiciones iniciales espacialmente distribuidas”⁷ (Waddington, 1962). Por lo tanto, el desarrollo es parte fundamental de la construcción de los organismos vivos,

⁷ “these are forms which arise, not from the nature of the units out of which they are built, or from the acting of a set of instructions or a template acting on the units, but rather from the interactions of a number of initial spatially distributed conditions”

tanto durante el proceso de morfogénesis como en los organismos ya formados. No es una simple etapa que termina y pierde su relación con la vida futura. Es de hecho la unidad para aproximarnos a una mejor comprensión de los procesos vivos en su complejidad; es la información central para entender la construcción de formas, crecimiento y cambio.

Otro punto importante en la comprensión de los mecanismos morfogenéticos que considero básico para este trabajo es el conocimiento de los procesos involucrados en los controles de volumen, tamaño y forma en la morfogénesis, debido a que se tomarán en cuenta los mecanismos que controlan la forma y tamaño de las manchas de color en la piel de animales, por esta razón quisiera hablar un poco del proceso de regeneración hepática como un modelo representativo de los procesos de control de tamaño y forma siendo un órgano con capacidades sorprendentes para recuperar el volumen perdido.

En el libro *On Growth and Form* (1917), D'Arcy Wentworth Thompson (1860-1948) plantea al proceso de regeneración como parte importante en el estudio del crecimiento ya que para él la forma de un organismo es un "evento en espacio tiempo" y no solamente "una configuración en el espacio". Por lo tanto, el proceso por el cual se recupera una forma perdida en la regeneración de tejidos, es parte integral del crecimiento en sí:

"El fenómeno de regeneración, o restauración de partes perdidas o amputadas, es un caso particular de crecimiento que merece ser considerada aparte. . . El fenómeno de regeneración está asociado con un gran incremento transitorio en el nivel de crecimiento (o aceleración del crecimiento) en la región de la herida; en otro sentido el crecimiento regenerativo es similar al crecimiento ordinario en todos sus fenómenos esenciales"⁸ (Thompson, 1992).

El hígado es un órgano esencial para el funcionamiento del cuerpo ya que realiza una gran cantidad de funciones centrales en la homeostasis del metabolismo y por lo tanto de vital importancia. Por esta razón se ha convertido en modelo de diversos estudios entre los que destacan las investigaciones acerca del proceso de regeneración.

⁸ "The phenomenon of regeneration, or the restoration of lost or amputated parts, is a particular case of growth which deserves separate consideration...The phenomenon of regeneration is associated with a large transitory increase in the rate of growth (or acceleration of growth) in the region of injury; in other respects regenerative growth is similar to ordinary growth in all its essential phenomena."

Algunas de las funciones más importantes que realiza el hígado en el mantenimiento del organismo son la síntesis de la mayoría de las proteínas presentes en el plasma, la regulación de los niveles de glucosa, la incorporación de amonio tóxico en urea no tóxica, el paso de todas las sustancias químicas presentes en la comida y absorbidas a través del intestino, la movilización, absorción y exportación de lípidos, la síntesis y exportación de la bilis, el almacenamiento de gran cantidad de vitaminas y la degradación de pigmentos.

Debido a la función desintoxicante del hígado, es un órgano que evolutivamente ha desarrollado una gran capacidad para regenerar parte de su tejido (Tabú, 2004), el cual está formado en un 80 % por hepatocitos o células del parénquima y en un 20 % por células endoteliales o de Kupffer, linfocitos y células estrelladas.

Las células hepáticas tienen una vida muy larga en la que permanecen en etapa G_0 (crecimiento 0) del ciclo celular, y solamente se dividen en respuesta a daño tóxico o debido a la infección de algunos virus; es decir la regeneración hepática ocurre cada vez que se da una pérdida significativa de tejido. La regeneración de dicho tejido se da mediante una respuesta hiperplástica, es decir, por la replicación de células maduras (que normalmente permanecen en etapa G_0 del ciclo celular), hasta reestablecer el volumen perdido. Una vez que se ha obtenido el tamaño adecuado, en relación a la talla y características fisiológicas específicas del organismo, se frena la proliferación celular y con ello las células hepáticas vuelven a la etapa G_0 del ciclo celular.

En este proceso están involucradas un gran número de señales químicas que son mandadas para que las células hepáticas inicien la regeneración del tejido dañado, lo que implica que se active el ciclo celular y se dé una rápida proliferación de las mismas. No es hasta que la masa de tejido es recuperada en su totalidad que la arquitectura característica del hígado es reestablecida.

En el proceso de regeneración del hígado, existen señales químicas producidas por moléculas de la familia $TGF\ \alpha$ y β , antes mencionadas en este texto, las cuales están relacionadas con la activación del ciclo celular y futuro arresto del mismo una vez que se regeneró el tejido. Por lo tanto dichas moléculas actúan como morfógenos y están presentes en procesos relacionados con el crecimiento celular durante el desarrollo embrionario, y en este caso, en la regeneración de tejidos.

Los mecanismos por los cuales la arquitectura del hígado se reestablece son poco conocidos en términos genéticos o químicos, sin embargo los mecanismos generales que existen en los patrones de desarrollo pueden aplicarse

tanto a los controles de volumen y forma, como en el establecimiento de otros patrones morfogenéticos. Por lo tanto, considerando sus respectivas diferencias, la regeneración puede ser estudiada como parte del fenómeno general de crecimiento y de la emergencia de patrones específicos.

Existen explicaciones bioquímicas detalladas del proceso de regeneración del tejido hepático y modelos que muestran de manera general dicho proceso (véase Taub, 2004. y Michalopoulos y DeFrances, 2005), sin embargo en este trabajo lo que me interesa rescatar es la importancia que tiene la interacción célula-célula, en conjunción con las macromoléculas de membranas y la matriz extracelular, como parte fundamental en los mecanismos morfogenéticos y dentro de éstos los controles de tamaño y forma que existen en la regeneración de los tejidos, de la misma manera quisiera establecer la importancia que tienen las leyes físicas en conjunto con los mecanismos biológicos en el establecimiento de patrones dentro de dichos mecanismos en el desarrollo embrionario.

Los planteamientos que se presentaron en las páginas anteriores sirven como base para entender algunos de los mecanismos morfogenéticos que existen para generar patrones gracias a las diferentes interacciones que se llevan a cabo. A partir de mecanismos químicos las células interactúan para establecer patrones morfogenéticos específicos, como los que surgen en la piel de ciertos animales.

En la siguiente sección de este libro hablaré de los patrones de color en la piel de animales, vistos como estructuras que son el resultado de mecanismos morfogenéticos como los antes planteados, que se establecen durante el desarrollo embrionario como parte de un procesos dinámicos, creando un sistema conservado de patrones biológicos. A su vez en la siguiente parte de este trabajo planteo que dichos patrones puede ir más aya de las barreras entre reinos, presentando a la filotaxis y los mecanismos que la establecen como parte del mismo problema.

Capítulo 4

Los patrones de color en animales

“ Vivimos en un universo de patrones.

Cada noche las estrellas se mueven en círculos cruzando el cielo. Las estaciones siguen ciclos en intervalos anuales. No hay copos de nieve que sean exactamente iguales, pero todos ellos tienen una simetría hexagonal. Los tigres y las cebras están cubiertos por patrones de franjas, los leopardos y las hienas por patrones de manchas. Complicadas secuencias de olas atraviesan los océanos; muy similares secuencias de dunas de arena cruzan el desierto. Arcos coloridos de luz adornan el cielo en forma de arcoiris, y un brillante halo circular rodea a la luna en las noches de invierno. . . la mente humana y la cultura han desarrollado un sistema formal de pensamiento para el reconocimiento, la clasificación y la exploración de los patrones. Nosotros le llamamos a ello matemáticas.”¹ (Stewart, 1995).

¹“We live in a universe of patters.

Every night the stars move in circles across the sky. The seasons circles at yearly intervals. No two snowflakes are ever exactly the same, but they all have sixfold symmetry. Tigers and zebras are covered in patterns of stripes, leopards and hyenas are covered in patterns of spots. Intricate trains of waves march across the oceans; very similar trains of sand dunes march across the dessert. Colored arcs of light adorn the sky in the form of rainbows, and a bright circular halo some times surrounds the moon on winter nights... Human mind and culture have developed a formal system of thought for recognizing, classifying, and exploiting patterns. We call it mathematics.”

A pesar de ser el desarrollo la conjunción de sistemas dinámicos con diferentes grados de complejidad, existen procesos que pueden ser resueltos con la ayuda de modelos matemáticos sencillos. “Una de las lecciones de la investigación contemporánea sobre sistemas dinámicos es que mecanismos muy simples pueden ser el origen de patrones muy complejos. Este hecho sugiere que a pesar de su complejidad mucho de la estructura de los organismos vivientes puede deberse a la acción de un número reducido de mecanismos simples”² (Cocho et al., 1987).

Existen muchos ejemplos en el desarrollo embrionario de fenómenos en los que la emergencia de patrones no responde de manera directa a la acción de los genes, sino son fenómenos que se auto generan como respuesta a la dinámica entre las condiciones físicas, químicas, genéticas con relación a las características evolutivas del sistema. Uno de los ejemplos más estudiados acerca de la formación de patrones en la biología y en la biomatemática, es la pigmentación: la formación de patrones cromáticos específicos en una gran cantidad de organismos a lo largo de la filogenia.

En este trabajo se ha hablado acerca de la forma y de la importancia que tiene entender los mecanismos por los cuales se construye. Los patrones que parecen ser ajenos entre sí, son parte de la misma historia y están relacionados con el crecimiento de la forma misma, por lo tanto, son mecanismos dependientes y complementarios. Por esta razón es pertinente hablar de los patrones cromáticos en animales como parte de los mecanismos morfogenéticos.

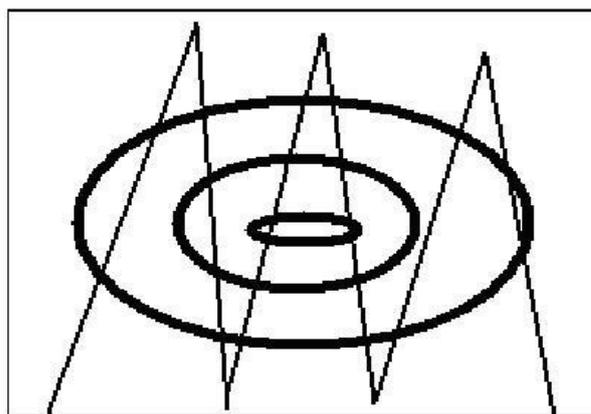
En el mundo animal los patrones de pigmentación juegan un papel muy importante. En primer lugar ayudan a proteger la epidermis de la radiación solar; son útiles en la interacción del organismo con el medio ambiente abiótico, están fuertemente relacionados con diferentes comportamientos reproductivos de camuflaje y defensa. Debido a ello ha llamado enormemente la atención la capacidad que tienen los sistemas vivos, en este caso específico el reino animal, de generar una gran variedad de patrones o arreglos en la pigmentación, creando maravillas estéticas a la vista de cualquiera. Es probable que el hecho de ser características tan llamativas ha atraído a los biólogos, quienes nos hemos dado a la tarea desde diferentes enfoques, de explicar las razones por las cuales existen estos arreglos tan sorprendentes.

² “One of the lessons of contemporary research on dynamical systems is that rather simple mechanisms can be the origin of very complex patterns. This fact suggests that in spite of their complexity much of the structure of living organisms might be due to the action of a relatively small number of simple mechanisms”

Más allá de su belleza, los mecanismos por los cuales surgen los patrones de pigmentación resultan atractivos por su diversidad y por ofrecer un espacio para la exploración de mecanismos morfogénéticos. La coloración juega un papel fundamental en la relación con el medio ambiente abiótico y con otras especies y es vital en la evolución de la especie misma (véase Epperlein y Löfberg, 1990).

Los patrones de pigmentación pueden ser muy variables en especies muy cercanas, incluso dentro de la misma especie, lo que habla de una gran capacidad para efectuar cambios evolutivos rápidos. Para los interesados en hacer estudios dentro de evodevo, la comprensión de dichos mecanismos ha sido de gran importancia. De la misma manera, dentro de las biomatemáticas la construcción de modelos que describen la formación de patrones de pigmentación en diferentes especies ha encontrado un lugar privilegiado.

Las explicaciones acerca de los patrones de pigmentación a lo largo de la historia han sido principalmente adaptacionistas (Véase Carroll, 2005 y Gould, 1997), como se muestra en la figura siguiente:



Esquema que muestra la explicación adaptacionista de los patrones de color en las cebras. Si las rayas fueran circulares el controno del animal sería mas evidente.



Como se observa en la foto (www.wikipedia.org), a diferencia del esquema, las rayas verticales favorecen la ausencia de contorno con respecto al fondo y se confunden con las ramas.

Gracias a los aportes de la biología molecular y al surgimiento de evodevo, es posible describir los mecanismos genéticos implicados en la pigmentación y la migración que siguen durante el desarrollo las células pigmentarias para establecerse.

Las posibilidades que existen en la naturaleza para la formación de patrones no es infinita, y gracias a las investigaciones realizadas por C. H. Waddington acerca de la importancia del estudio de las restricciones estructurales y dinámicas que las células y moléculas imponen a los procesos de morfogénesis y evolución, ha sido posible evidenciar algunas restricciones que tienen los mecanismos adaptativos para vencer los problemas que el medio ambiente presenta. Dichas restricciones probablemente estén codificadas en una cantidad de información genética relativamente pequeña que permite que los procesos morfogenéticos no requieran de grandes cantidades de información molecular para llevarse a cabo y por lo tanto, es posible encontrar que dichos procesos posean mecanismos generales. Al tener clara la relación de los genes en el proceso de desarrollo es posible observar la intervención de otros fenómenos como la emergencia y la autoorganización en la formación de dichos patrones.

4.1. Galería de Imágenes

A continuación quisiera mostrar una galería de imágenes (con fotos tomadas de www.wikipedia.org y por Jeff leClere en www.HerpNet.net) en la que se representan diversos patrones en la pigmentación en diferentes grupos ani-



Figura 4.1: *Equus guagga*

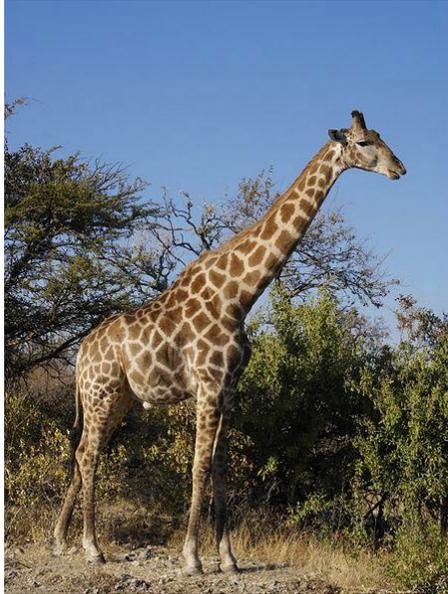
males con el objetivo de mostrar la diversidad de patrones cromáticos en la naturaleza.

Los patrones que se muestran son algunos de los más representativos y los mecanismos morfogenéticos que generan dichos patrones son muy semejantes, pero los resultados son diferentes. Es gracias a los estudios acerca del proceso de formación de patrones que es posible detectar la relación entre dichos arreglos y el desarrollo embrionario, por lo que durante embriogénesis se traza el bosquejo para su futuro establecimiento.

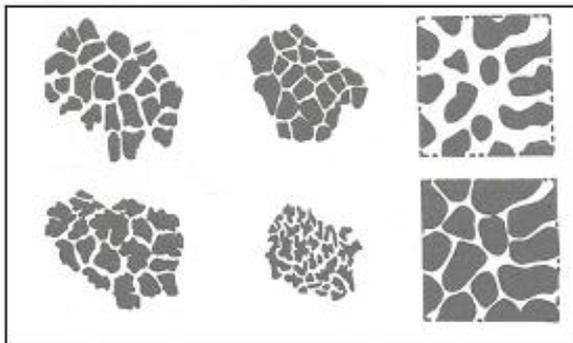
La biología matemática ha tenido un papel muy importante en la descripción de dichos patrones por lo que incluyo también algunas imágenes generadas en la investigación con modelos matemáticos.



Okapia johnstoni



Giraffa camelopardalis



Simulación de las manchas de *Giraffa camelopardalis* aplicando un modelo matemático (ver Stewart 1999).



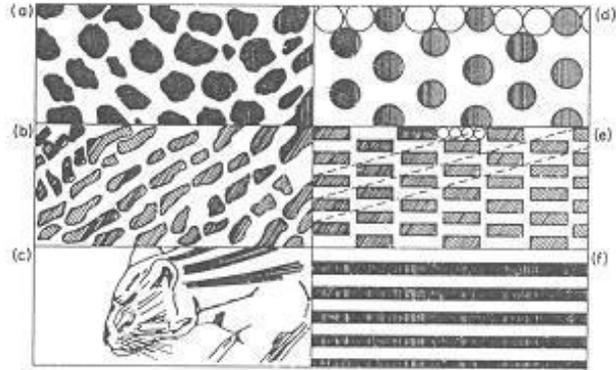
Panthera tigris



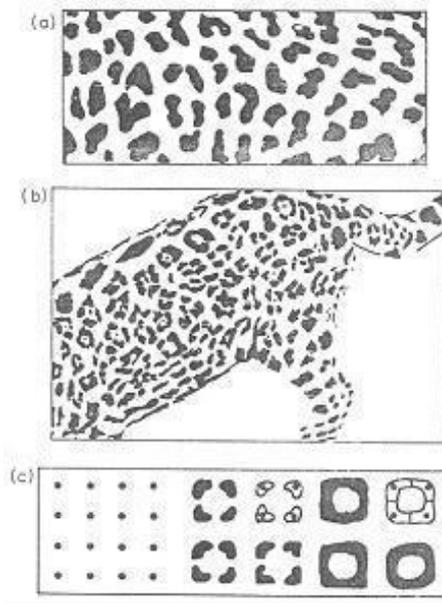
Pantera onca



Acinonyx jubatus



Patrones de color y modelos generados por un modelo matemático en a) el chita, b) gato salvaje, y c) en el ocelote (en Cocho, et al., 1987-II).



Patrones de manchas en a) leopardo, b) Jaguar y c) modelo de la estructura de las manchas de leopardo y jaguar generado por un modelo matemático (en Cocho, et al., 1987-II).

Las fotos de serpientes son cortesía de Jeff leClere en [http://: www.HerpNet.net](http://www.HerpNet.net)



Micrurus



Agkistrodon contortix



Thamnophis radix



Perca fluviatilis



Lepisosteus platyrhincus



Pterophyllum altum



Pomacanthus imperator



Simulación de patrones de *Pomacanthus* mediante un modelo propuesto por Kondo y Asai en 1995, que con ciertas inconsistencias, lograron reproducir la emergencia de patrones durante el crecimiento de dicho pez. (ver Stewart, 1998)



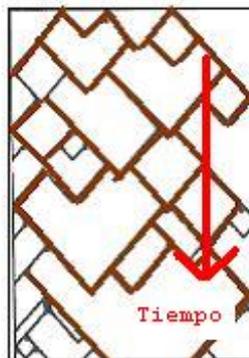
P.anularis



Figura 4.2: *Nautilus pompilus*



Formacin de ramas en la concha de *Conus textile*



Modelo de crecimiento de las ramas de la familia conidae (ver en Meinhardt y Klingler 1987).



calliostoma annulatum



Cyphoma gibbos



Haplochlœna lunulata

Las imágenes que fueron seleccionadas en la anterior galería son representativas de la diversidad de formas que se generan en la piel y en las conchas de algunos animales a partir de mecanismos generales que pueden caracterizarse como complejos ya que dependen de la interacción de diferentes factores físicos, químicos y biológicos constitutivos de los sistemas. Existen otros ejemplos en la naturaleza que aunque desarrollan patrones diferentes de color y forma también pueden ser explicados por medio de modelos matemáticos similares que describen las diferencias en la dinámica de las formas, y que nos permiten descubrir que los procesos morfogenéticos poseen mecanismos básicos que pueden ser aplicados a un conocimiento general de las características naturales tanto de patrones de color como de forma. Los patrones de color en animales están influenciados por restricciones e interacciones que influyen en la configuración que toma el sistema, dándonos la posibilidad de generar modelos a partir de estas premisas. El uso de modelos en el análisis de dichos patrones tiene la ventaja de que son estructuras bidimensionales, y en el caso de las serpientes de una geometría casi unidimensional, por lo que la modelación matemática puede ser más sencilla y proporcionar información para la comprensión de otros mecanismos morfogenéticos.

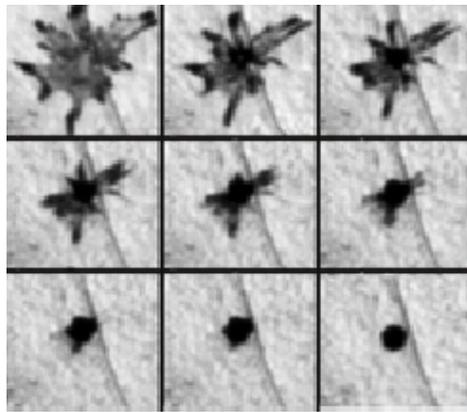
Los animales están conformados por células que son elementos discretos. El número de tipos celulares para estructurar un tejido u órgano es pequeño y podría decirse que es básicamente una célula en una gama finita de estados y conexiones que influyen en el patrón organizativo favoreciendo ya sea la interacción entre células o entre las células y la matriz extracelular. En el caso de los patrones cromáticos existe un conflicto dinámico en el que hay una competencia entre los patrones asociados a ambas interacciones, y el patrón organizativo que resolverá el conflicto dependerá de la importancia relativa de cada una de las interacciones del sistema.

Existen rasgos similares entre muchos sistemas en la naturaleza por lo que nos podemos preguntar cuáles son las restricciones estructurales y dinámicas de este tipo que conforman a los sistemas físicos, químicos y biológicos. Dichas similitudes sugieren la existencia de relaciones entre la estructura y dinámica de los sistemas físicos y biológicos de los niveles microscópicos con los niveles macroscópicos. Si buscamos escenarios biológicos similares a sistemas físicos es posible detectar su existencia, y si observamos la evolución de las células en el sistema podemos ver que éstas sufren acomodos que dependen del ahorro energético. Un ejemplo de este hecho a nivel molecular es el caso del origen de la estructura secundaria de las proteínas. Aunque en su generación se necesite la información genética para construir la estructura primaria, la

estructura secundaria y terciaria son consecuencia del ahorro energético en la configuración final (Cocho, et al., 1987).

En los casos que se presentan en los siguientes apartados se verá la dinámica de dichos patrones y de qué manera la aplicación de una fórmula matemática explica el comportamiento de los patrones cromáticos en la piel de serpientes.

4.2. Los patrones de color como bocetos embriológicos



Melanóforos de Pez Cebra (en <http://www.wikipedia.org>).

En este trabajo como ya se ha mencionado es fundamental considerar de que manera los mecanismos morfogenéticos se repiten como patrones morfológicos, fisiológicos, y genéticos y de que manera se establecen durante el desarrollo embrionario trazando la dinámica de la vida del organismo. De la misma manera que hay que entender los mecanismos morfogenéticos en el desarrollo es fundamental la relación que tienen dichos mecanismos con las leyes simples del universo físico y la posibilidad de la modelación matemática para comprender algunos aspectos de la formación de patrones:

“Considerada en su totalidad la forma de los estados tempranos del embrión es en gran medida gobernada por las matemáticas, los detalles finos pueden bien ser determinados por la genética. Necesitamos distinguir entre estos dos niveles de causalidad si

queremos entender al embrión. El papel de la genética, entonces, no es la de determinar todo acerca de un organismo, sino orquestar una batería de procesos físicos y químicos, que si se realizan justamente de la manera correcta, construyen a dicho organismo... De ese modo cuando uno ve un organismo actuando de modo interesante, se debe distinguir qué tanto de dicho comportamiento, y qué parte, tiene un origen genético, y qué tanto proviene exclusivamente del hecho de que vive en el universo físico y por tanto está ligado a las leyes universales”³ (Stewart, 1999).

Por esta razón en este libro se considera importante el trabajo de Thompson en la integración de los procesos puramente biológicos con las herramientas que nos dan las ciencias físicas y matemáticas para resolver algunas de las preguntas que no han tenido soluciones satisfactorias. Thompson explicó algunos fenómenos naturales considerando a las ciencias físicas y matemáticas ya que creía fuertemente en la existencia de patrones en el mundo orgánico y trató de encontrar los principios físicos que los explicaran mediante la aplicación matemática (ver Kauffman, 1993).

Gracias a Thompson y su espíritu pionero en la biomatemática se inició un camino en la comprensión de la relación de las matemáticas y el mundo vivo, por esta razón los patrones morfogenéticos y los mecanismos por los cuales se rigen, son parte fundamental de los estudios en biomatemáticas. Es en ellos donde la imaginación trajo soluciones increíbles a la vista tanto de los biólogos como de los matemáticos y físicos. Solamente tenemos que dar un vistazo a la naturaleza para ver que las maravillas que emergen en patrones por ejemplo en la piel de peces, anfibios y reptiles, en insectos y aves, en las conchas de caracoles y bivalvos, e incluso en el pelaje de mamíferos, son construcciones que tienen explicaciones numéricas que se orquestan por una gran cantidad de fenómenos químicos, genéticos, y físicos, en donde podemos encontrar fuertes relaciones entre la modelación matemática y la realidad natural.

³ “The overall form of the early stage of the embryo is largely governed by mathematics; fine details may well be determined by genetics. We need to distinguish between these two levels of causality if we are to understand the embryo. The role of genetics, then, is not to determine everything about an organism, but to orchestrate a battery of physical and chemical processes, which, when carried out in just the right way, build that organism... So whenever you see an organism doing something interesting, you ought to distinguish how much of that behavior, and what part, has a genetic origin, and how much comes solely because it lives in the physical universe and is therefore bound by universal laws”



Figura 4.3: Imagen de un *Ambystoma mexicanum* (en <http://www.wikipedia.org>).

Con el fin de aplicar un modelo matemático a un fenómeno biológico, a continuación se presenta un resumen de la embriología de los urodelos, *Ambystoma mexicanum* y *Triturus alpestris* (Axolote y Tritón respectivamente), dando por supuesto que los procesos embrionarios son similares a los de las serpientes, como herramienta para el planteamiento y aplicación de un modelo matemático basado en los patrones cromáticos establecidos durante el desarrollo embrionario de dichos anfibios.

La cresta neural se ha considerado como “uno de los sistemas de órganos primarios” (ver Epperlein y Löfberg, 1990), y en cuanto a tal su estudio nos aporta un modelo de los procesos más importantes en la embriogénesis: la diferenciación y la migración celular.

La cresta neural aparece durante la neurulación como parte de un proceso temprano en la embriogénesis de vertebrados. En el caso de los anfibios la cresta se sitúa en la punta del tubo neural a manera de capa o de epitelio celular. Dichas células tienen la capacidad de migrar y diferenciarse en una gran variedad de tipos celulares, por lo que se les ha llamado células de tipo pluripotencial (Epperlein y Löfberg, 1990).

Las células pluripotenciales tienen la capacidad de diferenciarse en varios tipos celulares como lo son las células ganglionares, células de glía del sistema nervioso periférico, células del tejido conectivo, células endocrinas y las



Figura 4.4: fotografía de *Triturus alpestris* adulto (<http://www.wikipedia.org>).

encargadas de la pigmentación, los cromatóforos. Las células con características pluripotenciales comienzan la migración y se diferencian dependiendo del medio ambiente en el que son transplantadas. Su diferenciación entonces depende de mecanismos de control internos y externos.

En el caso específico de los embriones de anfibios las células pigmentarias son de tres tipos: los melanóforos que producen una pigmentación negra, los xantóforos amarilla y los iridióforos, plata. El análisis de los patrones de distribución de las células de pigmento nos ayuda a comprender el proceso de migración y distribución de las células de la cresta neural, por lo tanto sirven como modelo general en la comprensión de dicho fenómeno.

Dentro de la embriogénesis de los anfibios, los cromatóforos generan diferentes patrones dependiendo de la especie y del estadio embrionario. La utilización de embriones de anfibios tiene ventajas experimentales importantes debido a que son embriones sencillos de mantener en condiciones experimentales con tejidos fáciles de trasplantar. Por esta razón ha sido accesible el estudio de los patrones de pigmentación en este grupo y por lo tanto pueden servirnos en la elaboración de modelos generales que pudieran ser aplicados a otros grupos de vertebrados, como por ejemplo los reptiles, que son parientes cercanos y con planes corporales similares.

En la piel de los anfibios adultos la pigmentación es muy homogénea; en cambio en estados embrionarios aparecen patrones específicos claramente

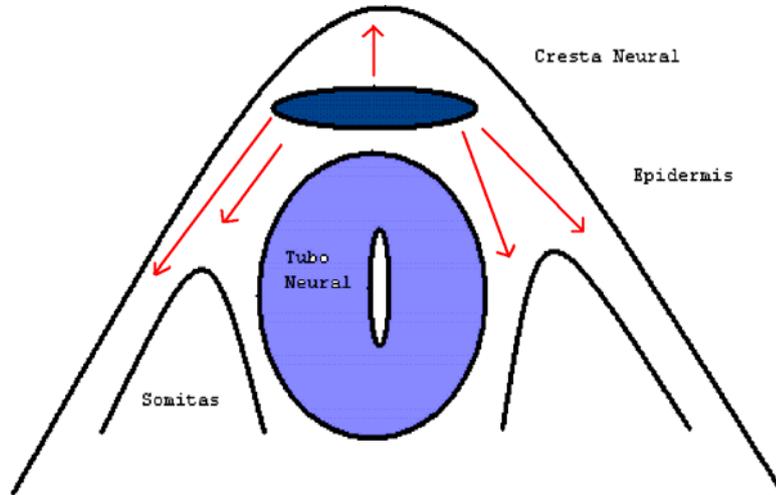


Figura 4.5: Modelo esquemático de la ruta que siguen las células de pigmento a partir de la cresta neural durante la migración. (ver Epperlein y Löfberg, 1990).

diferenciados en distintas áreas del cuerpo. Los patrones celulares pueden incluir desde la formación de bandas, hasta arreglos uniformemente distribuidos.

Las células de la cresta neural migran en tres direcciones principales: hacia la parte dorsal a la aleta dorsal en formación, dorsolateralmente, entre la epidermis y las somitas, y medioventralmente, entre el tubo neural y las somitas, como se muestra en la siguiente figura.

Los espacios de tejido en los que las células migran están rellenos de matriz extracelular formada principalmente por proteínas (colágeno), glicoproteínas (fibronectina, tenacina, laminina), glicosaminglicanos (hyaluronato) y proteoglicanos (condroitin sulfato), que juegan un papel importante en la diferenciación y migración de las células.

En el caso particular de las larvas de anfibios los patrones cromáticos se dan de la siguiente manera: En el caso de *T. alpestris*, los melanóforos y xantóforos están en un principio dispersos, posteriormente, los melanóforos se agregan en el tronco formando bandas dorsales y laterales de manera longitudinal.

Los xantóforos están distribuidos entre las bandas de melanóforos y en

la aleta dorsal. En la siguiente figura se muestran las bandas de pigmento transversales del *Ambystoma mexicanum*. Las barras negras están ocupadas por melanóforos y las claras por xantóforos alternadamente. En el caso de las larvas *A. mexicanum* como podemos ver, el patrón consiste en muchas bandas verticales alternantes de melanóforos y xantóforos a través de la región del tronco dorsal.

Los diferentes patrones observados en estas dos especies, inician de una manera muy similar a partir de la cresta neural; se desarrollan en unos pocos días y desaparecen en poco tiempo dando lugar a una larva con pigmentación uniforme. Con respecto al enfoque de este trabajo es interesante ver cómo surgen las diferencias en la formación de los patrones que observamos en las larvas de diversas especies.

Existen varias estrategias en la formación de patrones en estos dos embriones. Las diferencias se relacionan con las distintas maneras en las que interactúan los melanóforos y los xantóforos en la interacción célula-célula y a su vez con el medioambiente embrionario: “los patrones de color se obtienen mediante la minimización de la “energía” fenomenológica que es consistente con los rasgos generales de interacciones célula-célula”⁴ (Cocho et al., 1986).

Durante la dispersión temprana de las células de la cresta neural, existen diferencias importantes entre embriones de *T. alpestris* y *A. mexicanum* lo que explica los diferentes patrones que presentan. En el caso de *Triturus* las células del tronco de la cresta neural forman una capa plana en la que cada célula está más o menos distante de la superficie del tubo neural. En el ajolote las células del tronco de la cresta neural forman una cuerda de muchas capas y sólo algunas células entran en contacto con la superficie del tubo neural.

Los distintos arreglos que existen en las células del tronco de la cresta neural en las larvas de *Ambystoma* y *Triturus*, son causados por las diferencias en la interacción celular y por lo tanto se obtienen distintos arreglos o patrones de pigmentación. Las células entran en contacto unas con otras de diferente manera en las dos especies y por esta razón la interacción celular es distinta entre las células de la cresta neural y entre las células de la cresta y el tubo neural resultando por lo tanto patrones diferentes.

En el caso de ajolotes, el arreglo en forma de cuerda de la cresta neural puede tener injerencia en los patrones cromáticos característicos, debido a una inestabilidad mecánica y se cree que dicha inestabilidad controla los

⁴ “the color patterns are obtained by minimizing a phenomenological “energy” which is consistent with the general features of cell-cell interactions.”

patrones periódicos o bandas que se observan (en Epperlein y Löffberg, 1990). Los patrones disímiles que se aprecian en embriones de *Triturus* y *Ambystoma* son por lo tanto el resultado de la interacción diferencial entre melanóforos y xantóforos con el medio ambiente embrionario.

En los embriones de *Triturus* por el hecho de formar sólo una capa de células se evita la agregación celular de la cresta neural, a diferencia del caso de los ajolotes, en el que se forma una multicapa, facilitando así el arreglo de agregados en la cresta neural. En embriones de *Triturus* los melanóforos y xantóforos migran casi al mismo tiempo y se distribuyen en el costado mientras que en el ajolote, éstos son visibles como células diferenciadas en la cresta premigratoria presentándose los melanóforos varios días antes que los xantóforos. Es este caso algunos de los melanóforos dejan la cresta y se distribuyen sobre el costado, mientras otros permanecen en la posición premigratoria de la cresta; los xantóforos sólo están presentes mezclados con los melanóforos en grupos de cromatóforos. De hecho dicha dependencia parece ser muy importante en la formación de los grupos.

En las dos especies de larvas, los cromatóforos comienzan a migrar ya como células diferenciadas y se ha visto en las dos especies que una de las condiciones para la migración y subsiguiente formación de patrones de pigmento es la presencia de características específicas de la matriz extracelular subepidérmica. Por ejemplo en el caso de las larvas de *Triturus*, los melanóforos que se encuentran dispersos posteriormente se concentran de manera longitudinal debido a señales químicas específicas del medioambiente embrionario. Ello da como resultado el establecimiento de melanóforos en la matriz extracelular subepidérmica del costado de la larva y por lo tanto la especificación de señales para la formación de rayas se ha visto que es debida a la interacción entre el tejido epidérmico y el mesodérmico. Este proceso implica distintos niveles de sensibilidad de los melanóforos y los xantóforos, al mismo o a diferentes componentes presentes en la matriz extracelular, por ejemplo a los receptores de la superficie celular, dando como resultado distintas ubicaciones e incluso la exclusión entre los diferentes tipos celulares.

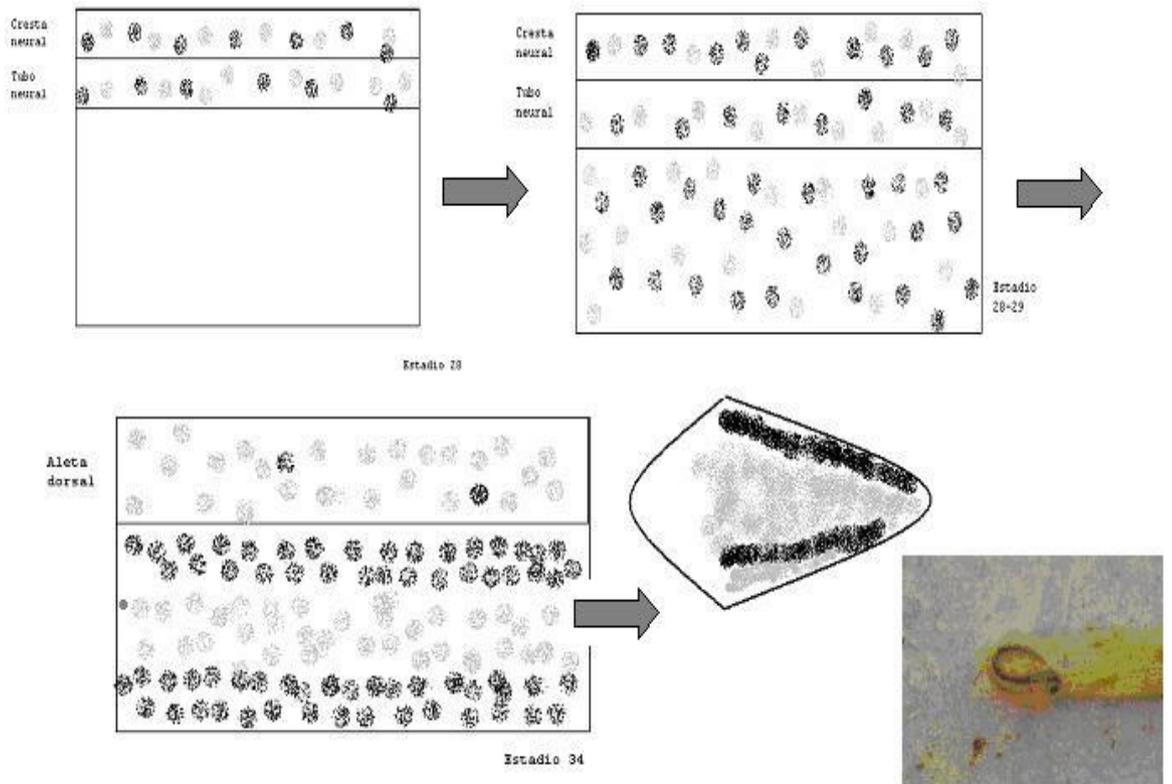
Se ha visto de manera experimental que en embriones carentes de melanóforos, los xantóforos ocupan los sitios de las franjas que ocuparían los melanóforos y no se presentan en ningún otro lugar de la región dorsolateral del tronco, indicando que, una vez que los melanóforos se han establecido en las bandas producen una exclusión de los xantóforos de estos sitios. En el ajolote las regiones alternadas de xantóforos y melanóforos se desarrollan debido a que los xantóforos inician la migración de manera radial a partir de grupos

mezclados de cromatóforos al tiempo que los melanóforos avanzan a través de regiones adyacentes ya pobladas por melanóforos durante estados tempranos del desarrollo.

Por lo tanto los patrones de pigmento en las larvas de ajolote surgen probablemente de la interacción entre los dos tipos de células pigmentarias.

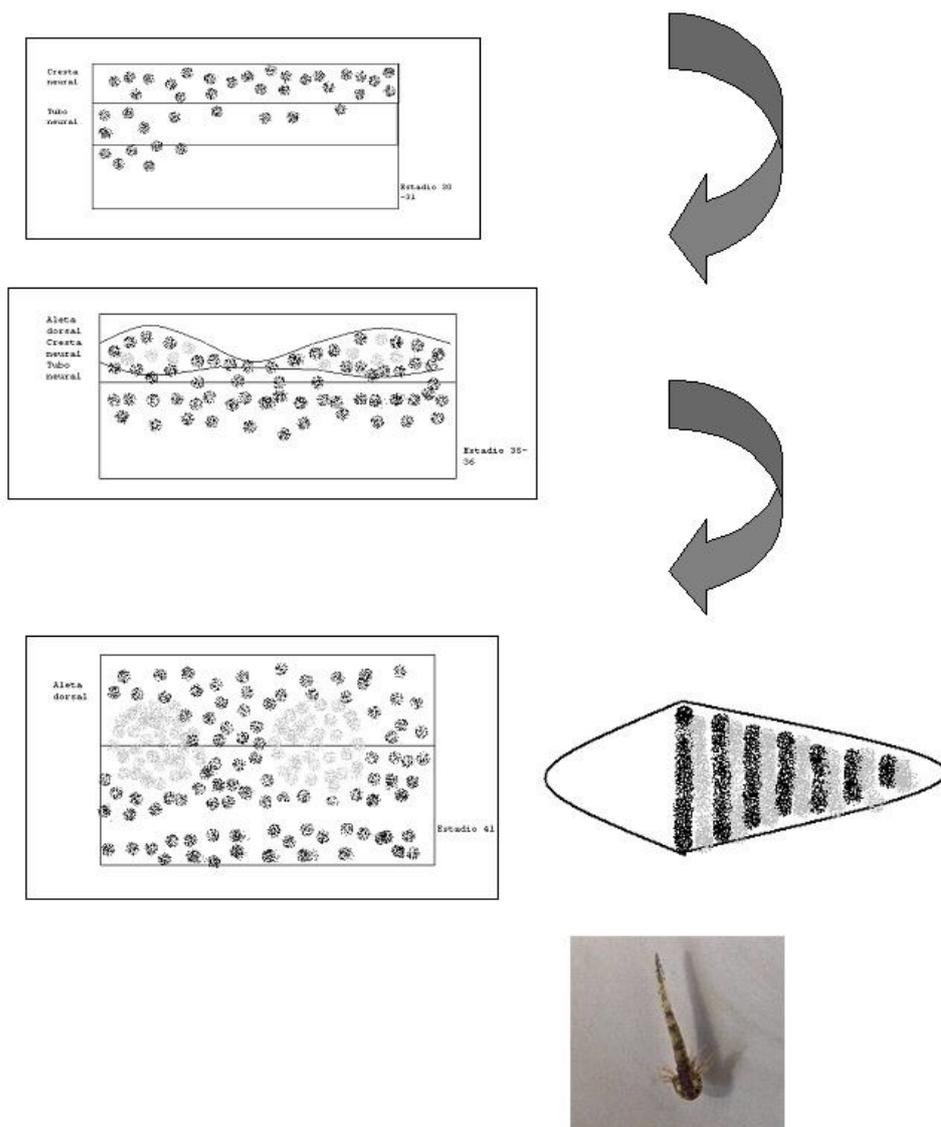
A continuación se muestran dos representaciones esquemáticas de los patrones de pigmento en las dos larvas.

Esta primera figura representa un esquema del desarrollo de los patrones de pigmento en forma de bandas en *T. alpestris* la segunda figura representa el desarrollo de los patrones de color en *A. mexicanum*.



Representación esquemática de patrones de migración de células de pigmento en *Triturus alpestris*. Las manchas negras representan a los melanóforos y las grises a los xantóforos. Los diferentes cuadros que se observan son los estadios embrionarios. El resultado final del patrón se observa en la larva que se muestra en la parte inferior derecha del esquema.

(Epperlein y Löfberg, 1990).



Representación esquemática del desarrollo de patrones de pigmento en forma de barras ahora de *A. mexicanum*. (basado en Epperlein y Löfberg, 1990).

4.3. Los patrones cromáticos en serpientes como modelo de geometría casi-unidimensional

Una vez presentadas ciertas características de la interacción entre células de pigmento en larvas de anfibio es importante establecer ciertas bases para entender la utilidad de esta información acerca de la embriología de los patrones de color en animales y de esta forma explicar mediante la aplicación de un modelo matemático la mecánica de dichos patrones.

El caso de los anfibios y serpientes son grupos sencillos de estudiar debido a que la forma corporal que poseen puede considerarse casi cilíndrica, su cuerpo es de longitud grande y al ser casi un cilindro la parte basal es relativamente pequeña por lo tanto los patrones de color son evidentes ya que son geoméricamente definidos.

Los patrones cromáticos alternan en rangos de color del mismo tamaño y de manera periódica. Los arreglos o patrones en la mayoría de los casos tienen una simetría translacional continua. En el momento que dicha simetría se rompe se convierte en simetría translacional discreta por lo que los patrones van apareciendo a partir de interacciones mecano elásticas en conjunto con la difusión de compuestos químicos específicos.

Dentro de los patrones cromáticos de las serpientes existen claras diferencias entre el dorso y el vientre y el lado derecho y el izquierdo como se muestra en la siguientes figuras.



En esta imagen podemos observar las diferencias entre el dorso y el vientre y a lo largo del cuerpo de *Diadolphis punctatus* (cortesía de Jeff LeClere en <http://www.HerpNet.net>).



Foto que muestra que existen diferencias en los patrones cromáticos entre el lado derecho y el izquierdo en *Acrantophis dumerili* (cortesía de Jeff LeClere en <http://www.HerpNet.net>).

Sobre la superficie de las serpientes tiene lugar una dinámica embriológica similar a la del tritón y el axolote en la que los cromocitos de dos o más colores se desplazan entre el epitelio por un lado y la membrana basal y el mesénquima por otro. Es decir, los cromocitos interactúan entre sí y con la membrana basal y el mesénquima. Es posible suponer que esta última interacción varía desde el dorso al vientre de las serpientes, pero que es invariante frente a translaciones a lo largo de su cuerpo cilíndrico. Esta simetría continua de traslación de la dinámica celular se rompe espontáneamente al formarse los patrones de color. Por otro lado las manchas de color crecen hasta cierto tamaño debido a los mecanismos de control de tamaño y forma que poseen los organismos vivos generados por los mecanismos del desarrollo embriológico. Para elaborar modelos matemáticos en el desarrollo embrionario se debe entonces tomar en cuenta dichos controles de tamaño y forma.

Para entender la elaboración de modelos matemáticos en el contexto biológico debemos considerar que los sistemas vivos están formados por elementos discretos, tales como las macromoléculas y las células, con un número pequeño y limitado de configuraciones o estados. Dichas condiciones también están presentes dentro de otros sistemas en la naturaleza. Es el caso por ejemplo de los sistemas físicos y químicos, en donde dichos elementos pueden ser por ejemplo los átomos y las moléculas, “es razonable asumir que rasgos similares de las estructuras microscópicas y las dinámicas de los sistemas físicos y biológicos implicarán similitudes en el nivel macroscópico”⁵ (Cocho et al, 1987).

⁵ “it is reasonable to assume that similar features of the microscopical structure and

Partiendo de estas premisas para acceder al conocimiento muchas veces hay que simplificar, y a pesar de que es común que se piense lo contrario con la asunción de que las matemáticas hacen más complejas sus soluciones, con los modelos matemáticos se intenta dicha simplificación; “La modelación matemática ofrece una herramienta de investigación que permite al biólogo estudiar la esencia de un fenómeno y dejar de lado detalles que no son relevantes para su comprensión” (Esteva y Falconi, 2002).

Por esta razón la idea de construir modelos matemáticos en biología, es una alternativa ante la necesidad de describir comportamientos generales en los seres vivos (del mismo modo que con los fenómenos físicos y químicos), ya que a pesar de la enorme complejidad en la que se construye la vida, existe en ella una gran cantidad de fenómenos que pueden observarse repetidamente a lo largo de la filogenia. Por lo tanto modelar patrones generales ayuda a describir fenómenos biológicos de una manera más simple sin que por ello desconozcamos la existencia de su complejidad. Desde esta visión

“no puede existir un lenguaje más universal y simple, más carente de errores y oscuridades, y por lo tanto más apto para expresar las relaciones invariables de las cosas naturales... las matemáticas parecen constituir una facultad de la mente humana destinada a compensar la brevedad de la vida y la imperfección de los sentidos.” (Joseph Fourier citado en Marcarían, 2003).

Los modelos matemáticos nos ayudan a entender, prever, y reproducir la realidad en nuestro beneficio. Partiendo de generalizaciones en patrones de comportamiento los sistemas vivos pueden ser descritos en algunas de sus escalas mediante dichos modelos, pero, desde luego, es necesario introducir una matemática que reconozca la complejidad en el proceso de simplificación. De otro modo, se corre el riesgo de usar matemáticas que no respondan a la complejidad de los fenómenos. En este texto se propone aplicar herramientas matemáticas para comprender algunos fenómenos que emergen de la complejidad biológica, reconociendo que dicha complejidad pueden sin embargo tener explicaciones simples.

En este trabajo propongo la aplicación de un modelo matemático elaborado con la colaboración de Dr. Germinal Cocho y Dr. Pedro Miramontes y tiene como fin mostrar la potencialidad de las matemáticas en la descripción

dynamics of physical and biological systems will imply similarities in the macroscopical level”

de los patrones morfológicos y así comprender de una manera más adecuada cómo surgen dichos patrones a partir de procesos no dependientes de las condiciones genéticas del sistema sino como parte de un problema de evodevo.

La aplicación de dicho modelo es de utilidad para este trabajo ya que cumple con los mecanismos elementales en la morfogénesis de los patrones de pigmentación, que son:

1) Reproducción y estimulación de las células debido a interacciones de corto alcance, de una célula con las células vecinas inmediatas.

2) Inhibición del crecimiento debido a interacción de largo alcance, en que una célula interacciona con todas las de la mancha u órgano. Con esto se modela un control de tamaño.

3) Las células de la periferia tienen un número menor de células vecinas cercanas que las del interior de la mancha, dando lugar a la interacción tipo tensión superficial que en las manchas se trataría de una "tensión lineal". El número de células es proporcional al perímetro de la mancha.

4) Estimulación local debida a la interacción con el fondo.

En la aplicación que realice de dicho modelo, fue considerada la propuesta de Beatriz Mintz (1967) quien a manera experimental realizó un estudio en el que tomó huevos en desarrollo, específicamente mórulas de hembras de ratón en diferentes estadios y de diferentes genotipos, blancos y negros. Los huevos desnudos (sin zona pelúcida) fueron puestos en contacto a 37° C para que se adhirieran y formaran diferentes blastómeros. Durante el cultivo las células migraron al azar dentro de cada agregado formando una esfera compuesta que se convirtió en un blastocito sencillo. Después de un día los blastocitos fueron transferidos quirúrgicamente al útero de una rata nodriza. Al obtener las crías resultantes presentaron un fenotipo en bandas de color, y el número de bandas en cabeza, cuerpo y cola era el mismo para diferentes ratones. En el estudio se llegó a la conclusión de que el mecanismo de origen de este patrón es el acomodo alternado de células blancas y negras, que crecen clonalmente y que se desplazan de la cresta neural, en el dorso, hasta la región ventral. Sin embargo, al analizar este modelo podemos darnos cuenta que es inestable ya que bastaría que muriera una de las células "madre" originales del acomodo inicial para que se alterara el patrón por completo.

Por el contrario, en el modelo que propongo se considera que al existir un control de tamaño se obtiene un modelo estable, de manera que cada clon tendrá que crecer hasta una cierta longitud, o se encogerá si ha sobrepasado esta longitud. En el caso de que murieran una o varias células, al juntarse los segmentos, si existe uno que sobrepasa la longitud tipo, se generará la muerte

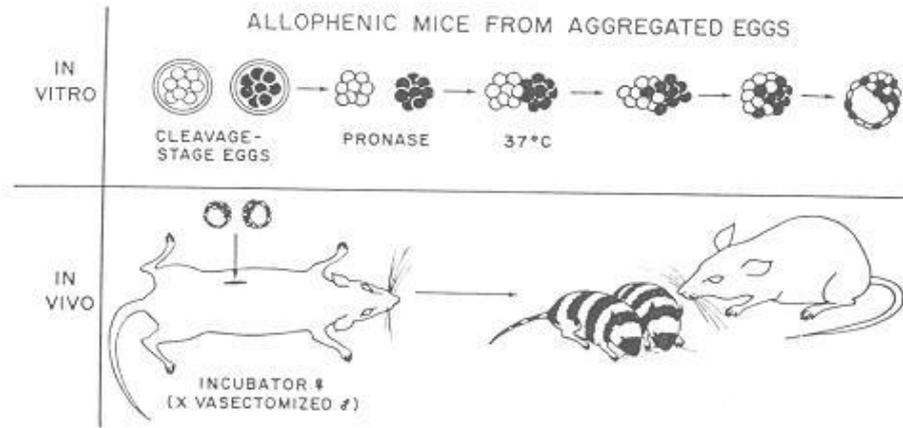


Figura 4.6: Diagrama acerca del procedimiento experimental para producir ratones alofénicos (Mintz, 1967)

de las células y el segmento se encogerá hasta alcanzar dicha longitud. Por lo tanto el número final de segmentos será igual a la longitud del animal dividida entre la longitud tipo de las bandas. El valor total de las áreas blancas y negras está dado por los procesos fisiológicos en la cresta neural y lo que buscamos con la aplicación de este modelo es la distribución y las formas de cada uno de los dos componentes, es decir las áreas blancas y negras.

En el siguiente modelo vamos a suponer que tenemos patrones de dos colores, el área de cada uno de los colores en el patrón depende solamente del proceso fisiológico que surge en la cresta neural y que por lo tanto dicha área está fija. Esto generalmente resulta en que tendremos manchas de uno de los componentes en un fondo continuo dado por el otro componente y en el caso de las serpientes podemos tener anillos de uno y otro color.

Si tenemos en mente la discusión sobre las interacciones entre células, y entre células y el fondo antes mencionadas, se propone la función de “energía”, E :

$$E = aN - \frac{bN(N-1)}{2} - c$$

(c =perímetro de la mancha)

En la fórmula anterior N es el número de células de la mancha, el término proporcional a (a) corresponde a la atracción entre células vecinas y el proporcional a (b) corresponde a la repulsión de largo alcance asociada a los controles de tamaño y forma. Se ha supuesto que esta interacción es la misma para todos los pares de células. El número de estos pares es $\frac{N(N-1)}{2}$. El término final corresponde a la diferencia entre las células de la periferia y las del interior. Para una cierta área de la mancha esta “repulsión” será mínima para manchas circulares, en las que el perímetro es mínimo. Por lo tanto el área de la mancha es proporcional al número de células, (N) .

Derivando con respecto a (N) los dos primeros términos de la función E , y luego igualando esta derivada a cero tendremos el valor de equilibrio de (N) , que denotaremos como (N_{eq})

Dicho valor es proporcional al área de equilibrio de la mancha y se obtiene:

$$N_{eq} = \frac{1}{2} + \frac{a}{b}$$

Para manchas circulares, en las que se minimiza la repulsión asociada al perímetro, (N_{eq}) es proporcional al cuadrado del radio. Si se tiene una repulsión residual entre manchas la configuración de equilibrio en una región plana estará dada por manchas circulares, de área proporcional a N_{eq} , igualmente espaciadas, lo que corresponde a un patrón hexagonal. En el caso de las serpientes este patrón será válido cuando el radio de las manchas sea pequeño respecto al radio del cuerpo del reptil, como se observa en la imagen siguiente.

Cuando el radio de las manchas crece manteniendo fijo el radio del cilindro, se llega a un valor en que la mancha rodea el cilindro y sus extremos se tocan, de modo que ahora la configuración que minimiza el perímetro es la de un anillo alrededor del cilindro, como se muestra en la siguiente fotografía.

En los planteamientos anteriores se ha supuesto que la interacción con el fondo mesenquimatoso es constante y no depende de la posición, involucrando sólo una modificación del valor del coeficiente a de la ecuación. Si la interacción con el fondo varía con la posición, a lo largo de la dirección dorso-ventral, las células tenderán a ocupar la región en que la estimulación debida a la interacción con el fondo sea mayor. Si esta estimulación es mayor en la región dorsal, dependiendo del gradiente de estimulación se pasará de anillos, a anillos asimétricos y luego se podrá romper el anillo dando lugar a una mancha. La forma de esta mancha dependerá de los detalles de la interacción con el fondo como se observa a continuación.



Figura 4.7: Foto que muestra los patrones hexagonales en la parte dorsal, manchas al aumentar el grosor del cuerpo y la transición a bandas hacia la cola en *Crotalus atrox* ([http://: www.wikipedia.org](http://www.wikipedia.org)).

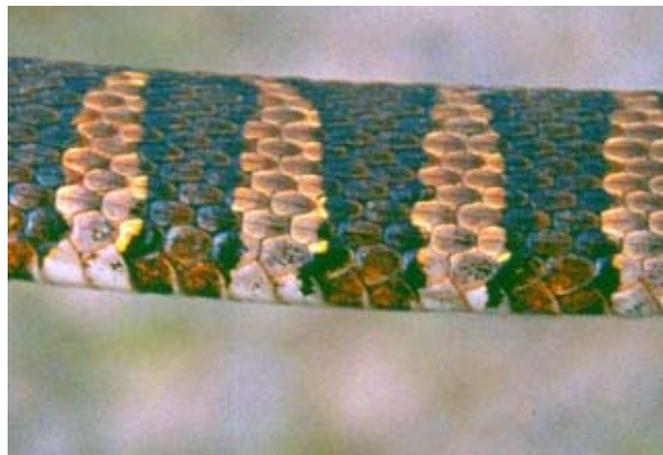


Figura 4.8: Foto que muestra los anillos alrededor del cilindro en una serpiente(tomada por Jeff leClere en [http://: www.HerpNet.net](http://www.HerpNet.net))

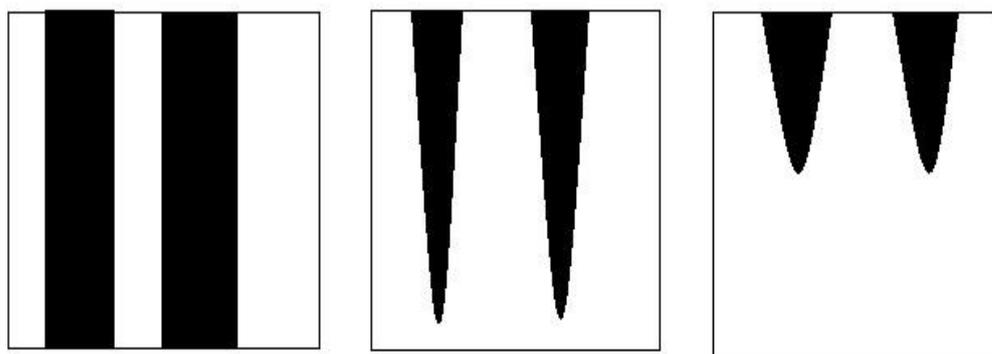


Figura 4.9: Variación del patrón de bandas a manchas al cambiar la adhesividad.

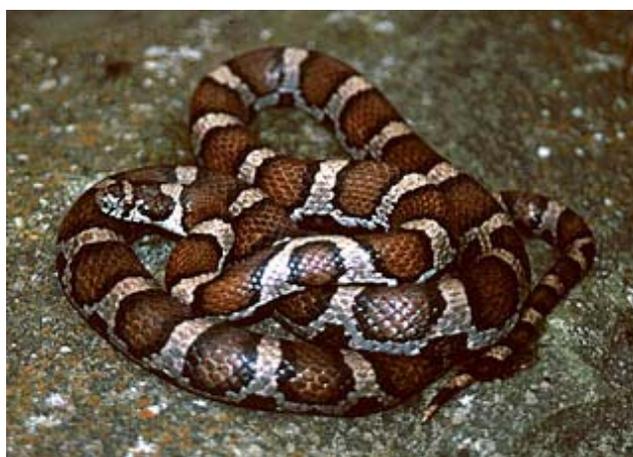


Figura 4.10: Imagen que nos muestra la transición de bandas a anillos asimétricos en *Lampropeltus getula californiae*. (por Jeff leClere en <http://www.HerpNet.net>)



Figura 4.11: Fotografía que muestra la variación dorso ventral y por lo tanto la variación de la adhesividad en una serpiente, *Epicrates cenchria cenchria*. (<http://www.wikipedia.org>).

Cualitativamente uno espera que las células tiendan a desplazarse en la dirección donde la interacción atractiva, adhesividad, con el fondo sea mayor, aumentando en esa región, la curvatura local del perímetro de la mancha. Y se puede obtener la expresión:

$$C(y) = K + V(y)$$

En esta fórmula $C(y)$ es el valor de la curvatura local, K es una constante y $V(y)$ es el valor de la estimulación local debida a la interacción con el fondo.

Con esta fórmula, dada una mancha con cierta forma, podemos derivar la magnitud de la adhesividad local con el fondo. En las zonas donde el perímetro cambia bruscamente de dirección se tendrá una curvatura grande y una adhesividad fuerte, lo que se esquematiza a continuación.

En el caso de los patrones romboidales, la zona de curvatura brusca que observamos en el esquema anterior implica una línea longitudinal de interacción fuerte como la que se presenta en el caso del tritón.

En el grupo de las serpientes es posible encontrar variaciones en los patrones cromáticos dentro de la

misma especie ya sea longitudinales, transversales o transiciones a lo largo del cuerpo. En la figura siguiente se representa la formación de líneas transversales, en este caso las manchas que son circulares y por lo tanto ausentes de la “línea de adhesividad”, se deforman a medida que “se activa”

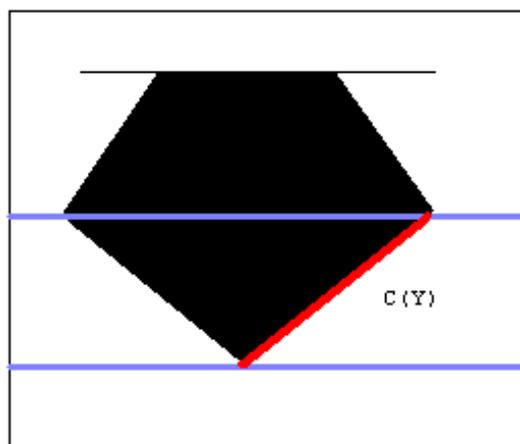


Figura 4.12: Esquema que representa el fenómeno de adhesividad. Las líneas azules representan las bandas de adhesividad y la línea roja muestra muestra la curvatura de la mancha $C(Y)$ con una adhesividad fuerte.

dicha línea; eventualmente se tocan dando lugar a las líneas longitudinales como se aprecia esquemáticamente a continuación.



fotografía de los patrones longitudinales horizontales en serpientes (cortesía de Jeff LeClere en <http://www.HerpNet.net>).

En el caso de las serpientes, en el que la superficie (el cuerpo de la serpiente) es un cilindro, los patrones dependerán de los valores relativos de los

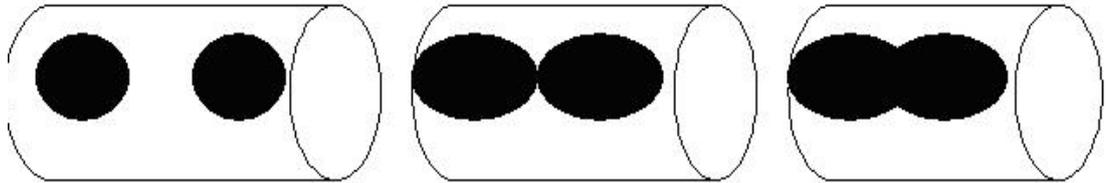


Figura 4.13: Esquema en el que se muestra la formación de líneas transversales en las serpientes.

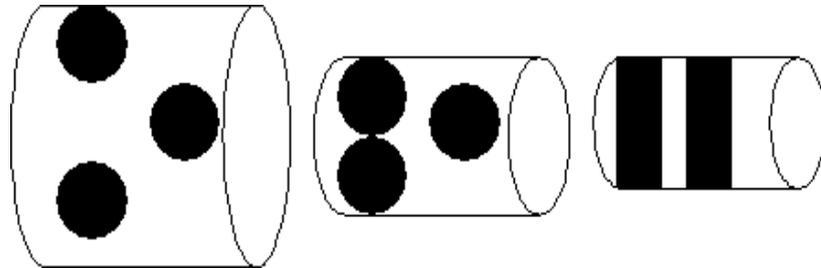


Figura 4.14: Esquema de la manera en la que se forman bandas a medida que disminuye el radio y manchas al aumentarlo.

radios del cilindro o cuerpo de la serpiente, y de las manchas. Si el radio de la mancha es pequeño respecto al del cuerpo, tendremos de nuevo manchas circulares igualmente espaciadas, pero si el radio de la mancha crece con el del cuerpo fijo, habrá un valor en que la forma que minimiza el perímetro de la mancha es la de bandas, “un animal puede tener cuerpo moteado y cola rayada, pero no cuerpo rayado y cola moteada” (Jim Murray en Stewart, 1998). Podemos ver que para los círculos en el plano y los anillos en un cilindro, la curvatura y por lo tanto la adhesividad, es constante.

El modelo que se presenta es relativamente sencillo y al compararlo con los patrones que surgen en la piel de reptiles se percibe la gran relación que tiene con la realidad y con lo que sucede en otros grupos animales en la naturaleza. Este modelo nos habla de que existen mecanismos físicos generales que podemos observar en la generación de las formas vivas, en este caso patrones de pigmentación. Dichos patrones siguen leyes en las que la conservación de la energía es muy importante. La necesidad de conservarla



Figura 4.15: Fotos que muestran en una lagartija que a medida que disminuye el radio de la cola aparece el patrón de bandas. (<http://www.wikipedia.org>).



Figura 4.16: Foto que muestra que a medida que disminuye el radio de la cola aparece el patrón de bandas y de la misma manera la pérdida progresiva del mismo a medida que se ensancha el cuerpo o el radio (<http://www.wikipedia.org>).

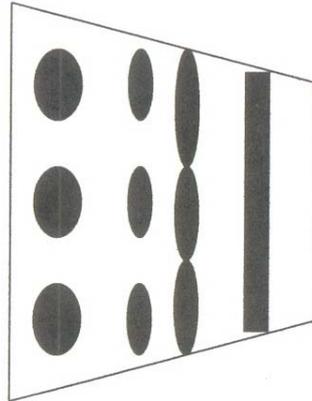


Figura 4.17: Esquema que representa el fenómeno de transición de bandas a manchas a medida que el perímetro aumenta.



Figura 4.18: Imagen que muestra la transición de bandas a manchas. podemos ver que conforme el perímetro del cuerpo aumenta las bandas se rompen y surgen patrones en forma de manchas, ejemplificado con el monstruo de Gila, *Heloderma suspectum*. (<http://www.wikipedia.org>).

ha generado mecanismos generales o patrones estructurales básicos.

Es importante destacar que la interacción entre células, en conjunto con las moléculas de membrana, son fundamentales en el arreglo de los patrones cromáticos, los cuales siguen reglas claramente relacionadas con fenómenos de tipo físico y mecano-elástico al mismo tiempo genético.

Podemos concluir que los mecanismos morfogenéticos tienen bases generales que surgen independientemente de las condiciones microscópicas de los sistemas. La generación de patrones como fenómeno emergente en la naturaleza existe y podemos modelar dichos patrones matemáticamente, independientemente de la complejidad de los organismos en cuestión. Las serpientes, gracias a las características peculiares de su anatomía, nos sirven de guía en la elaboración de modelos matemáticos que nos ayuden a entender más acerca de los mecanismos morfogenéticos y la emergencia de patrones. Tenemos pues que en el caso de las serpientes, en que la geometría del cuerpo es sencilla, se pueden predecir y clasificar los patrones de color mediante mecanismos sencillos coherentes con lo que se sabe del desarrollo embriológico.

Ahora es importante ver de que manera esta característica de organización en la que el resultado es la construcción de formas se aplica a la generación de estructuras en el reino vegetal. En el capítulo siguiente se presenta el caso de la filotaxis en plantas con el fin de mostrar que los mecanismos en la formación de estructuras vegetales siguen caminos similares a los que se han mostrado en animales.

Capítulo 5

Filotaxis, patrones estructurales en plantas

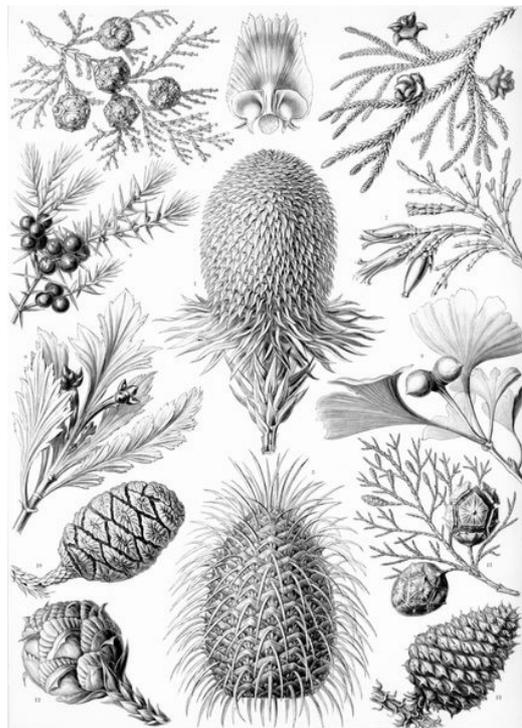


Ilustración que muestra la variedad estructural de coníferas elaborada por Ernst Haeckel en “Kunstformen der Natur” (1904) (en www.wikipedia.org)

A lo largo de este trabajo hemos visto que la naturaleza ha generado una

gran variedad de formas que es posible agrupar dependiendo de planes estructurales definidos que siguen reglas o leyes comunes dentro de la complejidad en la que se generan. Es posible apreciar que no existe, como lo planteó Darwin, un organismo exactamente igual a otro, pero sí en cambio los patrones son parte importante de la dinámica biológica. Es por esta razón que en este trabajo se rescata el pensamiento de “la búsqueda de leyes simples, naturales y ahistóricas que expliquen la generación de las formas vivas” (Miramontes, 1996), es decir que nos ayuden a encontrar unidades estructurales o mecanismos estructurales generales o patrones dentro de la gran variedad de seres vivos.

La certeza de que la modelación matemática es importante en el desarrollo de métodos analíticos en la biología fue probablemente influenciada por el descubrimiento de la existencia de patrones morfológicos en las estructuras vegetales. Las plantas son sin duda la evidencia más factible de la existencia de patrones matemáticos en los seres vivos. Dichos patrones son parte importante en los mecanismos morfogenéticos del reino Plantae y podemos encontrarlos en el arreglo o estructura de todas las partes que las conforman.

A partir del descubrimiento de patrones numéricos en los vegetales se ha realizado una gran cantidad de estudios acerca de las matemáticas en las plantas, que lejos de ser una curiosidad, es un hecho que se ha conservado independiente de la evolución que en individual sufren las especies. Los patrones en la forma de las plantas están fuertemente conservados, lo cual nos habla de una dependencia biológica y estructural con dichos patrones. Al estudio acerca del arreglo geométrico y de los aspectos matemáticos sobre la presencia de patrones numéricos en las plantas, se le ha llamado filotaxis, que significa Phyllo hoja y Taxis orden.

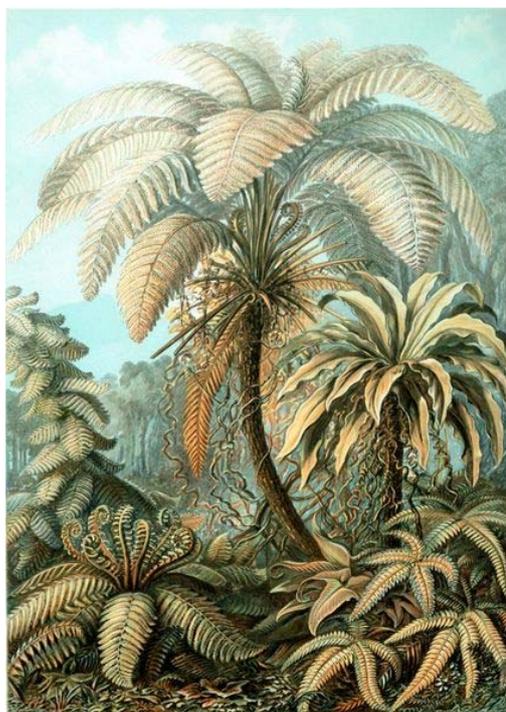
Al hacerse estudios acerca de las matemáticas en el arreglo geométrico de las plantas, la filotaxis se convirtió en uno de los hallazgos más importantes y evidentes dentro de la relación entre las matemáticas y la biología. La modelación matemática en la filotaxis de las plantas ha traído interesantes hallazgos que han gozado de aceptación en la biología debido a lo preciso de sus soluciones, tan regulares que incluso se les han relacionado con las estructuras cristalinas (véase Douady y Couder, 1996).

El problema acerca de los mecanismos implicados en la estructura matemática de los vegetales no ha sido del todo explorado pero a lo largo de la historia se ha visto que las plantas tienen una “forma de construcción similar” (en Álvarez-Buylla, 2002), es decir que existe un plan estructural básico. Los estudios en sistemas dinámicos en conjunto con la síntesis de evolución y de-

sarrollo, han explorado el problema de la filotaxis desde una visión dinámica dentro de los procesos y mecanismos implicados en el desarrollo de las plantas, por lo que es posible analizar al desarrollo de estructuras vegetales más allá del programa genético, como un proceso dinámico en el que la autoorganización es vital en la emergencia de patrones complejos.

En el siguiente apartado vamos a ver un poco acerca de los patrones morfológicos en las plantas, y algunas propuestas que han sido planteadas en la explicación de dichos patrones.

5.1. A patrones básicos, explicaciones matemáticas



Helechos de Haeckel “Kunstformen del natur” (1904)

El mundo vegetal es extremadamente diverso sin embargo dentro de la vastedad vegetal notamos patrones de orden sorprendente; que a pesar de la espectacular multiplicidad en las formas vegetales, existen maneras básicas en el ordenamiento de las hojas y otras estructuras a lo largo del tallo.

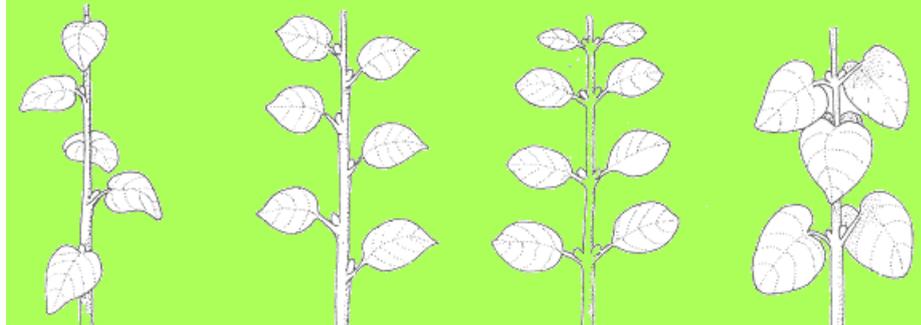


Figura 5.1: Esquema que muestra el arreglo foliar básico en las plantas: alternado, alternado disticho, opuesto, y opuesto decusado respectivamente.

Se encuentran tres tipos esenciales de arreglo foliar. El primero de los arreglos se da mediante el crecimiento alternado de las hojas una sobre otra, que en la figura 57 se muestra como alternado simple y disticho en el caso de las monocotiledóneas. El segundo patrón que existe es el que se produce cuando en cada nodo del tallo, crecen dos o más hojas con la misma cantidad de estas en cada uno. Las hojas de cada nodo van rotando, es decir ocupando los espacios vacíos del arreglo del nodo previo. Y el tercero y más común, es el arreglo en forma espiral, ya sea a favor de las manecillas del reloj o en contra, siguiendo un ángulo estable de $137,5^\circ$ generalmente. También existe la posibilidad de que el arreglo de las hojas y las flores sea mixto, es decir que compartan varios arreglos en la misma planta. A continuación se muestra una figura que esquematiza los tipos de arreglo foliar básicos en las plantas.

Es importante ver que la existencia de patrones dentro del mundo de las plantas nos habla de la presencia de mecanismos genéticos y componentes tomados del mundo estrictamente físico, que en conjunto construyen estructuras que presentan ordenes numéricos que pueden ser analizadas matemáticamente que fueron generadas como parte de un proceso de autoorganización. Los mecanismos morfogenéticos de las plantas utilizan arreglos numéricos sorprendentes y sus matemáticas son tan poderosas que han resistido la evolución individual de cada especie y ahora se conservan de manera casi intacta. Por lo tanto las matemáticas en los vegetales son esenciales para el desarrollo y su evolución.

El reino vegetal ha tomado mecanismos y estructuras del mundo físico, ha desarrollado estrategias evolutivas y adaptativas muy diversas y específicas

en relación a las interacciones con otros seres vivos, como por ejemplo con sus polinizadores; sin embargo las matemáticas inherentes a su estructura y forma son tan invariantes que pareciera que la evolución no tuviera manera de cambiar su dependencia.

Un personaje muy importante en las biomatemáticas como ya se ha mencionado a lo largo de este trabajo, es D'Arcy Thompson quien fue uno de los investigadores más importantes en el estudio de las matemáticas implicadas en la estructura de las plantas y de la extraña particularidad de utilizar números y sistemas numéricos específicos que relacionan estructuralmente a todo el reino vegetal; en sus palabras “la hermosa configuración producida por el arreglo ordenado de hojas o flores en el tallo han sido objeto de admiración y curiosidad, y no menos curioso es lo limitado, incluso el pequeño número de posibles arreglos que observamos y reconocemos”¹ (Thompson 1992).

Gracias a Thompson, quien compilo y trabajó con ideas acerca de las matemáticas en las plantas y las implicaciones con la biología, y actualmente con los estudios en sistemas dinámicos, es que podemos modelar la manera en que las plantas utilizan las matemáticas para estructurarse.

Ahora vamos a ver cuales son estos patrones de los que se ha hablado y para esto es importante mencionar a la serie de números Fibonacci, como el patrón esencial dentro del mundo vegetal.

Leonardo de Pisa o Leonardo Fibonacci (1175-1230), es el responsable de la modelación de la serie de Fibonacci, que es el primer modelo matemático de dinámica de poblaciones que se ha reportado en la cultura occidental (ver en Miramontes, 1996).

La regla que siguió Fibonacci para la elaboración de su modelo es la siguiente:

$$F_{n+2} = F_{n+1} + F_n$$

lo que significa que cada uno de los números es la suma de los dos anteriores: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13....lo que es lo mismo que $1/1=1$, $2/1=2$, $3/2=1.5$, $5/3=1.666\dots$, $8/5=1.60$, $13/8=1.625$, $21/13=1.6154\dots$ si continuamos llegare-

¹ “The beautiful configurations produced by the orderly arrangement of leaves or florets on a stem have long been an object of admiration and curiosity; and not the least curious feature of the case is the limited, even the small number of possible arrangement which we observe and recognize”

mos al límite que es igual a:

$$\frac{F_{n+1}}{F_n} = 1,6180\dots$$

Al observar detenidamente a las plantas vemos que existe un orden numérico específico con respecto a las hojas en el tallo, a este se le llama índice foliar, el cual se consigue obteniendo el número de vueltas que genera un hilo al enrollarlo en el tallo de una planta, este entre el número de hojas a lo largo de tallo:

$$\frac{\text{Número devueltas}}{\text{Número de hojas}}$$

Al sacar el índice foliar de un gran número de plantas se ha visto un patrón constante en la cantidad de brotes por vuelta, por lo que encontramos plantas con $1/2$, $1/3$, $2/5$, $3/8$, $5/13$, $8/21$, $13/34$ siendo cada uno la suma de los dos anteriores, es decir nos topamos de nueva cuenta con la serie de Fibonacci que puede describirse como

$$\frac{F_n}{F_{n+2}}$$

lo que retomando la regla

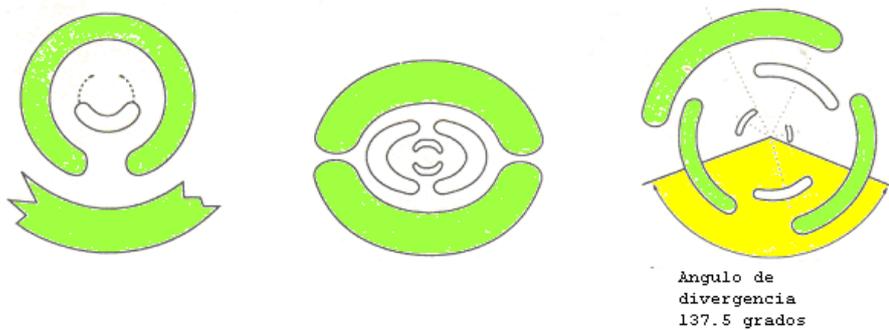
$$F_{n+2} = F_{n+1} + F_n$$

entonces se rescribe la expresión como

$$1 + \frac{F_n}{F_{n-1}} = 1,6180$$

siempre y cuando (n) sea grande

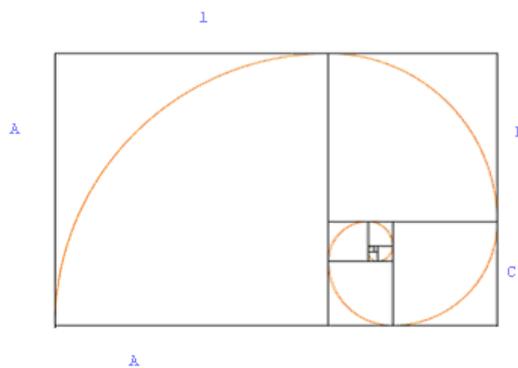
Reformulando la relación del índice foliar, podemos ver que si el cociente entre el número de vueltas y entre el número de hoja, es igual a la fracción de vuelta que existe entre dos hojas continuas, se puede obtener el ángulo entre dos brotes contiguos que es de $137,5^\circ$.



Esquema que ejemplifica los diferentes tipos de filotaxis mostrando la medición del ángulo de divergencia φ (ver en Goodwin, 2001).

Lo más sorprendente de lo dicho en las páginas precedentes es que casi todas las plantas que habitan en nuestro planeta presentan estos patrones y las que no, siguen reglas similares que al tener condiciones iniciales diferentes presentan trayectorias distintas, como es el caso de la “Serie de Lucas”, la cual parte de los números 1 y 3, y presentan un ángulo de divergencia que oscila en los $99,502^\circ$, los ejemplares con dicho arreglo son conocidos como plantas con filotaxis regular.

Ahora es pertinente hablar del número áureo o Φ , el cual está ligado al problema de la filotaxis. El número áureo fue descrito en la Grecia antigua y en la actualidad se formula tomando en cuenta un segmento con una longitud L , el cual se divide en dos subsegmentos de magnitudes A y B respectivamente, de manera que la razón del lado pequeño A al grande B , es igual que la razón del grande al total de la superficie:



Esquema que muestra el rectángulo áureo con una espiral logarítmica. Un rectángulo grande que es dividido en un cuadro y un rectángulo más pequeño que tiene el mismo radio que el rectángulo grande.

$$\frac{A}{B} = \frac{B}{A+B} \text{ donde } \frac{B}{A} = \Phi$$

$$\Phi^2 = \Phi + 1$$

$$\Phi = 1,6180$$

igual al resultado obtenido con la serie de Fibonacci

Si aplicamos la proporción áurea a una circunferencia, podemos medir el ángulo de la circunferencia pequeña y obtenemos $137,5^\circ$, el mismo que el ángulo de divergencia en las plantas φ por lo tanto $\varphi = \Phi$.

Una vez expuesto lo que implican las series de números en las plantas a nivel matemático, es importante ver las entrañas del proceso dinámico y no sólo las soluciones representadas en este sorprendente orden estructural.

Las partes que conforman a las plantas están organizadas en arreglos ordenados de espirales paralelas contrarias representadas en la literatura como i y j respectivamente (véase Douady y Couder, 1992), dichas espirales están formadas por series de números con un orden matemático específico que como ya vimos reciben el nombre de series de Fibonacci, dicho arreglo puede verse en la figura que se presenta a continuación y el resultado lo descubrimos en un gran número de flores y otras estructuras.



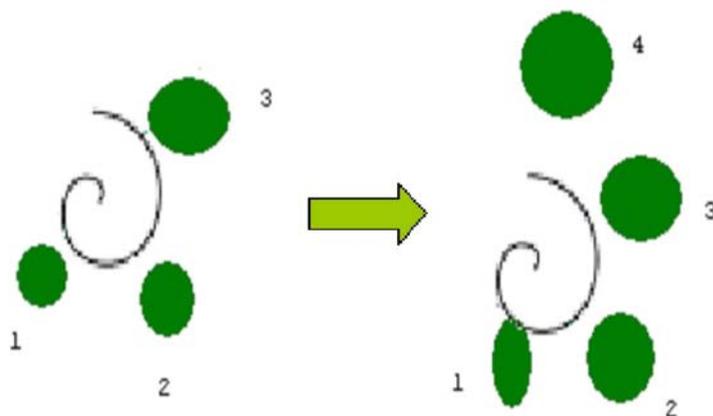
Patrones espirales en girasol (en <http://www.wikipedia.org>).

El proceso por el cual las plantas se construyen dentro de las reglas antes mencionadas, comienza a partir de un punto llamado espiral generativo del que van apareciendo sucesivamente los elementos o estructuras en cuestión,

todas las plantas presentan esta peculiar manera de estructurarse, pero lo que llama más la atención es, qué mecanismos o señales están involucrados para que el meristemo de las plantas genere o inicie dichos patrones.

Con el fin de resolver este problema Douady y Couder (1992) propusieron un modelo para explicar el proceso dinámico implicado en la generación de patrones en las plantas y plantearon al problema de la filotaxia, como un sistema dinámico, dicho modelo es considerado como el más explicativo para entender la filotaxis y su relación con las matemáticas implicadas en la geometría de las plantas.

La explicación a esta suposición es debida a que los patrones de filotaxis aparecen a partir de primordios previamente existentes de manera iterativa. Es decir, que cercano a la punta del retoño en crecimiento, que puede verse como una protuberancia en la periferia del ápice, van generándose los patrones espirales característicos conforme se da el crecimiento, esto es debido a que los primordios existentes son alejados del ápice con la aparición de los nuevos brotes, cada nuevo primordio aparece con una periodicidad T , de la manera siguiente:



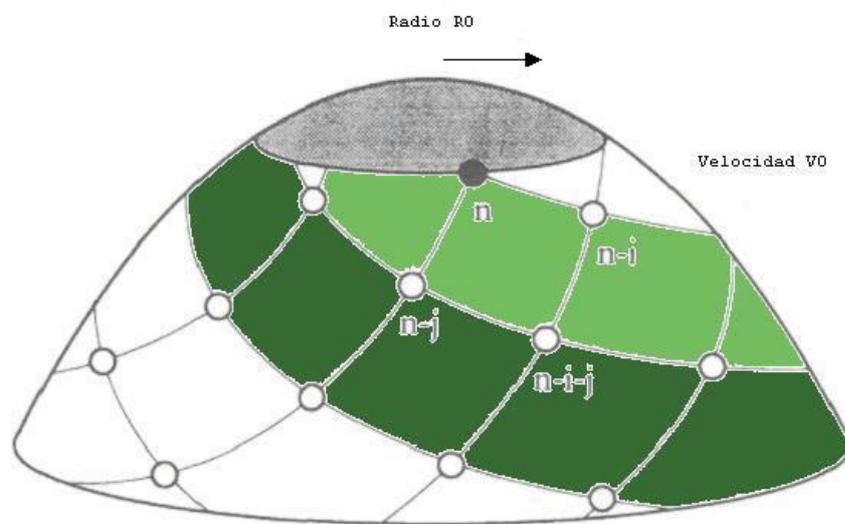
Esquema que representa la punta del meristemo de una planta exponiendo con números la posición de hojas sucesivas a partir del espiral generativo.

Douady y Couder formularon un procedimiento experimental junto con una simulación numérica, que les permitiera comprobar la hipótesis básica que se planteaba.

La información en botánica considerada para el experimento fue que en las plantas se generan elementos iguales con una periodicidad T en un radio

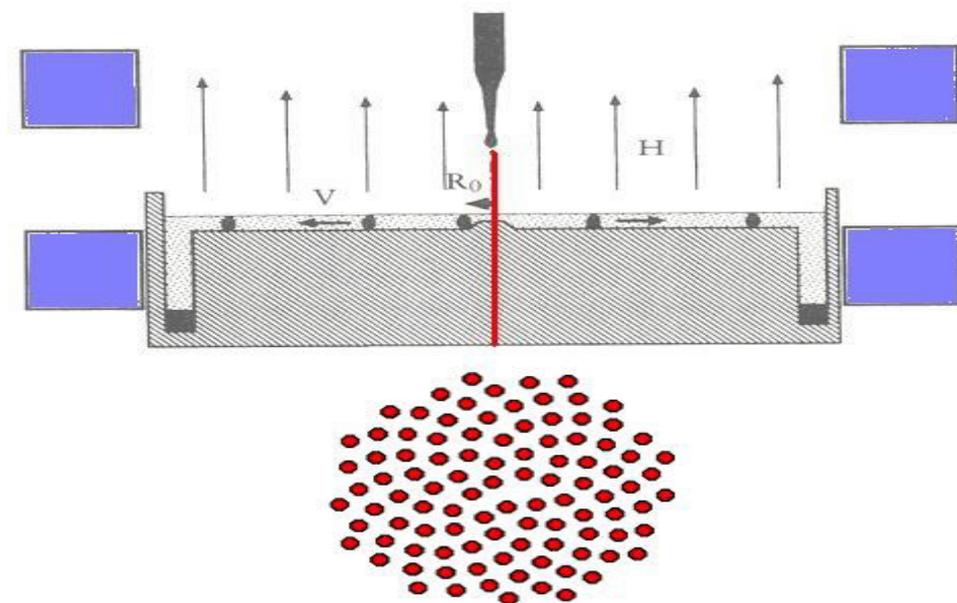
dado R_0 , los elementos van creciendo de manera radial lo mas lejos posible de los brotes previos gracias a una interacción repulsiva de las partes, a una velocidad V_0 . por lo tanto el parámetro que utilizaron fue el siguiente:

$$G = \frac{V_0 T}{R_0}$$



Modelo que muestra el crecimiento en forma de espiral a partir de la emergencia de primordios en el meristemo apical de las plantas (en Douady y Couder, 1992).

Para resolver el problema realizaron un experimento el cual consistía en la construcción de un aparato que constaba de un plato horizontal con un diámetro de 8 cm, y una pequeño cono achatado en el centro simulando el ápice de la planta, llenado con aceite de silicón. Dicho plato se colocaba en un campo magnético vertical creado por dos bobinas. Posteriormente eran liberadas gotas de ferrofluido iónico en ácido nítrico al 8% del mismo volumen, con una periodicidad T simulando la aparición de primordios en el ápice de la planta. Las gotas eran polarizadas por el campo magnético producido por las bobinas, formando pequeños dipolos magnéticos los cuales se repelían entre sí por una fuerza proporcional a la distancia d^{-4} . La velocidad $V(r)$ esta limitada por la viscosidad y fricción con el aceite. El dispositivo se esquematiza a continuación.



Esquema del aparato utilizado por Douady y Couder, en el que se muestran los parámetros empleados para simular los patrones de crecimiento en las plantas (en Douady y Couder 1992).

Los resultados del experimento fueron sorprendentes ya que lograron simular la manera en la que se generan las espirales en las plantas, permitiendo ver que el proceso dinámico por el cual surgen estas formas geométricas características, puede describirse por medio de explicaciones sencillas en el que las condiciones físicas del sistema influyen fuertemente en la generación de dichos patrones; y a su vez comprobar que la formación de dicho arreglo es parte de un sistema dinámico el cual emerge, evoluciona y se autoorganiza.

Los primordios en el ápice van apareciendo y tomando su lugar como parte de un proceso generativo en el que las piezas que van emergiendo se colocan en los espacios desocupados por los primordios previos, los cuales se repelen eléctricamente, “la dinámica de aparición de nuevos primordios en el lugar de menor energía repulsiva crea una estructura final de energía de interacción global mínima”² (Douady y Couder, 1992).

El modelo propuesto por Douady y Couder es robusto ya que describe de un modo muy acertado la manera en la que surgen las espirales como

² “the dynamics of appearance of the new primordia at the place of lowest repulsive energy creates a final structure of minimum global interaction energy”

resultado del crecimiento iterativo de los primordios en el ápice de la planta, siguiendo el orden impuesto por la serie de Fibonacci. Dicha serie surge como resultado de un proceso dinámico autoorganizativo en el que la dinámica del sistema se da independientemente de que se consideren las implicaciones fisiológicas para la formación de dichos patrones. No quiere decirse con esto que no existan explicaciones biológicas a la aparición de espirales en las plantas, pero este modelo nos ayuda a entender de qué manera se conservan patrones que se convierten en estructuras estables y que al parecer proveen ventajas importantes.

La variedad de formas en la naturaleza es limitada y por esta razón pensamos que existen mecanismos básicos que aparecen repetidamente, por lo que podemos hablar de mecanismos generales en los controles de tamaño, forma y crecimiento, premisas para comprender los mecanismos morfogenéticos.

En el apartado acerca de la formación de patrones cromáticos en la piel de reptiles hablamos de la formación de patrones diferentes que van surgiendo durante los cambios en la simetría de traslacional continua a discreta, a lo largo de los cuerpos casi cilíndricos casi unidimensionales de las serpientes; en las plantas de alguna manera sucede lo mismo: éstas también son cilindros en los que a determinadas distancias, que son establecidas por controles de tamaño que suponemos son semejantes a los de los animales, emergen estructuras, que no aparecen al azar sino que siguen reglas matemáticas conocidas dentro de los mecanismos morfogenéticos.

No se sabe aún con exactitud si existen sustancias químicas encargadas de determinar el surgimiento de estructuras en las plantas, pero lo que sí es un hecho es que los modelos matemáticos de los vegetales son claros e innegables. Los modelos nos hablan de la existencia de un sistema dinámico en el que la emergencia de patrones es parte del proceso autoorganizativo.

La relación entre células vegetales es distinta a la relación entre células animales, pero los mecanismos de interacción son semejantes, por lo cual es probable que existan mecanismos de transporte de morfógenos específicos, y el modelo de Keszberg y Wolpert funcionaría de la misma manera. Los patrones en la aparición de estructuras en las plantas son parte de un sistema dinámico en el cual interactúan procesos emergentes como parte de la autoorganización, genes específicos, moléculas específicas, pero conservando patrones estructurales que le permiten al organismo economizar energía.

El ordenamiento estructural de las plantas es justamente la respuesta a las restricciones físicas impuestas por la naturaleza. La estructura cristalina

que se observa en las estructuras vegetales junto con la presencia de las series de números, junto con estrictos valores en el arreglo y ángulos foliares, nos habla de que las plantas no son únicamente el resultado de la interacción de genes sino que forman a su vez parte de la materia que es regida por leyes físicas fundamentales. Para cumplir con las restricciones que el mundo físico impone no es necesaria la utilización de una cantidad enorme de genes.

Muchas veces las respuestas están sumergidas dentro de mecanismos simples que emergen como parte del desarrollo que sigue el sistema, como en el caso de la generación de espirales en las flores, en el que el modelo propuesto por Douady y Couder es el que responde mejor a la mecánica en el surgimiento de primordios en el ápice de la planta y cómo éstos, mediante repulsión eléctrica generan la serie de Fibonacci. De la misma manera se forman los patrones de color en las serpientes: las células interaccionan con las células vecinas generando manchas o bandas.

La complejidad biológica sólo puede explicarse buscando dentro de ella esos mecanismos que se repiten como parte de una simplificación en los procesos biológicos. Al descubrir y modelar matemáticamente patrones estructurales básicos descubrimos la enorme relación que existe entre las matemáticas y la biología y vemos que al existir patrones generales, los mecanismos biológicos para estructurar formas son más sencillos. Por lo tanto los fenómenos biológicos pueden ser formulados dentro de procesos generales básicos que pueden ser encontrados en todos los seres vivos independientemente de las diferencias que encontramos.

Los experimentos que se presentan en este texto son significativos dentro de la idea de que los patrones en la naturaleza, están muy relacionados con la autoorganización. Ésta podría definirse en este contexto como el surgimiento o “proceso espontáneo de organización de elementos individuales en estructuras coherentes”(en Cocho y Miramontes, 2000). Las plantas al igual que los animales y otros sistemas biológicos tienen la capacidad espontánea para desarrollar estructuras, formas y patrones en respuesta a dinámicas internas del propio sistema. En este punto podemos integrar la idea de atractor morfogénico discutido en este trabajo. La autoorganización es un fenómeno que es influenciado por la dinámica del sistema mismo y que tiene como destino final una estructura conservada que “tiende a un atractor bajo la influencia de su dinámica interna” (en Cocho y Miramontes, 2000); esto da como resultado arreglos o patrones morfológicos.

El modelo que planteo para entender la formación de patrones de cromatóforos en animales esta basado en la dinámica y emergencia de estruc-

turas epiteliales las cuales también encontramos en las plantas, como es el caso de los patrones que vemos en los pelos en hojas (tricomas) y raíces (tricoblastos), en la distribución de estomas y espinas (ver Benitez, 2007).

Analizando la información acerca de los patrones de distribución de pelos en las plantas (ver Benitez, 2007), propongo que dichos patrones cumplen las características de la emergencia de patrones en las manchas y bandas en los animales. Por ejemplo en la epidermis de las hojas, la distribución de los pelos no es al azar y se trata de un patrón espaciado, dicho patrón podría tener relación con el área y forma de la hoja, que estaríamos hablando de una superficie plana, como en el caso de las manchas redondas de los animales, las cuales tienen una distribución semejante a la de pelos en las hojas, igualmente separadas unas de otras. En el caso de los pelos en la raíz la distribución que encontramos es en bandas, lo que podría representarse como un patrón de traslación discreta en un cilindro que en este caso sería el cilindro de la raíz.

En las plantas los procesos de desarrollo no requieren de la migración de células pero por esta razón la interacción entre células vecinas y entre capas de un tipo celular y otro cumplen un papel fundamental en la diferenciación. La renovación y regeneración continua de estructuras en las plantas nos habla de que existen controles de tamaño y forma similares a los que existen en animales por lo que considero relevante aplicar, con sus diferencias, el modelo que propongo a los sistemas epiteliales en plantas, que complemente la información generada anteriormente.

La autoorganización es la explicación más clara a la constante estructural que se ha mencionado: no importa la especie, ni los genes específicos, las plantas y animales generan patrones estructurales básicos y universales. Existen explicaciones biológicas en las cuales se trata de ver la relación de este orden estructural tan conservado dentro de los lineamientos estrictamente adaptacionistas, sin embargo la permanencia de los sistemas biológicos en estados estables, morfológicamente hablando, es debida a que los procesos evolutivos son sistemas dinámicos que limitan las posibilidades de las formas. Al existir dichas restricciones las explicaciones dinámicas son más cercanas a las necesidades biológicas reales; los seres vivos requieren restricciones en la forma para la conservación de estructuras dentro de una gama restringida de posibilidades.

Es importante destacar que la filotaxis de las plantas y la formación de patrones cromáticos en los animales como estructuras altamente conservadas y con un comportamiento matemático es parte de la manera en que los procesos de desarrollo embriológico pueden permanecer en la evolución. Las

explicaciones basadas en la selección, adaptación y conservación de ciertos parámetros no han podido resolver del todo por qué las plantas y otros grupos biológicos se estructuran y establecen patrones altamente conservados que trascienden el nivel de especie e incluso de reino. Por medio de la teoría de los sistemas dinámicos podemos ver que la filotaxis es parte de un proceso morfogenético dinámico. Es el resultado viable de la dinámica tanto del desarrollo como de la evolución con sus múltiples restricciones.

Capítulo 6

Discusión

Este trabajo se ha estructurado mediante la discusión de varios aspectos relacionados con la emergencia de patrones estructurales básicos en los sistemas biológicos. En la primera parte considere importante vincular aspectos filosóficos cardinales en la biología como la existencia de especies o esencias en la concepción de los seres vivos y de que manera dentro de la ciencia de la complejidad existen y a la vez trascienden como ejemplo de la existencia de estructuras conservadas, que separan y unifican organismos siguiendo las leyes de la emergencia.

Las formas que se repiten continuamente en la dinámica biológica, que se adaptan y evolucionan, pueden ser vistas bajo la idea de los atractores morfogénéticos. Dichos atractores se han convertido en un campo de investigación fascinante gracias a los modelos realizados dentro de los estudios de evodevo, que sin duda esclarecerán que esta idea, que surgió como explicación teórica, puede ser un mecanismo morfogénético esencial en el desarrollo de las formas vivas.

En este texto la idea de atractor morfogénético sirve como puente entre la teoría de los sistemas complejos y las ideas fundamentales que han surgido en la biología desde sus inicios. Es parte fundamental para argumentar la complejidad que conlleva el desarrollo de la forma y la gran cantidad de sistemas que intervienen en dicho fenómeno. Por esta razón la discusión acerca de cómo concebir y ordenar la diversidad tiene que partir de la búsqueda de patrones en la forma para definir las leyes que los rigen.

En el desarrollo embrionario existen continuas transformaciones que son el resultado de cambios o transformaciones en las fuerzas que dirigen el proceso, la evolución biológica es similar, por lo tanto el desarrollo y la evolu-

ción poseen patrones básicos que al estudiarlos juntos, encontramos que los vínculos que existen no son solamente genes que producen cambios en las frecuencias alélicas los que llevan a cabo ni el desarrollo ni la evolución. Las transformaciones son el resultado de redes que emergen dentro de una dinámica predecible y no predecible, dentro de la dinámica evodevo.

La síntesis de la biología del desarrollo y la evolución ha generado grandes logros en la concepción de los mecanismos tanto evolutivos como morfogenéticos y el camino es largo pero muy promisorio, pero no hay que olvidar que esta nueva área de estudio surge a partir de una larga historia que rescata D'Arcy Thompson, quien fundó las bases modernas del surgimiento de lo que podemos llamar neo evodevo, no para complicar más el nombre sino para dar crédito a los olvidados por muchos, los morfólogos racionalistas.

El trabajo de Thompson representa una parte importante en las raíces del estudio de la transformación en los planes corporales, por esta razón es que esta discusión plantea sus ideas; para Thompson la forma de un objeto estaba estructurada por un diagrama de fuerzas el cual sufría transformaciones debidas a presiones externas, como por ejemplo la adaptación a un nuevo hábitat, o simplemente por las condiciones fisiológicas, químicas, físicas y mecánicas. Las transformaciones que surgen como resultado de dichas presiones las exploró mediante el uso de las matemáticas, y en este texto se intenta lo mismo, comprender algunos aspectos de los mecanismos morfogenéticos mediante el uso de matemáticas.

En este momento en el que se pretende demostrar que evodevo tiene un largo matrimonio, se debe estructurar su pasado y caminar entonces los pasos de su neo nacimiento, por esta razón en este texto se ha considerado primordial hablar de su fusión y así introducir un problema embriológico con soluciones matemáticas.

El estudio acerca de la construcción de las formas vivas o morfogénesis ha tenido un lugar muy importante en la biología en la que ha seguido rumbos diversos. Uno de ellos es como hemos visto, la biología matemática, en la que descubrimos relaciones útiles para comprender la morfogénesis y los sistemas que los seres vivos utilizan para estructurarse. Podemos ver que dichos parámetros no son sólo el resultado de complicados procesos genéticos, sino de soluciones sencillas que están fuertemente relacionadas con las restricciones físicas en las que habitan.

Es importante ver que las respuestas a los problemas biológicos muchas veces son más simples de lo que suponemos, por lo que en este texto se da inicio a una discusión que sin duda requiere de muchas vertientes para

resolverse, sin embargo es importante notar que los controles para estructurar volúmenes y tamaños, y como resultado, formas en los seres vivos, son altamente restrictivos. Algunas veces los parámetros son tan específicos que podemos encontrarlos diferenciando especies pero muchas veces no, es por esto en parte que en ocasiones es complicado definirlos. Los controles morfogenéticos son probablemente generales pero hay que encontrarlos, y es factible que dentro de la línea que propone este trabajo se logren avances.

En este texto se presentan algunos aspectos dentro de la generación de patrones en los sistemas vivos y con esto se trata de generalizar procesos observables a diferentes niveles dentro de la filogenia. Dichos aspectos son sólo ejemplos de los procesos generales que emergen en los sistemas vivos, pero podemos darnos cuenta que independientemente de la enorme diferencia que encontramos entre reinos, especies, e incluso entre individuos, los mecanismos generales son comunes, y muchas veces distinguibles, por lo que el uso de las matemáticas en la modelación de patrones es vital y muy útil en la comprensión de los fenómenos vivos. considero importante relacionar estos fenómenos propuestos ya que en este trabajo se trata de ver, cómo patrones que utilizan reglas sencillas en un mundo natural extremadamente complejo, aparecen como soluciones a problemas estructurales básicos, como lo puede ser la filotaxis o los patrones de color en animales los cuales a su vez tienen fuertes relaciones si se les considera como fenómenos dinámicos básicos.

Los patrones en el desarrollo, ejemplificados con los dibujos cromáticos en la piel de animales, se relacionan con otros controles como los que existen en la filotaxis en plantas, y son parte de un problema morfogenético general. Muchas veces dentro de la biología es difícil encontrar patrones generales, no por que no los haya, sino por la especialización, que genera algunos abismos entre las diferentes áreas de estudio. La biología teórica tiene la facilidad de encontrar los vínculos muchas veces desmembrados por la misma biología por lo que es importante recuperar su lugar en la investigación de la vida.

La morfogénesis por lo tanto nos permite entender los procesos por los cuales los seres vivos se desarrollan desde el momento en que el huevo comienza el proceso de diferenciación, hasta la trayectoria que siguen durante la evolución, por lo que debemos ver la importancia de este proceso en la comprensión de muchos fenómenos implicados en la biología. Si logramos entender cuáles son los mecanismos que producen estructuras ordenadas que siguen trayectorias regidas por fenómenos emergentes de autoorganización dentro de las formas vivas, podremos dar un gran salto que nos permita pensar que la selección y la adaptación no son los únicos fenómenos implicados en la

construcción de formas vivas.

A lo largo del texto se ha hablado de las complicaciones que enfrentan los biólogos en la clasificación de la vida e incluso en la elaboración de conceptos dentro de la sistematización, como el problema de la definición de especie. Para resolverlo se requiere de un trabajo teórico importante que en muchas áreas se ha dejado de lado, sin embargo se plantea como premisa para construir una biología más sólida. Evodevo ha abierto una brecha muy importante que dará como resultado una mayor comprensión de los fenómenos biológicos, y como consecuencia abrirá la posibilidad de la inclusión de ideas que no han sido tomadas en cuenta dentro de las síntesis biológicas anteriores.

Gracias a la unificación de procesos fundamentales como lo son los vínculos entre la evolución y el desarrollo, esenciales para entender a los seres vivos dentro de la complejidad, podemos crear un espacio más receptivo con respecto a los avances teóricos que existen dentro de las biomatemáticas y otras áreas de la biología. Gracias a las herramientas teóricas, y a la modelación matemática, podemos acercarnos a la comprensión de que la vida se desarrolla dentro de la complejidad pero que esto no debe impedir la comprensión de los mecanismos de los cuales echa mano. El trabajo entre biólogos y matemáticos puede formar parte de esta nueva revolución, simplemente hay que dejar que emerjan las ideas dentro las posibilidades que plantea la interdisciplina.

Reconocer a los seres vivos como un conjunto de sistemas dinámicos nos va a permitir no sólo ordenar y describir a los fenómenos biológicos como se ha venido haciendo en la ciencia reduccionista, sino descubrir que la vida no es tan complicada como se ha concebido; es más bien compleja y por lo tanto dentro del marco de la teoría de la complejidad y las herramientas que propone, más sencilla de manejar. Al elaborar nuevas concepciones acerca de los sistemas vivos ingresaremos a una nueva etapa en la investigación y dentro de este marco los diferentes discursos emergen como formas factibles y los problemas para entender la diversidad biológica resultan tener respuestas y avances. Dentro de los planteamientos de este trabajo parto de la necesidad de considerar a la teoría de la complejidad y los sistemas dinámicos ya que nos ayuda a trabajar con la multiplicidad de fenómenos que mantienen a los sistemas vivos. Evodevo es la respuesta de que la concepción acerca de la complejidad y la no linealidad incluso de los procesos genéticos, es vital en el avance de nuevos conocimientos en la biología.

La biología evolutiva del desarrollo estableció las premisas teóricas de

su estudio dentro del marco de la teoría de la complejidad, y ha generado crecimiento y aceptación en muchas áreas de la biología, que es esencial rescatar la manera en la que el estudio del desarrollo creó un puente en la aplicación de la teoría de los sistemas dinámicos dentro de la biología; y cómo estableció la forma en la que dicho problema podría ser tomado como un problema biológico. Por esta razón es importante ver que el camino establecido dentro de la vinculación entre la evolución y desarrollo, nos sirve de modelo en la búsqueda de respuestas a los problemas fundamentales de la biología.

Si logramos comprender los vínculos entre el desarrollo y la evolución posiblemente descubriremos la manera en la que las especies ocupan un lugar en la diversidad, la forma en la que emergen, evolucionan y se extinguen, y cómo los mecanismos morfogenéticos controlan los estados o configuraciones posibles de las formas vivas. De este modo la sistemática podrá elaborar sistemas de conocimiento y ordenamiento de la diversidad más cercanos a las características complejas de los sistemas vivos.

En este prometedor camino, la biología se adentra a un sistema de conocimiento más cercano a los fenómenos biológicos y posiblemente caminando y recorriendo lo ya andado podremos, de cierta manera, contar las múltiples historias de la vida...porque todo lo que surge dentro de ella no puede ser contado de una sola manera, ésta es sólo una de ellas.



Figura 6.1: Caracoles clasificados por Haeckel como Prosobranchia en “Kunstformen del natur” (1904).

Bibliografía

- [1] Aristóteles. *The Metaphysics*. Traducido por John H. McMahon. Prometheus Books. Buffalo, New York. 1991.
- [2] Álvarez Buylla, Elena. “La diversidad de las formas vegetales”. *Ciencias. Revista de difusión. Facultad de Ciencias. UNAM. México. Abril-junio. 1996.*
- [3] Alvarez Buylla Elena, M Benítez, E Belleza, A Chaos, C Espinoza-Soto, P Padilla-Longoria. 2007. “Gene regulatory network models for plant development”. *Current Opinion in plant Biology. 10:83-91.*
- [4] Beldade Patricia, Kees Koops y Paul M. Brakesfield. 2002. “Modularity, individuality, and evo-devo in butterfly wings”. *PNAS. Vol. 99. 22: 14262-14267.*
- [5] Benítez Keinrad, Mariana. Tesis de maestría. *Redes genéticas y determinación de tipo celular en Arabidopsis thaliana. UNAM. 2007.*
- [6] Brown, James H. & Geoffrey B. West. *Scaling in Biology*. Santa Fe Institute. Oxford University Press. 2000.
- [7] Carroll Sean B. *Endless Forms Most beautiful. The new Science of Evo Devo*. W. W. Norton & Company, USA. 2005.
- [8] Chaos Álvaro, M Aldana, C Espinoza-Soto, B García ponce de León, A Garay Arroyo, E Alvarez-Buylla. 2006. “From Gene to flower patterns and evolution: Dynamic Models of Gene Regulatory Networks”. *Journal of Plant Growth Regulation. Vol 25. N. 4. 278-289.*
- [9] Cocho G, Perez-Pascual R, & Rius JL, Soto F. 1987. “Discrete systems, cell-cell interactions and color pattern of animals. I. Conflicting dynamics and pattern formation”. *J. theor. Biol. 125, 419-435.*

- [10] Cocho G, Perez-Pascual R, & Rius JL, Soto F. 1987. "Discrete systems, cell-cell interactions and color pattern of animals. II. Clonal theory and cellular automata". *J. theor. Biol.* 125, 437-447.
- [11] Cook, Theodore. *The Curves of Life*. Dover Publications, INC., New York. 1979.
- [12] De Queiroz, Kevin. 2005. "Ernst Mayr and the modern concept of species". *PNAS*. Vol. 102. supl. 1. 6600-6607.
- [13] De Duve, Christian. *Vital Dust. The Origin And Evolution of Life on Earth*. Basic Books. A Member of the Perseus Books Group. USA. 1995.
- [14] De Duve, Christian. *Life Evolving. Molecules, Mind, and Meaning*. Oxford University Press. USA. 2002.
- [15] Dietrich R. Michael. 2000. "From Hopeful Monsters to Homeotic Effects: Richard Goldsmith's 980 Integration of Development, Evolution and Genetics". *AMER. Zoo.*, 40:738- 747.
- [16] Douady, S y Y. Couder. 1992. "Phyllotaxis as a Physical Self-Organized Growth Process". *Physical Review Letters*. 68:2098-2101.
- [17] Douady, S y Y. Couder. 1996. "Phyllotaxis as a dynamical Self Organizing process Part I: The Spiral Modes Resulting From Time- Periodic Iterations". *J. theor. Biol.* 178, 255-274.
- [18] Douady, S y Y. Couder. 1996. "Phyllotaxis as a dynamical Self Organizing process part II: The Spontaneous Formation of Periodicity and the Coexistence of spiral and Whorled Patterns". *J. theor. Biol.* 178, 275-294.
- [19] Douady, S y Y. Couder. 1996. "Phyllotaxis as a dynamical Self Organizing process Part III: The Simulation of the Transient Regimes of Ontogeny". *J. theor. Biol.* 178, 295-312.
- [20] Epperlein, H.-H & Löfberg. J. 1990. "The Development of the Larval Pigment Patterns in *Triturus alpestris* and *Ambystoma mexicanum*". *Advances in Anatomy, embryology, and cell biology*; vol. 118. Springer-Verlag. Berlin.

- [21] Escoto Eriúgena. División de la naturaleza. Ediciones Folio, España, 1999.
- [22] Espinosa-Soto Carlos, Pablo Padilla-Longoria y Elena R. Alvarez-Buylla. 2004. "A Gene Regulatory Network Model for Cell-Fate Determination during Arabidopsis thaliana Flower Development that is Robust and Recovers Experimental Gene Expression Profiles". The Plant Cell. Vol. 16, 2923-2939.
- [23] Ferrater Mora, José. Diccionario de filosofía 2. Alianza Editorial. Madrid, 1980.
- [24] Goodwin, Brian. How the leopard changed its spots. The evolution of complexity. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 1994.
- [25] Gould, Stephen. J. The structure of evolutionary Theory. The Belknap press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts and London England. USA. 2002-1.
- [26] Gould, Stephen. J. I Have Landed. Splashes and Reflections in Natural History. Vintage. New South Wales, Australia. 2002.
- [27] Gould, Stephen. J. Ontogeny and Phylogeny. The Belknap press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts and London. England. 2003.
- [28] Hickey Michael y Clive King. The Cambridge Illustrated Glossary of Botanical Terms. Cambridge University Press. UK. 2000.
- [29] Jason Scott Robert, Hall y Olson 2001. "Bridging the gap between developmental systems theory and evolutionary developmental biology" BioEssays. John Wiley & Sons, inc 23: 954-962.
- [30] Kaplan, Daniel y Leon Glass. Understanding Nonlinear Dynamics. Springer- Verlag. New York. 1995.
- [31] Kauffman, Stuart A. The Origin of Order. Self- Organization and Selection in Evolution. New York, University of Pennsylvania and the Santa Fe Institute. Oxford University press, 1993.

- [32] Keller, E. F. Making Sense of Life. Explaining Biological Development With Models, Metaphors, and Machines. Harvard University Press. USA. 2002
- [33] Kerszberg Michel y Lewis Wolpert. 1998. "Mechanisms for Positional Signaling by Morphogen Transport: a Theoretical Study" J. Theor. Biol. 191, 103-114.
- [34] Kosko, Bart. Neural networks and fuzzy systems. A dynamical systems approach to machine intelligence. University of southern California. Prentice- Hall, Inc.1992.
- [35] Kosko, Bart. Heaven in a Chip. Fuzzy visions of society and science in the digital age. Three Rivers Press. New York. 1999.
- [36] Levi-Strauss, Claude. El pensaminto salvaje. Breviarios. Fondo de cultura económica. México. 1964.
- [37] Madrid Vera, Juan. La especie: de Ray a Darwin, en Núñez-Farfán, J y L. E. Eguiarte, eds. (1999). La evolución biológica. UNAM. México.
- [38] Margulis, Lynn and Karlene V. Schwartz. Five kingdoms. An illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth. Third Edition. W. H. Freeman and Company. New York. 1998.
- [39] Mayr, Ernst. Una larga controversia: Darwin y el darwinismo. Crítica. Grijalvo, Barcelona, 1992.
- [40] Mayr, E. Species concepts and their application. Capítulo 28 en Ridley, M., ed. (1997). Evolution. Oxford Readers. Oxford University press.
- [41] Mayr, E. Animal Species and Evolution. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts,1979.
- [42] Medrano, González Luis. Morfología, Función y Dinámica de los Organismos en Biología matemática. Un enfoque desde los sistemas dinámicos. Lourdes Esteva y Manuel Falconi compiladores. 2002.
- [43] Meinhardt Hans, Klingler. M. 1987. "A Model for Pattern Formation on the Shells of Molluscs". J. theor. Biol. 126, 63-89.

- [44] Michalopoulos, George K. and Marie DeFrances. 2005. "Liver Regeneration". *Adv Biochem Engin/Biotechnol.* 93: 101-134.
- [45] Miramontes, Pedro. 1996. "La geometría de las formas vivas". *Ciencias. Revista de difusión. Facultad de ciencias. UNAM. México.* Abril-junio.
- [46] Miramontes, Pedro. 2002. "Paisajes embriológicos y genes". *Ciencias. Revista de difusión. Facultad de ciencias. UNAM. México.* Enero-marzo.
- [47] Morin, Edgar. *El método. La naturaleza de la naturaleza.* Cátedra, Madrid, 1998.
- [48] Navarro S, Adolfo G. Y Blanca E. Hernández Baños. Filogenia y clasificación de las aves: una nueva visión, en Núñez-Farfán, J y L.E. Eguiarte eds. (1999). *La evolución biológica.* UNAM. México.
- [49] Nicolis, G. *Introduction to nonlinear science.* Cambridge University Press. UK. 1995.
- [50] O'Hara, R.J. 1993 "Systematic Generalization, Historical Fate and the Species Problem". *Syst. Biol.* 42:231-246.
- [51] Platón. *Diálogos.* Editorial Porrúa, S.A. México, 1969.
- [52] Pinto-Correia, Clara. *The ovary of Eve. Egg and Sperm and Preformation.* The University of Chicago Press. USA. 1997.
- [53] Raff A. Rudolf. 2000. "Evo- devo: the evolution of a new discipline" *Nature reviews.* volume 1.october.
- [54] Raff A. Rudolf. *The Shape of Life. Genes, Development, and the Evolution of Animal Forms.* The University of Chicago Press. USA. 1996.
- [55] Robert Jason Scott. *Embryology, Epigenesis and evolution. Taking Development Seriously.* Cambridge Studies in Philosophy and Biology. Cambridge University Press. UK. 2004.
- [56] Scott F. Gilbert, Opitz and Raff. 1995. "Review. Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology". *Developmental Biology* 173, 357-372 article No. 0032.

- [57] Solé Richard and Brian Goodwin. Signs of Life. How Complexity Per-
vades Biology. Basic Books, New York, 2000.
- [58] Stewart, Ian. Life's Other Secret. The New Mathematics of the Living
World. Hammondsworth, England, penguin books, 1999.
- [59] Stewart, Ian. Nature's Numbers. Discovering Order and Patterns in the
Universe. London: Weidenfeld & Nicolson, 1995.
- [60] Taub Rebecca. 2004. "Liver Regeneration: From Myth to Mechanism"
Nature reviews. Volume 5. October.
- [61] Taylor A. Steeves y Ian M. Sussex. Patterns in Plant Development.
Cambridge University Press. USA. 1989.
- [62] Thompson, D'arcy W. On Growth and Form. New York, Dover, 1996.
- [63] Valencia Ávalos Susana. El problema del concepto de especie, en Núñez-
Farfán, J y L.E. Eguiarte eds. 1999. La evolución biológica. UNAM.
México.
- [64] Vygotsky, Lev. Pensamiento y Lenguaje. Editorial Pléyade. Buenos
Aires Argentina, 1973.
- [65] Waddington, C. H. The Ethical Animal. Phoenix Books. The University
of Chicago Press. USA. 1960.
- [66] Waddington, C. H. The Nature of Life. Georges Allen & Unwin LTD.
UK .1961.
- [67] Waddington, C. H. New Patterns in Genetics and Development.
Columbia University Press. USA. 1962.
- [68] Wallace Arthur. 2002. "The emerging conceptual framework of evolu-
tionary developmental biology" Nature vol. 415. 14 February.