

Hace más de doscientos años, el gran pensador alemán Johan Wolfgang Goethe, escribió *Las tribulaciones del joven Werther*, una novela trágica que muy pronto atrajo la atención de sus contemporáneos e inspiró poemas, obras teatrales, óperas, y hasta decoraciones de porcelanas. En esta obra literaria, un Goethe joven, de menos de 25 años, ya deja ver la semilla de su transformación profesional, la que más tarde lo convertiría en el padre de la

crisis de vocación, cambió de vida nuevamente. Una madrugada de 1786 decidió adoptar un nombre falso y buscar fortuna en Italia, en donde se sumergió en el estudio de la naturaleza. La botánica se convirtió en una de sus pasiones. De hecho, una de sus aportaciones a este campo se gestó durante ese viaje a Italia. Ya con anterioridad el interés de Goethe se había centrado en descubrir los rasgos que los seres vivos comparten entre sí, y al conocer nuevas y diversas formas

sería la hoja. Estas ideas las reunió en su obra *La metamorfosis de las plantas* que publicó a su regreso en Alemania, cuatro años después. Este libro comienza con la descripción del ciclo de vida típico de una planta. Después de la germinación de una semilla, un pequeño vástago con una (en monocotiledóneas) o dos hojas (en dicotiledóneas) emerge del suelo. Conforme la plántula crece, se van produciendo hojas foliares de manera sucesiva, espaciadas alrededor del eje del tallo. Hasta este momento, la

La diversidad de las **formas vegetales** **variaciones sobre un mismo** **tema**

Elena Álvarez-Buylla Roces

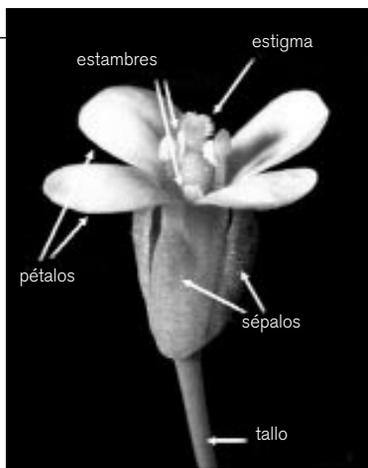
morfología. Fascinado desde joven por las diversas manifestaciones de la naturaleza y consciente de nuestra pertenencia a ella, escribe en esta novela: “¡La naturaleza! Estamos envueltos y abrazados por ella, incapaces de emerger de ella e incapaces de penetrarla más profundamente. Entrometidos e ignorantes, ella nos recibe en los circuitos de su danza, ella misma deriva hacia adelante con nosotros, hasta que nos cansamos y nos caemos de sus brazos”. A pesar de sus éxitos literarios, Goethe decidió servir a la corte de Weimar asumiendo diversas responsabilidades, hasta que a la edad de 37 años, en una

en su viaje a Italia corroboró su idea de que todas las plantas tenían una forma de construcción similar. “Mientras caminaba en los Jardines Públicos de Palermo, me vino como un destello, que en el órgano de la planta que estamos acostumbrados a llamar hoja, subyace el verdadero Proteo, quien se puede esconder o revelarse en todas las formas vegetales. Desde el principio hasta el fin, la planta no es otra cosa más que hoja, la cual es tan inseparable del germen futuro que no se puede pensar en éste sin aquélla”.

Goethe llegó a la conclusión de que había un tema unificador de todas las plantas, cuyo epítome

planta sólo consiste en tallo y hojas. Es interesante notar que Goethe no se preocupó en absoluto por la raíz, que es el órgano que generalmente ancla la planta al suelo y por el cual absorbe nutrientes y agua.

En la descripción del ciclo de vida de las plantas Goethe dice: “eventualmente, la planta comienza a formar flores”. Para él, las diferentes partes de las flores eran fundamentalmente equivalentes a hojas, sólo que en lugar de estar espaciadas alrededor del tallo como las hojas, en las flores están comprimidas y distribuidas alrededor de anillos concéntricos. A estos



Los órganos más externos de la flor protegen al capullo de la flor antes de abrir. Técnicamente nos referimos al capullo floral como meristemo floral. Como los otros dos meristemos de las plantas (el aéreo que da lugar a todos los órganos del vástago y el de raíz que da lugar a la misma), el floral consta de células indiferenciadas. El meristemo floral da lugar a los primordios de los órganos de la flor que crecen y se diferencian en los órganos florales maduros.

En algunas plantas encontramos variantes al arreglo típico de las flores, como las buganvillas, en donde los pétalos no son los órganos más vistosos de la flor. Estas plantas tienen flores muy modificadas, cuyos órganos florales más externos están fusionados formando un tubo, que es la corola en ellas, o sea la suma de sépalos y pétalos que en

la mayoría de las otras flores se encuentran en verticilos separados; alrededor de ellos se halla lo que todo el mundo piensa son los pétalos de las buganvillas. Pero estos "no pétalos" son hojas "pintadas" de colores, que por estar cerca de la flor, llamamos brácteas.

cuarto de millón de especies cuyas flores tienen estambres al centro y están rodeados por los carpelos, los cuales se encuentran en el tercer verticilo.

La semejanza de los sépalos con hojas y de algunas hojas con pétalos, como en el caso de las buganvillas (ver cuadro 1), sirvieron a Goethe para construir y fundamentar la teoría de que los órganos de la flor son intercambiables por hojas y viceversa. Goethe aplicó, entonces, el concepto de metamorfosis, inspirado en el cambio del organismo completo que sufren los insectos al pasar de un estadio larval al de pupa y de éste al de adulto, pero en éstas era más abstracto y se refería a cambios de algunas partes de las plantas a otras.

Resulta difícil pensar, sin embargo, que la mayoría de los estambres y frutos son hojas modificadas. El caso de las rosas es ilustrativo. Las rosas silvestres tienen sólo cinco pétalos, sin embargo, por años se han cultivado las rosas de muchos pétalos por resultar más vistosas. Estas flores anormales con pétalos de más, a veces a expensas de los órganos reproductivos, se han perpetuado recurriendo a esquejes y rebrotes vegetativos por jardineros de todas las épocas. Pero la mayor parte de los botánicos de los siglos XVIII y XIX las consideraban aberrantes e indignas de estudiarse. Jean Jaques Rousseau, amante de la botánica, advertía a las jóvenes damas de los peligros de estas flores: "Siempre que las encuentren dobles, no jueguen con ellas, están desfiguradas [...] la naturaleza no se encontrará más dentro de ellas; ella se niega a reproducir nada a partir de monstruos tan mutilados: pues si las partes más brillantes de la flor, la corola [en este caso refiriéndose sólo

anillos de órganos iguales se les llama, desde entonces, verticilos.

Formas florales de Proteo

Al analizar la estructura de las flores el "Proteo" de las plantas ¿se revela o se oculta? Todas las plantas con flores o angiospermas (alrededor de 250 000 especies) tienen cuatro verticilos de órganos florales (ver cuadro 1), y generalmente presentan en la periferia de la flor el verticilo de los sépalos. Éstos son en general verdes y claramente semejantes a hojas. Después de los sépalos, se encuentran los pétalos, que generalmente son las partes más atractivas de las flores. Al final, en los dos verticilos del centro de la flor, el tercero y el cuarto, se encuentran los órganos que sustentan las células germinales. Los granos de polen, que son los pequeños productores de gametos masculinos, se encuentran dentro de unas estructuras en forma de saco (anteras), que generalmente

están en la punta de los filamentos de los estambres, que es el nombre que se le da a las estructuras masculinas completas. En el centro de la flor están los carpelos, estructuras que contienen los óvulos o gametos femeninos, que al unirse con los masculinos darán lugar a las semillas. Después de la fecundación, los carpelos se diferencian en frutos con semillas dentro. Una vez que las semillas se dispersan y vuelven a germinar, se repite el ciclo vital de las plantas.

Hay variantes de esta fórmula floral que resultan fascinantes y que han captado la atención de los científicos. Éste es el caso de las flores de las monocotiledóneas, como nuestro querido maíz, cuya flor presenta órganos muy distintos pero equivalentes a los de cualquier otra. Quizás la más fascinante, por ser única, es *Lacandonia schismatica*, una especie endémica de la selva Lacandona, descubierta por Esteban Martínez en 1985, y la única del

CUADRO	1	ESTRUCTURA Y DESARROLLO DE LAS FLORES SILVESTRES
--------	---	--

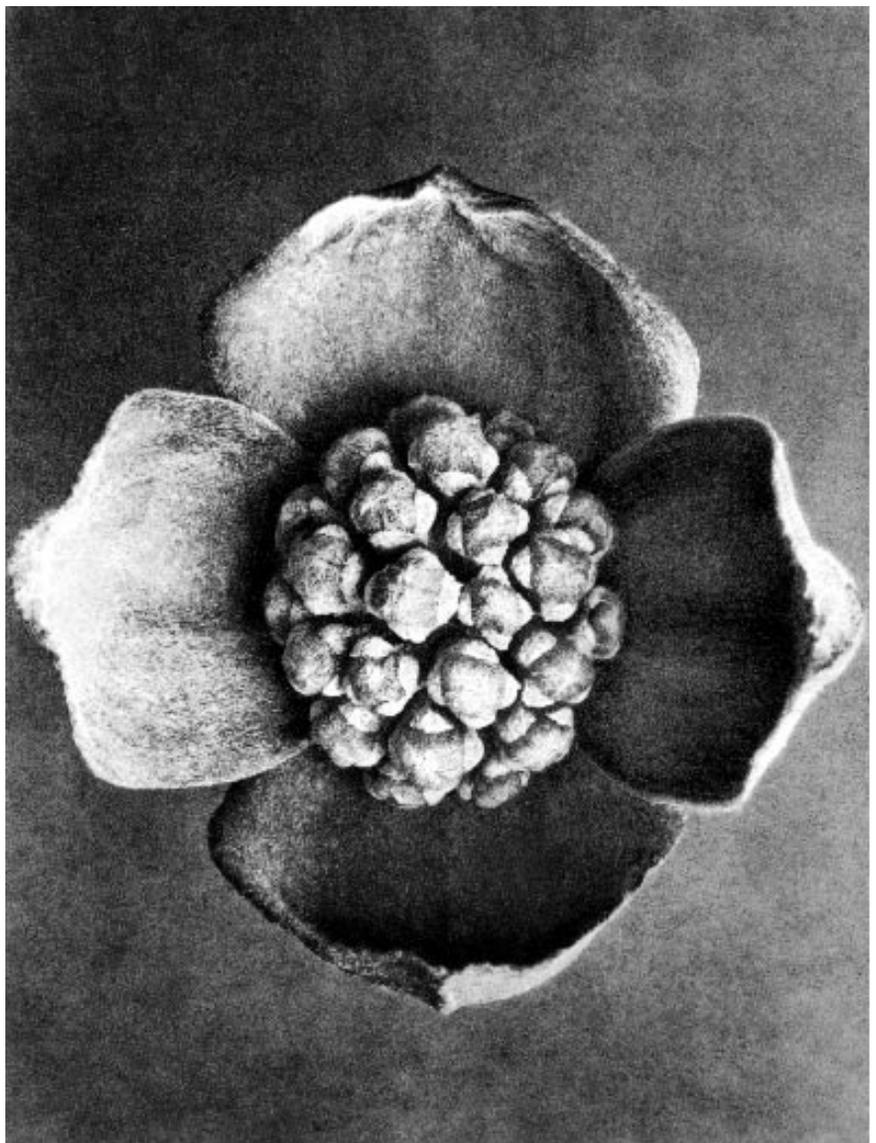
a los pétalos], se multiplican, es a costa de las partes más esenciales [los órganos sexuales], que desaparecen bajo esta adición de brillantez”.

Para Goethe, sin embargo, estas monstruosidades no fueron indignas aberraciones de la naturaleza. Por el contrario, encontró en ellas la evidencia fundamental de su teoría. Las rosas con pétalos supernumerarios le sugerían justamente, que bajo ciertas circunstancias, cuya naturaleza no entendía entonces, aun los órganos reproductivos se podían convertir o transformar en órganos más parecidos a hojas: pétalos. Estas aberraciones evidenciaban que los órganos de la flor eran intercambiables entre sí.

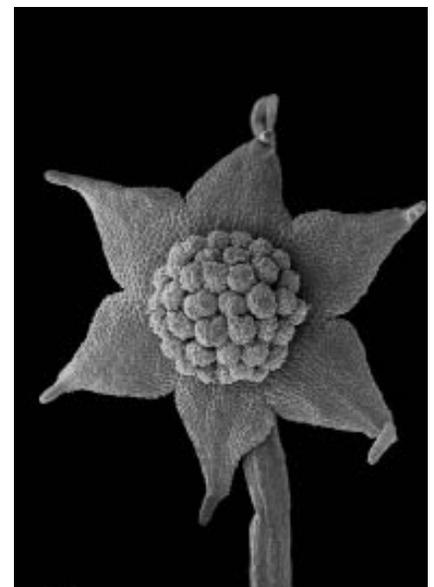
Monstruos de identidad alterada

A pesar del sustento que Goethe encontró en las formas silvestres y aberrantes de las flores, no es sino hasta muy recientemente que sus ideas se han podido poner a prueba de manera experimental. Muchas de las anormalidades de las flores y otras partes de las plantas son causadas por cambios o mutaciones en genes particulares. El análisis de estas aberraciones y de los genes afectados es justamente lo que sustenta la práctica científica moderna en la comprensión de la base genética del desarrollo de la flor y de otras estructuras complejas de los seres vivos.

Las dos especies que se han estudiado sistemáticamente desde 1988 para entender la base genética del desarrollo floral son *Antirrhinum majus*, los llamados “perritos”, y *Arabidopsis thaliana* (cuya foto aparece en el cuadro 1).



Esta última es una pequeña hierba de la familia de las coles y mostazas (Brassicaceae) que no crece silvestre en nuestro país. Los escrutinios de mutantes florales se llevaron a cabo principalmente en dos laboratorios. El primero se encuentra en el California Institute of Technology, (Pasadena, California) a cargo de Elliot Meyerowitz, en donde John Bowman, entonces estudiante de grado recién ingresado, inició entusiasmado el análisis de los mutantes de *Arabidopsis*. El segundo laboratorio está a cargo de Enrico Coen en el John Innes Institute en Inglaterra,



quien en colaboración con Rosemary Carpenter analizó mutantes de los “perritos” con flores mucho mayores y más vistosas que la pequeña flor blanca de *Arabidopsis*.

Estos laboratorios centraron su interés en tres tipos de flores monstruosas, los cuales fueron nombrados A, B y C y son la base del modelo ABC de desarrollo floral (ver cuadro 2). En él se postula que de la periferia al centro, las combinaciones de funciones genéticas que definen los cuatro anillos de la flor son: A (sépalos), AB (pétalos), BC (estambres) y C (carpelos). La importancia de este modelo sencillo es que predice cómo se alteran las identidades de los verticilos cuando falla cada una de las tres funciones que corresponden a cada una de las tres clases de mutantes identificadas.

Se trata de un modelo sencillo de tipo fenomenológico que nos provee de reglas para predecir qué tipo de órgano floral se diferenciará en cada verticilo o anillo cuando desaparece una de las funciones regionales. Incluso predice el arreglo floral de las mutantes que carecen de dos, o incluso de las tres funciones ABC. En las mutantes que carecen de las tres funciones, la flor tiene entonces sólo órganos muy parecidos a hojas. Este resultado ciertamente apoya la teoría de la metamorfosis de Goethe, pues todos los órganos florales quedan en un estado que puede considerarse basal al perder las funciones ABC, es decir, quedan como “hojas”. Entonces, estas tres funciones genéticas son indispensables para la diferenciación de los distintos órganos de la flor a partir del estado basal que aparentemente coincide con el de las hojas foliares.

La explicación molecular de este modelo es también relativamente

1 sépalos 2 pétalos 3 estambres 4 carpelo

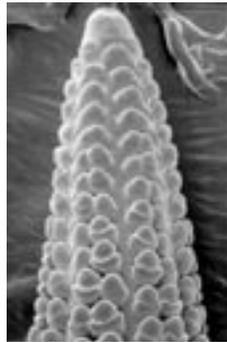
Recordemos que las flores silvestres normalmente tienen cuatro verticilos concéntricos de órganos florales que de afuera hacia adentro proceden en orden: sépalos, pétalos, estambres y carpelos. En mutantes de la clase A, los dos verticilos externos, que normalmente ocupan los sépalos y pétalos, son reemplazados por órganos reproductivos: carpelos se desarrollan en lugar de sépalos y estambres en lugar de pétalos. Si una flor normal tiene la fórmula: sépalos, pétalos, estambres y carpelos, una flor mutante clase A tiene la fórmula: carpelos, estambres, estambres y carpelos. Hay que notar que no es que se muevan de sitio los órganos de la flor, cada órgano se desarrolla en el lugar correcto, pero con identidad cambiada: en el sitio en donde normalmente se desarrollan sépalos y pétalos, ahora se desarrollan carpelos y estambres.

En los mutantes B, los órganos que normalmente se desarrollan en los verticilos segundo y tercero en pétalos y estambres, ahora alteran su identidad desarrollándose como sépalos y carpelos; de tal suerte que estos mutantes B tienen la fórmula floral: sépalos, sépalos, carpelos y carpelos. Finalmente, en los mutantes de la clase C, la fórmula floral es: sépalos, pétalos, pétalos, sépalos. Además en esta clase de mutantes esta fórmula floral se reitera muchas veces pues el gen o genes alterados en ellos también regula el comportamiento del meristemo floral, el cual normalmente se consume totalmente cuando se diferencian los carpelos. Pero en los mutantes C esto no sucede y el meristemo floral sigue proliferando en células indiferenciadas produciendo nuevos verticilos florales con identidad alterada en el centro de la flor. De tal manera que la fórmula floral se escribe entonces: sépalos, pétalos, (pétalos, sépalos)ⁿ. Algunas variedades de flores dobles con pétalos de más pueden pertenecer a esta clase de mutantes.

Para explicar el comportamiento de los mutantes ABC se propuso un modelo en el cual se representa a la flor como cuatro anillos concéntricos que definen las zonas de diferenciación de los cuatro verticilos: sépalos, pétalos, estambres y carpelos. La diferenciación de estas cuatro zonas se controla por la acción combinada de los tres tipos de funciones identificadas por los mutantes ABC. En el modelo ABC, la diferenciación del anillo exterior está regulada por la función A, el siguiente anillo por la combinación de las funciones AB, el tercer anillo por las funciones BC. Finalmente, la diferenciación del anillo más interno, que corresponde a la zona de diferenciación de los carpelos, se regula por la función C.

A nivel molecular los genes responsables de las mutaciones ABC fueron aislados en los “perritos” y en *Arabidopsis*. Sorprendentemente, en ambas flores los genes responsables de las mutaciones eran muy parecidos. Estos genes se bautizaron con el acrónimo MADS, nombre que se le dio al dominio de las proteínas codificadas por estos genes que se pegan a los promotores de los genes blanco. Poco después, se aislaron muchos más genes de este grupo ahora conocido como “familia de genes MADS”. Los genes ABC pertenecen a esta familia: APETALA1 es el gen de la función A, APETALA3 y PISTILLATA son los genes de la función B y AGAMOUS es el gen de la función C. Una vez clonados se hicieron experimentos para analizar en donde se expresan estos genes. En ellos se encontró que los dominios de expresión de sus mensajeros coinciden con los sitios en donde sus mutantes producen alteraciones de identidad de los órganos de la flor. De tal suerte, que APETALA1 se expresa justamente en los dos verticilos externos, y al mutarse, los órganos de estos dos verticilos cambian de identidad. También sabemos ahora que este gen se pega a sitios del promotor de AGAMOUS y lo regula negativamente, y a su vez AGAMOUS regula negativamente a

sencilla: existen genes de identidad de los órganos de la flor de las funciones ABC, que se expresan en parejas de verticilos contiguos. Estos genes se transcriben en moléculas de ARN mensajero, que a su vez se traducen en proteínas. Éstas son indispensables para lo que hemos definido como funciones ABC, son sus elementos constitutivos. Por lo tanto, cuando estos genes mutan, desaparecen las funciones correspondientes y ocurren los



cambios de identidad de los órganos florales descritos por el modelo ABC.

Más allá del ABC floral

En los últimos diez años se ha presenciado una revolución en el entendimiento del desarrollo ontogénico, esto es, el proceso mediante el cual un huevo se transforma en un organismo adulto, en el cual se conectan la variación genética y la variación morfológica y fisiológica de los seres vivos. En plantas, hemos visto que este proceso de desarrollo se perpetúa en el organismo adulto para dar lugar a las variadas arquitecturas de las plantas, y ocurre a partir de los meristemos. Estos son grupos de células indiferenciadas que se encuentran en el ápice de la planta (meristemo apical), en la punta de la raíz (meristemo de raíz) y en las axilas de las hojas (meristemos de inflorescencias y flores).

Gran parte del progreso en el estudio del desarrollo se debe a la aplicación de las técnicas de la genética molecular y el caso de la flor es sólo un ejemplo. La filosofía detrás de este enfoque es que los genes llevan, en forma digital, las instrucciones para hacer un organismo. Quizás el fundador de este enfoque fue el geneticista austriaco Gregor Johan Mendel. Sin embargo, existe una tradición alternativa que enfoca el estudio del desarrollo con una visión más holística. Tal vez las contribuciones de Goethe, sintetizadas en su *Naturphilosophie*, sean las primeras de esta tradición. Hoy día se resumen en el concepto o noción de autoorganización, el cual se refiere a los patrones complejos que pueden emerger en sistemas dinámicos sin la necesidad de que haya instrucciones

específicas que regulen el desarrollo de cada uno de los órganos o estructuras de un organismo.

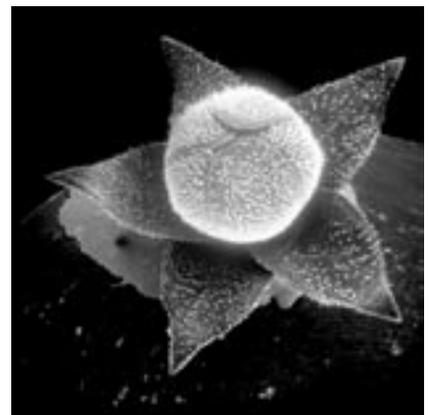
La comunicación entre los “adeptos” de estas dos corrientes es muy deficiente y los geneticistas experimentales comúnmente ignoran las posibilidades explicativas del análisis de los sistemas dinámicos, mientras que los “holísticos” por lo general ignoran el avance informativo de la genética molecular. ¿Son estas dos visiones irreconciliables o pueden complementarse para lograr un mejor entendimiento del desarrollo?

El modelo ABC ciertamente nos da reglas claras para predecir los mutantes homeóticos de identidad de órganos florales y entender parcialmente la base molecular del plan básico “flor”, tan conservado en todas las angiospermas. Pero este modelo no nos brinda una explicación de los mecanismos que subyacen al proceso de desarrollo de esta estructura tan llamativa, cuyo origen fue para Charles Darwin y sigue siendo para los biólogos modernos el “misterio abominable”. Por lo tanto, el

modelo ABC como tal no nos da la posibilidad de entender cómo se originó y cómo ha evolucionado el mecanismo de desarrollo floral para dar lugar a la maravillosa diversidad de formas florales de las angiospermas.

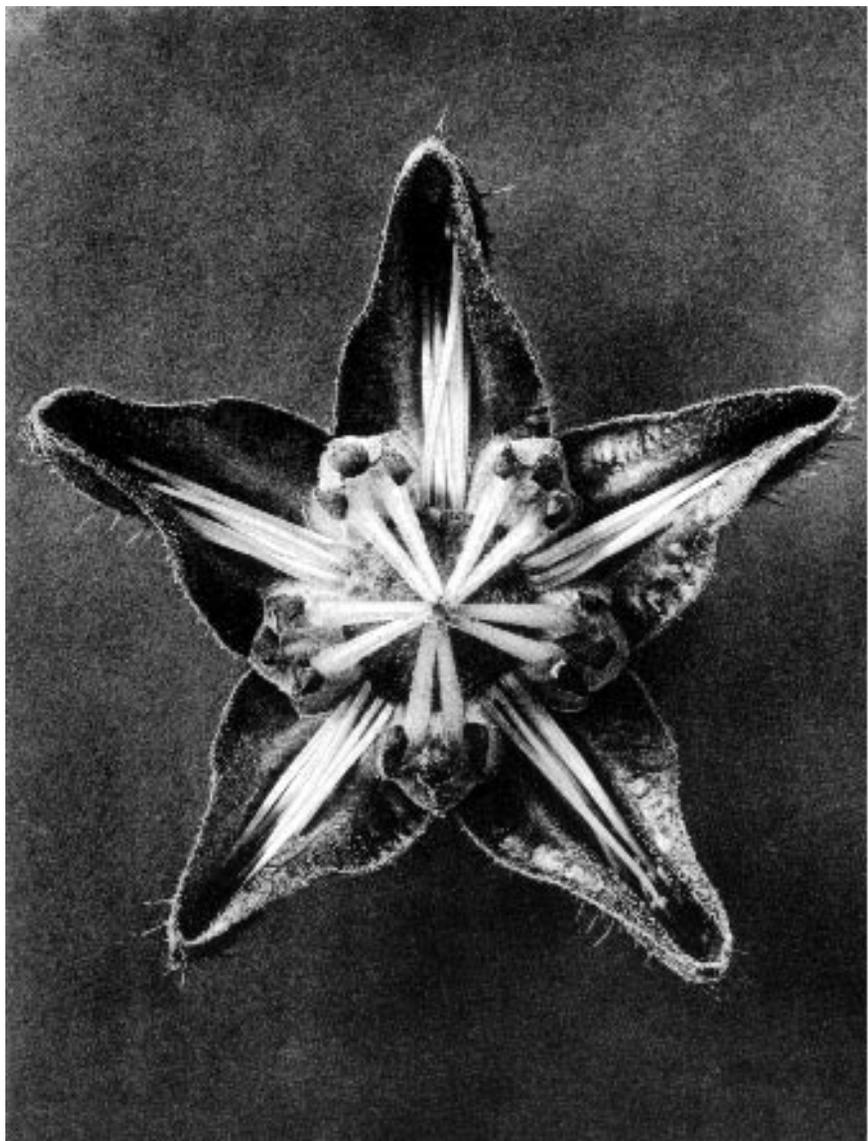
Las mutaciones estudiadas en los laboratorios de Coen y Meyerowitz nos indican que los genes ABC son indispensables para la diferenciación de los órganos de la flor. Sin embargo, ¿son éstos suficientes o hay otros genes involucrados en el desarrollo floral? Para abordar esta pregunta experimentalmente, se han expresado de manera constitutiva (sin regulación espacio-temporal) los genes ABC, esperando transformar hojas en órganos florales. Pero no se ha logrado. Esto sugiere que hay otros factores que contribuyen a redirigir el programa de desarrollo de las hojas hacia el de órganos florales. Por lo tanto, los genes ABC son indispensables pero no suficientes para ello.

Recientemente, se han identificado mutantes de otros genes de la misma familia (los MADS, ver cuadro 2) que parecen ser algunos de estos factores. Se han bautizado como SEPALATA 1, 2, 3, porque cuando mutan se forman flores con sépalos en los cuatro verticilos. Además, cuando sobreexpresamos estos



genes en combinación con los genes A y B, logramos transformar hojas en pétalos ¡Algo así como el sueño dorado de Goethe! Estos nuevos resultados apuntan a una complicación del modelo ABC: la función de los genes *SEPALATA* expresada en los cuatro verticilos es imprescindible en el desarrollo floral. Además, éstos y los genes ABC se combinan en tetrámeros antes de poder reconocer las secuencias a las que se van a pegar para regular la expresión de los genes blanco. Bien dijo Henry Louis Mencken: "Para todo problema complejo, existe una solución sencilla que es simple, elegante (limpia) e incorrecta".

Pero además de los genes *SEPALATA*, sabemos que hay muchos otros genes cuya regulación espacio-temporal tiene que ver con la de los genes ABC. Todos ellos forman parte de una complicada red de interacciones reguladoras que subyace a la diferenciación de los cuatro verticilos florales. Entonces, para comprender el proceso de desarrollo floral necesitamos ir más allá del modelo fenomenológico del ABC floral. Lo que necesitamos saber es: ¿cómo la dinámica de esta red, cuya arquitectura de interacciones es idéntica dentro de todas las células, lleva a los estados de activación estable de los genes ABC-SEP predichos por el modelo ABC que corresponden a los estados de diferenciación de las células de los sépalos, pétalos, estambres y carpelos? Para contestar esta pregunta, elaboramos un modelo dinámico que incluye las interacciones de todos los genes que hasta ahora se han estudiado y que alteran la activación de los genes ABC-SEP (ver cuadro 3). Con él simulamos la acción dinámica



global de esta red genética iniciándola de todas las formas posibles. Eventualmente la red llega a varios estados de activación genética estables (algunos genes prendidos y otros apagados), que corresponden a las combinaciones de actividades genéticas predichas por el modelo ABC para células de los cuatro verticilos florales.

Los resultados de este modelo dinámico indican que un órgano o estructura no se desarrolla por la acción de un gen particular. En cambio, se generan estados de activación estables como resultado

del comportamiento dinámico de redes de interacciones genéticas complejas. Esto nos lleva a la pregunta del inicio de este apartado: para comprender los mecanismos de desarrollo, ¿hasta dónde importan los genes y su naturaleza molecular aislada y cuál es la importancia de los enfoques holísticos?

Sistemas complejos y genes

Cuando los geneticistas dicen que el desarrollo está programado genéticamente, tienen en mente que las estructuras se reproducen a

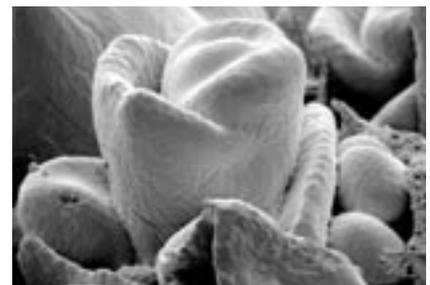
partir de una matriz, que es como un sello, pues la herencia puede considerarse una reproducción con base en un sello. Una estructura que se reproduce así no se genera sino que se copia. En contraste, cuando los holistas dicen que una estructura es autoorganizada, ésta no se reproduce a partir de un sello, sino que se genera y no requiere una serie de instrucciones para hacerse. Una estructura autoorganizada es solamente el resultado de procesos dinámicos derivados de sus características materiales que se inician por algún evento. Por ejemplo, la forma que toma una gota de agua al caer al

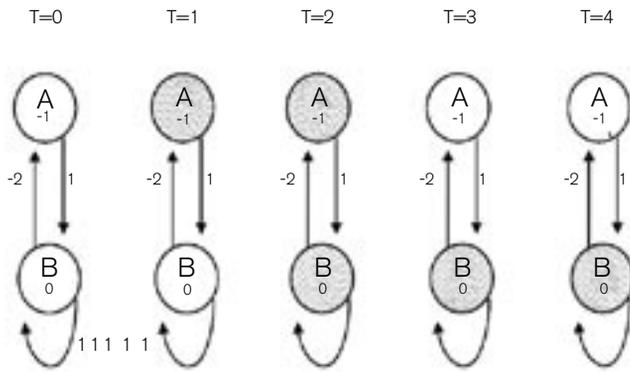
piso es autoorganizada, porque es el resultado dinámico de procesos del agua que se inician por una gota que cae.

A mi parecer, una diferencia fundamental entre las estructuras autoorganizadas no vivas y las formas de los seres vivos, es que estas últimas son susceptibles de evolución. Por ejemplo, el diseño adaptativo fijado por efecto de la selección natural de las estructuras vivas las distingue de las no vivas. Los geneticistas argumentan que por lo tanto las estructuras biológicas no son autoorganizadas, ya que éstas últimas no se adaptan a su entorno para asegurar su

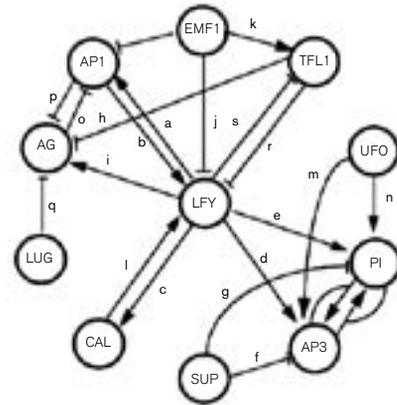
supervivencia y reproducción. Pero sabemos que no todas ellas se han fijado por efectos de la selección natural. Entonces, si no todas las estructuras vivas son adaptativas, aquellos aspectos no adaptivos del desarrollo y las estructuras que de él se derivan, deben entenderse como autoorganizadas y constituir restricciones a la evolución por selección natural. Por otro lado, los procesos que resultan de dinámicas autoorganizadas pueden estar sujetos a selección natural. Al alterar genes, la selección natural modificará los parámetros de un sistema dinámico: la tasa de reacción a una señal o la arquitectura de las redes de interacciones genéticas. Estas alteraciones llevarán al desarrollo de un órgano funcional.

De lo anterior se deriva que los genes no pueden por sí solos hacer una estructura compleja como la flor. Si lo único que se requiriera para que el desarrollo se llevara a cabo fuese la síntesis de una gran cantidad de proteínas específicas, podríamos decir que ya entendemos el desarrollo. Sin embargo, a pesar de que entendemos cómo se traduce la información de los genes en proteínas, no entendemos por ejemplo, cómo la secuencia lineal de aminoácidos se dobla en una estructura tridimensional imprescindible para la funcionalidad de las proteínas. Este proceso es dinámico e involucra leyes de la





modelo sencillo



modelo complejo

Los genes que regulan la transcripción de otros genes codifican para proteínas que se pegan a sitios reguladores o promotores de sus genes blanco. Los genes del modelo ABC son este tipo de genes. Estos interactúan con muchos otros para establecer redes de interacciones reguladoras como las que aquí se muestran. Estas redes se encuentran dentro de cada célula y podemos modelarlas con redes dinámicas que se conocen como redes de Kauffman. En la figura de la izquierda damos un ejemplo sencillo de una red regulatoria. En ella tenemos dos genes, A y B y cada uno tiene un umbral de activación, de -1 y 0 , respectivamente. Si un gen es activado con un valor mayor a su umbral se prende (sombreado). Las flechas representan las interacciones que pueden ser positivas (activaciones) o negativas (inhibiciones). Si iniciamos la red prendiendo al gen A, este activa a B con un valor de 2 y como 2 es mayor a -1 , B se activa; como tiene un asa de retroalimentación positiva de 1 se queda prendido permanentemente y con ello inhibe a A con un valor de -2 que es mayor a 1 , el umbral de A, y por tanto A queda permanentemente apagado.

En este ejemplo sencillo, al estado de la red en que A está apagado y B encendido, que es un estado de activación estable, se le conoce como atractor de punto fijo. En él, cualquier estado inicial de activación de la red (A prendido y B apagado, o viceversa, o ambos prendidos) lleva al mismo estado estable o atractor. Sin embargo, en una red más compleja, como la que opera en las células de los seres vivos, hay un número mayor de genes interactuando y por tanto un mayor número de posibles estados iniciales. Algunos de ellos llevan a distintos estados estables. Estos representan los estados de activación genética característicos de distintos tipos celulares diferenciados. Al conjunto de estados iniciales de activación que llevan a cada uno de los atractores, les llamamos cuencas de atracción.

¿Es posible construir una red con datos experimentales, cuyos atractores correspondan a los estados de activación que predice el modelo ABC? Para contestar a esta pregunta elaboramos un modelo de red que involucra a los genes florales que interactúan con los genes ABC (figura a la derecha). En esta red los genes están representados por los círculos y las líneas indican qué genes activan (flechas) o reprimen (líneas con terminaciones romas) a otros. Los datos de este modelo se derivaron de experimentos genéticos y moleculares publicados por muchos laboratorios. Cada nodo es un gen que puede estar prendido o apagado. Como en el ejemplo sencillo, cada atractor se representa con una lista de los estados de activación (prendido o apagado) de cada gen de la red y corresponde a cada uno de los estados de diferenciación celular. Iniciando la red con todas las posibles combinaciones de genes prendidos y apagados (estados iniciales), dejamos correr el sistema dinámico representado por esta red y encontramos seis atractores. ¿Corresponden estos atractores a los estados de activación de los genes que predice el modelo ABC? La respuesta fue afirmativa.

Por ejemplo, el estado de activación estable que da lugar a células de pétalos tiene prendido al gen de la función A, APETALA1 (AP1), y a los genes de la función B, PISTILLATA (PI) y APETALA3 (AP3). Este atractor corresponde en el modelo ABC a la activación de las funciones A y B. El estado de activación estable o el atractor que da lugar a células de sépalos tiene prendido únicamente al gen de la función A (AP1), y así sucesivamente para los otros estados predichos por el modelo ABC. Además encontramos un atractor que incluye la activación de los genes represores de la flor, que en la red están representados por EMF y TFL. Este atractor correspondería a las células vegetativas antes de la transición a la floración.

CUADRO

3

REDES DE GENES REGULADORES DEL DESARROLLO FLORAL



física, y es sólo un primer proceso después de la síntesis de una secuencia lineal de aminoácidos que involucra sistemas dinámicos. Los organismos no son sacos de proteínas: éstas son el componente más importante de los seres vivos, pero están arregladas en estructuras

con dinámicas espacio-temporales que resultan en patrones también dinámicos y complejos.

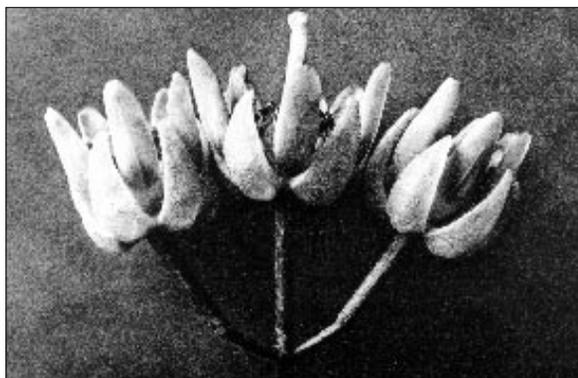
Como nos muestra el modelo de red para el desarrollo floral, es importante saber en dónde y cuándo se activan ciertos genes, pero no es suficiente. Es importante también

entender cómo ocurre la acción local de ciertos genes y cuáles son las consecuencias dinámicas de dicha acción. Por lo tanto, podemos concluir que la información de los genes es importante para entender los mecanismos de desarrollo, pero también lo son las dinámicas autoorganizadas que se generan a partir de las interacciones de los genes.

Cada célula de un organismo multicelular posee la misma información genética, pero distintos

genes están activos en células diferentes. Más aún, una vez que un conjunto de genes está activo en una célula particular, este perfil de activación genética se puede transmitir a células hijas por división mitótica o puede alterar el perfil genético de células vecinas. Por lo tanto, el desarrollo en organismos complejos es el resultado de una serie de procesos dinámicos de diferenciación, uno tras otro. La complejidad de una flor, de un ojo o de un organismo completo, como

nosotros mismos, no surge de un único proceso dinámico que afecta a toda la estructura o incluso a todo el organismo. Por el contrario, esta complejidad es el resultado de una serie de pasos, en la cual los más tardíos afectan sólo pequeñas partes del organismo, y utilizan información genética específica de esa parte. En otras palabras, durante el desarrollo de los embriones en animales o de los meristemos en plantas, éstos se van dividiendo sucesivamente en partes o regiones más pequeñas.



Elena Álvarez-Buylla Rocés

Instituto de Ecología,
Universidad Nacional Autónoma de México.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Álvarez-Buylla, E. R., S. Pelaz, S. J. Liljegren, S. E. Gold, C. Burgeff, G. S. Ditta, L. P. Ribas, L. Martínez-Castilla y M. F. Yanofsky. 1999. "An ancestral MADS-box gene duplication occurred before the divergence of plants and animals", en *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(10), pp. 5328-5333.

Álvarez-Buylla, E. R., S. J. Liljegren, S. Pelaz; S. J. Gold, C. Burgeff, G. S. Ditta, F. Vergara y M. F. Yanofsky. 2000. "MADS-box gene evolution beyond flowers: Expression in pollen, endosperm, guard cells, roots and trichomes", en *The Plant Journal*, 24(4), pp. 457-466.

Coen, E. 1991. "The role of homeotic genes in flower development and evolution", en *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 42, pp. 241-279.

Coen, E. 1999. *The Art of Genes. How Organisms Make Themselves*. Oxford University Press.

Coen, E. S. y E. M. Meyerowitz. 1991. "The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development", en *Nature*, 353, pp. 31-37.

Goethe, J. W. 1790. *The Metamorphosis of Plants*. *Chronica Botanica*, vol. 10, Waltham, Mass. 1946.

Goodwin, B. 1994. *How the Leopard Changed its Spots. The Evolution of Complexity*. Touchstone.

Kauffman, S.A. 1993. *The Origins of Order: Self-organization and Selection in Evolution*. Oxford University Press.

Mendoza, L. y E.R. Álvarez-Buylla. 1999. "Dynamic Network Model of Flower Development", en *Journal of Theoretical Biology*, 193, pp. 307-319.

Meyerowitz, E. M., D. R. Smyth, J. L. Bowman. 1989. "Abnormal flowers and pattern-formation in floral development", en *Development*, 106 (2), pp. 209-217.

Meyerowitz, E. M. 1994. "Flower development and evolution: New answers and new questions", en *PNAS USA*, 91, pp. 5735-5737.

Meyerowitz, E. M. 1994. "The genetics of flower development", *Sci. Am.*, 271, pp. 40-47.

Pelaz, S., G. S. Ditta, E. Baumann, E. Wisman y M. F. Yanofsky. 2000. "b and c floral organ identity functions require SEPALLATA MADS-box genes", en *Nature*, 405, pp. 200-203.

Pelaz, S., R. Tapia-Lopez, E. R. Álvarez-Buylla y M. F. Yanofsky. 2001. "Conversion of leaves into petals in *Arabidopsis*", en *Current Biology*, 11, pp. 182-184.

Purugganan, M. D., S. D. Rounsley, R. J. Schmidt y M. F. Yanofsky. 1995. "Molecular evolution of flower development –diversification of the plant MADS-box regulatory gene family", en *Genetics*, 140, pp. 345-356.

Purugganan, M. D. (1997). "The MADS-box floral homeotic gene lineages predate the origin of the seed plants: phylogenetic and molecular clock estimates", en *Journal of Molecular Evolution*, 45, pp. 392-396.

Purugganan, M. D. 1998. "The molecular evolution of development", en *BioEssays*, 20, pp. 700-711.

IMÁGENES

P. 18: Karl Blossfeldt, *Salvia argentea*, ca. 1928; p. 21: *Cornus florida*, ca. 1932; Barbara Ambrose y Francisco Vergara Silva, *Lacandonia schismatica*, microscopía electrónica de barrido, 2000. P. 23: Barbara Ambrose, *Zea mays* (maíz), ápice de una infrutescencia femenina (mazorca), microscopía electrónica de barrido, 1998; Charles Jones, *Mazorca de maíz*. P. 24: Karl Blossfeldt, *Cajophora lateritia* (Loasaceae), ca. 1932; John Bowman, *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae), 1991. P. 25: Karl Blossfeldt, *Cajophora lateritia* (Loasaceae), ca. 1932. P. 26: *Senecio cineraria*, ca. 1932; Barbara