

BIOLOGÍA VEGETAL

Cuando las plantas hacen matemáticas

Espirales cruzadas,
disposiciones regulares de hojas,
proporciones áureas... Las plantas
producen geometrías complejas
que siguen fascinándonos.
¿Cuáles son los mecanismos biológicos
que las generan?

*Texa Vernoux,
Christophe Godin
y Fabrice Besnard*



MATEMÁTICA VEGETAL: Las profusas hojas de *Aloe polyphylla*, una especie nativa de Sudáfrica, forman magníficas espirales. Hace tiempo que los biólogos intentan entender los procesos de autoorganización vegetal que dan lugar a tales formas geométricas.

¿Quién no se ha sentido intrigado alguna vez por la belleza de las formas vegetales, por las regularidades y simetrías cuasicristalinas que dan lugar a lo que llamamos «filotaxis»? De las voces griegas *filo* («hoja») y *taxis* («orden»), la filotaxis denota la disposición de las hojas —y, por extensión, la de cualquier otro elemento vegetal— a lo largo de los tallos de una planta. Estas fascinantes estructuras han sido una fuente inagotable de inspiración en arte, desde las obras islámicas hasta las modernistas. Sin embargo, su interés no acaba ahí. Estas formas que nos brinda la biología exhiben sorprendentes propiedades matemáticas que solo hace poco hemos comenzado a descifrar.

Más allá de sus implicaciones en términos evolutivos, los mecanismos que aseguran la autoorganización de esas geometrías complejas han mantenido perplejos a los científicos durante largo tiempo. ¿Cómo emergen estas formas regulares desde el nivel molecular hasta la planta en su totalidad? ¿Cómo «calculan» las plantas? Durante más de doscientos años, los investigadores han empleado matemáticas, física, computación y biología para responder a esta cuestión. Sin embargo, ha sido solo en los últimos veinte años cuando han comenzado a obtenerse progresos significativos. Varios equipos interdisciplinarios, incluido el nuestro, han formulado modelos que combinan los últimos avances en biología molecular con herramientas computacionales para diseccionar el funcionamiento de este sistema complejo.

Para iniciar esta historia, fijémonos en las pequeñas estructuras vegetales que, desde el tallo, son responsables de la filotaxis: los meristemas. Estos tejidos vegetales contienen células madre capaces de producir nuevos órganos de manera incesante. En este pequeño espacio, menor que la cabeza de un alfiler en muchas plantas, cada nuevo órgano se forma en el momento y lugar precisos. El crecimiento continuo del tallo y de los órganos dilata después esta disposición microscópica y genera los patrones filotáxicos que observamos a simple vista. Esta fase de alargamiento secundario de los órganos no suele producir ningún cambio reseñable en su colocación relativa. Por tanto, la filotaxis aparece muy pronto, en el mismo momento en que surgen los órganos en el meristemo. Pero ¿qué determina, en el interior de este tejido que apenas contiene cientos de células, el pequeño grupo de ellas que engendrarán el futuro órgano?

Teva Vernoux es director de investigación del Centro Nacional para la Investigación Científica francés (CNRS) en el Laboratorio de Reproducción y Desarrollo de Plantas (RDP) de la Escuela Normal Superior de Lyon.

Christophe Godin es director de investigación del Instituto Nacional de Investigación en Informática y Automática francés (INRIA) en el RDP.

Fabrice Besnard es investigador asociado del INRIA en el RDP.



ESPIRALES ÁUREAS

Comencemos por fijarnos en la organización de los distintos patrones filotáxicos. El análisis de estas formas geométricas ha revelado propiedades sorprendentes. Los distintos tipos de filotaxis pueden clasificarse atendiendo a dos criterios: el número de elementos insertados en un nudo (es decir, en el mismo lugar del tallo) y el ángulo que subtienden dos elementos sucesivos. Ello permite definir varios tipos de filotaxis, como alterna, espiral, opuesta, combinada o verticilada.

Los estudios botánicos, aunque no precisamente exhaustivos, parecen indicar que las filotaxis espirales son las más comunes. De hecho, ha sido su estudio lo que ha impregnado la filotaxis de un aroma de esoterismo. Pueden distinguirse varios tipos de espirales. El primero liga los órganos en el orden en que fueron gestados en el tiempo, desde el más joven hasta el más viejo. A menudo poco visible, esta espiral generatriz se enrolla longitudinalmente alrededor del tallo, hoja tras hoja, como los escalones de una escalera de caracol.

Cuando las estructuras son muy compactas (imagine una escalera de caracol muy comprimida en su dirección longitudinal), como ocurre en las piñas de las coníferas, la proximidad de los elementos vecinos dibuja otras espirales. Claramente visibles, algunas de ellas giran en un sentido y otras en el opuesto. Si contamos cuántas espirales hay en sentido horario y cuántas en sentido antihorario, en la gran mayoría de las plantas encontraremos dos números no precisamente aleatorios, como ya señalara en 1831 el botánico alemán Alexander Braun: dos términos consecutivos de la famosa sucesión de Fibonacci. En esta secuencia, cada término se obtiene sumando los dos anteriores, comenzando con dos unos:

EN SÍNTESIS

A medida que crecen, las plantas pueden generar formas geométricas sorprendentemente regulares. Muchas de ellas guardan relación con la sucesión de Fibonacci y con el número áureo.

Existen algunos modelos matemáticos que describen buena parte de ese comportamiento. Sin embargo, hasta hace poco se ignoraban las bases moleculares que lo generan.

Esa situación ha comenzado a cambiar en los últimos años. Varios avances recientes sugieren que el desarrollo de las plantas podría no ser tan determinista como se pensaba.

Proporción áurea: ¿realidad o voluntarismo?

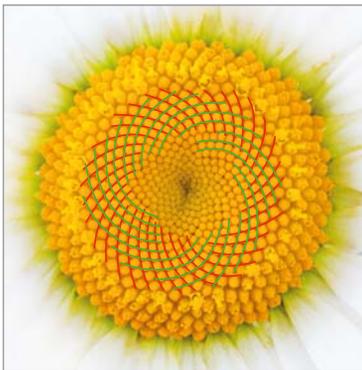
Las filotaxis espirales se han relacionado con la sucesión de Fibonacci de al menos dos maneras: a partir de las parejas de números obtenidos al contar las espirales que discurren en sentido horario y anti-horario (*imágenes*) y mediante el «ángulo áureo» que caracteriza la disposición de dos órganos consecutivos. La presencia del número áureo se ha invocado en todo tipo de contextos, desde la arquitectura y la pintura hasta la astrología. También se ha acudido a este número para describir la geometría de las conchas de los nautilus o las relaciones de proporcionalidad entre diferentes partes del cuerpo humano.

Tales afirmaciones deben tomarse con precaución. En ocasiones, un análisis

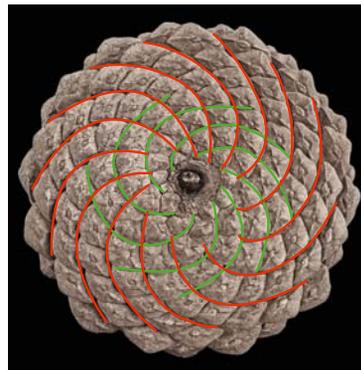
más cuidadoso sugiere que la proporción áurea aparece como consecuencia del redondeo de las verdaderas cifras, de delimitaciones arbitrarias o del sesgo de las medidas. Después de todo, ¿qué podría ser más fácil que encontrar una relación vagamente cercana a 1,6? Las diferencias con el valor correcto siempre pueden achacarse a la variabilidad biológica o a las incertidumbres en la medición. Lo mismo se aplica al ángulo de divergencia observado en la filotaxis: cuando se mide en la planta *Arabidopsis thaliana*, rara vez es igual a 137,5 grados. Pero, estadísticamente, su promedio se acerca a ese valor.

Por otro lado, los números que cuentan las estructuras espirales son enteros. En ellos el redondeo no tiene cabida

y su correspondencia con los términos de la secuencia de Fibonacci no deja lugar a dudas. Hasta donde sabemos, este es el único ejemplo biológico que puede relacionarse de manera sólida con dicha sucesión y, como consecuencia, con el número áureo. Además, ese vínculo se ve reforzado por nuestro conocimiento sobre cómo se forman tales patrones. No obstante, en ocasiones se incurre en un sesgo a la hora de presentar la filotaxis: la atención se centra en las filotaxis espirales de Fibonacci y menos en otros tipos. Una de las cuestiones candentes de la investigación actual consiste justamente en explicar tantos patrones como sea posible, tanto por medio de la modelización como a partir de argumentos biológicos.



Esta margarita presenta una filotaxis espiral de tipo (21, 34). Sus flósculos dan lugar a 21 espirales en un sentido (*verde*) y a 34 en el opuesto (*rojo*). Tales números constituyen dos términos consecutivos de la sucesión de Fibonacci.



Esta piña tiene filotaxis espiral de tipo (8, 13). Las escamas dibujan 8 patrones espirales en un sentido (*verde*) y 13 en el otro (*rojo*). Una vez más, se trata de dos términos sucesivos de la sucesión de Fibonacci.

1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55...

Por ejemplo, una piña suele mostrar 8 espirales en un sentido de giro y 13 en el otro; una margarita, 21 espirales en un sentido y 34 en el otro.

Identificada y estudiada por primera vez en el siglo XIII por Leonardo de Pisa, o Leonardo Fibonacci, esta sucesión exhibe varias propiedades matemáticas notables. En particular, si consideramos la secuencia que resulta de calcular el cociente entre dos términos sucesivos:

$1/1, 2/1, 3/2, 5/3, 8/5, 13/8...$

podremos comprobar que su límite converge a $(1 + \sqrt{5})/2$; es decir, el número áureo, Φ , aproximadamente igual a 1,618. Durante siglos, esta cantidad ha sido considerada una proporción armoniosa, incluso divina, en los tratados de arquitectura, dibujo o música.

En lo que respecta a las plantas, el número áureo se oculta también en el ángulo, relativamente constante, que forman dos órganos sucesivos en una filotaxis espiral. Dicho ángulo se aproxima a 137,5 grados. Recibe el apelativo de «áureo» ya que, si dividimos el ángulo conjugado (222,5 grados; es decir, el que hay

que añadir para completar 360 grados) entre 137,5, obtenemos un valor muy próximo a la razón áurea. Los matemáticos de la antigua Grecia habrían concluido que 137,5 grados es el ángulo que divide la circunferencia de manera más armoniosa posible. De forma recíproca, puede demostrarse que, si generamos una disposición concéntrica de objetos separados por un ángulo cercano al ángulo áureo, aparecerán espirales secundarias cuya cantidad en cada sentido de giro vendrá dada por dos términos consecutivos de la sucesión de Fibonacci.

La presencia del ángulo áureo hace la filotaxis aún más intrigante. ¿Cómo determinan con tanta precisión las células de un tejido, el meristemo, el lugar donde se forma un nuevo órgano? ¿Y por qué aparece tan a menudo este número en el crecimiento de las plantas? Durante los siglos XIX y XX, ante la imposibilidad de observar con detalle lo que sucedía en el interior del meristemo, demasiado pequeño y bien protegido, se concibieron diferentes modelos para explicar la autoorganización y diversidad de los patrones filotáxicos. Y al igual que los astrónomos newtonianos idearon todo tipo de modelos sobre el movimiento de los cuerpos celestes, los investigadores han especulado sobre los mecanismos biológicos subyacentes a partir de observaciones y experimentos macroscópicos.

PRINCIPIO AUTOORGANIZADOR

Hoy sabemos que el ángulo que subtienden dos hojas consecutivas no está determinado genéticamente. En efecto, a menudo se observan filotaxis distintas dentro de una misma especie que no parecen poder heredarse. En algunos especímenes de girasol, por ejemplo, se han observado filotaxis espirales con un ángulo de divergencia cercano a 99,5 grados, en lugar de los 137,5 grados habituales, así como números de espirales secundarias asociados a la sucesión de Lucas, una variante de secuencia de Fibonacci. Tales alteraciones aparecen de manera espontánea, e incluso hay plantas que presentan filotaxis diferentes en sus distintas ramas, las cuales comparten los mismos genes. En algunos casos, un mismo meristemo cambia de filotaxis a lo largo de su vida.

Tales observaciones se vieron confirmadas en los años treinta del siglo pasado gracias a los experimentos de los británicos Mary y Robert Snow. Mediante manipulaciones microquirúrgicas, estos investigadores perturbaron el funcionamiento de los meristemos en varias plantas. En uno de sus ensayos clave, cortaron en dos el meristemo en la parte superior de los tallos de un epilobio (*Epilobium hirsutum*), una planta cuyas hojas se disponen en sentidos opuestos. Las dos mitades de los meristemos continuaron funcionando de manera independiente, pero esta vez con una filotaxis espiral. Aquel resultado sugería que el ángulo de divergencia no era intrínseco a la planta. Al mismo tiempo, apuntaba a la existencia de un mismo mecanismo responsable de las distintas filotaxis.

Esos y otros experimentos llevaron gradualmente a la hipótesis de que eran las interacciones entre los órganos las que, sumadas a las condiciones iniciales (el número y la posición de los órganos ya existentes en el momento en que se forma uno nuevo), generaban un patrón determinado. En general, el principio subyacente puede resumirse con una regla sencilla: en el meristemo, un órgano se forma en el momento y en el lugar en el que el crecimiento de la planta le deja sitio suficiente.

Durante la segunda mitad del siglo xx, varios investigadores exploraron el potencial de este principio autoorganizador. Se desarrollaron numerosos modelos tisulares y de formación de órganos, los cuales condujeron a la identificación de un precepto común a todos los sistemas filotáxicos: los órganos recién creados generan a su alrededor una señal inhibitoria, lo que suprime la formación de nuevos órganos en sus inmediaciones. La superposición de esas señales crea en la superficie del meristemo

un «campo de inhibición», el cual determina el momento y el lugar de crecimiento de los nuevos órganos.

UN MODELO UNIFICADO

A partir de ahí, a principios de los años noventa, Yves Couder y Stéphane Douady, de la Escuela Normal Superior de París, desarrollaron un modelo físico de la filotaxis. Estos investigadores observaron que las gotas de un fluido metálico colocadas en un campo magnético reproducían, al repelerse y alejarse del centro, los principales tipos de filotaxis. Después, a partir de este comportamiento, desarrollaron un modelo matemático que pretendía sintetizar y unificar las modelizaciones previas. En él, el meristemo en crecimiento es considerado un sistema dinámico determinista. Su trabajo confirmó que era posible generar ángulos de divergencia muy precisos sin haberlos fijado de antemano: el ángulo entre dos órganos consecutivos, así como el tiempo de generación entre ellos, resultaron ser propiedades emergentes de los mecanismos de inhibición y de crecimiento de la planta.

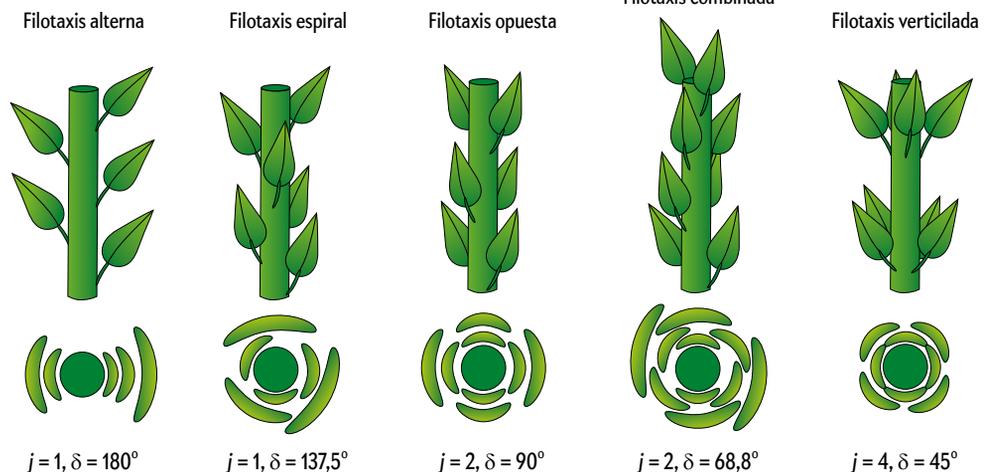
Con todo, la mayor virtud del modelo residía en su poder explicativo. Un solo mecanismo permitía reproducir todas las filotaxis observadas, desde los tipos principales hasta otros más exóticos, así como las transiciones naturales entre filotaxis e incluso algunos experimentos de perturbación del crecimiento, como los de Mary y Robert Snow. En este modelo, la aparición del patrón de filotaxis queda determinada por un solo «parámetro de control» geométrico, $\Gamma = d/R$, donde d es el alcance del campo inhibitorio de cada órgano, y R denota el radio de la zona central del meristemo, donde ningún órgano puede formarse.

Al comienzo del crecimiento, el meristemo es pequeño, por lo que R también lo es y el parámetro Γ toma un valor elevado. El primer órgano creará en el meristemo un amplio campo de inhibición. Como consecuencia, lo más probable será que el siguiente órgano aparezca en el lado opuesto; es decir, a 180 grados. Después el meristemo crecerá, R aumentará y Γ se reducirá. El siguiente órgano no podrá aparecer exactamente a 180 grados del anterior, ya que aún experimentará la influencia del campo inhibitorio del primero, al menos si el crecimiento no es demasiado rápido. Como consecuencia, aparecerá a un ángulo ligeramente inferior a 180 grados.

Es posible demostrar que, a medida que el crecimiento continúa y el parámetro de control Γ disminuye, los siguientes órganos aparecerán en ángulos dados por

TIPOS DE FILOTAXIS:

Las estructuras ordenadas que forman las hojas u otros órganos vegetales reciben el nombre de «filotaxis». Los diferentes tipos pueden clasificarse según el número de órganos insertados en un mismo nodo (j), así como según el ángulo de divergencia entre dos órganos sucesivos (δ). En la filotaxis espiral, el ángulo correspondiente queda determinado por la proporción áurea.



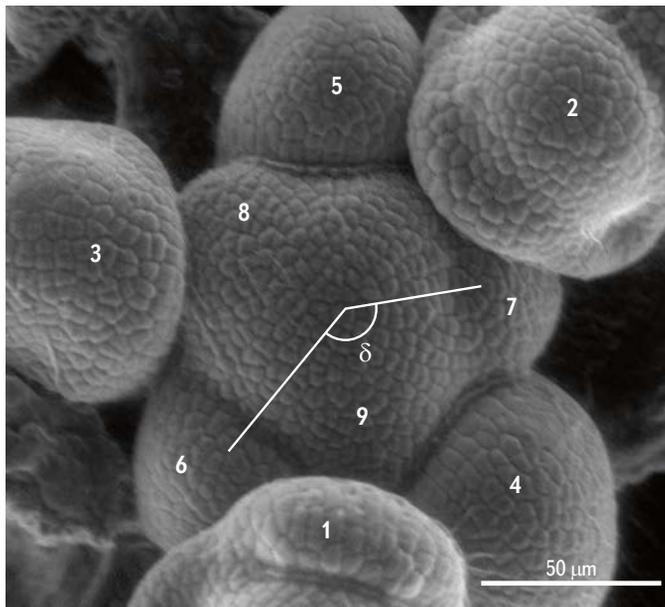
Meristemos y ángulo áureo

En una planta, los meristemos son los pequeños grupos de células indiferenciadas a partir de las cuales se forman los nuevos órganos, como las hojas (*fotografía*). En una filotaxis espiral, el ángulo que forman dos órganos sucesivos vale en promedio unos 137,5 grados, un resultado muy cercano al «ángulo áureo». Dicho nombre se debe a que genera una división de la circunferencia que respeta la proporción áurea, $\Phi \approx 1,618$:

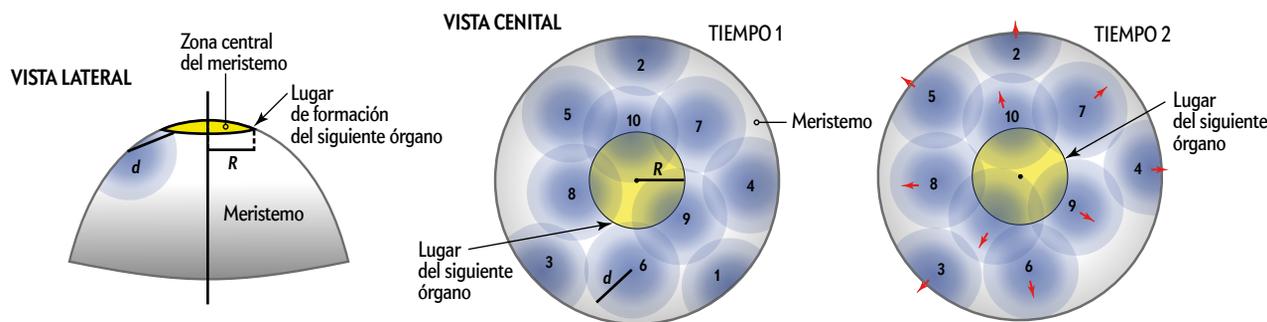
$$360 = 137,5 + 222,5$$

$$360/222,5 \approx 222,5/137,5 \approx \Phi$$

La aparición del número áureo en este tipo de estructuras puede explicarse mediante un modelo de crecimiento (*esquema*) en el que cada nuevo órgano genera a su alrededor un «campo inhibitorio» de radio d (azul) que impide la formación de nuevos órganos en esa zona. Al mismo tiempo, tampoco se permite el nacimiento de órganos en una región de radio R situada en la zona central del meristemo (amarillo). Entre otras propiedades, este modelo implica que cada nuevo órgano aparecerá en el borde de la zona central, donde el resultante de los campos inhibitorios es más débil. A medida que la planta crece, dichos campos van alejándose del centro.



En la filotaxis espiral, la formación de dos órganos sucesivos en el meristemo tiene lugar con una separación angular de unos $\delta = 137,5$ grados. Tanto en esta fotografía como en el esquema, los números indican el orden de formación de cada órgano, del más viejo al más joven.



$$(1 - 1/b)360^\circ,$$

donde b es un elemento de la sucesión de cocientes de Fibonacci. Dado que esta secuencia converge al número áureo, Φ , el ángulo de divergencia tenderá a

$$(1 - 1/\Phi)360^\circ,$$

que no es otro que el ángulo áureo. Por tanto, este ángulo aparece en las plantas debido a dos razones: la dinámica de crecimiento, que hace que el parámetro Γ disminuya, y las propiedades geométricas del desarrollo de los meristemos, que provocan que el ángulo de divergencia tome valores que tienden al número áureo.

A finales del siglo xx, la comunidad científica aceptó este principio geométrico determinista, basado en la inhibición entre órganos jóvenes, como el mecanismo que explicaba buena parte de las distintas filotaxis —espirales o no— observadas en las plantas. Pero, según este modelo, las plantas no «calculan»

nada en sentido estricto, sino que se limitan a disponer sus órganos según la fórmula de Douady y Couder. Sus propiedades matemáticas no serían más que una consecuencia indirecta, aunque sorprendente desde el punto de vista estético, de dicho proceso de autoorganización.

HORMONAS DE CRECIMIENTO

El modelo geométrico determinista de la filotaxis se basa en reglas relativamente simples: un centro que no puede producir órganos, órganos que inhiben la formación de otros nuevos en sus inmediaciones, y un alejamiento gradual del centro de los órganos así creados. Pero esta simplicidad supone un desafío para los biólogos: ¿cómo implementan las plantas estas reglas «simples»? Y en particular, ¿cuál es la naturaleza de los campos inhibitorios? Aunque aún persisten numerosas preguntas, los últimos años han visto grandes avances al respecto. Ello se ha debido, sobre todo, al estudio de la formación de flores en *Arabidopsis thaliana*, una mala hierba fácil de cultivar en el laboratorio.

Paradójicamente, la búsqueda de una señal inhibitoria comenzó con el descubrimiento del agente opuesto: un activador. En el año 2000, el investigador de la Universidad de Berna Cris Kuhlemeier y sus colaboradores demostraron que, en el berro y en el tomate, el transporte de una hormona vegetal, la auxina, era necesario para la formación de nuevos órganos. Hace tiempo que sabemos que esta hormona se desplaza en las plantas gracias a los transportadores de membrana, moléculas que la ayudan a atravesar la pared celular. Kuhlemeier y su equipo demostraron que, si se suprimía ese transporte, las flores dejaban de formarse en la arabisopsis. Sin embargo, al aplicar localmente auxina a una planta cuyo transporte se hallaba anulado, volvía a surgir una flor.

Aquel experimento sugirió que el transporte de auxina causaba una acumulación local de esta hormona, necesaria para la formación de un órgano. Pero ¿qué ocurría con los campos inhibidores? El experimento de Kuhlemeier también proporcionó una pista: para suprimir la formación de un órgano en un determinado lugar, podía bastar con impedir la acumulación de auxina en esa zona. ¿Y si las flores en formación concentraran la auxina de manera tan eficiente que privaran a las células vecinas de esta hormona?

A fin de poner a prueba esta hipótesis con células observadas al microscopio, varios equipos de todo el mundo han combinado estudios biológicos y simulaciones por ordenador. Los resultados indican que tanto el diseño de la red de transportadores de auxina como su dinámica resultan compatibles con los modelos en los que las flores en formación acumulan auxina, al tiempo que privan de ella a las zonas vecinas. Además, muestran que el área central del meristemo es insensible a la auxina. Todos estos fenómenos tienen lugar en la epidermis, la capa celular más externa de la planta. Para deshacerse con rapidez del exceso de auxina, los órganos jóvenes disipan la hormona acumulada en los tejidos internos gracias a la construcción temprana de un sistema vascular. A medida que crecen, las flores se separan del meristemo y dejan de competir por la auxina con los órganos más jóvenes. Este modelo molecular se ha confirmado desde entonces con otras plantas evolutivamente alejadas de la arabisopsis, como el tomate, el maíz o la cebada.

Así pues, puede que una sola molécula desempeñe el papel tanto de activador como de supresor del crecimiento. ¿Resuelve ello el misterio de los campos inhibidores? La realidad es más compleja. En concreto, desconocemos qué mecanismo molecular permite que los transportadores se orienten correctamente en

FUNCIÓN BIOLÓGICA

¿Se debe la filotaxis a una adaptación evolutiva?

¿Para qué sirve la filotaxis? En el contexto de la teoría de la evolución, la pregunta puede reformularse de la siguiente manera: ¿proporciona la filotaxis alguna ventaja adaptativa? Hoy por hoy, carecemos de una respuesta concluyente. Con todo, hemos de ser precavidos con la tendencia espontánea a considerar todo elemento biológico como fruto de una selección positiva *ad hoc*.

Una explicación habitual sostiene que la filotaxis obedecería a una adaptación para captar más luz, ya que minimizaría la superposición entre las hojas. Sin embargo, esta afirmación no resiste un análisis minucioso. En primer lugar, pasa por alto la diversidad de las filotaxis existentes; en concreto, el hecho de que numerosas plantas presentan filotaxis con notables superposiciones. Además, en lo que respecta a las hojas, la filotaxis solo determina su lugar de inserción en el tallo, pero a menudo las hojas se reorientan debido a los movimientos de crecimiento, flexión o torsión mecánica para captar más luz. Por otro lado, no todas las plantas adquieren una ventaja maximizando su exposición al sol, especialmente las que viven en ambientes áridos. Hasta donde sabemos, aún no se ha establecido una correlación entre la tasa de recubrimiento que otorga la filotaxis y la tasa de insolación que reciben las plantas. Por último, este argumento ignora la naturaleza de las estructuras implicadas. La filotaxis no solo concierne a las hojas, sino a muchas otras estructuras vegetales no fotosintéticas y para las que una iluminación máxima es irrelevante: escamas de piñas, flósculos (pequeñas flores) y otros órganos.

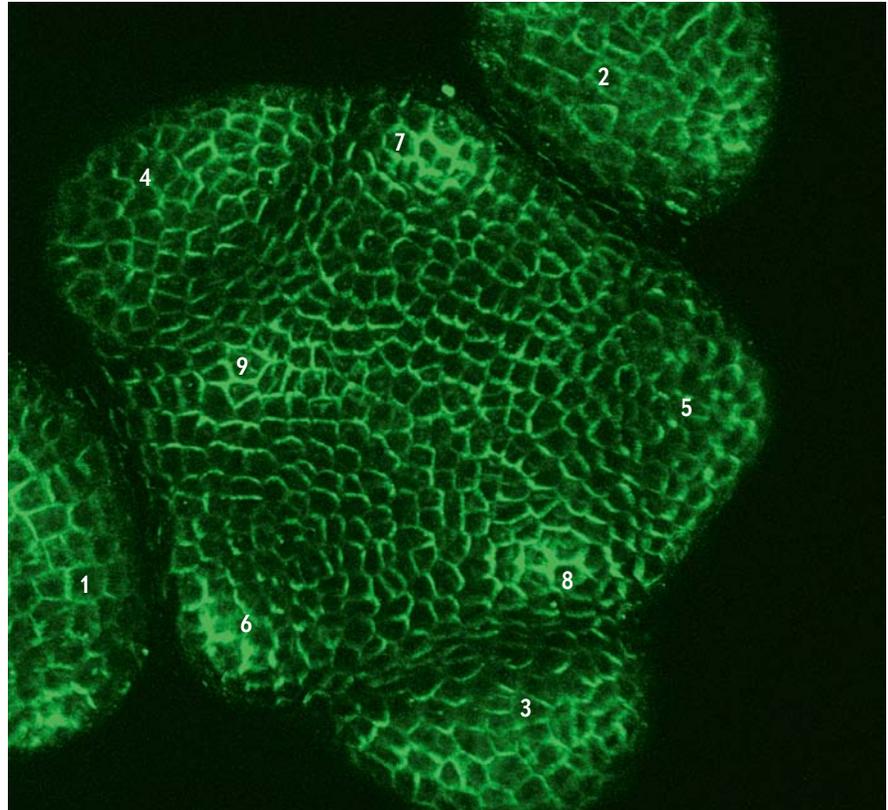
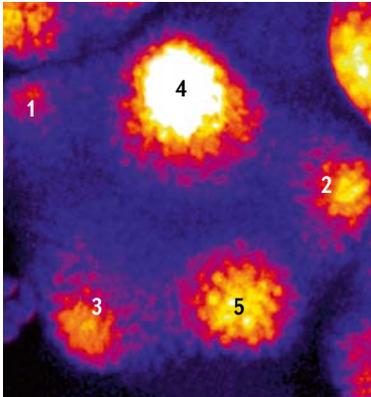
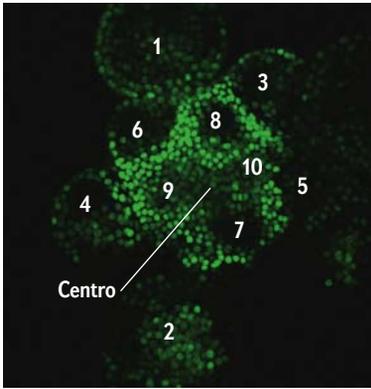
Aparte de optimizar la captación de luz, se han propuesto otras ventajas adaptativas de la filotaxis. Por ejemplo, ya en 1873, el médico inglés Hubert Airy sugirió que una estructuración compacta protegería a los órganos más jóvenes de la planta



Aunque se ha propuesto que la filotaxis maximiza la captación de luz, muy a menudo no ocurre así. Tal es el caso de este arbusto del género *Hebe*, con una filotaxis verticilada muy compacta que no aumenta la exposición al sol.

del estrés externo (temperatura, lesiones, depredación, etcétera). Aunque revisten interés, estas hipótesis adolecen de un problema importante: resultan complicadas de verificar experimentalmente, ya que es difícil comparar distintas filotaxis o modificarlas sin alterar otras características de la planta. Ello al margen de que, en general, medir de manera rigurosa las ventajas selectivas nunca es sencillo.

Una alternativa a estas hipótesis adaptacionistas postula que los patrones geométricos de la filotaxis no serían más que una consecuencia indirecta del desarrollo de la planta, el cual sí constituiría el proceso que se ve sometido a selección. El modo en que las plantas generan sus órganos da cuenta de muchas de las propiedades geométricas de la filotaxis. Por supuesto, esta explicación no excluye que tales propiedades emergentes puedan conferir una ventaja adaptativa particular, lo que en última instancia favorecería la selección de los mecanismos que controlan la formación de órganos.



LAS MOLÉCULAS DE LA FILOTAXIS: En el meristemo, son varias las moléculas que determinan dónde y cuándo aparecerá el siguiente órgano (los números indican el orden de gestación de cada uno). Una hormona, la auxina, se acumula en los órganos en formación (izquierda, arriba). Ello es posible gracias a los transportadores de membrana, proteínas que ayudan a la auxina a atravesar la pared celular (derecha). Al acumularse en un órgano naciente, las zonas vecinas quedan privadas de esta hormona. Por último, otra proteína, la AHP6, también se acumula en los sitios donde crecerán los futuros órganos (izquierda, abajo). En concentración suficiente, esta molécula inhibe la acumulación de otra hormona, la citocinina, que promueve la división celular. En conjunto, los procesos que inducen estas moléculas hacen que los órganos de la planta se generen uno tras otro.

las células para acumular o disipar la auxina. Al respecto existen varias hipótesis. ¿Se orientan los transportadores hacia la célula que presenta una mayor concentración de auxina? ¿O se orientan para maximizar el flujo de esta hormona? Sabemos que los campos inhibidores corresponden a zonas de baja concentración de auxina creadas por los transportadores. Sin embargo, ignoramos qué mecanismos determinan el comportamiento de los transportadores.

¿UNA SEÑAL MECÁNICA?

La señal química proporcionada por la auxina puede que se vea asistida por una señal mecánica. De hecho, rodeadas por una pared rígida, las células vegetales experimentan la presión del agua que almacenan. Además, la forma de los tejidos genera tensiones locales que modifican el comportamiento de las moléculas del citoesqueleto, grandes polímeros que controlan la mecánica y la arquitectura de las células. Y a medida que el tejido crece y se deforma, las células y su citoesqueleto responden a las nuevas tensiones alterando las propiedades de las paredes celulares (su rigidez y dirección de crecimiento), que, a su vez, modifican las fuerzas mecánicas. De esta manera, del tejido en crecimiento emergen campos mecánicos complejos. ¿Proporcionan estos la información necesaria para posicionar los nuevos órganos? Aunque la existencia de un vínculo directo de este tipo aún no se ha demostrado, la mecánica celular sí parece intervenir de manera indirecta en el crecimiento de la arabisopsis.

En primer lugar, nuestro laboratorio ha demostrado que las fuerzas mecánicas influyen en la orientación de los transportadores de auxina. Por otro lado, gracias al estudio de mutantes, al análisis de alteraciones genéticas específicas y a la monitorización precisa del crecimiento mediante microscopía, varios equipos han hallado que la acumulación local de auxina promueve la síntesis de compuestos que ablandan la pared celular, lo que favorece el crecimiento de las células. Todos estos acontecimientos probablemente resulten esenciales para desencadenar el crecimiento de la hoja o de la flor.

¿Bastan esas dos señales? Uno de nuestros descubrimientos recientes lo ha puesto en duda: tras una larga búsqueda, finalmente hallamos un inhibidor que se difunde alrededor de los órganos en formación. Se trata de AHP6, una pequeña molécula que, cuando se encuentra en la concentración suficiente, inhibe la actividad de otra hormona vegetal, la citocinina, la cual promueve la división celular. Sorprendentemente, el campo producido por AHP6 no altera el ángulo entre dos órganos, pero sí impone un ritmo regular en el crecimiento, de modo que la aparición de dos órganos sucesivos queda bien separada en el tiempo. A su vez, ello conduce a una disposición más regular de las flores a lo largo del tallo.

La imagen que emerge de todo lo anterior es la de un campo inhibidor que consta de varias componentes. La distribución de auxina constituye el elemento central, pero este coexiste con otros factores que contribuyen a su robustez. ¿Por qué la auxina no es

el único productor del campo inhibitorio? Esta pregunta, aún sin respuesta, constituye una de las líneas actuales de investigación.

Sin embargo, la investigación sobre la naturaleza de los campos inhibitorios ha dejado de lado otros aspectos. ¿Qué factores aseguran un crecimiento continuo? ¿Por qué no pueden formarse los órganos en el centro del meristemo, incluso si, como hemos demostrado, la auxina se acumula allí? ¿Qué es lo que causa la variación del parámetro de control predicho por los modelos deterministas? ¿Solo del crecimiento de la planta, como se supone, o hay otro mecanismo más específico? Las respuestas dispares obtenidas hasta ahora dificultan la formulación de un modelo molecular unificado.

Es también posible que los modelos deterministas sean insuficientes para describir la filotaxis. En nuestros estudios sobre la filotaxis espiral en *Arabidopsis thaliana*, hemos observado variaciones que no se corresponden con las predicciones del modelo geométrico determinista. En concreto, el ángulo de divergencia se aleja del ángulo áureo cuando se mide a lo largo de los tallos. Tales variaciones no son ruido aleatorio, sino que presentan una estructura muy llamativa. Su estudio estadístico, junto con la observación de la formación de órganos en tiempo real, indica que corresponden a órganos que se forman al mismo tiempo y cuyo orden se intercambia ocasionalmente a lo largo del tallo.

NUEVOS MECANISMOS

La filotaxis de los musgos

Una vía alternativa para entender la geometría de las plantas

YOAN COUDERT

¿Y si nos planteamos la cuestión de la filotaxis desde el principio? Pensemos en una línea de investigación que persiguiera el mismo objetivo (entender la filotaxis), pero que se centrara en una planta que funciona de forma completamente distinta a las estudiadas hasta ahora.

Tales plantas son los musgos, un grupo vegetal que apareció hace entre 440 y 340 millones de años y que, por tanto, es mucho más antiguo que las plantas con flores como la arábida, las cuales se originaron hace entre 245 y 200 millones de años. El ancestro común de estos dos grupos probablemente careciese de hojas. Este órgano habría aparecido de forma independiente y se habría mantenido durante la evolución de ambos tipos de plantas, ya que habría aportado una solución óptima para la captación de luz durante la fotosíntesis. Estamos hablando de un proceso de evolución convergente de las formas. Pero el parecido no se detiene ahí. También los musgos presentan sus hojas repartidas de manera uniforme alrededor de un tallo. La diferencia reside en que el meristemo que las produce está formado por una sola célula, en vez de los cientos de ellas que componen los meristemas de las plantas con flores.

Cada vez que esta célula se divide, una de las dos células resultantes se convertirá en una hoja; la otra permanecerá como meristemo en la punta del tallo. La disposición de

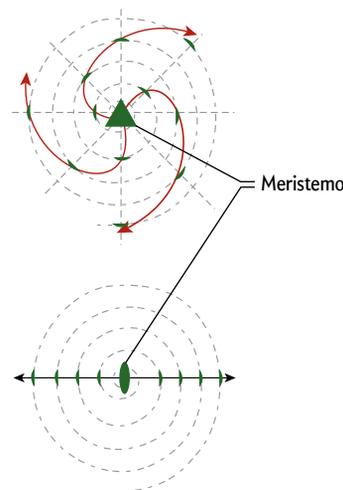
las hojas, por tanto, estará determinada principalmente por la forma de la célula meristemática y por la posición del plano de división. Al igual que en las plantas con flores, el ritmo de producción de las hojas conduce a una filotaxis muy regular, la cual puede ser espiral o «dística» (con las hojas dispuestas en los dos sentidos de una misma recta, *figuras*).

Si comparamos los campos inhibitorios de las plantas con flores con el proceso de división celular de los musgos, queda patente que se trata de mecanismos muy distintos. Sin embargo, ¿podría ocurrir que las señales moleculares que controlan la filotaxis en las primeras desempeñaran un papel en los segundos? No en vano, tanto la auxina como las citocininas se encuentran también en los musgos. Ante un repertorio limitado de moléculas de señalización, las plantas las han «reciclado» constantemente en el curso de la evolución. La auxina posiblemente se halle en el meristemo de los musgos, y puede

que su transporte hacia las hojas por medio de transportadores de membrana, también existentes en estas plantas, resulte necesario para su funcionamiento.

Se ha demostrado que la acumulación de auxina en ausencia de transportadores de membrana bloquea la formación de las hojas. Sin embargo, se desconoce qué función desempeña esta interacción en la manera en que se organizan las hojas alrededor del tallo. Por su parte, las citocininas regulan la proliferación celular y el nacimiento del tallo en los musgos. Pero, de nuevo, desconocemos su papel exacto en la filotaxis. Hoy por hoy, aún quedan numerosos aspectos por explorar para entender cómo plantas tan alejadas evolutivamente entre sí pueden acabar mostrando una apariencia similar.

Yoan Coudert investiga en el Laboratorio de Reproducción y Desarrollo de Plantas de la Escuela Normal Superior de Lyon.



En los musgos, el meristemo que genera las hojas consta de una sola célula. Según su forma y proceso de división, las hojas pueden dar lugar a una filotaxis espiral, como en *Polytrichum commune* (arriba), o dística, como en *Fissidens taxifolius* (abajo).

Tales permutaciones son relativamente comunes en *Arabidopsis thaliana*. En la naturaleza, se observan con facilidad en plantas que, como dicha especie, poseen un tallo alargado que separa los elementos botánicos. Y aunque es posible reproducir este tipo de comportamiento en el modelo determinista, las permutaciones nunca alcanzan la intensidad ni la complejidad observadas en las plantas reales.

EL PAPEL DEL AZAR

¿Cómo modificar el modelo determinista para dar cabida a esas desviaciones? En este, el valor local del campo inhibitorio determina si se formará un órgano o no. En cada paso de tiempo y para cualquier posición en el meristemo, puede calcularse si el campo generado por los órganos vecinos suprimirá el crecimiento de un nuevo órgano en función de si supera o no cierto umbral. Sin embargo, cada vez más estudios indican que el proceso que inicia la formación de un órgano no es tan determinista. A la vista de ello, hemos desarrollado un modelo que mantiene los aspectos geométricos del anterior, pero en el que el mecanismo desencadenante es probabilístico.

En él, un órgano se produce de acuerdo con una probabilidad que depende del nivel de inhibición (intensidad y tiempo de exposición) que las células perciben localmente. La introducción de esta nueva hipótesis permite reproducir con mayor fidelidad las permutaciones advertidas en *Arabidopsis thaliana*. Además, hemos derivado nuevos parámetros de control relacionados con varias propiedades observables, como la geometría de la filotaxis, el número de permutaciones o el intervalo temporal entre la formación de órganos.

Este nuevo modelo estocástico también nos ha permitido rastrear propiedades aún no observables, como la sensibilidad de las células a los campos inhibitorios. En particular, sugiere que la percepción de señales por parte de las células constituye un factor importante a la hora de explicar los patrones filotáxicos. Y, como cualquier modelo, ofrece un marco para proponer nuevos experimentos y poner a prueba su validez.

Al respecto, un primer desafío pasa por medir con rapidez y precisión varios parámetros macroscópicos de la arquitectura de una planta. Ya sea para respaldar estadísticamente los resultados o para distinguir los efectos de diferentes genes, ello implica observar un gran número de plantas. Sin embargo, hoy por hoy no resulta posible medir en muchos ejemplares parámetros como el ángulo de divergencia, el número de permutaciones, el tamaño de los tallos o el tiempo entre la formación de dos órganos. A tal fin, se están desarrollando métodos de automatización para llevar a cabo tales mediciones, esenciales para lograr el salto de lo cualitativo a lo cuantitativo en el estudio de la filotaxis.

Un segundo reto consiste en relacionar los parámetros de control de los modelos con datos moleculares o celulares que puedan determinarse experimentalmente. ¿Cuál es el tamaño de un campo inhibitorio? ¿Y el de la zona central del meristemo en la que no puede formarse ningún órgano? En este caso, la dificultad se debe a que tales parámetros no son necesariamente morfológicos —y accesibles, por tanto, a la simple observación—, sino funcionales, lo que exige un conocimiento mínimo de sus bases moleculares. Por ejemplo, si los campos inhibitorios se hallan asociados a concentraciones de auxina en el meristemo, bastaría con estudiar su evolución a lo largo del tiempo para deducir la dinámica de los campos.

Hasta hace poco, no había manera de medir con la precisión requerida y a escala celular los niveles de hormonas en el meristemo. En 2012, sin embargo, nuestro equipo logró superar este



LOS CACTUS exhiben a menudo hermosos patrones geométricos. Este ejemplar presenta una filotaxis espiral de tipo (8,13), al igual que las piñas de las coníferas.

obstáculo con un nuevo biosensor que, gracias a una proteína fluorescente sensible a la concentración de auxina, consigue revelar la cantidad de esta hormona que perciben las células. Al acoplar este biosensor con otros marcadores de la actividad y la diferenciación celular, es posible seguir la dinámica espacial y temporal de la señal y la autoorganización del meristemo. Frente a los modelos computacionales, la biología molecular no ha dicho aun su última palabra. 

© Pour la Science

PARA SABER MÁS

- Phyllotaxis as a physical self-organized growth process.** Stéphane Douady e Yves Couder en *Physical Review Letters*, vol. 68, págs. 2098-2101, marzo de 1992.
- The auxin signalling network translates dynamic input into robust patterning at the shoot apex.** Teva Vernoux et al. en *Molecular Systems Biology*, vol. 7, art. 508, enero de 2011.
- A novel sensor to map auxin response and distribution at high spatio-temporal resolution.** Géraldine Brunoud et al. en *Nature*, vol. 482, págs. 103-106, febrero de 2012.
- Cytokinin signalling inhibitory fields provide robustness to phyllotaxis.** Fabrice Besnard et al. en *Nature*, vol. 505, págs. 417-421, enero de 2014.
- Fibonacci or quasi-symmetric phyllotaxis. Part I: Why?** Christophe Golé, Jaques Dumais y Stéphane Douady en *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, vol. 85, art. 3533, 2016.
- A stochastic multicellular model identifies biological watermarks from disorders in self-organized patterns of phyllotaxis.** Yassin Refahi et al. en *eLife*, vol. 5, art. e14093, julio de 2016.
- Patterning at the shoot apical meristem and phyllotaxis.** Bihai Shi y Teva Vernoux en *Current Topics in Developmental Biology*, vol. 131, págs. 81-107, 2019.

EN NUESTRO ARCHIVO

- Deshojando la margarita.** Ian Stewart en *IyC*, marzo de 1995.
- Bases moleculares de la floración.** Miguel Ángel Blázquez, Manuel Piñeiro y Federico Valverde en *IyC*, mayo de 2011.
- Células madre vegetales.** Crisanto Gutiérrez en *IyC*, agosto de 2012.
- La gramática del crecimiento multicelular.** Bartolo Luque en *IyC*, marzo de 2019.