

# Sobre la teoría morfogenética de Turing

Faustino Sánchez Garduño

Departamento de Matemáticas, Facultad de Ciencias,  
Universidad Nacional Autónoma de México,  
Circuito Exterior, Ciudad Universitaria,  
México, 04510, D.F., México.  
faustinos403@gmail.com

Dedico este artículo a la memoria de mi colega y amiga Ana Margarita Guzmán Gómez. Su ausencia física deja un hueco irrellenable. Su inteligencia, su lucha apasionada por sus convicciones, su integridad a toda prueba y su calidez, nos harán falta... mucha falta.

## Resumen

En este artículo hacemos una revisión de una de las contribuciones científicas hechas por el destacado matemático inglés Alan Mathison Turing. Nos referimos a su teoría morfogenética<sup>1</sup> para explicar la emergencia de estructuras ordenadas en la Naturaleza. También se le dedica un espacio a la descripción de tres trabajos realizados por Turing en los que se aborda un tema específico de morfogénesis los cuales no fueron publicados en vida de éste y que son poco conocidos. Se trata de su teoría morfogenética de la filotaxia (el orden en el que aparecen los brotes a lo largo del tallo de las plantas). La teoría de Turing expresa en términos matemáticos los procesos físico-químicos subyacentes a la emergencia de estructuras ordenadas en la materia, con énfasis en la materia viva y lo hace, principalmente, echando mano de conceptos y herramientas de un área de la matemática con tradición de siglos: las ecuaciones diferenciales parciales (EDP). Para el caso de dos morfógenos, aquí se deducen las condiciones suficientes para iniciar el proceso morfogenético que, asintóticamente en tiempo, culmina en los llamados patrones de Turing.

---

<sup>1</sup>De los vocablos griegos *morphé*=forma y *genesis*=origen.

Este escrito se une al homenaje que *Miscelánea Matemática* rinde a Alan Turing en ocasión de haberse cumplido —el 23 de junio pasado— el primer siglo de su natalicio.

## 1. Introducción

Cuando Charles Darwin, en su *Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural* (véase [5]), afirma:

*... la selección natural tenderá, en el largo plazo, a cambiar cualquier parte de la organización tan pronto como, al cambiar los hábitos, se vuelva superflua sin que esto genere... el mayor desarrollo de otra parte. Inversamente, la selección natural puede dar lugar al mayor desarrollo de un órgano sin requerir, como compensación necesaria, la reducción de alguna parte adyacente.*

separa en dos aspectos independientes a la forma y a la función en los seres vivos.

En su obra magna *On Growth and form* (véase [25]) —muestra de erudición y prosa elegante por las que ha recibido elogiosos comentarios<sup>2</sup>— el destacado zoólogo escocés D’Arcy Wentworth Thompson<sup>3</sup>, escribió:

*El hecho de que muchas formas biológicas parecen seguir reglas matemáticas o geométricas sencillas, indica que la existencia de fuerzas de constricción en su crecimiento es una explicación más parsimoniosa que la selección natural.*

En estas líneas, no solo cuestiona la “explicación” que ofrece la teoría darwiniana de la adaptación por selección natural al origen de las formas biológicas, sino que incorpora a este escenario, a la ciencia de las pautas: la matemática. D’Arcy Thompson es aun más preciso y señala:

*Las olas del mar, las pequeñas ondulaciones en las riberas, la curva que se desvanece entre las arenas de una bahía y las dunas, el perfil de las colinas, la forma de las nubes,*

---

<sup>2</sup>En [12], Stephen Jay Gould se refiere a *On Growth and form* en los siguientes términos: “más allá de cualquier comparación, es el trabajo más fino que puede hallarse en los anales de la ciencia... escrita en lengua inglesa.”

<sup>3</sup>En [2] el lector encontrará una semblanza biográfica de Thompson escrita en ocasión de haberse cumplido 150 años de su nacimiento.

*todo ello son enigmas de la forma, problemas de morfología y todas ellas son, en mayor o menor grado, estudiadas y resueltas por los físicos... y no es diferente con las formas materiales de los seres vivos. Tejido y célula, concha y hueso, hoja y flor, también son materia y, obedeciendo a las leyes de la física, sus partes se mueven, se moldean, se ajustan... Los problemas de cómo se genera la forma son, en primera instancia, problemas matemáticos; los de su crecimiento, problemas físicos y el morfólogo es ipso facto, un estudioso de las ciencias físicas.*

En esta cita, Thompson establece diáfananamente y sin ambigüedad alguna, que los procesos físicos<sup>4</sup> aunados a restricciones estructurales, son los responsables de la emergencia de las formas de la naturaleza, en particular lo son para las formas biológicas. Afuera queda la “explicación” darwiniana según la cual, las características morfológicas de los seres vivos han sido adquiridas a través de procesos de adaptación de generación en generación y así, hasta el origen de la vida misma. Aquélla queda en calidad de un recuento histórico de hechos, el cual dista mucho de ser una explicación de la emergencia de las formas vivas. Véanse [17] y [23].

De la vasta y trascendental obra de Turing, el escrito que el lector tiene en sus manos aborda un tema que atrajo la atención de este personaje desde su infancia, el cual estudió con profundidad en los últimos años de su vida. A saber, el relacionado con los mecanismos que hacen posible la emergencia de estructuras ordenadas en la naturaleza. En éstos, se incluye un problema fundamental de la biología del desarrollo: la serie de transformaciones (huevo→mórula→blástula→gástrula) que sufre un óvulo fecundado que lo llevan desde este estadio, hasta un individuo formado por unas  $10^{15}$  células diferenciadas las cuales constituyen: órganos, huesos, tejidos, etc. Véase la figura 1.

El contenido de este artículo es el siguiente. En la sección 2 se deduce el modelo de Turing; enseguida se enuncian las condiciones suficientes para que se inicie el mecanismo morfogénico que la teoría turingiana propone. En la sección 3 revisamos los casos específicos estudiados por Turing. La sección 4 contiene una sucinta revisión de la teoría morfogénica de Turing a propósito del orden en el que aparecen los brotes en las plantas. En la sección 5, se comenta sobre la forma como se han superado algunas críticas que se han hecho al enfoque de Turing;

---

<sup>4</sup>El sentido que le da D’Arcy a la frase “procesos físicos” desde luego, no se refiere exclusivamente a los procesos estudiados por la Física.

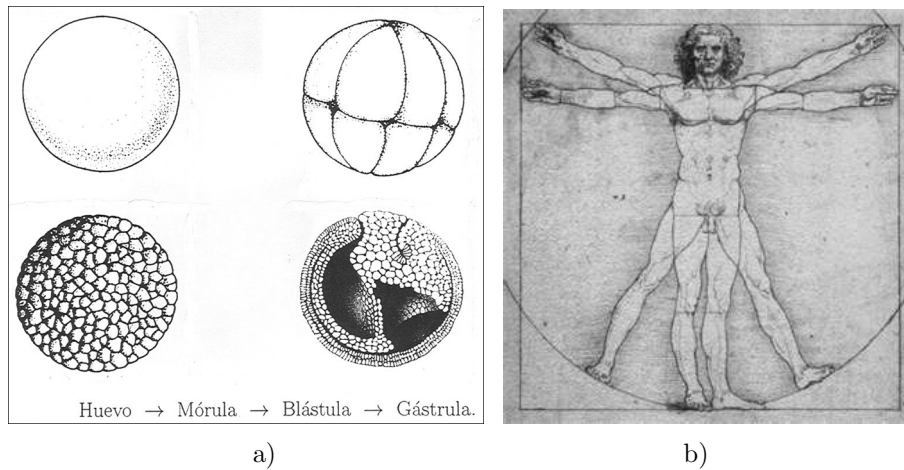


Figura 1: a) Diferentes estadios del óvulo fecundado en animales que poseen espina dorsal. b) El individuo adulto exhibe simetría axial.

ahí mismo se mencionan otros mecanismos morfogenéticos así como otros enfoques matemáticos usados en esta área interdisciplinaria. A fin de que este trabajo sea autocontenido y pensando en los lectores de *Miscelánea Matemática*, el Apéndice A contiene un glosario de algunos términos biológicos usados a lo largo de aquél. Finalmente, reservamos para el Apéndice B la exposición de los detalles técnicos que conducen a las condiciones suficientes para que se dé la bifurcación de Turing.

## 2. Las bases químicas de la morfogénesis

Cuando el matemático, el científico de la computación, el estudioso de la lógica matemática, el creador del algoritmo que permitió la decodificación de los mensajes de los submarinos alemanes durante la segunda guerra mundial, el británico Alan Mathison Turing, al inicio de su —ahora clásico— artículo: *The chemical basis of morphogenesis* (véase [26]), escribió:

*... la teoría propuesta no hace uso de nuevas hipótesis; solo sugiere que ciertas leyes físicas bien conocidas, serían suficientes para dar cuenta de muchos de los hechos (de la morfogénesis),*<sup>5</sup>

además de ubicarse en la línea de pensamiento thompsoniano (autor a quien leyó durante su educación básica), al identificar a los procesos fisi-

<sup>5</sup>Cuando en una cita aparece una expresión encerrada entre paréntesis rectangulares, esto habrá de entenderse como un agregado que el autor de este escrito hizo.

cos (válidos para toda la materia: la viva y la inerte) como subyacentes al origen de las formas. . . de todas las formas en la naturaleza, adopta una posición parsimoniosa. Más aun, cuando en la misma referencia asienta:

*. . . Se sugiere que un sistema de sustancias químicas llamadas morfógenos, reaccionando y difundiendo a través del tejido, es el adecuado para describir el principal fenómeno de la morfogénesis. Tal sistema, aunque originalmente puede estar bastante homogéneo, más tarde puede desarrollar un patrón o estructura debido a una inestabilidad del equilibrio homogéneo la cual es disparada por una perturbación al azar.*

le da forma explícita a los procesos físicos que, en la primera cita, su parsimonia insinúa y describe conceptualmente las bases de su propuesta de mecanismo morfofenético.

Una de las primeras críticas que se le hicieron a la teoría morfofenética de Turing, fue sobre la existencia de los morfógenos. En modo alguno el matemático inglés fue ajeno a este problema. De hecho, en su trabajo ([26]), él no los define con precisión y solo se refiere a ellos como sustancias “productoras de forma”. Aunque más adelante agrega: “los evocadores de Waddington<sup>6</sup>, algunos genes, algunas hormonas o algunos pigmentos de la piel, pueden ser ejemplos de morfógenos.” Para el caso de plantas en [29], escribió: “. . . ahora se acepta que sustancias específicas como la *auxina* son de gran importancia en la morfogénesis pero hasta ahora no se ha avanzado en el desarrollo de una teoría bioquímica de la organización (de las plantas).”

Nótese que Turing, al postular que el patrón emerge de la desestabilización producida por perturbaciones de un estado homogéneo, en realidad está hablando de un *rompimiento de simetría* a través del cual el sistema ha de pasar a fin de llegar a un nuevo estado el cual está caracterizado por: una distribución espacial no homogénea “ordenada” de los morfógenos. . . esta es una nueva simetría! La primera vez que Turing se refiere a un rompimiento de simetría, es a propósito de los cambios cualitativos que se dan en el cigoto durante el estadio llamado

---

<sup>6</sup>Conrad Hal Waddington (1905-1975) fue un destacado científico inglés cuyas contribuciones principales las hizo en la biología del desarrollo, la paleontología, la genética, la embriología y la filosofía de la ciencia. Fue el creador del concepto *paisaje epigenético*, el cual es una metáfora para visualizar cómo los genes reguladores modulan el desarrollo. También fue el primero en llamar la atención sobre el papel que juega la evolución en el desarrollo. De ahí viene la teoría integradora del *evodevo*.

blástula (véase la figura 1). En su artículo, Turing ofrece una argumentación interesante para destacar el papel que juegan las:

- *desviaciones respecto a una simetría esférica perfecta de la blástula,*
- *fluctuaciones estadísticas del número de moléculas participantes en las muchas reacciones químicas,*

en la pérdida de la homogeneidad espacial y de alguna simetría geométrica que caracteriza al conjunto de células que forman la blástula. En [26], Turing lo expresa así:

*Sin embargo, es importante que haya algunas desviaciones para que el sistema deba alcanzar un estado de inestabilidad en el cual estas irregularidades, o ciertas componentes de ellas, tiendan a crecer. Si esto pasa, un nuevo estado de equilibrio estable es alcanzado y la simetría original habrá desaparecido.*

Para el tiempo en el que Turing hizo su proposición, ésta causó escepticismo pues, como es sabido, los procesos difusivos por sí mismos, más bien tienden a homogeneizar la distribución espacial de la sustancia que se difunde. Se habla entonces del papel estabilizador de la difusión. Sin embargo, lo que establece Turing es que el *acoplamiento* de ambas: *reacción y difusión*, bajo condiciones que más adelante se precisan, es capaz de producir distribuciones espaciales no homogéneas ordenadas de los morfógenos.

## 2.1. Las premisas de su modelo, una parsimonia de Turing

En el proceso de modelación matemática es imprescindible hacer explícitas las premisas sobre las que un modelo se construye. Ellas, también, nos indican los alcances y las limitaciones de éste. Para el caso que nos ocupa, se tienen las siguientes:

1. **La continuidad.** Las variables a través de las cuales se identifica al tiempo,  $t$ , y al espacio,  $x$ , toman valores continuos: en  $\mathbb{R}_+$ , la primera y en  $\mathbb{R}^n$  con  $n = 1, 2, 3$ , la segunda. Además, cuando se habla de la “concentración,  $u(x, t)$ , de un morfógeno en el punto  $x$  al tiempo  $t$ ”, se considera que esta variable, además de ser

una función continua, también lo son su primera derivada parcial respecto al tiempo, así como sus segundas derivadas parciales respecto a la  $x$  o a las variables espaciales. La hipótesis de continuidad considera que el tejido (o el sustrato material de que se trate) es una masa continua... es la misma hipótesis de continuidad que los físicos hacen en mecánica de fluidos.

2. **Las características físicas.** Las sustancias que forman las células, tienen propiedades electroquímicas y, el tejido como un todo, tiene propiedades mecánicas las cuales son descritas por la teoría de la elasticidad. Desde el punto de vista de la modelación matemática, la interacción de los aspectos mecánicos y electroquímicos, no es simple por lo que en la parsimonia turingiana éstos no se incluyen, i.e., en este primer acercamiento al problema, su presentación considera que los aspectos físico-químicos son los más relevantes.
3. **La difusión.** Los morfógenos al difundirse por el tejido, lo hacen en dirección contraria a la del gradiente de su concentración es decir, el flujo de los morfógenos, satisface la *ley de Fick*.
4. **La cinética.** Los morfógenos, al difundirse por el tejido también reaccionan químicamente. Bajo una serie de premisas, la cinética química de estas reacciones la da la *ley de acción de masas*<sup>7</sup>.
5. **El tamaño y la forma.** Ambos, tamaño y forma del tejido en el que se plantea el modelo, son fijos. Es decir, se excluye la posibilidad de que el medio crezca, así como que sus características geométricas cambien.

Una vez enunciadas las premisas, ahora estamos en condiciones de presentar el modelo matemático. La formulación matemática de la propuesta de Turing toma la forma de un par de EDP de *tipo parabólico*, llamadas *ecuaciones de reacción y difusión* definidas en una región abierta,  $\Omega$ . En esta parte de la presentación, supondremos que  $\Omega$  es un subconjunto de  $\mathbb{R}^2$ . Para el caso de dos reactivos, cuya concentración en el punto  $\vec{r} = (x, y) \in \Omega$  al tiempo  $t$ , la denotamos por  $u(\vec{r}, t)$  y  $v(\vec{r}, t)$ , respectivamente, aquéllas —bajo las premisas 1-5— se escriben así:

---

<sup>7</sup>En [21] el lector encontrará una presentación elemental de estos temas

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= D_1 \nabla^2 u + f(u, v) \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= D_2 \nabla^2 v + g(u, v),\end{aligned}\tag{1}$$

para todo  $(\vec{r}, t) \in \Omega \times \mathbb{R}^+$ , donde  $\nabla^2$  es el operador *laplaciano* que, en coordenadas cartesianas, es

$$\nabla^2(\cdot) = \frac{\partial^2(\cdot)}{\partial x^2} + \frac{\partial^2(\cdot)}{\partial y^2}.$$

Las difusividades,  $D_1$  y  $D_2$ , son constantes positivas; mientras que las funciones  $f$  y  $g$  —que incluso en casos sencillos, son funciones no lineales de la concentración de los dos reactivos— dan la velocidad instantánea con la que éstos reaccionan. La forma explícita de  $f$  y  $g$  depende de la cinética química involucrada en el proceso particular que se estudie.

A fin de completar el problema matemático por estudiar, al sistema (1) se le deben añadir las *condiciones iniciales* y las *condiciones de frontera*. Las primeras son

$$u(\vec{r}, 0) = u_0(\vec{r}), \quad y \quad v(\vec{r}, 0) = v_0(\vec{r}) \quad \text{para toda } \vec{r} \in \Omega, \tag{2}$$

donde las funciones  $u_0(\vec{r})$  y  $v_0(\vec{r})$  son dadas y representan la distribución inicial (en  $t = 0$ ) de los morfógenos en  $\Omega$ . Las condiciones de frontera que consideramos, son de tipo Neumann homogéneas es decir, el flujo de los reactivos es cero<sup>8</sup> en la frontera,  $\partial\Omega$ , de  $\Omega$ . Luego

$$\nabla u \cdot \vec{n} = \nabla v \cdot \vec{n} = 0, \quad \text{para todo } (\vec{r}, t) \text{ con } \vec{r} \in \partial\Omega \text{ y } t > 0. \tag{3}$$

Aquí,  $\vec{n}$  denota al vector normal exterior a  $\partial\Omega$  y el punto  $\cdot$  representa el producto escalar entre los correspondientes vectores.

La *no linealidad* del problema (1)-(2)-(3) hace que la búsqueda de soluciones explícitas para él, se convierta solo en un buen deseo y no en una realidad. Cuando esto ocurre, es necesario echar mano de técnicas numéricas que permitan obtener soluciones aproximadas<sup>9</sup> al problema

<sup>8</sup>El hecho de que impongamos la condición: flujo cero en la frontera, captura el carácter aislado del sistema considerado. El significado de esto es que la eventual emergencia de patrones, se debe solo a mecanismos internos *i.e.*, no hay factores exógenos que influyan en la emergencia de aquéllos. Se trata de patrones que son el resultado de procesos de *autoorganización* del sistema.

<sup>9</sup>El propio Turing, además de los análisis cualitativos que hizo, también usó una modesta computadora (quizás la precursora de la Ferranti Mark I, la primera compu-



en cuestión o bien, hacer análisis cualitativos mediante los cuales uno sea capaz de poder decir *cómo* son las soluciones sin que éstas sean conocidas. Es verdad, la no linealidad junto con la aparición de parámetros con una importante interpretación físico-química, trae dificultades, pero ella también es la fuente de una gran riqueza en la dinámica espacio-temporal de las concentraciones  $u$  y  $v$ . Una de éstas, es la emergencia de distribuciones espaciales heterogéneas, ordenadas y estables las cuales se dan solo si el sistema de reacción-difusión, es no lineal y los parámetros (los cinéticos y los difusivos) satisfacen un conjunto de condiciones. Enseguida presentamos el análisis local que concluye con las condiciones suficientes que, según la cita de Turing, desestabilizan al estado estacionario y homogéneo.

## 2.2. Condiciones suficientes para la bifurcación de Turing

A fin de ilustrar la esencia del análisis, es suficiente considerar el sistema de reacción-difusión en un espacio finito de dimensión uno. Por ello, aquí nos restringimos al par de EDP

$$\begin{aligned} u_t &= D_1 u_{xx} + f(u, v) \\ v_t &= D_2 v_{xx} + g(u, v), \end{aligned} \quad (4)$$

donde los “subíndices”  $t$  y  $xx$  denotan la derivada parcial respecto a  $t$  y la segunda derivada parcial respecto a  $x$ , respectivamente. A continuación seguiremos la descripción cualitativa contenida en la cita de Turing. Así, empezamos considerando el sistema homogéneo es decir, el que resulta de hacer  $D_1 = D_2 = 0$ . El resultado es el sistema no lineal de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDO):

$$\begin{aligned} \dot{u} &= f(u, v) \\ \dot{v} &= g(u, v). \end{aligned} \quad (5)$$

Aquí el punto sobre  $u$  y  $v$  denota la derivada respecto al tiempo de estas variables. Supongamos que (5) tiene un punto de equilibrio positivo,  $(u^*, v^*)$ , por lo que éste satisface  $f(u^*, v^*) = g(u^*, v^*) = 0$ , con  $u^*$  y  $v^*$  positivos. El sistema lineal que aproxima a (5) en una vecindad del equilibrio lo define la matriz de Jacobi

$$J[f, g]_{(u^*, v^*)} = \begin{bmatrix} J_{11} & J_{12} \\ J_{21} & J_{22} \end{bmatrix},$$

---

tadora comercial) para obtener la solución numérica de unos ejemplos que aparecen en su artículo. Seguro que el científico inglés fue uno de los primeros en usar la computadora para realizar investigación en matemáticas.

donde las derivadas parciales  $J_{11} = \partial f / \partial u$ ,  $J_{12} = \partial f / \partial v$ ,  $J_{21} = \partial g / \partial u$  y  $J_{22} = \partial g / \partial v$  se evalúan en  $(u^*, v^*)$ . Luego, el sistema lineal que aproxima a (5) alrededor de  $(u^*, v^*)$ , es

$$\begin{aligned}\dot{u} &= J_{11}(u - u^*) + J_{12}(v - v^*) \\ \dot{v} &= J_{21}(u - u^*) + J_{22}(v - v^*).\end{aligned}\tag{6}$$

Las condiciones para que  $(u^*, v^*)$  sea asintóticamente estable localmente (estable ante perturbaciones temporales), se expresan en términos de la traza,  $\text{tr } J[f, g]_{(u^*, v^*)}$ , y del determinante,  $\det J[f, g]_{(u^*, v^*)}$ , de  $J[f, g]_{(u^*, v^*)}$ . Aquéllas son:

$$\begin{aligned}\text{tr } J[f, g]_{(u^*, v^*)} &= (J_{11} + J_{22}) < 0 \\ \text{y } \det J[f, g]_{(u^*, v^*)} &= (J_{11}J_{22} - J_{21}J_{12}) > 0.\end{aligned}\tag{7}$$

Este par de condiciones garantizan, además, la *hiperbolicidad*<sup>10</sup> del equilibrio  $(u^*, v^*)$ . Por ello, usando el *Teorema de Hartman-Grobman* (véase [30]), la dinámica local del sistema (5) es, cualitativamente hablando, la misma que la del sistema lineal (6).

A fin de simplificar la notación, en lo sucesivo, en vez de  $J[f, g]_{(u^*, v^*)}$ , escribiremos  $J$ . Continuemos con lo que expresa la segunda cita de Turing. Así, consideremos ahora el caso no homogéneo en el que ambas,  $D_1$  y  $D_2$ , son positivas. Lo primero que notamos es que el equilibrio  $(u^*, v^*)$  determina una solución *estacionaria* (no cambia con el tiempo) y *homogénea* (no cambia con  $x$ ) del sistema (4). Ésta es:  $(\tilde{u}(x, t), \tilde{v}(x, t)) \equiv (u^*, v^*)$ . En efecto, se puede verificar que para todo  $(x, t)$  se satisface la igualdad

$$\begin{aligned}\tilde{u}_t &= D_1 \tilde{u}_{xx} + f(\tilde{u}, \tilde{v}) \\ \tilde{v}_t &= D_2 \tilde{v}_{xx} + g(\tilde{u}, \tilde{v}).\end{aligned}$$

Escribamos ahora la aproximación lineal a (4) alrededor de la solución estacionaria y homogénea  $(\tilde{u}(x, t), \tilde{v}(x, t))$ . Aquélla es

$$\begin{aligned}u_t &= D_1 u_{xx} + J_{11}(u - u^*) + J_{12}(v - v^*) \\ v_t &= D_2 v_{xx} + J_{21}(u - u^*) + J_{22}(v - v^*).\end{aligned}\tag{8}$$

Notemos que las diferencias  $u - u^*$  y  $v - v^*$  miden, para cada pareja  $(x, t)$ , la desviación o perturbación de  $u$  y  $v$ , respecto a  $u^*$  y  $v^*$ , respectivamente. Introduzcámos una notación para ellas. Sean  $\mathcal{U}$  y  $\mathcal{V}$  tales que:

<sup>10</sup>Un punto de equilibrio  $(u^*, v^*)$ , se dice que es *hiperbólico* si ninguna de las raíces del polinomio característico de la matriz de Jacobi del sistema evaluada en  $(u^*, v^*)$ , tiene parte real igual a cero.

$$\mathcal{U}(x, t) = u(x, t) - u^* \quad \text{y} \quad \mathcal{V}(x, t) = v(x, t) - v^*.$$

Como  $\mathcal{U}_t = u_t$ ,  $\mathcal{U}_{xx} = u_{xx}$ ,  $\mathcal{V}_t = v_t$  y  $\mathcal{V}_{xx} = v_{xx}$ , entonces el sistema (8) expresando en términos de las perturbaciones, es

$$\begin{aligned} \mathcal{U}_t &= D_1 \mathcal{U}_{xx} + J_{11} \mathcal{U} + J_{12} \mathcal{V} \\ \mathcal{V}_t &= D_2 \mathcal{V}_{xx} + J_{21} \mathcal{U} + J_{22} \mathcal{V}. \end{aligned} \quad (9)$$

La solución homogénea y estacionaria,  $(u^*, v^*)$ , de (4), corresponde a la solución  $(0, 0)$  —también homogénea y estacionaria— de (9). Habiendo notado esto, recordemos cuál es nuestra tarea: queremos averiguar las condiciones bajo las cuales el estado estacionario y homogéneo,  $(u^*, v^*)$ , de (4)—equivalentemente  $(0, 0)$  para (9)— pierde su estabilidad ante perturbaciones espacio-temporales. Uno puede averiguarlo proponiendo que cada una de las componentes (recuérdese que son las perturbaciones),  $\mathcal{U}$  y  $\mathcal{V}$ , de la solución de este sistema se exprese como una combinación lineal infinita de funciones de onda, es decir, de funciones cuya forma es:

$$e^{\lambda t + ikx},$$

donde  $\lambda$  es desconocida,  $k$  es el *número de onda* e  $i = \sqrt{-1}$ . Si escribimos la función de onda propuesta como

$$e^{\lambda t + ikx} = e^{\lambda t} [\cos kx + i \operatorname{sen} kx],$$

notamos que ésta consta de dos partes: una que cambia exponencialmente al aumentar  $t$  la cual está multiplicada por otra que oscila y es acotada para toda  $x$ . Por esta razón, en vez de considerar la suma infinita de funciones de onda, bastaría que un solo término de dicha suma crezca al aumentar  $t$ , para que la perturbación  $(\mathcal{U}, \mathcal{V})$  desestabilice al estado  $(0, 0)$  (al estado  $(u^*, v^*)$ ). Luego, proponemos por solución de (9) a la pareja

$$\mathcal{U}(x, t) = C_1 e^{\lambda t + ikx} \quad \text{y} \quad \mathcal{V}(x, t) = C_2 e^{\lambda t + ikx}, \quad (10)$$

donde  $C_1$  y  $C_2$  son constantes desconocidas. Nuestra tarea la hemos llevado a los siguientes términos: investigar las condiciones bajo las cuales las perturbaciones crecen al aumentar  $t$ . Los detalles del análisis, así como otras implicaciones, se encuentran en el Apéndice B, por lo que en esta parte del escrito solo listamos las condiciones suficientes para que se dispare el mecanismo morfogénico de Turing. Hélas aquí:

1.  $\operatorname{tr} J = (J_{11} + J_{22}) < 0$ ,

2.  $\det J = (J_{11}J_{22} - J_{21}J_{12}) > 0$ ,
3.  $[(D_1J_{22} + D_2J_{11})] > 0$ ,
4.  $[(D_1J_{22} + D_2J_{11})^2 - 4D_1D_2 \det J] > 0$ .

En los términos de Turing: Las dos primeras condiciones garantizan la estabilidad del estado estacionario y homogéneo  $(u^*, v^*)$  ante perturbaciones temporales; mientras que las dos siguientes, aseguran que éste se desestabilice ante perturbaciones espacio-temporales. Al conjunto de parámetros cinéticos y de difusión para los que las condiciones 1-4 se cumplen, se le llama *espacio de Turing*.

Ahora bien, dado un sistema de reacción-difusión como (1) y cumpliéndose las condiciones 1-4, pueden seleccionarse distintos tipos de patrón de Turing. En los Capítulos 2 y 3 del texto de Jim Murray [18] —además de ser una referencia actual sobre biología matemática— el lector encontrará una colección variada de ejemplos entre los que se incluyen las franjas de las zebras, las manchas de las jirafas o la transición de anillos a motas en la cola de algunos felinos.

Por nuestra parte, apegándonos a lo realizado por el padre de la máquina de Turing, continuamos esta revisión. La siguiente sección está dedicada a revisar los trabajos que, sobre geometrías particulares, realizó Alan Mathison Turing.

### 3. Casos estudiados por Turing

#### 3.1. El anillo discreto

Considérese un anillo formado por  $N$  células “muy parecidas” como se ve en la figura 2a). Aunque este arreglo de células “vive” en el plano, al “identificar” la primera célula con la  $N$ -ésima, realmente se trata de un arreglo unidimensional. Véase la Figura 2b).

Cada una de las células intercambia (por difusión) material solo con sus vecinas inmediatas. La difusividad de cada morfógeno se supone constante y el carácter discreto a esta escala espacial (la celular) del sistema biológico, hace necesaria la versión discreta del sistema (1) en una dimensión. Aquélla se construye a partir de la *discretización* del laplaciano el cual, en una dimensión, es la segunda derivada parcial  $\partial^2 u / \partial x^2$ . Luego, si se considera como dominio el intervalo  $[a, b]$  con  $a$  y  $b$  positivas, y se discretiza de forma regular por medio de los puntos  $a = x_1, x_2, \dots, x_N = b$  donde  $(x_{r+1} - x_r) = (b - a) / N = h$  con  $r =$

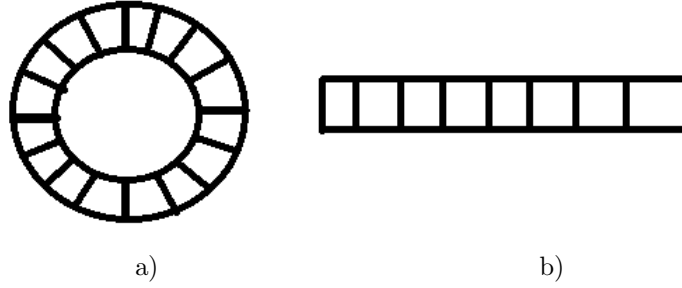


Figura 2: El caso discreto estudiado por Turing. a) El anillo de células. b) La representación unidimensional del anillo.

$1, 2, \dots, N - 1$  entonces, usando el *método de diferencias finitas*, para cada  $t$  fijo se tienen las siguientes aproximaciones

$$\frac{du}{dx}(x_r, t) \approx \frac{u(x_{r+1}, t) - u(x_{r-1}, t)}{2} \quad \text{y}$$

$$\frac{d^2u}{dx^2}(x_r, t) \approx [u(x_{r+1}, t) - 2u(x_r, t) + u(x_{r-1}, t)].$$

Como éstas son válidas para cada  $t$  fijo, podemos simplificar la notación y escribir

$$u'_r \approx \frac{u_{r+1} - u_{r-1}}{2} \quad \text{y} \quad u''_r \approx u_{r+1} - 2u_r + u_{r-1},$$

respectivamente. Escribiendo  $v$  en vez de  $u$  en las aproximaciones anteriores, se tienen las correspondientes para  $v'_r$  y  $v''_r$ . Por lo tanto, al incorporar la parte reactiva tenemos que la versión unidimensional de (1) para el arreglo celular discreto de la figura 2b) es:

$$\begin{aligned} \dot{u}_r &= D_1[u_{r+1} - 2u_r + u_{r-1}] + f(u_r, v_r) \\ \dot{v}_r &= D_2[v_{r+1} - 2v_r + v_{r-1}] + g(u_r, v_r), \end{aligned} \quad (11)$$

con  $r = 1, 2, \dots, N - 1$ . Nótese que (11) es un sistema de  $2(N - 1)$  EDO lineales homogéneas el cual, por la interpretación de  $u$  y  $v$ , está sujeto a la restricción:  $u_r(t)$  y  $v_r(t)$  son no negativas para cada  $r$  y para todo  $t \geq 0$ .

### 3.2. El anillo continuo

En vez del arreglo anular compuesto por entes discretos (células), Turing considera ahora un anillo formado por tejido, visto como una masa continua. Para un radio,  $\rho$ , fijo cada punto en el anillo puede localizarse solo con la coordenada angular  $\theta$ . La concentración de los morfógenos

depende del tiempo y del ángulo. Luego, usando la expresión del laplaciano en coordenadas polares<sup>11</sup>, Turing escribe el sistema (1) como

$$\begin{aligned} u_t &= \frac{D_1}{\rho^2} u_{\theta\theta} + f(u, v) \\ v_t &= \frac{D_2}{\rho^2} v_{\theta\theta} + g(u, v). \end{aligned} \tag{12}$$

Para los sistemas (11) y (12), Turing realiza el análisis bosquejado en la subsección 2.2 y detallado en el Apéndice A para averiguar las condiciones bajo las cuales se da el rompimiento de simetría es decir, la pérdida de la distribución homogénea de los morfógenos. Para el caso del anillo, una vez que ésta se produjo, el problema que se plantea Turing es: ¿Cuál es la distribución espacial de los morfógenos para tiempos grandes? El matemático inglés nota que ésta depende del valor de  $\lambda$  cuya parte real, además de ser positiva, sea la mayor de todas: *la dominante*. Denotemos por  $\tilde{\lambda}$  a la  $\lambda$  con esa propiedad. Dependiendo de  $\tilde{\lambda}$ , divide en dos al tipo de distribuciones posibles:

- **Estacionaria.** Ésta se da cuando  $\tilde{\lambda}$  es un número real. Aquí encuentra que los morfógenos se distribuyen en el anillo siguiendo un patrón de tipo *onda estacionaria*, cuya longitud de onda es inversamente proporcional al radio del anillo.
- **Oscilatoria.** Ésta ocurre cuando  $\tilde{\lambda}$  es un número complejo. En este caso el patrón espacial de los morfógenos es ondulatorio, pero con una diferencia importante: viajan a través del anillo. De hecho, son dos *trenes de onda*: cada uno viajando en dirección opuesta por aquél.

La longitud de onda de los patrones sobre el anillo depende, no solo de los parámetros cinéticos y de las difusividades, si no también de la longitud de la circunferencia. De hecho, aquélla debe ser submúltiplos de ésta.

Concluye que, después de que se rompe la simetría, pueden originarse hasta seis distribuciones espaciales ondulatorias (diferentes) de los morfógenos en el anillo. Cuatro de éstas se dan en sistemas con dos morfógenos; mientras que las dos restantes, se dan solo si se consideran tres morfógenos.

---

<sup>11</sup>Ésta puede ser consultada por ejemplo el volumen 2 del texto de Courant y John [4].

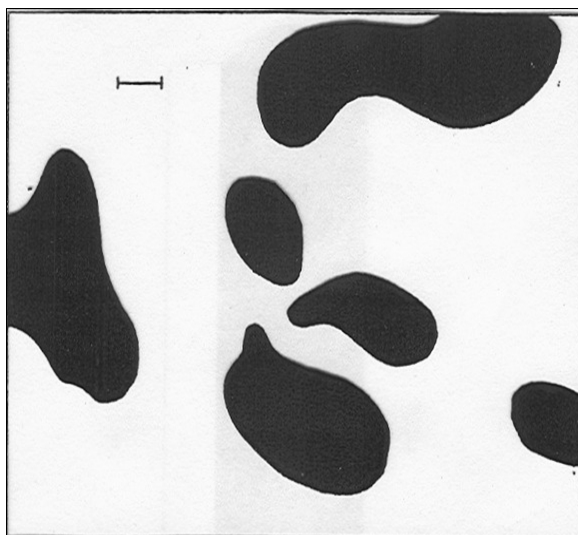


Figura 3: Patrón computacional resultado de una simulación numérica realizada por Turing, cumpliéndose las condiciones suficientes para el rompimiento de simetría homogénea. Figura tomada de [26].

Para un dominio rectangular, Turing realizó lo que seguramente fue una de las primeras simulaciones computacionales para fines científicos. El resultado fue el patrón “moteado” que se ve en la figura 3. En ésta aparece la concentración (en negro) de uno de los morfógenos.

Turing sostiene que una de las cuatro posibilidades podría ser adecuada para explicar la filotaxia de algunas plantas cuyos retoños o brotes, tengan la misma simetría que el anillo. También comenta sobre la posibilidad de modelar —con el enfoque que propone— la regeneración de partes amputadas.

### 3.3. La esfera

Considerando que hay organismos cuyos cigotos en el estadio de blástula, tienen aproximadamente forma esférica (véase la figura 4), Turing piensa a la esfera como un modelo para la blástula. Él consideró dos morfógenos cuya dinámica la da un sistema de reacción-difusión definido sobre la superficie de una esfera hueca, es decir, tomando el radio,  $\rho$ , fijo y variando los ángulos polar  $\theta$  y el azimutal  $\phi$ . Así, la concentración de los morfógenos depende —además del tiempo  $t$ — de los ángulos  $\theta$  y  $\phi$ . Luego, el sistema considerado es como (1) donde para ambas ecuaciones, el laplaciano se escribe en las coordenadas  $(\theta, \phi)$ , por lo que aquél es

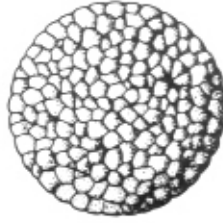


Figura 4: Blástula de un anfibio.

$$\nabla^2(\cdot) = \frac{1}{\rho^2} \frac{\partial^2(\cdot)}{\partial \phi^2} + \frac{1}{\rho^2 \sin^2 \theta} \frac{\partial}{\partial \theta} \left[ \sin \theta \frac{\partial(\cdot)}{\partial \theta} \right].$$

Después, Turing obtiene la solución del sistema linealizado alrededor del equilibrio y la expresa como combinación lineal de unas funciones que aparecen en este tipo de geometrías y con leyes dinámicas como las que aquí se consideran: los *armónicos esféricos de superficie* multiplicadas por otras funciones que representan ondas planas. A continuación hace un análisis similar al realizado para el anillo, *i.e.*, considera solo el término dominante en la combinación lineal para llegar a que, en condiciones de rompimiento de simetría, *la concentración de los dos morfógenos son proporcionales y ambas son armónicos de superficie del mismo grado*<sup>12</sup>.

Más adelante Turing reflexiona:

*Es probable que la forma de varias estructuras cercanamente esféricas, tales como los esqueletos de las radiolarias, estén íntimamente relacionadas con patrones de tipo armónicos esféricos. Sin embargo, la aplicación más importante de la teoría parece ser a la gastrulación de una blástula.*

Con esta cita cerramos la sección para dar lugar a otro aspecto de la contribución de Turing al tema de este artículo.

## 4. Su teoría morfogenética de la filotaxia

Hay cerca de 250 000 especies de plantas superiores. Tomando como criterio: la estructura de sus hojas, la forma de éstas, su tamaño o el color de sus flores, la diversidad que se nos presenta es extraordinaria.

<sup>12</sup>Véase el texto de Kreider *et al* [14].



Sin embargo, detrás de ella hay regularidades insospechadas. Por ejemplo, si centramos nuestra atención en el patrón que sigue la disposición de las hojas a lo largo del tallo de las plantas, resulta que solo hay tres grandes grupos: uno en el que las hojas están dispuestas en *espiral*<sup>13</sup> (la yuca); otro cuya disposición es *decusada* (la fuchia) y en el tercero, las hojas aparecen de forma *alternada*, como en el maíz. Más aun, la disposición y el número de pétalos en las flores, la disposición que tienen las semillas en algunas flores como el girasol o los arreglos que tienen las estructuras hexagonales que forman la cáscara de las piñas; también, en la parte externa de los frutos de los abetos o el de los oyameles, se pueden apreciar estructuras geométricas perfectamente discernibles, de ninguna manera están colocadas al azar. De hecho, tanto en este último ejemplo como en las piñas o en los girasoles, se distinguen dos conjuntos de espirales<sup>14</sup>: una compuesta por  $m$  espirales que abren a la izquierda y otra constituida por  $n$  espirales que lo hacen a la derecha. En estos casos, el conjunto de arreglos está caracterizado por la pareja  $(m, n)$ . En los ejemplos anteriores, las regularidades son evidentes a simple vista. Sin embargo, bajando en la escala espacial e instalándose en el meristemo apical<sup>15</sup> de una planta, con ayuda de un microscopio se puede descubrir que esas “simetrías macroscópicas”, tienen como origen la disposición —también simétrica— de los precursores de las estructuras macroscópicas.

El orden en el que aparecen las hojas a lo largo del tallo de una planta, no es más que un caso particular del orden en el que aparecen los “brotes” en ella. En éstos, quedan incluidos sus: hojas, ramas, flores, pétalos, sépalos, etc., y la *filotaxia* adopta como tema de estudio el orden en el que aparecen los brotes en las plantas.

Cualquiera que sea la escala espacial a la que nos hemos referido en el párrafo anterior, esos arreglos nos habla de la existencia de simetrías cuyo estudio ha llamado la atención a numerosos científicos desde tiempos remotos. Ellos, atendiendo a su formación de origen, han abordado el problema de la filotaxia de modo diferente.

El objetivo de esta sección es hacer una revisión de los aportes, que en este campo, hiciera el padre del concepto moderno de computadora. A fin de ubicarlos en su justa dimensión será necesario exponer, tanto los conceptos básicos de filotaxia, como algunos resultados sobre el tema

<sup>13</sup>Aunque en la literatura consultada, lo expresan así, creo que lo preciso es decir disposición helicoidal.

<sup>14</sup>En la jerga filotáctica a estas curvas se les llama *parastiquias*.

<sup>15</sup>Ápice compuesto por tejido embrionario de células indiferenciadas, capaces de originar otros tejidos u órganos especializados.

previos a los trabajos de Alan Turing.

#### 4.1. De la sucesión de Fibonacci a la espiral

Adler *et al* (véase [1]) clasifican en tres grandes periodos a la historia de la filotaxia: El antiguo (hasta el siglo catorce), el moderno (del siglo quince hasta 1970) y el contemporáneo (de 1970 en adelante). En las primeras etapas de este periodo, los autores mencionados consignan generalidades. Por ejemplo, dicen que Plinio (23 DC-79 DC) describió así a la oparina: es muy ramificada, peluda con cinco a seis hojas dispuestas a intervalos regulares en forma circular alrededor de las ramas.” Del luminoso Renacimiento, está documentado que Leonardo da Vinci (1452-1519) hizo una descripción más precisa y detallada sobre la distribución en espiral de las hojas a lo largo del tallo de algunas plantas. También hay evidencias según las cuales, el astrónomo Johannes Kepler (1571-1630) conjeturó sobre el papel jugado por la sucesión de Fibonacci en estas cuestiones. Adler *et al*, consideran a Charles Bonnet (1720-1793) como el primero en realizar un estudio más sistemático sobre el arreglo en las plantas y agregan que en la parte 3 de su libro *Recherches sur l'Usage des Feuilles dans les Plantes*, menciona que en 1743 Sauvages publicó una memoria en la que distingue cuatro tipos de arreglos de hojas: opuestas, ramizos de tres o más hojas, alternadas en lados opuestos del tallo y hojas con arreglos no constantes. En 1830, Schimper introdujo el concepto de *ángulo de divergencia*, entendido como el ángulo entre dos hojas consecutivas a lo largo de la espiral que se “enrolla” alrededor del tallo de una planta.

Como vemos, los antecedentes se pierden en los años, pero la labor de estudiar las regularidades en las plantas fue continuada por varios otros investigadores (véase [1]). Ubicándonos en la que Adler *et al* llaman la era moderna, tenemos que D'Arcy Thompson, con la acuciosidad propia de su obra ([25]), reafirmó lo que ya se adelantaba: el reino de las plantas tenía una curiosa preferencia por ciertos números y por las formas en espiral. En efecto, tanto la forma como se disponen las hojas a lo largo del tallo, como el número de pétalos de las flores o la estructura rodeada por el cáliz<sup>16</sup> de las flores, todas ellas guardan una interesante relación con los números que forman la *sucesión de Fibonacci clásica*<sup>17</sup>:

$$1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233, 377, \dots \quad (13)$$

<sup>16</sup>Verticilo externo de las flores compuestas.

<sup>17</sup>Nótese que la sucesión (13) es un caso particular de la sucesión  $F_{n+2} = F_{n+1} + F_n$ ,  $\forall n = 1, 2, 3, 4, \dots$

Por ejemplo, la cantidad de pétalos que tienen variedad de flores, sistemáticamente es un número que forma parte de la sucesión de (13). Las sorpresas siguen. Si definimos al *índice folial*,  $I_f$ , como el cociente

$$I_f = \frac{\text{Número de vueltas}}{\text{Número de hojas}},$$

donde el numerador representa el número de vueltas —sobre el tallo— que hay que dar para que, partiendo de una hoja, encontremos la siguiente, sucede que para muchas plantas  $I_f$  es el cociente de dos números consecutivos de la sucesión de Fibonacci<sup>18</sup> clásica. Por ejemplo, el índice folial del manzano y del ciruelo es  $3/8$ ; mientras que el del peral es  $5/13$ . El ángulo de divergencia para la filotaxia en espiral es

$$\theta_d = \frac{2\pi}{\varphi^2} \approx 137.5 \text{ grados},$$

a quienes algunos han explicado como el ángulo “adecuado” para optimizar la captura de la luz solar por parte de las hojas.

Observemos el comportamiento del cociente de dos números consecutivos de la sucesión (13)

$$\begin{aligned} \frac{F_3}{F_2} = \frac{2}{1} = 2, \quad \frac{F_4}{F_3} = \frac{3}{2} = 1.5, \quad \frac{F_5}{F_4} = \frac{5}{3} \approx 1.666, \quad \frac{F_6}{F_5} = \frac{8}{5} = 1.6, \quad \frac{F_7}{F_6} = \frac{13}{8} = 1.625, \\ \frac{F_8}{F_7} = \frac{21}{13} \approx 1.6153, \quad \frac{F_9}{F_8} = \frac{34}{21} \approx 1.6190, \quad \frac{F_{10}}{F_9} = \frac{55}{34} \approx 1.6176, \quad \frac{F_{11}}{F_{10}} = \frac{89}{55} \approx 1.6181, \\ \frac{F_{12}}{F_{11}} = \frac{144}{89} \approx 1.6179, \dots \end{aligned}$$

Puede probarse que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \left\{ \frac{F_n}{F_{n-1}} \right\} = \frac{1 + \sqrt{5}}{2} \approx 1.618033988 \dots \equiv \varphi,$$

... es la *proporción áurea*!!, número tan importante en la matemática como lo son  $e$ ,  $\sqrt{-1}$  o  $\pi$ . Nótese que  $\varphi$  también es la raíz positiva de la ecuación cuadrática  $x^2 - x - 1 = 0$ . De hecho, la proporción áurea,  $\varphi$ , tiene importantes propiedades. Entre ellas, destaca el que las potencias enteras (positivas o negativas) de  $\varphi$ , forman respectivas sucesiones de Fibonacci, i.e.,  $\varphi^n = \varphi^{n-1} + \varphi^{n-2}$  y  $\varphi^{-n} = \varphi^{-n-1} + \varphi^{-n-2}$ .

Usando la sucesión de Fibonacci (13), puede realizarse una construcción geométrica sorprendente. En efecto, dibujemos una sucesión de cuadrados cada uno de los cuales tiene por lado los números que aparecen en (13), dispongámoslos según se ve en la figura 5 y con un compás tracemos los arcos de circunferencia que ahí mismo se ilustran. El resultado es la bella espiral que aparece en la propia figura 5.

<sup>18</sup>También se atribuye a Schimper esta observación.

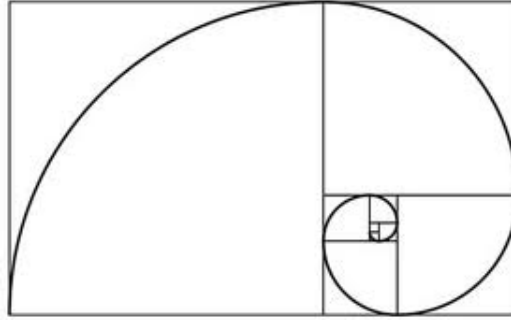


Figura 5: Espiral construida a partir de la sucesión de Fibonacci clásica... esta curva define a la filotaxia de Fibonacci.

## 4.2. Las retículas de los Bravais y la filotaxia geométrica

En 1837, los hermanos Augusto (oficial naval y explorador) y Luis (físico y botánico) Bravais, al desarrollar la teoría de retículas<sup>19</sup> a propósito de la descripción de arreglos cristalográficos<sup>20</sup>, hicieron contribuciones importantes a la llamada *filotaxia geométrica* en la que se hace una conjunción insospechada: la cristalografía y la botánica. Dicho en breve, aquella describe el patrón espacial que presentan las hojas (en general serían los brotes) a lo largo de tallo sin atender al hecho de que la planta crece; tampoco consideraron los factores que determinan la ubicación de éstas. Se trata de una descripción “estática”, que resulta más apropiada para plantas adultas. En su versión, ellos pensaron a las hojas como puntos sobre la superficie externa de un cilindro (la abstracción de un tallo) y observaron las regularidades que presentaba la distribución de éstos sobre dicha superficie.

A fin de presentar la relación entre la cristalografía y la filotaxia geométrica, es necesario mencionar las *retículas de Bravais* en el plano. Para ello, supónganse dos vectores,  $\vec{a}_1$  y  $\vec{a}_2$ , en el plano, ambos partiendo del origen y cuyo extremo restante localiza a sendos puntos. Dependiendo del ángulo,  $\theta$ , entre ellos y de la magnitud,  $\|\vec{a}_1\|$  y  $\|\vec{a}_2\|$ , de aquéllos, con solo repetir —trasladándola— la estructura básica ge-

<sup>19</sup>Una retícula en el plano está formada por todos los vectores  $\vec{a} = m\vec{a}_1 + n\vec{a}_2$  donde  $m$  y  $n$  son números enteros y  $\vec{a}_1$  y  $\vec{a}_2$  son vectores no paralelos en  $\mathbb{R}^2$ . Ahora, para que una retícula surja de un sistema filotáctico sobre un cilindro de radio  $\rho$ , es necesario que el punto  $(2\pi\rho, 0)$ , sea un punto de la retícula. Si interpretamos al vector  $(x, y)$  de la retícula, como una congruencia  $[y/\rho, x]$  la condición anterior es, también, suficiente.

<sup>20</sup>Recuérdese que un cristal está compuesto de un arreglo periodico de uno o más átomos repetido en cada punto de la retícula.

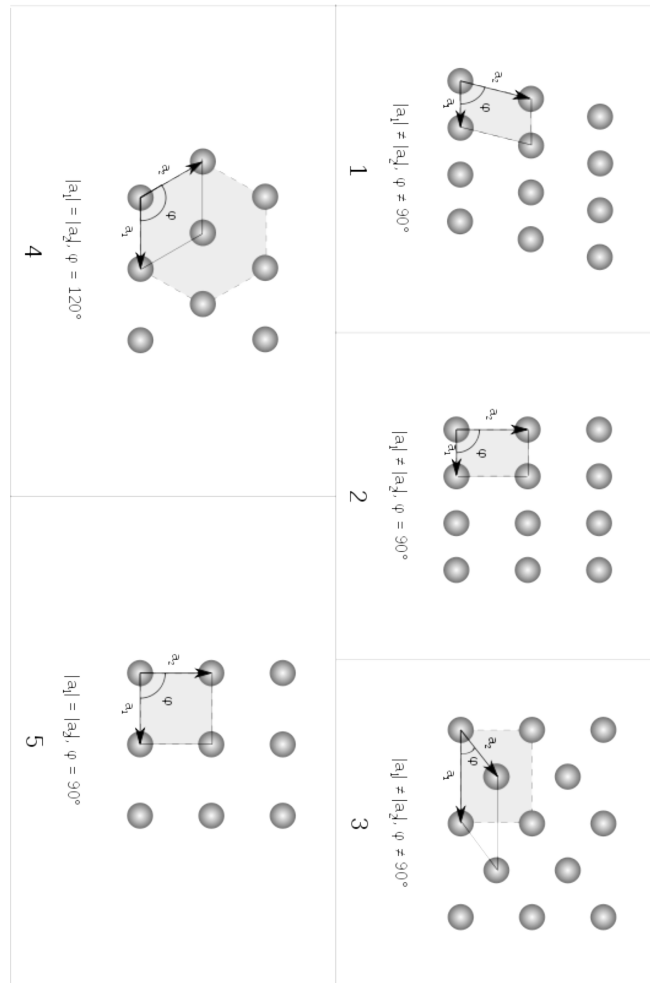


Figura 6: Las cinco retículas básicas de Bravais para el plano.

nerada por ellos, se pueden generar cinco diferentes tipos de retículas en el plano (véase la figura 6). Éstas son:

1. **Oblicua**, si  $\|\vec{a}_1\| \neq \|\vec{a}_2\|$  y  $\theta \neq \pi/2$ ,
2. **Rectangular**, si  $\|\vec{a}_1\| \neq \|\vec{a}_2\|$  y  $\theta = \pi/2$ ,
3. **Rómbica**, si  $\|\vec{a}_1\| = \|\vec{a}_2\|$  y  $\theta \neq \pi/2$ ,
4. **Hexagonal**, si  $\|\vec{a}_1\| = \|\vec{a}_2\|$  y  $\theta = (2/3)\pi$ ,
5. **Cuadrada**, si  $\|\vec{a}_1\| = \|\vec{a}_2\|$  y  $\theta = \pi/2$ .

La clasificación en el caso de  $\mathbb{R}^3$  indica que hay catorce retículas de Bravais.

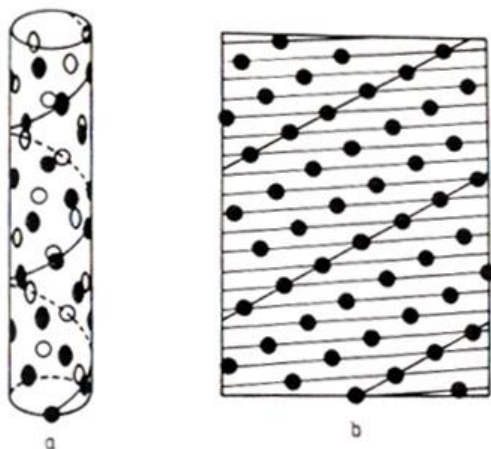


Figura 7: a) El tallo con las marcas puestas en el sitio en el que surgió un brote. b) La superficie extendida con las marcas hechas como en a).

Retomemos ahora la superficie cilíndrica mencionada al inicio de esta subsección e imagine nuestro lector que se corta longitudinalmente la superficie y se desenrolla. Lo que se ve es un rectángulo, en el que aparecen las marcas (puntos) situadas en los sitios en los que surgió una hoja. Con la intención de tener la imagen geométrica completa, supóngase que se coloca una copia del rectángulo que contiene a las marcas, simplemente trasladando el original como se ve en la figura 7. En ésta aparece un caso ideal.

Al estudiar la disposición en la que aparecen los puntos sobre la superficie rectangular (figura 7b)), viene la analogía con la teoría de los Bravais... como hecha a la medida. En efecto, las rectas diagonales con pendiente positiva que provienen de la unión de los puntos sobre la superficie y que se logran identificar a simple vista, son un tipo de parastiquias; también hay rectas (parastiquias) con pendiente negativa. En un caso real, en vez de rectas serían curvas que corresponderían a las espirales sobre el tallo. Véase la nota 13.

Los hermanos Bravais probaron que solo hay una espiral genética si y solo si, el número de espirales secundarias que abren a la derecha y el número de espirales que abren a la izquierda, son primos relativos; mientras que si el máximo común divisor de estos números es  $g > 1$ , entonces hay  $g$  espirales genéticas y hay un arreglo de  $g$  hojas en cada nodo sobre el tallo.

El enfoque descrito en los párrafos anteriores, difiere del usado por los botánicos cuando estudian la filotaxia. Ellos estudian la disposición de los brotes en las plantas considerando un “corte transversal” que, en

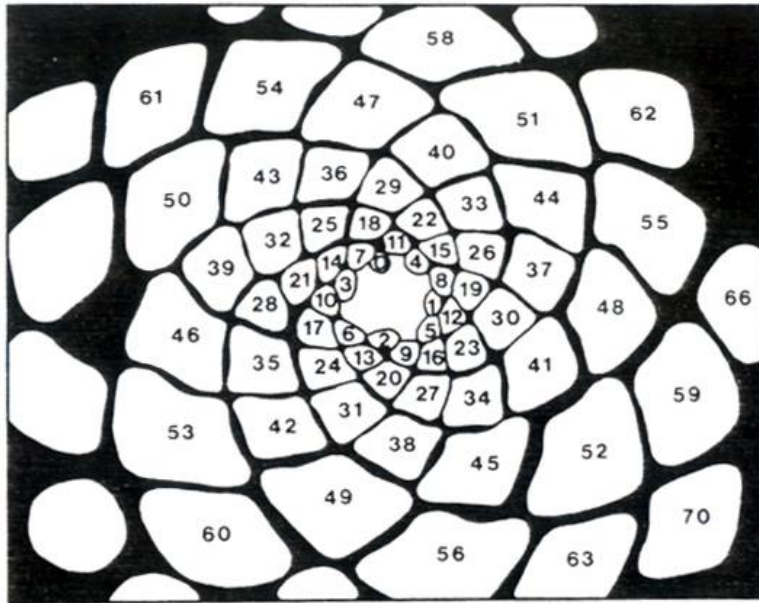


Figura 8: Corte transversal del brote apical de la *Araucaria excelsa* en el que se ven las hojas numeradas de acuerdo al orden de su aparición. Aquí resultan evidentes las formaciones en espiral: 7 abren a la izquierda y 11 lo hacen a la derecha.

el caso de las hojas, es como si se proyectara sobre el plano la “sombra” de cada hoja colocándola en el orden exacto en el que aparece sobre el tallo; mientras que en un brote apical, por ejemplo, el de la *Araucaria excelsa* como el que se ve en la figura 8, son evidentes las estructuras en espiral: las parastiquias.

### 4.3. Sus aportes a la filotaxia geométrica

En 1923, la madre de Alan Turing —a través de un dibujo en el que aparece el jovencito Alan observando unas margaritas mientras que cinco compañeros suyos juegan hockey— dejó constancia del interés de su hijo por la estructura que presentan dichas flores. En tres trabajos (véanse [29], [28] y [27]) que fueron completados a partir de: sus manuscritos, de las conferencias que impartió, así como de los testimonios de dos de sus colaboradores en estos temas, Turing abordó el problema de la filotaxia; también tomó como reto ofrecer una explicación sobre la aparición de los números de Fibonacci en el patrón de hojas de plantas y, destacadamente, de los arreglos en espiral que aparecen en las flores de los girasoles y en las piñas de los abetos. En una carta que envió a

M. Woodger en febrero de 1951, expresa claramente el uso de las simulaciones numéricas en sus estudios sobre morfogénesis y aventura un posible resultado:

*Nuestra nueva máquina llegará el lunes. Espero hacer algo sobre “embriología química”. En particular, creo poder responder a la cuestión de la aparición de los números de Fibonacci en las piñas de los abetos.*

Los manuscritos referidos fueron publicados póstumamente<sup>21</sup>... casi a cuatro décadas de la muerte de Turing. El primero fue en colaboración con el botánico C.W. Wardlaw, el segundo es un trabajo conjunto con B. Richards quien a principios de la década de los cincuenta del siglo pasado, fuera su estudiante de maestría; mientras que el tercero, es solo de su propia autoría. En esos tres trabajos, Turing aborda —desde una perspectiva matemática, en el segundo más que en los otros dos— el problema de la filotaxia. En [29] sus autores introducen algunos conceptos básicos de filotaxia y centran su exposición en discutir los posibles mecanismos que determinan la emergencia de brotes en las plantas. En cierto sentido, este trabajo “prepara” el terreno para que, en el segundo (véase [28]), Turing presente su teoría morfogenética de la filotaxia. Para ello, primero extiende la teoría de los Bravais y enseguida presenta su teoría dinámica de la filotaxia. Ésta se complementa en el tercer trabajo. Sin duda, la parte I de [28], es la más elaborada (en algunas partes bastante técnica), completa, consistente de los tres artículos. En ella expone dos resultados cuya descripción hacemos en el siguiente párrafo. Previo a esto, presentemos dos regularidades en la disposición de las hojas sobre el cilindro que le sirve a Turing de referencia. A saber: 1. Si el cilindro es rotado y al mismo tiempo se desliza en la dirección longitudinal y se hace de tal manera que la hoja *A* se mueva a la posición ocupada previamente por la hoja *B*, entonces esto mismo le ocurre a todas las demás hojas (*propiedad de congruencia*) y 2. Todas las hojas se encuentran a iguales intervalos sobre una hélice. Para la superficie cilíndrica de la planta que usa como referencia, el intervalo es tal que el ángulo de divergencia es de aproximadamente 137 grados. Véase la figura 9. La superficie básica, es el rectángulo que aparece abajo a la izquierda, las demás son traslaciones y contiguas a aquélla.

Hecho esto, ahora sí describamos los resultados aludidos. Para ello, nos referiremos a la retícula de la figura 10.

<sup>21</sup>A diferencia de su *The chemical basis of morphogenesis*, estos escritos no son autocontenidos. De hecho, hay partes de ellos que son oscuras.



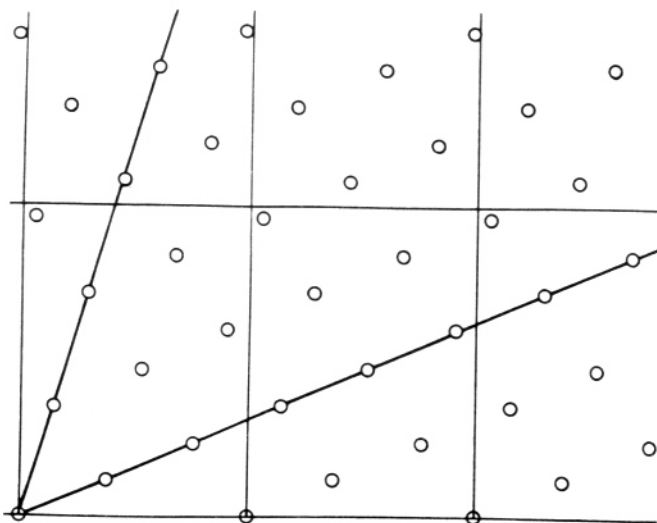


Figura 9: Superficie en la que se ven las parastiquias: las que abren a la derecha, las que abren a la izquierda y otras no tan evidentes. En cada punto sobre la superficie, surgió una hoja de la planta. Figura tomada de [28].

Para cualquier retícula, como la de la figura 10, no solo hay dos parastiquias bastante obvias (ahí, 2 y 3 son dibujadas con líneas interrumpidas), sino que hay toda una serie de parastiquias menos evidentes. Todas ellas pueden ser definidas relativas a líneas que vienen del origen y que pasan por otros puntos numerados. La parastiquia 1 está dibujada en línea continua y, a simple vista, se observa la parastiquia 4 observando una línea que pasa por los puntos numerados con 0 y 4 y 8 y así sucesivamente. Turing llamó *parastiquias principales* a aquellas en las cuales los puntos más cercanos en la parastiquia estuvieran más cercanos al origen. En el caso de la figura 10 ésta tiene como parastiquia principal a (2, 3) pues los puntos numerados con 2 y 3 son los puntos más cercanos al punto numerado con el 0.

En el segundo resultado, Turing indica que la tercera parastiquia (en este caso 1, pues 1 es el siguiente punto más cercano) tiene que ser la suma o la diferencia de los primeros dos números de parastiquias.

Después de sus aportes a la teoría de las retículas sobre cilindros, Turing considera retículas con geometría más variada que, por ejemplo, las que corresponderían a la situación en la que la planta creciera. En estos casos, una pregunta que naturalmente surge, es: ¿Qué clases de

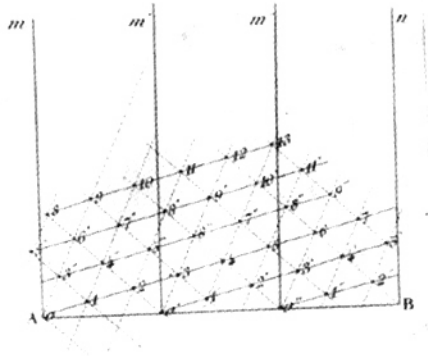


Figura 10: Retícula básica. Figura tomada de [24].

transformaciones en el número de parastiquias, son posibles cuando una retícula filotáctica es deformada?

Turing introduce lo que llama *hipótesis de la filotaxia geométrica*. Ésta es:

*El número de las terceras parastiquias principales no se encuentra, numéricamente hablando, entre el primero y el segundo números de parastiquias principales.*

Con base en la hipótesis de la filotaxia geométrica, Turing enuncia “una condición subsidiaria para que se dé la filotaxia de Fibonacci”:

*Si un sistema filotáctico varía en tiempo, mientras que se satisfagan las hipótesis de la filotaxia geométrica, el número de las tres parastiquias principales del sistema, siempre pertenece a la misma sucesión  $p_r$  que satisface la ley de Fibonacci  $p_{r+1} = p_r + p_{r-1}$ .*

Este resultado ha sido rephraseado atribuyéndole un cierto sentido de robustez a un sistema de Fibonacci, pues una vez que éste se establece, siempre permanece como tal.

#### 4.4. Su teoría dinámica de la filotaxia

Lo presentado en las tres subsecciones anteriores trata sobre lo que podríamos denominar “la numerología de las plantas”. Simplemente da cuenta de lo que se observa, pero no aborda —ni es su intención— una cuestión más fundamental: ¿Cuáles son los mecanismos que hacen posible la emergencia de esas estructuras? Alan Turing estaba convencido

de que su teoría química de la morfogénesis (véanse la subsección 2.2 y el Apéndice A) no era la adecuada para explicar la filotaxia, en particular no lo era para explicar la filotaxia de Fibonacci. Fue muy claro al expresar: “. . . los sistemas filotáticos de la botánica no surgen de esta manera.” Dicho esto, se planteó como tarea proponer un mecanismo que sí la explicara. Sin embargo, al leer las partes (en [28] y en [27]), que es donde lo propone, uno encuentra poca base fenomenológica (o por lo menos así lo percibí) para la formulación de su modelo matemático. Él denotó por  $u(\vec{r}, t)$  a la concentración de un morfógeno y por  $v(\vec{r}, t)$  a la concentración de un inhibidor, ambas funciones definidas sobre la superficie del cilindro que sirve de modelo de tallo de la planta. Enseguida propone su primer modelo matemático dinámico para la filotaxia. Hélo aquí:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= \varphi(\nabla^2)u + au^2 - buv \\ v &= \psi(\nabla^2)u^2, \end{aligned} \quad (14)$$

donde

$$\varphi(\nabla^2) = I_2 \left( 1 + \frac{\nabla^2}{k_1^2} \right) \quad \text{y} \quad \psi(\nabla^2) = 1/(1 - \nabla^2/R^2).$$

Sin embargo, bajo una serie de supuestos que pueden consultarse en [27], Turing planteó otro mecanismo cuya formulación matemática toma la forma del siguiente sistema de EDP

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= \varphi(\nabla^2)u + I(\vec{r}, t)u + au^2 - buv \\ v &= \psi(\nabla^2)u^2. \end{aligned} \quad (15)$$

La inclusión del término  $I(\vec{r}, t)$  tiene por finalidad capturar el efecto del cambio —debido, por ejemplo al crecimiento— en la geometría del tejido en el que surge el brote. En una nota suya que se encuentra en los archivos que resguarda la Universidad de Cambridge, se refiere (y la dibuja) a la región apical del meristemo. En [27], Turing indica: “. . . para cada  $t$ ,  $I(\vec{r}, t)$  puede suponerse tome la forma  $I_0 - I_2 z^2/l^2$ . Inicialmente se supone que  $I_0$  es negativa y que se incrementa asintóticamente a un valor, alcanzando un valor muy cercano a éste cuando la longitud de onda óptima es de alrededor de un tercio de la circunferencia. La cantidad  $l$  puede permanecer cercana a una constante o incrementarse ligeramente con el incremento del radio (del cilindro).”

Como lo mencioné al inicio de esta subsección, percibo que esta parte de los manuscritos de Turing, está poco elaborada. Por ello, considero que valdría la pena tomar como reto realizar un estudio cuidadoso de

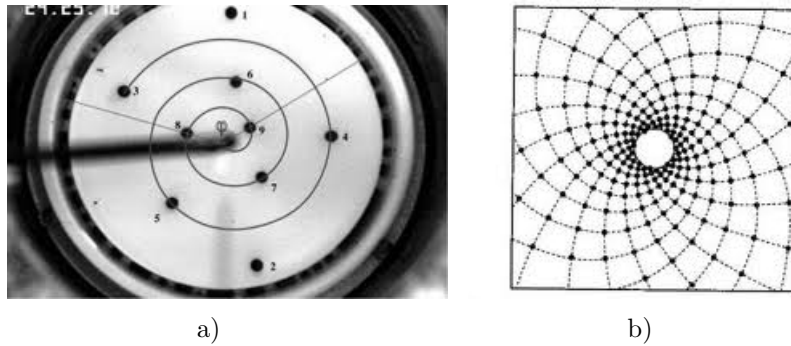


Figura 11: Sistema magnético propuesto por Douady y Couder para la filotaxia de Fibonacci: a) El experimento. b) Autoorganización de las gotas de un ferrofluido.

éstos con el fin de lograr una versión asequible al lector. De hecho, no conozco un trabajo que basado en esta propuesta de Turing, explique la filotaxia de alguna planta. También por ello, valdría la pena acercarse a esta propuesta turingiana.

#### 4.5. Un mecanismo

A partir de 1992, Douady y Couder publicaron una cuarteta de artículos (véanse [7], [8],[9] y [10]) cuyo título principal comparten: *La filotaxia como un proceso de autoorganización*. Éste explica por sí mismo el contenido de aquéllos. Se trata de ver al orden en el que aparecen los brotes en las plantas, como el resultado de procesos endógenos al sistema mismo... como visionariamente lo apuntaba D'Arcy Thompson y como lo precisó Turing para el caso en el que, subyacente a los patrones, se tengan los dos procesos fundamentales: reacción y difusión. No podría ser de otra manera: las plantas, en tanto que materia, están sujetas a las mismas leyes fundamentales que rigen a ésta.

En la primera de sus contribuciones, estos autores reportan un experimento que reproduce la filotaxia de Fibonacci. Dicho en breve, el experimento consiste en depositar (periódicamente) gotas de un ferrofluido en el centro de una caja de Petri llena de aceite de silicón. Bajo el efecto de imanes que rodean a la caja, las gotas se repelen unas a las otras y son atraídas hacia el borde de la caja. Si durante el experimento el campo magnético se reduce lentamente, las gotas se autoorganizan en patrones espaciales que siguen la filotaxia de Fibonacci. Véase la figura 11.

En los otros tres trabajos, estos autores realizan una serie de análisis

y de simulaciones numéricas con la finalidad de explicar la emergencia de los brotes en el ápice de las plantas.

Concluimos esta sección diciendo que la compilación realizada por Jean y Barabé (véase [13]) es una excelente referencia sobre filotaxia. En ella aparecen contribuciones realizadas por investigadores con distinto perfil profesional: botánicos, físicos, cristalógrafos y matemáticos. Ello le da una gran riqueza a este trabajo, razón por la cual se recomienda ampliamente a aquellos lectores interesados en el tema.

## 5. Comentarios finales

Como lo mencionamos en la sección 2, una de las primeras críticas que se le hicieron a la propuesta de Turing fue sobre la existencia de los morfógenos. En el caso de la pigmentación del pelambre en diferentes animales, los patrones de coloración en mariposas o los correspondientes en la concha de diferentes moluscos, los estudios realizados —incluida la correspondiente modelación matemática— por Meinhardt y Murray (véanse [16] y [18]) en la década de los ochenta del siglo pasado, contribuyeron, para el caso de sistemas biológicos, a subsanar parcialmente esta crítica. Para el caso de sistemas químicos, tuvieron que transcurrir cuarenta años para que se propusiera una reacción química (CIMA) que exhibe patrones que la teoría de Turing predice (véanse [3] y [19]). Este aspecto sigue siendo tema de investigación actual y se continúan encontrando evidencias de que, subyacente a las formas biológicas, está la existencia de morfógenos. Por ejemplo en [11], sus autores presentan evidencias experimentales de la existencia de un sistema activador-inhibidor en la generación de las arrugas transversales igualmente espaciadas en el paladar de mamíferos.

En [20] sus autores propusimos un marco teórico que incorpora tanto, el crecimiento del dominio en el que se llevan a cabo los dos procesos turingianos básicos (la difusión y la reacción de dos morfógenos), como los efectos de la curvatura de éste en la selección de patrones. En esta misma referencia, se presenta una serie de simulaciones numéricas realizadas sobre diferentes dominios bidimensionales en las que se consideran términos cinéticos cúbicos. Éstas muestran fehacientemente el papel crucial que tienen, tanto el crecimiento como la curvatura, en la selección de patrones que no aparecen en dominios fijos.

Como lo advierte Turing en [26], hay otros procesos que son importantes en la morfogénesis especialmente en la materia viva. Él menciona explícitamente a las propiedades mecánicas y electroquímicas de las células. Como éstas, también hay otros tantos mecanismos que son fun-

damentales en la emergencia de patrones en sistemas biológicos específicos. Uno de ellos es la *quimiotaxis*, proceso mediante el cual algunas células migran hacia sitios en los que se emite una sustancia *quimioatrayente* la cual es detectada por medio de receptores que éstas tienen en su membrana. Un ejemplo es la amiba *Dictyostelium discoideum* la cual, cuando el alimento es escaso, un grupo de ellas libera periódicamente monofosfato de adenocina cíclico (cAMP) y en respuesta, el resto de las amibas forman agregados que se dirigen hacia los sitios de emisión. Sorprendentemente, la trayectoria que siguen no es rectilínea. . . es en espiral. Hace ya varias décadas, se propusieron modelos matemáticos mecano-elásticos y quimiotácticos para estudiar el efecto de estos factores en la emergencia de patrones.

El acercamiento que hace Alan Turing al problema de la morfogénesis —aunque en una parte usa el enfoque de retículas— es principalmente desde las EDP. Sin embargo, es de justicia mencionar que otros autores han estudiado este problema desde otros puntos de vista. Destaca entre ellos el enfoque de los *autómatas celulares* (véase [6]). Nuestra opinión es que no existe el enfoque y por lo tanto, no compartimos las opiniones según las cuales un tipo de modelo es mejor que otro. Lo que sí ocurre, es que unos hacen más transparente ciertos procesos que se consideran cruciales en la emergencia de patrones, que otros. El punto que queremos enfatizar aquí, es que el nivel de complejidad asociada al estudio de la morfogénesis es tal, que se “vale de todo”. Seguro que hasta los diferentes enfoques pueden resultar complementarios. En [22] el lector encontrará una visión panorámica del tema sobre el que Turing hizo una contribución importante.

## A. Glosario mínimo

Además de breve, este glosario es esquemático pero suficiente para nuestros propósitos. En [15], el lector encontrará una descripción más detallada de los conceptos biológicos que aquí se presentan, así como de los procesos en los que aquéllos son relevantes. También, el *Oxford Dictionary of Biology* es una referencia útil. Los conceptos aparecen agrupados por tema y, dentro de éste, el orden es el nivel de desarrollo.

1. **Óvulo.** Célula femenina, madura de animales o de plantas. En el caso de hembras, los óvulos son producidos por los ovarios.
2. **Cigoto.** Célula que resulta de la unión del gameto masculino con el femenino en la reproducción sexual de los animales y de las plantas.

3. **Huevo.** Óvulo fecundado.
4. **Mórula.** Estadio del desarrollo del embrión de un animal. La mórula es el resultado de una serie de divisiones celulares mediante las cuales el huevo se transforma en un cuerpo multicelular cuyos componentes son “prácticamente idénticos”.
5. **Blástula.** Una vez que el proceso de división celular culmina formándose la mórula, las células se desplazan hacia la periferia del huevo dejando en el interior una cavidad llena de líquido. A este estadio de desarrollo, se la llama *blástula*.
6. **Gástrula.** Estadio en el desarrollo de un animal producido inmediatamente después de la blástula. La *gastrulación* se inicia (en una región superficial llamada *blastoporo*), con la invaginación de la blástula, originándose dos capas de células: el *endodermo* y el *ectodermo*. Enseguida, las células que rodean al blastoporo se introducen entre estas dos capas para formar una tercera capa celular: el *mesodermo*. En esta etapa del desarrollo embrionario, es en la que se da un proceso fundamental: la *diferenciación celular*, proceso mediante el cual las células se especializan y pasan a formar parte de tejidos, órganos o sistemas.
7. **Meristemo.** Es el tejido que, en la mayoría de las plantas, consiste de células no diferenciadas (células meristémicas) y se encuentra en sitios de la planta en los que el crecimiento puede darse. Las células meristémicas dan origen a varios órganos de la planta y mantienen el crecimiento de ésta. Por ejemplo, del *meristemo apical* se pueden originar hojas o flores.
8. **Filotaxia decusada.** Es un tipo de disposición de las hojas a lo largo del tallo de una planta en la que éstas aparecen por pares (cada una, es opuesta a la otra) a partir de un mismo nodo, pero la orientación que tiene cada par, es diferente. Una posibilidad es que cada par esté rotado 90 grados respecto al anterior.

## B. La bifurcación de Turing

Dado que las condiciones 1 y 2 de la lista que aparece al final de la sección 2, son consecuencia de un análisis local elemental, el cual puede ser consultado casi en cualquier texto básico sobre EDO, en este apéndice nos dedicamos a la obtención de las condiciones 3-4 de la mencionada

lista. También aquí incluimos otras implicaciones que se infieren de dicho análisis. Así, al sustituir (10) en (9), se llega a que  $C_1$ ,  $C_2$ ,  $\lambda$  y  $k$ , han de satisfacer el par de igualdades

$$\begin{aligned} (\lambda - J_{11} + k^2 D_1)C_1 - J_{12}C_2 &= 0 \\ -J_{21}C_1 + (\lambda - J_{22} + k^2 D_2)C_2 &= 0, \end{aligned} \quad (16)$$

el cual es un sistema algebraico, lineal y homogéneo de ecuaciones para  $C_1$  y  $C_2$ . Éste tiene solución distinta de la trivial (la  $(0, 0)$ ), si y solo si el determinante de la matriz de coeficientes de (16) es cero es decir, si

$$\mathcal{P}(\lambda) \equiv \lambda^2 + [-(J_{11} + J_{22}) + k^2(D_1 + D_2)]\lambda + \Delta(k^2) = 0, \quad (17)$$

donde

$$\Delta(k^2) = D_1 D_2 k^4 - (D_1 J_{22} + D_2 J_{11})k^2 + \det J. \quad (18)$$

Para que la solución propuesta (10) crezca exponencialmente, se necesita que al menos una raíz,  $\lambda$ , de (17), tenga parte real positiva. A su vez, para que esto se dé, es necesario que cualquiera de las dos siguientes condiciones:

1.  $[-(J_{11} + J_{22}) + k^2(D_1 + D_2)] > 0$ , o
2.  $\Delta(k^2) > 0$  para al menos un valor de  $k^2$ ,

no se cumpla. Ahora, dado que las condiciones (7) deben satisfacerse a fin de asegurar la estabilidad asintótica local de  $(u^*, v^*)$ , entonces la condición  $[-(J_{11} + J_{22}) + k^2(D_1 + D_2)] > 0$ , siempre se cumple para todo  $k^2 \geq 0$  i.e., la condición 1. nunca se viola. Por ello, solo queda averiguar si existen valores de  $k^2$  para los que la segunda condición se viole, es decir, que ocurra  $\Delta(k^2) \leq 0$  para al menos un  $k^2 \neq 0$ . Ahora,  $\Delta(k^2) = 0$  siempre que

$$k^2 = k_{1,2}^2 = \frac{(D_1 J_{22} + D_2 J_{11}) \pm \sqrt{(D_1 J_{22} + D_2 J_{11})^2 - 4D_1 D_2 \det J}}{2D_1 D_2}.$$

De esta expresión se sigue que  $k_{1,2}^2 \in \mathbb{R}$  con  $k_1^2 \neq k_2^2$ , si y solo si

$$[(D_1 J_{22} + D_2 J_{11})^2 - 4D_1 D_2 \det J] > 0. \quad (19)$$

Ahora,  $k_1^2 = k_2^2$  si y solo si  $(D_1 J_{22} + D_2 J_{11})^2 - 4D_1 D_2 \det J = 0$ , por lo que esto nos da un valor crítico (*parámetro de bifurcación*) para  $k^2$ . Éste es:



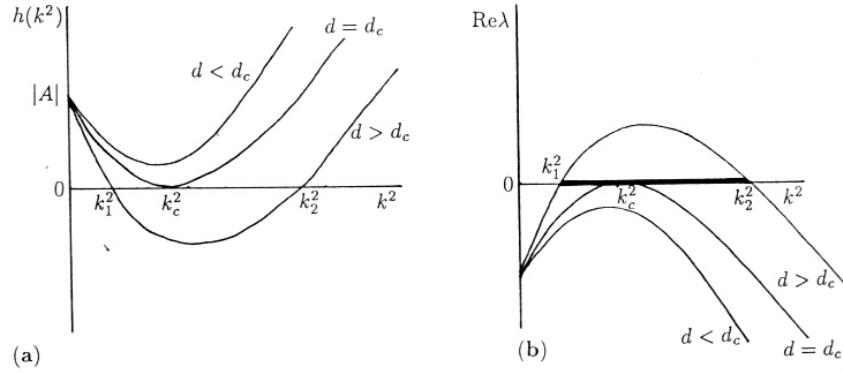


Figura 12: Condiciones para el rompimiento de una simetría y la emergencia de otra: a) Para  $k^2$  tal que  $k_2^2 < k^2 < k_1^2$ , la parte real de  $\lambda$  es positiva. b) Así se comporta la parte real de  $\lambda$  al cambiar  $k^2$  para distintos valores del parámetro de bifurcación.

$$k_1^2 = k_2^2 = k_{crit}^2 = \frac{(D_1 J_{22} + D_2 J_{11})}{2D_1 D_2} > 0. \quad (20)$$

Además ocurre que  $\Delta'(k_{crit}^2) = 0$  y como  $\Delta''(k^2) = 2D_1 D_2 > 0$  para todo  $k^2$ , entonces  $\Delta$  tiene un mínimo absoluto en  $k^2 = k_{crit}^2$ . Luego, si imponemos la condición  $\Delta(k_{crit}^2) < 0$ , aseguramos que  $k_1^2 \neq k_2^2$ . Por lo tanto, para valores de  $k^2$  tales que  $k_2^2 < k^2 < k_1^2$ , tenemos  $\Delta(k^2) < 0$ . En consecuencia, para estos valores de  $k^2$ , la parte real,  $\Re \lambda$ , de  $\lambda$  es positiva. Véase la figura 12.

Nótese que la condición  $k_{crit}^2 > 0$  tiene una implicación importante. En efecto, de (20) —al factorizar  $D_1$  en el numerador— se obtiene

$$\left[ J_{22} + \frac{D_2}{D_1} J_{11} \right] > 0,$$

pero como  $(J_{11} + J_{22}) < 0$ , entonces esto obliga a que  $J_{11}$  y  $J_{22}$  tengan signos opuestos y a que la razón,  $D_2/D_1$ , entre los coeficientes de difusión, sea mayor que uno lo cual implica que el morfógeno con concentración  $v$  se difunda más rápidamente que lo hace el que tiene concentración  $u$ . Más aun, la condición

$$(D_1 J_{22} + D_2 J_{11})^2 = 4D_1 D_2 \det J, \quad (21)$$

que determina a  $k_{crit}^2$ , obliga a que la razón  $D_2/D_1$  también deba tener un valor crítico por debajo del cual la perturbación no desestabiliza al estado  $(u^*, v^*)$ . Dicho valor crítico, es:

$$\left[ \frac{D_2}{D_1} \right]_{crit} \equiv \beta_{crit} = \frac{\det J - J_{21}J_{12} \pm 2\sqrt{-J_{21}J_{12} \det J}}{J_{11}^2}. \quad (22)$$

Éste se obtiene de (21) factorizando el cociente  $D_2/D_1$  y notando que éste satisface la ecuación cuadrática:

$$J_{11}^2 \left[ \frac{D_2}{D_1} \right]^2 + (2J_{11}J_{22} - 4 \det J) \left[ \frac{D_2}{D_1} \right] + J_{22}^2 = 0,$$

la que, al ser resuelta respecto a  $D_2/D_1$ , se obtiene (22).

Las consecuencias continúan. En efecto, de (22) se sigue que el cociente  $(D_2/D_1)_{crit}$  es un número real a condición de que  $-J_{21}J_{12} \det J > 0$ . Pero como  $\det J > 0$  entonces esto obliga a que  $-J_{21}J_{12} > 0$ , lo cual ocurre si  $J_{21}$  y  $J_{12}$ , tienen signos opuestos. Esto, junto con las condiciones  $J_{11} > 0$  y  $J_{22} < 0$ , nos lleva a dos estructuras de signos en la matriz de Jacobi  $J$  que permite la desestabilización de  $(u^*, v^*)$ . Éstas son:

$$\begin{bmatrix} (+) & (-) \\ (+) & (-) \end{bmatrix} \quad \text{o} \quad \begin{bmatrix} (+) & (+) \\ (-) & (-) \end{bmatrix}.$$

La interpretación química del signo de las entradas de estas matrices es interesante. En la primera, el signo positivo en ambas entradas de la primera columna significa:  $u$  activa (favorece) tanto su propia producción, como la de  $v$ ; mientras que el signo negativo en las dos entradas de la segunda columna en la misma matriz, significa:  $v$  inhibe la producción tanto de  $u$  como de  $v$  mismo. De forma análoga puede hacerse la interpretación de los signos en la segunda matriz.

Al sistema cuya matriz de Jacobi tiene la primera estructura, se le llama *activador-inhibidor puro*; mientras que si la estructura de signos de la matriz de Jacobi, es la segunda entonces al sistema se le llama *activador-inhibidor cruzado*.

Concluyendo: Si  $k^2$  es tal que  $k_2^2 < k^2 < k_1^2$ , entonces las perturbaciones espacio-temporales crecen al aumentar  $t$ , con lo que el estado estacionario y homogéneo  $(0, 0)$  de (9) (equivalentemente  $(u^*, v^*)$  de (4)) habrá perdido su estabilidad. Una vez que se desestabilizó el estado  $(u^*, v^*)$  es decir, que se rompió esta simetría, la propuesta de Turing aun va más allá e indica que, al aumentar el tiempo (de hecho para  $t \rightarrow +\infty$ ) aparece otra simetría que consiste en una nueva distribución espacial de los morfógenos la cual no es homogénea, es ordenada y estable... Este es un *patrón de Turing!!!*

## Bibliografía

1. I. Adler, D. Barabe, y R. V. Jeans, A history of the study of phyllotaxis, *Ann. of Botany*. **80** (1997) 231–244.
2. A. Aldama, J. L. Gutiérrez, P. Miramontes, y F. Sánchez-Garduño, D’arcy Wentworth Thompson (1860-1948), *Ludus Vitalis XVIII* (2010) 3–24.
3. V. Castets, E. Dulos, J. Boissonnade, y P. de Kepper, Experimental evidence of a sustained standing turing-type nonequilibrium chemical pattern, *Phys. Rev. Lett.* **64** (1990) 2953–2956.
4. R. Courant y F. John, *Introducción al Cálculo y al Análisis Matemático*, Limusa, Noriega Editores, 2000.
5. C. Darwin, *El Origen de las Especies por Medio de la Selección Natural. Tomos I y II*, Colección Nuestros Clásicos, Dirección General de Publicaciones, UNAM, 1969.
6. A. Deutsch y S. Dormann, *Cellular Automaton Modeling of Biological Pattern Formation*, Birkhäuser, 2005.
7. S. Douady y Y. Couder, Phyllotaxis as a self-organized growth process, *Phys. Rev. Lett.* **68** (1992) 2098–2101.
8. ———, Phyllotaxis as a dynamical self-organizing process. part i: The spiral modes resulting from time-periodic iterations, *J. theor. Biol.* **178** (1996) 255–274.
9. ———, Phyllotaxis as a dynamical self-organizing process. part ii: The spontaneous formation of a periodicity and the coexistence of spiral and whorled patterns, *J. theor. Biol.* **178** (1996) 275–294.
10. ———, Phyllotaxis as a dynamical self-organizing process. part iii: The simulation of the transient regimes of ontogeny, *J. theor. Biol.* **178** (1996) 295–312.
11. A. D. Economou y et al, Periodic stripes formation by turing mechanism operating on growth zones in the mammalian palate, *Nature Genetics* **44** (2012) 348–351.
12. S. J. Gould, D’Arcy Thompson and the science of form. new literary history, *Form and its Alternatives* **2** (1971) 229–258.
13. R. Jean y D. Barabé, *Symmetry in Plants*, World Scientific, 1998.
14. D. Kreider, R. Kuller, D. Ostberg, y F. Perkins, *Introducción al Análisis Lineal, Parte 2*, Fondo Educativo Interamericano, 1971.
15. S. Luria, *36 Lecciones de Biología*, H. Blume Ediciones, 1979.
16. H. Meinhardt, *The Algorithmic Beauty of sea Shells*, Springer, 1995.
17. P. Miramontes, La geometría de las formas vivas, *Ciencias* **42** (1996) 12–19.
18. J. Murray, *Mathematical Biology. II: Spatial models and biomedical applications*, Springer, 2003.
19. Q. Ouyang y L. Swinney, Transition from a uniform state and hexagonal

- and striped Turing patterns, *Nature* **352** (1991) 610–612.
20. R. Plaza, F. Sánchez-Garduño, P. Padilla, R. Barrio, y P. K. Maini, The effect of growth and curvature on pattern formation, *Journal of Dynamics and Differential Equations* **16** (2004) 1093–1121.
  21. F. Sánchez-Garduño, *Matemáticas y Química: Una mirada a la Cinética Química desde la Matemática*, Sociedad Matemática Mexicana-CIMAT, 2004.
  22. F. Sánchez-Garduño y P. P. Longoria, Emergencia y formación de patrones en biología: un enfoque matemático, en *Biología Matemática, un enfoque desde los sistemas dinámicos*, L. Esteva y M. Falconi, eds., Las prensas de Ciencias, Coordinación de Servicios Editoriales, Facultad de Ciencias, UNAM, 2002, 125–161.
  23. F. Sánchez-Garduño y P. Miramontes, Las formas en la naturaleza: una cosa es describirlas y otra es explicarlas, *Miscelánea Matemática de la Sociedad Matemática Mexicana* **49** (2009) 101–124.
  24. J. Swinton, Watching the daises grow: Turing and Fibonacci phyllotaxis, en *Alan Turing: Life and Legacy of a Great Thinker*, C. Teuscher, ed., Springer, 2004, 477–498.
  25. D. W. Thompson, *On Growth and Form. The complete revised edition*, Dover Publications, 1992.
  26. A. M. Turing, The chemical basis of morphogenesis, *Phil. Trans. of the Royal Society of London* **237** (1952) 37–72.
  27. ———, Outline of development of the daisy, en *Collected works of A.M. Turing. Morphogenesis*, P. T. Saunders, ed., North-Holland, 1992, 119–123.
  28. A. M. Turing y B. Richards, Morphogen theory of phyllotaxis, en *Collected works of A.M. Turing. Morphogenesis*, P. T. Saunders, ed., North-Holland, 1992, 49–118.
  29. A. M. Turing y C. Wardlaw, A diffusion reaction theory of morphogenesis in plants, en *Collected works of A.M. Turing. Morphogenesis*, P. T. Saunders, ed., North-Holland, 1992, 37–48.
  30. S. Wiggins, *Introduction to Applied Nonlinear Dynamical Systems and Chaos*, Springer-Verlag, New York, 1990.