

NERVADURA: ¿QUÉ VE UN FÍSICO CUANDO MIRA UNA HOJA?

¿Cuál es el origen del patrón que forman los nervios de las hojas? ¿Por qué se desarrolla tal como es? Ésta es una mirada desde la física a un complejo e interesante problema biológico.

Ma. Fabiana Laguna

¿Qué es la nervadura?

Muchas veces sostuvimos una hoja de árbol en la mano, deteniéndonos unos instantes a mirar su forma, a palpar su textura. Y seguramente todos, en algún momento, descubrimos que la hoja está surcada por un grupo de líneas que parecen venas. Ese conjunto de venas es lo que se conoce como *nervadura de la hoja*.

La nervadura es un sistema de canales (llamados nervios) que conducen sustancias dentro de la hoja y brindan soporte a los tejidos que la conforman. En una hoja adulta, la nervadura forma una red que posee propiedades muy interesantes: estructura jerárquica y abundancia de caminos cerrados que dividen la superficie de la hoja en sectores poligonales inconexos, entre otras. Los nervios más gruesos son los más antiguos, y muy probablemente están determinados únicamente por factores genéticos. Se repiten en una misma especie y permiten su clasificación de acuerdo al patrón que forman. Pero si miramos una hoja cualquiera de cerca, notaremos que los nervios delgados no se organizan con la misma estructura en todas las hojas. De hecho, son tan diversos, que hacen que no existan dos nervaduras iguales, aún entre las hojas de una misma planta. Veremos que, aún así, poseen algunas propiedades estadísticas que son comunes a muchas especies distintas.

Un poco de historia

La colonización de la tierra por parte de las plantas ocurrió hace más de 400 millones de años y representa uno de los eventos más importantes en la historia del mundo biológico. Para que la transición de la vida acuática a la terrestre sucediera exitosamente, fue necesario que las plantas sufrieran varias modificaciones estructurales y funcionales. En este proceso de adaptación, el desarrollo de tejidos de conducción (también llamados tejidos vasculares) jugó un rol fundamental, ya que resolvió el problema del transporte de agua y nutrientes a grandes distancias y le dio rigidez al cuerpo de la planta. Esto permitió que las primeras plantas vasculares colonizaran gradualmente la tierra. Esas primeras plantas vasculares tenían sus conductos organizados de una manera muy simple, pero con la evolución de nuevas estructuras, como las hojas, y con la colonización de diferentes hábitats terrestres por parte de diferentes especies de plantas, los tejidos vasculares se diversificaron en una gran variedad de patrones de organización.

En particular, las hojas tuvieron su propia evolución. En el período devónico o el carbonífero temprano (en la era paleozoica, hace unos 400 millones de años) casi todas las plantas con hojas tipo helecho parecían tener un patrón de nervadura abierto. El patrón de nervadura abierto, formado por bifurcaciones de nervios y con una estructura como la que forman las ramas de un árbol, representa la arquitectura primitiva que sirve de punto de partida para los patrones reticulares actuales. Las primeras plantas con estructuras reticulares aparecieron en el carbonífero superior, 300 millones de años atrás. Muchas especies de helechos (que son plantas que no producen semillas) y gimnospermas (plantas con semillas pero sin frutos, como la araucaria) tanto fósiles como existentes, tienen estructuras reticulares relativamente simples. En los helechos, por ejemplo, la nervadura es una red regular sin estructura jerárquica.

El grupo de plantas que muestra más notablemente una estructura reticular jerárquica es el de las *angiospermas*, que son las plantas que tienen flores y producen frutos con semillas. Las angiospermas más antiguas se encontraron en el cretácico inferior (hace 100 millones de años). Las hojas de las angiospermas

Palabras clave: formación de patrones, patrón de nervadura, modelo elástico.

Ma. Fabiana Laguna

Dra. en Física, Inst. Balseiro, Univ. Nac. de Cuyo, Argentina.

Cjo. Nac. de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) – Centro Atómico Bariloche – Inst. Balseiro, Argentina.

lagunaf@cab.cnea.gov.ar

Recibido: 05/11/2010. Aceptado: 09/12/2010

Apartado 1: Clasificando hojas

Las hojas pueden clasificarse de diversas maneras. Una de ellas resulta de mirar la estructura global del patrón que forman las nervaduras:

- Las hojas *palmatinervias* son aquellas en las que la nervadura nos recuerda la forma de la palma de la mano, originándose en un punto común junto al pecíolo y distribuyéndose por la superficie de la hoja como si fuesen los dedos de la mano (ejemplo: la higuera).
- Las *paralelinervias* tienen los nervios aproximadamente paralelos entre sí. Este patrón se encuentra comúnmente en plantas con hojas largas y delgadas (ejemplo: el maíz).
- Las hojas *pinnatinervias* son aquellas en las que aparece un nervio principal del que salen los secundarios, como si se tratase de una pluma (ejemplo: el naranjo).

Por otro lado, mediante observaciones más detalladas podemos detectar diferentes *geometrías genéricas*, dos de las cuales son muy comunes:

- Una es la que se encuentra generalmente en las *monocotiledóneas*, como las gramíneas (por ejemplo, el maíz o el bambú). Un nervio primario, o principal, forma el eje de la hoja desde la base hasta la punta. Los nervios de mayor orden crecen paralelos al principal. Como la hoja se angosta cerca de la punta, el espacio para la nervadura se reduce. Para que la distancia entre nervios se conserve, es necesario que se reduzca su número. Efectivamente, se observa que algunos nervios se frenan, se tuercen y tocan a alguno de sus vecinos. Luego, un nervio más delgado crece a partir de ese lugar y conecta a este nervio con su otro vecino. El resultado final es que el nervio que se frenó está conectado con sus dos vecinos por delgados nervios transversales y la estructura final de la nervadura es tipo rejilla, o cuadrícula.
- Las *dicotiledóneas* tienen mucha más variedad de estructuras. Típicamente poseen un nervio primario que va desde la base hasta la punta de la hoja. Los nervios secundarios se ramifican a partir del primario, llegan al borde de la hoja y se tuercen conectándose con sus vecinos, formando un bucle. Los nervios de tercer orden se sitúan entre los secundarios, y están conectados en sus dos extremos a los nervios primarios y secundarios. Se puede llegar a distinguir más de seis o siete órdenes sucesivos. Sólo los nervios de mayor orden son diferentes: los más delgados y chiquitos suelen tener libre uno de sus dos extremos. Los dominios limitados por nervios se denominan *aréolas* y su tamaño depende de las condiciones de crecimiento de la hoja (de la luz que recibió, por ejemplo).

actuales tienen gran diversidad de formas y patrones de nervadura muy diversos. En lo que resta, nos dedicaremos a analizar el patrón de nervadura que poseen estas últimas.

Algunas propiedades en común

A pesar de la gran variedad de patrones observados en las hojas, algunas propiedades están siempre presentes. Éstas son las que tienen que ver con la estructura de la red:

- Las nervaduras son *estructuras jerárquicas*. Esta jerarquía está dada por los radios de los nervios y corresponde a un *orden temporal* durante la formación del patrón. En otras palabras, el nervio más grueso es el que se formó primero. Luego surgieron los nervios secundarios, que son más delgados y que crecen desde el nervio central hacia los bordes, y así sucesivamente. Los nervios se van volviendo más cortos y más delgados a medida que su orden crece.

- Las primeras generaciones son repetitivas (es decir, son iguales en todas las hojas de un mismo árbol) y permiten la clasificación de las diferentes especies. Probablemente, la disposición de las primeras

generaciones de nervios esté determinada exclusivamente por la genética.

- Los nervios delgados forman un patrón *isótropo* (esto significa que se distribuyen de igual forma en todas direcciones). Estos nervios, de orden mayor, tienen propiedades estadísticas que son comunes a muchas especies y son los responsables de que cada hoja sea única, aún en un mismo árbol.

- El patrón forma un *retículo*. Esto significa que, en general, todos los nervios están conectados a la red global en sus dos extremos. Esta propiedad se observa para los nervios de todos los órdenes, excepto para la última generación, que a menudo tiene un extremo abierto. Como resultado de esta geometría, la red puede pensarse como un conjunto de polígonos (llamados *aréolas*) que encierran a los nervios que tienen un lado abierto. Esta estructura reticular da lugar a una redundancia de caminos de flujo, lo que resulta fisiológicamente beneficioso para la planta.

¿Por qué la red tiene esta estructura?

Hay distintas propuestas al respecto y se basan en que este patrón debería haber evolucionado de mane-

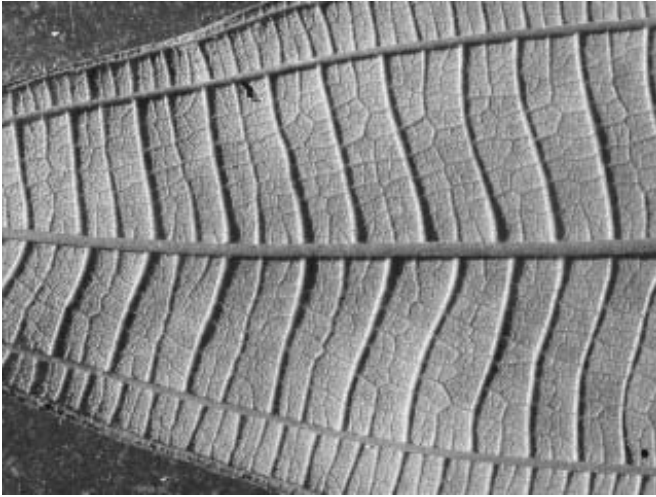


Figura 1: Imagen de una hoja seca de *Miconia* sp. tomada en Ilha Grande, Brasil. Puede observarse algunas de las características compartidas por todas las hojas de angiospermas. Una es la jerarquía de los nervios, determinada por sus radios y originada en la formación sucesiva de nervios durante el proceso de crecimiento. Otra característica es la abundancia de caminos cerrados: la superficie de la hoja está dividida por el conjunto de nervios en pequeñas superficies poligonales. La foto fue tomada del reverso, para capturar las protuberancias que forman los nervios principales y que proyectan una sombra sobre la superficie de la hoja.

ra tal de satisfacer diferentes necesidades:

- Asegurar una distribución óptima de agua y nutrientes. Sin embargo, este mecanismo solo no puede explicar la estructura real. La optimización de la irrigación dentro de la red da lugar a topologías abiertas, tipo árbol.
- Estabilizar mecánicamente la hoja. También en este caso, la optimización de la estabilización mecánica da lugar a geometrías muy poco naturales.
- Hacerla robusta ante daños locales. Si un nervio es dañado, el flujo no se ve muy perturbado porque puede evitar el paso por la región dañada usando un camino alternativo. Este proceso demostró ser muy eficiente.

Seguramente, la evolución de los patrones reales incluye todos estos ingredientes pero aún no está claro cómo compatibilizarlos. También desde el punto de vista del desarrollo de la nervadura hay muchas opiniones contradictorias. Pero para analizarlas necesitamos saber cómo es una hoja por dentro.

La estructura de una hoja

Una hoja tiene una estructura muy compleja. Posee varios elementos, cada uno de los cuales cumple una función específica y fundamental para la vida de la planta. Las superficies inferior y superior de una hoja se componen de una capa de células denominada *epidermis*. Encerrado entre las epidermis, encontramos un tejido blando que se denomina *mesófilo*. En las hojas adultas, se puede distinguir en el mesófilo un grupo de células alargadas perpendicularmente a la epidermis superior (formando lo que se conoce como *parénquima en empalizada*), donde se localizan los *cloroplastos*, responsables de la fotosíntesis. En el mesófilo encontramos también un tejido poco denso llamado *parénquima esponjoso*. Posee abundante espacio intercelular, lo que le permite realizar intercambio de gases. De esta forma disminuye la posibilidad de asfixia por exceso de agua, por ejemplo.

Lo que entendemos por nervadura es el conjunto y disposición de los nervios de una hoja. El nervio es un

tejido vascular formado por varias partes que cumplen funciones diferentes. En el centro de este haz hay dos tipos de conductos, el *xilema* y el *floema*, que dan estabilidad mecánica a la nervadura y a la hoja. El xilema conduce agua y nutrientes minerales desde las raíces al resto de órganos de la planta. El floema hace circular los productos químicos sintetizados desde las hojas hacia el resto de la planta. Estos conductos están rodeados por una capa de células alargadas, de gruesas paredes lignificadas que juegan un rol mecánico fundamental para darle rigidez a la hoja. Los nervios más delgados se encuentran en el estrato esponjoso del mesófilo, mientras que los más gruesos forman protuberancias que sobresalen por la epidermis inferior. Estos últimos pueden distinguirse al palpar el reverso de una hoja cualquiera, y son los que en la foto de la Figura 1 proyectan una sombra sobre la superficie de la hoja.

Como dijimos, una nervadura adulta es un conjunto de tejidos diferentes de los del resto de la hoja. Pero cuando se observa una hoja embrionaria en un microscopio, se distingue un precursor del nervio, llamado *procambio*. El procambio está compuesto por células (llamadas *células procambiales*) que son muy parecidas a las del tejido blando que forma el resto de la hoja, salvo por el importante detalle de que están estiradas en la dirección que luego tendrá el eje del nervio y comprimidas en la dirección transversal. En esta primera etapa, el procambio está apenas diferenciado del tejido que lo rodea, como se observa claramente en la Figura 2. Es sólo más tarde que las células procambiales se diferencian y adquieren propiedades de transporte.

Pero aunque está demostrado que las células procambiales son las precursoras de los nervios, no todo está dicho. ¿Qué origina la aparición del procambio?

Nervadura: el origen

El mecanismo de formación de la nervadura no está claro. Para la mayoría de las propuestas el origen es

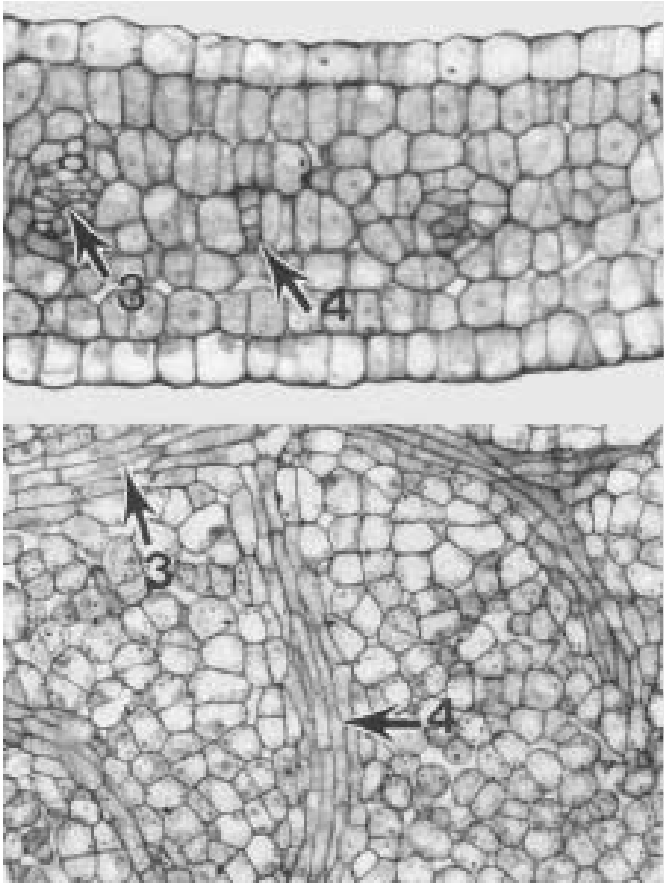


Figura 2: Micrografías de una hoja de *Arabidopsis* en desarrollo. Arriba: Corte transversal de la hoja, en donde se observan haces de tejido procambial. Abajo: Vista del plano de la hoja. En esta imagen se observa claramente que las células que forman el procambio están alargadas en la dirección que luego tendrá el eje del nervio y comprimidas en la dirección transversal. En ambas figuras, los números 3 y 4 indican el orden de los nervios que señalan las flechas. Imagen tomada de la publicación «Leaf Vascular Pattern Formation» de T. Nelson y N. Dengler (*The Plant Cell*. Vol. 9, págs. 1121-1135, año 1997). Reproducido con permiso de la revista.

bioquímico, siendo la responsable de la aparición de las células procambiales una hormona de crecimiento denominada *auxina*.

El biólogo israelita Tsvi Sachs encontró experimentalmente (hace ya 35 años) que la *auxina* juega un rol muy importante en el desarrollo de los nervios. Observó que se sintetiza en la hoja en crecimiento y fluye hacia la base de la hoja. Más tarde se demostró que si en una planta se generan mutaciones que afectan el flujo de esta hormona, el patrón de nervios se ve fuertemente modificado. Estos hechos condujeron a Sachs a crear una teoría de formación de nervaduras basada en un proceso difusivo de canalización de *auxina*: la hormona se genera, difunde a través de los tejidos y a su paso induce una diferenciación local de las células en nervios, que a su vez canalizan progresivamente el flujo. Este modelo, denominado *Hipótesis de Canalización*, puede pensarse como un proceso de retroalimentación positiva: por un lado el flujo de *auxina* es canalizado en nervios y procambios; por el otro, altas concentraciones de *auxina* disparan la diferenciación en procambio. En su forma más simple, este modelo no es capaz de generar estructuras reticulares como las que se observan en las hojas reales, sino únicamente estructuras abiertas, tipo árbol. Ésta es una seria limitación del modelo, que varios autores trataron de corregir con éxito variable.

Desde una perspectiva completamente diferente, un grupo de científicos franceses liderado por Yves Couder sugirió que la dificultad intrínseca de la Hipótesis de

canalización se debe a que el mecanismo de difusión de la hormona está asociado a la existencia de un campo de concentraciones de naturaleza *escalar*. El campo escalar representa a una magnitud física que requiere sólo de un número para su identificación. En contraste, el crecimiento en un campo *tensorial* da lugar a redes jerárquicas de manera muy natural. Este campo define en cada punto no sólo un número sino también una dirección, y este ingrediente adicional es el principal responsable de la obtención de estructuras jerárquicas reticulares. Basándose en este concepto matemático, este grupo propuso que, en una hoja, ese campo tensorial podría ser el campo de tensiones que se genera en una hoja en crecimiento. Esta teoría, que denominamos *Hipótesis Mecánica*, se sustenta en el hecho conocido de que las velocidades de reproducción celular de la epidermis y el mesófilo son diferentes. Dado que el mesófilo, siendo un tejido más blando, crece más rápidamente, las células que lo componen sufrirían tensiones de compresión cada vez mayores a medida que la hoja crece. Al superar cierto umbral de tensión, un grupo de células preferiría deformarse para relajar la tensión acumulada e iniciar de ese modo el proceso de diferenciación que da origen a la nervadura. Las evidencias de esta hipótesis son dos. Por un lado, las micrografías en etapas iniciales de la formación de una hoja muestran claramente que los procambios son simplemente un grupo de células deformadas (ver Figura 2). La segunda evidencia es un experimento muy simple que presentaron en el año 2002 los mismos investigadores que propusieron esta hipótesis, con el que mostraron que podían reproducir patrones de nervadura de diferentes tipos de hojas. Este experimento consistió en secar un gel en contacto con un sustrato (que actúa como epidermis). El proceso de creación de grietas en este experimento es equivalente al de formación de grietas en el barro, que explicamos brevemente en el Apartado 2. El mismo grupo francés, ese mismo año, presentó más evidencia experimental de la importancia de las tensiones elásticas en la generación del patrón de nervadura. Junto

Apartado 2: Grietas y nervios

Miremos la Figura 3. A la izquierda podemos ver la nervadura de una hoja que fue atacada por un gusano que se comió el tejido blando de la hoja. A la derecha observamos la imagen de un patrón de grietas en el barro, fotografiado a la orilla de un río. ¿Hay algo que tengan en común estos dos sistemas naturales? ¿Hay alguna manera de comparar estas dos estructuras más formalmente? Si decidimos que se parecen, ¿esa similitud implica necesariamente que comparten algún mecanismo, por ejemplo, durante su formación?

El primer paso es decidir qué es lo que estamos comparando. Obviamente, el barro y una hoja no se parecen mucho. Los dos sistemas que queremos comparar en este caso son el patrón de nervios y el patrón de grietas. Sin querer, dimos el primer paso: determinamos el sistema bajo estudio. Y al hacerlo, hicimos también una simplificación importante: eliminamos de nuestra observación la composición química del barro, o el mesófilo y la epidermis de la hoja. Como veremos más adelante, estas simplificaciones son esenciales a la hora de construir un modelo.

Volviendo a las imágenes, y sabiendo qué queremos comparar, es tiempo de empezar a observarlas detenidamente y comenzar a realizar una comparación cualitativa:

- Hay nervios gruesos y finos. Hay grietas gruesas y finas.
- Los nervios forman una especie de red. También las grietas.
- Esta red muestra cierta jerarquía: los nervios o grietas más gruesos encierran sectores mayores.

Adentro parecen estar encerrados los nervios o grietas más delgados.

Sabiendo un poco más sobre la evolución de estos dos patrones, podemos decir que esa jerarquía está dada por el tiempo. Es decir: las grietas (y nervios) más gruesos son los que se formaron primero.

Las grietas en el barro se forman porque, a medida que el barro se seca (o que el agua se evapora), la capa superior de barro comienza a achicarse respecto de las capas inferiores, que aún permanecen mojadas. Como las capas de barro están en contacto, la de arriba no puede achicarse de manera homogénea. Lo que hace entonces es fracturarse en los lugares en donde hay mayor tensión acumulada, que de esa manera se relaja.

Este análisis no puede hacerse de forma tan simple con las nervaduras. De hecho hay una diferencia fundamental entre los dos sistemas: Las grietas son ausencia de material; los nervios, no. Sin embargo, estas observaciones y comparaciones cualitativas, aunque superficiales e incompletas, pueden ser el punto de partida para estudiar en profundidad un problema y de esa manera acercarnos un poco más a su comprensión.

con un grupo de biólogos, recolectaron hojas de siete familias distintas y las atacaron químicamente para obtener el esqueleto de las nervaduras. Luego de ello, desarrollaron un procesamiento numérico que les permitió medir con mucha precisión los ángulos, grosores y longitudes de los nervios. A partir del análisis de los ángulos que se forman en los nodos de la red de

nervios, propusieron lo que llamaron un *modelo de fuerza*. Asociando a cada segmento una fuerza de módulo proporcional a su radio y una dirección coincidente con la observada, encontraron que los ángulos que forman los nervios son tales que las fuerzas se compensan. Cuando describamos los resultados que obtuvimos modelando esta hipótesis, volveremos sobre este punto para explicarlo en más detalle. El resultado obtenido por Couder y sus colaboradores refuerza la hipótesis de que las tensiones elásticas influyen la formación de estas estructuras. Además, encontraron que este principio se cumple en todos los grupos de hojas que miraron, lo que le otorga generalidad a la propuesta mecánica.

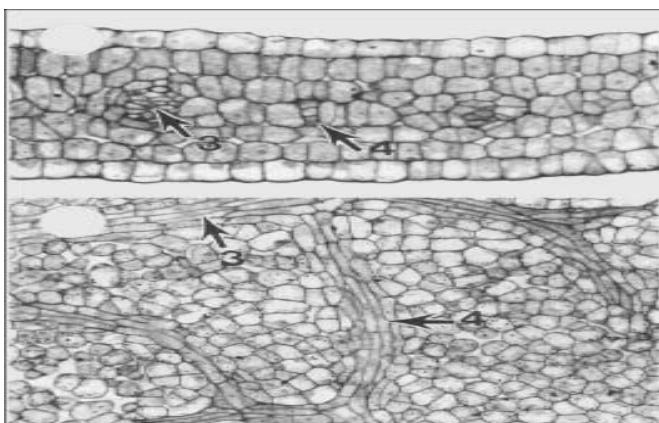


Foto izq.: G. Aurelio. Foto der.: M. F. Laguna.

Figura 3: Nervadura de una hoja que fue atacada por un gusano (izquierda) y grietas en el barro (derecha). Dos sistemas diferentes con apariencia similar.

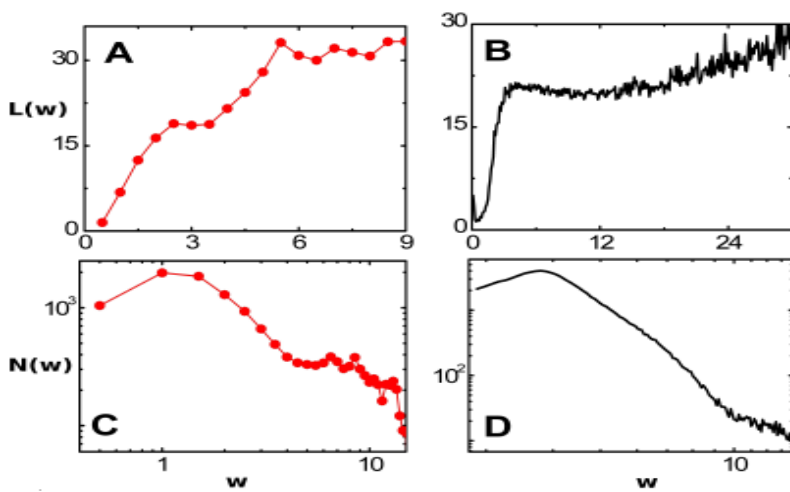


Figura 4: (A) Analogía mecánica. Las tensiones elásticas están representadas por los resortes dibujados. Los resortes horizontales representan las células del mesófilo, y su desviación respecto de su posición de equilibrio es una medida de la energía de deformación de la célula. Los resortes verticales que conectan las diferentes capas representan la interacción entre el mesófilo y la epidermis. Suponemos que la epidermis crece a una velocidad menor que el mesófilo y que, en consecuencia, el «desajuste» entre las capas crece con el tiempo. Una célula colapsada se representa en este esquema como un resorte horizontal que sufre una presión mayor que la que soporta su límite elástico. Una vez que se alcanzó ese umbral, el resorte sufrirá

una deformación permanente. (B) Representación del mesófilo con un grupo de células en estado colapsado. El problema, que inicialmente involucraba tres dimensiones, ahora quedó reducido a dos, ya que únicamente describimos el plano del medio, en donde se encuentran los resortes horizontales.

Modelo elástico

Como la Hipótesis Mecánica no había sido analizada desde el punto de vista teórico, decidimos junto a Eduardo Jagla, un físico que trabaja en el Centro Atómico Bariloche, estudiar su factibilidad por medio del desarrollo de un modelo elástico y su posterior implementación numérica.

Aunque no vamos a dar una descripción matemática de nuestro modelo, intentaremos enumerar sus elementos principales. Supondremos que durante el crecimiento, la capa interna de células (el mesófilo) está unido elásticamente a la epidermis. Supondremos también que la epidermis crece a una velocidad menor que el mesófilo y que, durante este proceso, no sufre deformaciones. Debido a la diferencia de velocidades de crecimiento, en el mesófilo se desarrollan tensiones de compresión. Nuestra suposición principal es que las propiedades elásticas del mesófilo son tales, que esta compresión puede dar lugar a un cambio de forma de las células del mesófilo. Tales células se alargarán en la dirección perpendicular a la tensión que sufren.

Describimos entonces el mesófilo como una capa elástica y suponemos que, durante el proceso de crecimiento, una región de la misma puede sufrir un colapso abrupto cuando la tensión acumulada en ese sector supera cierto umbral. Para describir correctamente lo que sucede en las hojas reales, consideramos que este cambio de estado, al que hemos denominado «colapso», es irreversible. En otras palabras: una vez que una región del mesófilo colapsó, esa zona será identificada como el precursor de un nervio y no podrá recuperar su estructura anterior. Un esquema del proceso que acabamos de describir puede verse en la Figura 4, en donde explicamos brevemente nuestro *análogo mecánico* de una hoja.

Con esta idea en mente, construimos un modelo matemático que incorpora las propiedades mecánicas de la hoja a través de la definición de una energía libre que tiene dos mínimos asociados a los dos posibles estados de las células: colapsada o intacta. Utilizamos un algoritmo en el que la elasticidad de las células se supone lineal, mientras que la no-linealidad asociada al colapso irreversible de las células se incorpora a través de un campo escalar local, que denominaremos Φ (letra *phi* del alfabeto griego). Ese campo posee toda la información que necesitamos para conocer el campo tensorial completo y el estado del sistema en cada punto de la capa elástica. Como dijimos, existen dos valores de Φ preferidos por nuestro sistema, que definen las dos situaciones que queremos describir: células colapsadas (que asociaremos a los procambios) y células intactas (que se encuentran en regiones no deformadas del mesófilo). Para simular el crecimiento de la hoja, hicimos un re-escalado de las variables espaciales del sistema. Esto significa que, a medida que el sistema crece, nuestra capa elástica representa una hoja cada vez más grande. En ese proceso, se van acumulando tensiones que en algunos sectores son lo suficientemente grandes como para provocar un cambio de fase del estado intacto al colapsado. Es de esa manera que los nervios nuevos aparecen en nuestro modelo.

Los patrones que obtuvimos por medio de la simulación numérica del modelo son similares a los de las hojas reales, como puede verse en la Figura 5, en donde se muestran cuatro momentos en la evolución de una de nuestras hojas numéricas. La condición inicial se indica en color más claro y representa las primeras generaciones de nervios que se transmiten genéticamente (y que, como dijimos, son iguales en

NERVADURA: ¿QUÉ VE UN FÍSICO CUANDO MIRA UNA HOJA?

Ilustración: M.F. Laguna, S. Bohn, S. y E. Jagla.

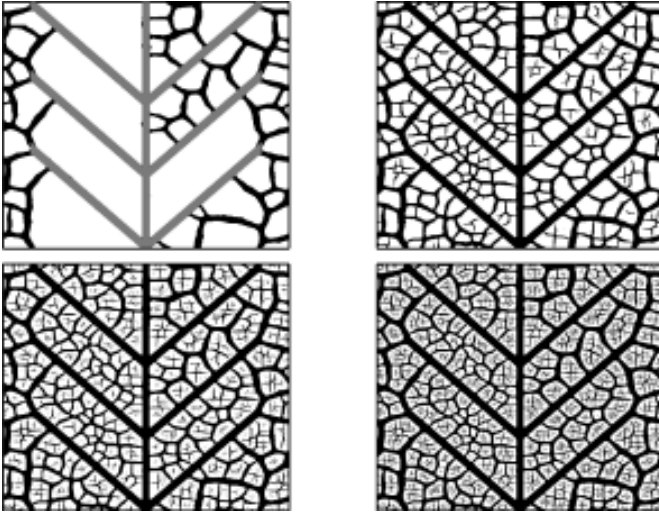


Figura 5: Cuatro «instantáneas» en el crecimiento de una hoja numérica. Cada figura corresponde a un momento diferente de la simulación numérica, que se inicia a partir de la región más clara.

todas las hojas de una misma especie). Observen la estructura jerárquica y altamente conectada del patrón numérico. También es notable el hecho de que los nervios de orden mayor sean más isótropos y que los más delgados posean un extremo abierto que no se conecta a la red global. Todas estas características aparecen en las hojas reales.

Para evaluar si la similitud superficial podía soportar una comparación cuantitativa, hicimos un análisis estadístico de la nervadura de nuestras hojas numéricas. Para eso, procesamos nuestros patrones con el mismo programa que se había usado en el trabajo de los investigadores franceses, de manera de poder com-

parar nuestros datos con los de las hojas reales. En esa etapa de nuestra investigación se unió a nosotros Steffen Bohn, el científico germano-francés que había desarrollado el programa de procesamiento numérico. El procesamiento de imágenes convierte la nervadura en un conjunto de segmentos, nodos y extremos libres, donde cada segmento tiene una longitud y grosor dados. Un esquema del mecanismo usado se muestra en la Figura 6A, en donde un segmento de nervio está definido como la región comprendida entre dos triángulos (que identifican los nodos de nuestra red).

En la Figura 7 comparamos algunas propiedades estadísticas de hojas reales (derecha) y numéricas (iz-

Ilustración: M.F. Laguna.

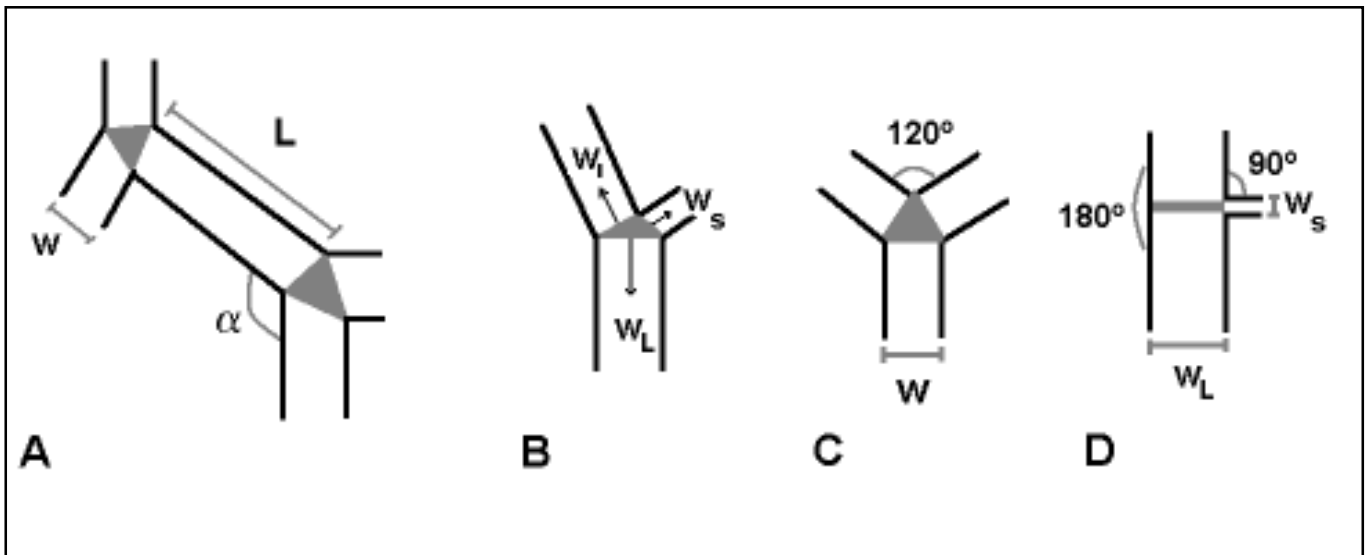


Figura 6: (A) Definición de las características geométricas del patrón. Los nodos se identifican con triángulos grises y definen el lugar en donde se encuentran tres nervios. Un segmento es la fracción de un nervio comprendido entre dos nodos y se caracteriza por su longitud L y su grosor w . El ángulo α se define entre dos segmentos que se encuentran en un nodo. (B) Esquema del modelo de fuerzas propuesto por Couder y verificado tanto en hojas reales como numéricas. Se asigna a cada segmento de nervio una fuerza proporcional al grosor de dicho segmento. Los ángulos que forman los segmentos son tales que la suma de fuerzas en cada nodo es (aproximadamente) cero. (C) Uno de los casos límite en el análisis de los ángulos obtenidos para verificar el modelo de fuerzas. Corresponde a tres segmentos del mismo grosor que forman entre sí ángulos de 120° . (D) El otro caso límite, que corresponde a tener un nervio grueso que es alcanzado por uno delgado. En este caso, se obtiene un ángulo de 180° y dos de 90° .

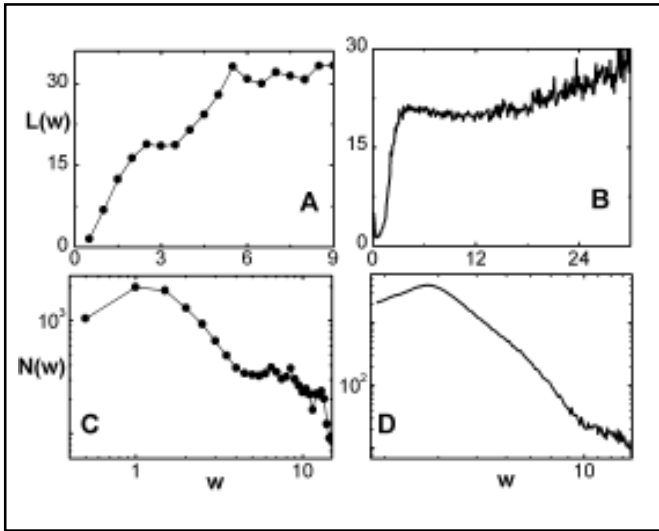


Figura 7: Comparación entre hojas reales y numéricas. Paneles de la izquierda: Promedio sobre 30.000 segmentos de nervios obtenidos de doce hojas numéricas. Paneles de la derecha: Promedio sobre 120.000 segmentos de nervios obtenidos de ocho hojas reales de diferentes familias. (A) y (B): Histograma de la longitud media de segmentos de grosor w . (C) y (D): Histograma del número de segmentos de grosor w .

quierda). Los paneles A y B muestran el comportamiento de la longitud media de segmentos de nervios de un grosor $L(w)$ dado, en función del grosor w . En ambas figuras se observa que los nervios más gruesos tienden a ser más largos que los delgados. Este comportamiento podría deberse a la relajación de tensiones elásticas en un entorno del nervio. Los paneles C y D muestran el comportamiento del número de segmentos de un dado grosor, $N(w)$ vs. w . Se observa un decaimiento con ley de potencia en la región de grosores intermedios. Este comportamiento matemático se asocia a las estructuras jerárquicas.

Finalmente, analizamos la relación entre los ángulos formados por los nervios que llegan a un nodo dado. Igual que en las hojas reales estudiadas por el grupo francés, el valor de los ángulos está relacionado con la jerarquía local de los nervios que se encuentran en ese nodo. Para cada nodo, medimos los tres ángulos y los relacionamos con sus grosores (o radios) tal como indicamos en el esquema de las Figuras 6A y 6B. Calculamos los promedios de los tres ángulos y los dibujamos en función del cociente entre el radio más grueso

so y el más fino. En la Figura 8 mostramos una comparación entre nuestros datos numéricos y los de hojas reales. La concordancia es realmente muy buena. El comportamiento se entiende analizando los dos casos límite, que representamos en las Figuras 6C y 6D. En el extremo derecho de la Figura 8, el cociente de radios es igual a 1, porque los tres nervios tienen el mismo grosor. Esta situación corresponde a un nervio que se bifurcó en dos y está esquematizada en la Figura 6C. Como los tres segmentos se crearon simultáneamente, los tres radios son parecidos. Si les asociamos una fuerza a proporcional al grosor, diríamos que los tres segmentos tienen fuerzas de la misma intensidad. En ese caso, los ángulos que forman son de 120° , tal como predice el modelo de fuerzas. Por otro lado, el límite contrario corresponde a un cociente de radios tendiendo a cero, lo que significa que un radio es mucho mayor que el otro. Ése es el caso en el que un nervio delgado llega hasta un nervio grueso, y está representado en la figura 6D. Encontramos entonces un ángulo de 180° y dos de 90° . Este caso también cumple claramente con el modelo de fuerzas. Una variación lineal y continua tiene lugar entre estas dos situaciones.

Los resultados obtenidos refuerzan la hipótesis de que las tensiones elásticas juegan un papel fundamental en el desarrollo de las nervaduras. Sugieren, también, que una descripción completa del fenómeno debería incluir no sólo los efectos genéticos y los origina-

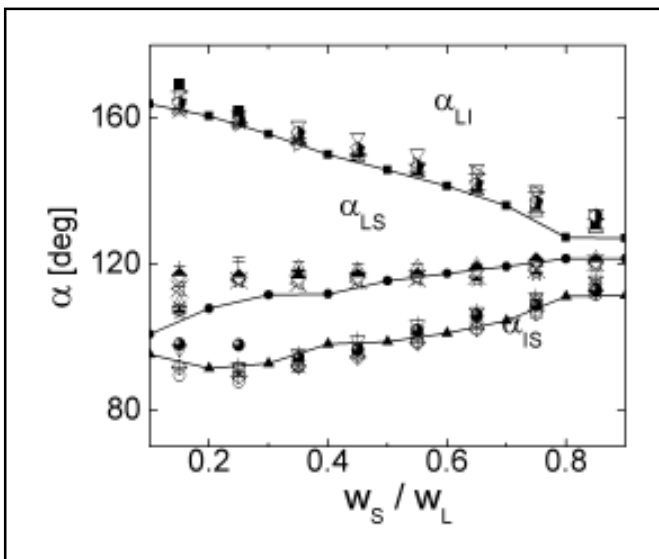


Figura 8: Comparación de ángulos entre nervios en función del cociente entre el radio más grueso (w_L) y el más delgado (w_S). El ángulo entre el nervio más grueso y el más delgado se denomina α_{LS} . El ángulo entre el nervio grueso y el de grosor intermedio es α_{LI} . Y el ángulo restante, entre el intermedio y el delgado, es α_{IS} . Los símbolos aislados corresponden a los datos obtenidos de las hojas reales. Las líneas que unen símbolos más pequeños, son nuestras hojas numéricas.



Ciencia y Tecnología desde la Patagonia para el país



INIBIOMA



Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente

Convenios de Asistencia Técnica-Convenios de Desarrollo-Estudios de Impacto Ambiental
Parques y Polos Tecnológicos-Servicios Tecnológicos de Alto Nivel-Investigadores y Becarios en Empresas

Quintral 1250 - 8400 San Carlos de Bariloche - Tel. 02944 433040
www.comahue-conicet.gob.ar



dos por la auxina, sino también los efectos elásticos.

La naturaleza parece decirnos que para poder describirla nos falta mucho todavía. Pero si nos enfoca-

mos en nuestro problema particular, quizá el siguiente paso sea construir un modelo que reúna la genética, la bioquímica y la mecánica. Si lo lográsemos, estaríamos más cerca de contestar nuestra pregunta inicial: ¿por qué las nervaduras son como son?

Glosario

Micrografía: Imagen obtenida a través del microscopio, que permite detallar la estructura microscópica de la superficie observada.

Paredes lignificadas: El término se refiere al recubrimiento rígido que poseen los nervios de una hoja adulta, en los que se ha depositado lignina. La palabra lignina proviene del término latino *lignum*, que significa «madera».

Ley de potencia: Una ley de potencia es un tipo especial de relación matemática entre dos cantidades. Si llamamos «x» e «y» a dichas cantidades, la ley de potencia es aquella que se expresa como $y = ax^k$, donde a (la constante de proporcionalidad) y k (el exponente de la potencia) son valores constantes.

Lecturas sugeridas

- Sachs, T. (1991). *Pattern Formation in Plant Tissues*. New York: Cambridge University Press.
- Couder, Y. (1999). *Patterns with Open Branches or Closed Networks: Growth in Scalar or Tensorial Fields*. En V.F. Fleury, J.-F. Gouyet, M. Léonetti (Eds.), *Branching in Nature*. Berlin: Springer Verlag, pp. 1-20.
- Buchanan, M. (2007). In a different vein. *Nature Physics*, pp. 3-365 (doi:10.1038/nphys633).
- Laguna, M.F., Bohn, S. y Jagla, E.A. (2008). The role of elastic stresses on leaf venation morphogenesis. *PLoS Computational Biology*, 4 (4), e100055.
- Laguna, M.F., Bohn, S. y Jagla, E.A. (2008). Influencia de las tensiones elásticas en la formación de las nervaduras de las hojas. *Actualidades de la Gerencia de Física*, Centro Atómico Bariloche. En URL: fisica.cab.cnea.gov.ar/Actualidades/20080909/20080909.html