

81

CAPÍTULO

Morfogénesis

Cuando fijamos nuestra atención en el mundo animado, nos percatamos de que los seres vivos se caracterizan por poseer formas que les son propias, de ahí que la forma constituya uno de los medios fundamentales para distinguir unos seres vivos de otros.

La forma de los seres vivos y de sus partes componentes muestra una gran variabilidad, aun dentro de la misma especie. Seguramente no existen 2 fémures humanos que sean idénticos, sin embargo, dentro de esta variabilidad existen marcadas regularidades que determinan que cada ser vivo o componente de éste sea lo que es y no otra cosa; es por ello que los anatomistas pueden estudiar la morfología del fémur humano, pues su estudio consiste en poner de manifiesto lo que tienen en común todos los fémures. Este hecho es una manifestación de la relación dialéctica entre lo general, lo particular y lo singular.

En todo ser vivo, y en sus componentes, se observa una marcada relación entre la forma (o estructura) y la función. La morfología general del fémur, sus accidentes anatómicos y la disposición de las trabéculas óseas, se adaptan perfectamente a la función de sostén que éste realiza, y a la dirección de las fuerzas que habitualmente actúan sobre él.

Concepto y reglas de la morfogénesis

Los científicos se vienen preguntando de qué modo todas las partes de un ser vivo alcanzan, en su desarrollo, las formas que les son características. Este tema, de gran importancia teórica y práctica, se enmarca dentro del campo de la morfogénesis.

Por morfogénesis entendemos el proceso mediante el cual los seres vivos alcanzan una estructura tridimensional, característica en sus diferentes niveles de organización.

Como podrá comprobarse, el campo de estudio de la morfogénesis es muy amplio, ya que debemos tratar de explicar tanto la forma de un componente molecular de las células, una proteína, por ejemplo, como la de un organismo superior, digamos el elefante. Desde luego, entre estos 2 extremos existen numerosos niveles intermedios de organización, como los organelos subcelulares, las células, los tejidos y los órganos. Todos estos niveles plantean problemas morfogenéticos de complejidad creciente.

La bioquímica se ha ocupado también de este complejo problema de la morfogénesis. Puede decirse que los resultados obtenidos en este campo de la investigación son, hasta ahora, limitados, pero importantes. Los conocimientos que poseemos en la actualidad acerca de la morfogénesis alcanzan sólo los niveles de organización relativamente simples, como son el molecular y el subcelular, si bien se comienza a tener elementos de los niveles celular y de tejidos. No obstante, los resultados obtenidos han permitido realizar algunas generalizaciones que pudieran tener determinada vigencia en los niveles de organización de orden superior.

En este capítulo se intenta dar una visión de los aportes realizados por la bioquímica al conocimiento de la morfogénesis, para lo cual nos valemos de algunos experimentos muy ilustrativos.

Cuando se analizan múltiples experimentos, encaminados a descifrar el problema de la morfogénesis a distintos niveles, se puede identificar una serie de regularidades de estos procesos, las cuales hemos denominado reglas de la morfogénesis. Éstas, si bien no tienen una aplicación absoluta ni universal, se cumplen con suficiente frecuencia como para considerarlas de utilidad en el análisis de los procesos morfogenéticos. A continuación se enuncian estas reglas con algunos comentarios:

1. La morfogénesis está determinada genéticamente. Ello quiere decir que la forma que adoptan los seres vivos y sus componentes está predeterminada por el "acervo" genético de ellos, o lo que es igual, la información necesaria para el proceso morfogenético se encuentra codificada en el ADN. Debe aclararse, sin embargo, que esta determinación está influida por la interacción del organismo con el medio, el cual, desde luego, puede ocasionar modificaciones—más o menos marcadas—en la morfología de un organismo en particular.

También es necesario aclarar que determinados procesos morfogenéticos pueden requerir de elementos de información adicional a la que está codificada en el ADN del organismo.

2. Las proteínas tienen una función sobresaliente en la morfogénesis. La función sobresaliente de este tipo de macromoléculas en los procesos morfogenéticos parece depender de la gran variabilidad conformacional de éstas, y de las múltiples interacciones que pueden establecer con moléculas similares o diferentes.

En las proteínas se produce, de manera sobresaliente, la conversión de información secuencial en información conformacional, por lo cual constituyen moléculas idóneas para expresar la información de carácter espacial, contenida en la estructura primaria de los genes.

3. En la morfogénesis son de gran importancia las interacciones débiles. Se ha podido comprobar que en diversos procesos morfogenéticos la adopción de determinadas formas y estructuras está impulsada por el establecimiento de uniones débiles, pero múltiples, entre las cuales se incluyen los puentes de hidrógeno, las uniones hidrofóbicas, los enlaces salinos y las atracciones de van der Waals.

4. La morfogénesis es un proceso cooperativo. Todo evento morfogenético es un proceso que transcurre por etapas más o menos distinguibles. La producción de las etapas iniciales del proceso facilita la ocurrencia de las etapas sucesivas.

Se plantea que la existencia de cooperatividad en los fenómenos morfogenéticos posee determinadas ventajas, ya que asegura que el proceso culmine con un producto útil y evita, en buena medida, el despilfarro de "sobrantes". La cooperatividad imprime al proceso morfogenético cierto carácter de todo o nada.

5. La morfogénesis es un proceso espontáneo. Los componentes de una estructura morfológica dada suelen mostrar una tendencia marcada a adoptar dicha estructura, sin el concurso de agentes exteriores; para ello es requisito que las características del medio sean muy similares a las del correspondiente medio natural de dicha estructura. Existen, sin embargo, procesos morfogenéticos que sólo tienen lugar con posterioridad a determinada acción enzimática, por lo cual, en algunos sistemas, se han descrito enzimas o proteínas de acción morfogenética.

6. **La morfogénesis de estructuras complejas se realiza a partir de bloques o unidades de construcción.** La estructuración de componentes más o menos complejos se realiza por medio de diferentes partes, que se organizan y unen para constituir el todo.

Las ventajas del uso de bloques, muchas veces idénticos, están dadas por el hecho de que implican un ahorro de ADN codificante. Además, se facilita la unión por interacciones débiles y se *minimiza* el número de productos finales (no funcionales) que puedan producirse por errores en los procesos de expresión de la información genética.

7. **En la morfogénesis de estructuras complejas existe un orden de ensamblaje.** Cuando un evento morfogenético incluye la participación de diferentes partes, éstas no se unen en un orden cualquiera, sino que existe un orden preferencial: determinada parte se incorpora primero; otra, después de aquélla, y así sucesivamente, hasta formar el todo.

8. **La morfogénesis está vinculada a la función en cada nivel analizado.** La forma definitiva que se alcanza en un proceso morfogenético presenta un elevado nivel de adecuación a la función que realiza esa estructura. Esta regla refleja la presión de la selección natural, que conduce a la supervivencia de las formas mejor adaptadas a la función correspondiente.

Debe advertirse que se han encontrado excepciones en algunas de estas reglas, lo que no contradice en modo alguno su verificación en la mayoría de los casos.

Premisas experimentales para el estudio de la morfogénesis

Los métodos experimentales, cuyo desarrollo ha permitido el estudio de la morfogénesis, se encuentran estrechamente vinculados a los diferentes niveles de organización de la materia viva que se han considerado.

El principio básico de estudio consiste en separar las partes componentes de una estructura dada, y luego experimentar sobre la posibilidad de la reconstitución de dicha estructura, a partir de los componentes aislados; se tienen en cuenta las condiciones que pueden influir en dicha reconstitución y la forma en que se producen (Fig. 81.1).

En el estudio de macromoléculas y agregados supramacromoleculares relativamente sencillos ha tenido una marcada influencia el desarrollo de los métodos de purificación y desagregación, que combinan una alta capacidad de resolución con la suficiente inocuidad como para separar y obtener determinados componentes moleculares, sin producirles alteraciones estructurales irreversibles. Entre estos métodos se encuentran la ultracentrifugación y las distintas modalidades de electroforesis y cromatografía.

En la medida en que las estructuras estudiadas son más complejas se pueden requerir otros métodos adicionales, como la obtención de mutantes de un organismo y otros recursos de la genética.

Los estudios de reconstitución implican el control de la estructura reconstituida y de su actividad funcional. En el primer caso se ha recurrido frecuentemente a la microscopía electrónica, que por su potencia permite, incluso, estudiar la forma de macromoléculas aisladas. Los estudios funcionales, por su parte, van desde la actividad catalítica de una enzima hasta la capacidad infectiva de un virus, por ejemplo.

Por último, señalaremos que los métodos de la ingeniería genética han comenzado a emplearse para producir modificaciones "a voluntad" en distintas macromoléculas, lo que permitirá estudiar la influencia de estos cambios en los procesos de morfogénesis, lo cual se avizora como un campo muy prometedor en estos estudios.

A continuación se describen 4 experimentos que reflejan el modo en que la bioquímica ha contribuido al estudio de la morfogénesis.

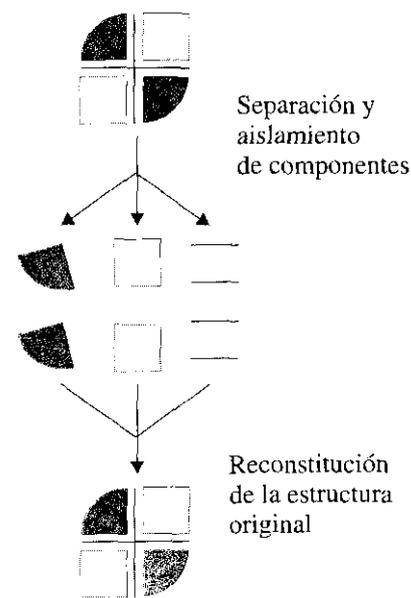


Fig. 81.1. Muchos experimentos de morfogénesis siguen una lógica común. Ésta consiste en la separación, aislamiento o purificación de las partes que componen una estructura dada, y luego estudiar la posibilidad y las condiciones necesarias para reconstituir la estructura completa, a partir de sus componentes.

Experimento No. 1. Desnaturalización reversible de una proteína sencilla

Como sabemos, las proteínas presentan una conformación que es característica para cada una de ellas. Esta conformación es, en definitiva, la forma de la molécula, y una condición necesaria para su función biológica.

Se han realizado experimentos en los cuales una proteína enzimática se somete a la acción de un agente desnaturalizante (altas concentraciones de urea, de agentes reductores o de ambos). Un ejemplo bien conocido es el experimento realizado por Christian B. Anfinsen con la enzima ribonucleasa (Fig. 81.2).

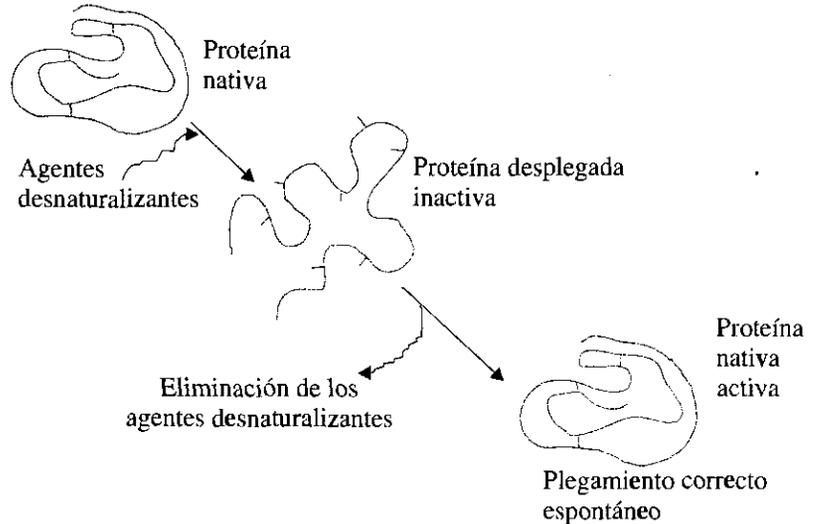


Fig. 81.2. Desnaturalización reversible de la enzima ribonucleasa. La acción de agentes desnaturalizantes provoca un cambio estructural que lleva a la pérdida de la actividad enzimática. Esta actividad se recupera al retirar el agente desnaturalizante, lo cual indica que se ha recuperado la estructura nativa.

Al someter la ribonucleasa a la acción de urea y agentes reductores, la enzima desnaturalizada pierde su capacidad catalítica, lo cual indica que se ha modificado su conformación.

Cuando se retira el agente desnaturalizante (por diálisis u otro procedimiento), la actividad enzimática se recupera, lo que indica que la ribonucleasa ha adoptado nuevamente su conformación original.

Este proceso de renaturalización puede ser interpretado como un evento morfogénico a nivel molecular, donde la proteína pasa de una conformación más o menos azarosa, a su conformación natural, activa.

Recordando las reglas de la morfogénesis que hemos enunciado, puede comprobarse el cumplimiento de éstas:

1. La adopción de la conformación activa de la proteína está determinada, como se sabe, por la secuencia de sus aminoácidos constituyentes y dicha secuencia se encuentra codificada por el gen (ADN) de esa proteína (regla No. 1).
2. La ribonucleasa es una proteína (regla No. 2).
3. La proteína adopta su conformación activa debido, fundamentalmente, a las interacciones débiles que se establecen entre los residuos de aminoácidos que la componen (regla No. 3).
4. Si se sigue temporalmente la recuperación de la actividad enzimática, se observa que esta recuperación es lenta al principio y más rápida después, lo cual indica que las etapas finales de este evento morfogénico se favorecen al ocurrir las etapas precedentes (regla No. 4).
5. La renaturalización no requiere de ningún agente exterior; sólo es preciso que el medio simule el habitual de la proteína (regla No. 5).
6. Como se sabe, la conformación natural de la enzima se corresponde con la forma más adecuada para la función que realiza, estableciéndose así el vínculo entre el proceso morfogénico y la función de la estructura dada (regla No. 8).

El resto de las reglas no se aplican en este experimento.

Experimento No. 2. Reconstrucción de una proteína oligomérica

Se han realizado experimentos similares al anterior, donde la proteína utilizada presenta un grado de complejidad estructural superior, dado que se trata de enzimas formadas por subunidades. La aldolasa, por ejemplo, que está formada por 4 subunidades idénticas, y es, por tanto un tetrámero.

Algunos agentes desnaturizantes son capaces de disociar las subunidades y, además, alterar la conformación de éstas (Fig. 81.3).

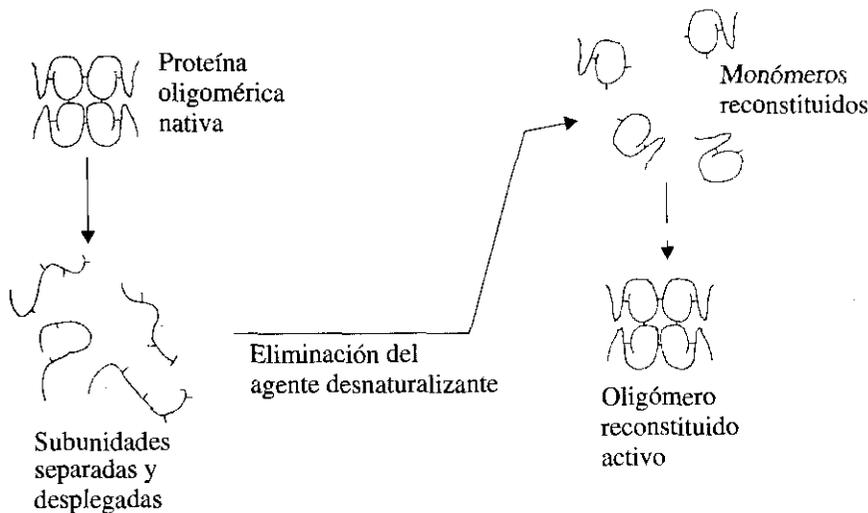


Fig. 81.3. Reconstrucción de una proteína enzimática con estructura oligomérica. La enzima aldolasa está formada por 4 subunidades idénticas. Los agentes desnaturizantes provocan la disociación de las subunidades y la pérdida por éstas de su conformación nativa. Al retirar el agente desnaturizante cada subunidad recupera su conformación original y luego se unen entre sí para formar el oligómero; de este modo se recupera la actividad enzimática.

La eliminación del agente desnaturizante conduce a la recuperación de la actividad enzimática; de aquí se deduce que se ha reconstituido la proteína en su conformación natural.

Se ha podido comprobar, además, que en esta reconstitución, que no es más que un evento morfogénico muy simple, se recupera, en primer lugar, la conformación de las subunidades y, posteriormente, éstas se unen para constituir los tetrámeros activos.

Consideremos ahora la verificación de las reglas:

1. En este caso debe analizarse que el ADN, al codificar la secuencia de aminoácidos de las subunidades, está determinando no sólo la conformación de cada subunidad, sino también la posibilidad de interactuar unas con otras para constituir los tetrámeros (regla No. 1).
2. De nuevo se trata de una proteína, aunque en este caso con una complejidad morfológica superior (regla No. 2).
3. Las interacciones débiles no sólo son determinantes en la conformación que adoptan las subunidades, sino en la asociación entre ellas (regla No. 3).
4. La cooperatividad se manifiesta no sólo en la reconstitución de cada subunidad, sino en que la asociación entre ellas favorece la de las restantes, hasta constituir el tetrámero (regla No. 4).
5. No se requieren agentes externos (regla No. 5).
6. Estamos en presencia de una estructura que se constituye a partir de bloques, que son, en este ejemplo, las subunidades (regla No. 6).
7. La función (actividad enzimática) se presenta en el tetrámero en su forma acabada (regla No. 8).

Es conveniente señalar que la ribonucleasa y la aldolasa son enzimas particularmente adecuadas para estos experimentos de renaturalización. Experimentos similares, que se han llevado a cabo con otros sistemas enzimáticos, no han conducido a resultados tan satisfactorios.

Entre las explicaciones que se han brindado para estos fracasos aparentes está el conocimiento que se posee de que muchas enzimas van adoptando su conformación

activa simultáneamente con su traducción, lo cual podría facilitar que se alcance determinada disposición espacial cuando aun la cadena polipeptídica está incompleta, hecho que no se produciría si se partiera de una cadena totalmente acabada. En este caso, habría que considerar el proceso morfogenético desde la misma síntesis del componente y sobre una base esencialmente dinámica.

Otras proteínas (denominadas pro-proteínas) son sintetizadas con un peso molecular más elevado que el de la forma activa, y se requiere de su modificación, habitualmente por proteólisis, para que se adopte su conformación funcional. En otros casos, la interacción con una coenzima o grupo prostético es el evento determinante para la adopción de la conformación activa.

Por último, cierto tipo de proteínas, denominadas genéricamente chaperonas, contribuyen con sus interacciones a que algunas proteínas adopten su configuración activa.

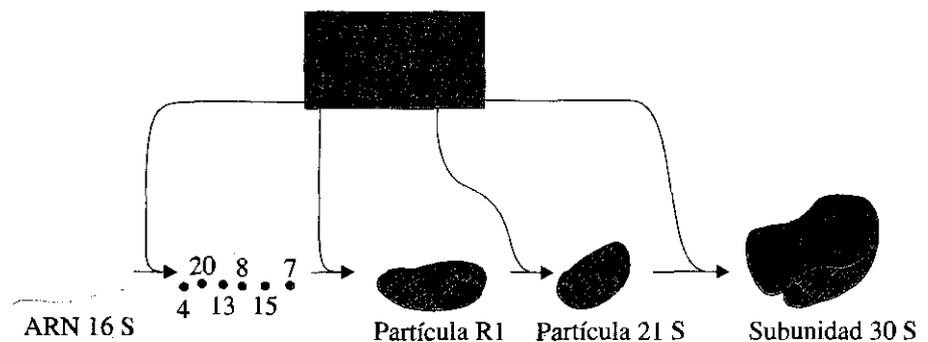
Experimento No. 3. Reconstitución de un organelo subcelular: el ribosoma

Masayasu Nomura y otros han sido capaces de realizar experimentos de reconstitución de estructuras tan complejas como los ribosomas.

Los experimentos más detallados se han realizado con las subunidades 30 S de ribosomas de células procariotas.

En esencia, el experimento consiste en disociar las subunidades 30 S en sus proteínas y ARN constituyentes. Una vez aislados y separados estos componentes, se ha podido reconstituir la subunidad y comprobar que éstas son funcionales e indistinguibles de las originales (Fig. 81.4). Algo similar se ha obtenido con partículas 50 S.

Fig. 81.4. Experimento de reconstitución de ribosomas. Se ha estudiado en detalle la reconstitución de la subunidad 30 S de ribosomas bacterianos. Las subunidades son disociadas en sus proteínas y ARN constituyentes; éstos son aislados y purificados, y luego se estudia el proceso de reconstitución a partir de estos componentes. Se ha comprobado la existencia de determinado orden de ensamblaje. Las subunidades reconstituidas son totalmente funcionales.



Ha sido posible verificar que los distintos componentes se van asociando en un orden preferencial, aunque no estricto; algunos componentes sólo se incorporan si otro lo ha hecho con anterioridad.

En resumen, existe un grupo inicial de 6 proteínas, las S4, S7, S8, S13, S15 y S20, que se unen al ARN de 16 S y forman una partícula de ribonucleoproteína, denominada R1. Luego se añaden otras proteínas y se integra una partícula 21 S que no es funcional. Finalmente, con la adición de las proteínas restantes, se integra definitivamente la subunidad 30 S funcional. Las últimas etapas se desarrollan con gran rapidez.

Nomura ha establecido un detallado mapa de ensamblaje, donde están definidas las precedencias exactas en el orden de incorporación.

Experimentos similares han permitido integrar partículas ribosomales, carentes de una u otra proteína. Estas partículas no son activas y tienen alteradas más de una función ribosomal; ello es prueba de la necesidad de la presencia de todos los componentes para alcanzar una función satisfactoria.

En el experimento aquí descrito y en el que presentaremos a continuación, invitamos al lector a reflexionar sobre la verificación de las reglas de la morfogénesis.

Experimento No. 4. Reconstitución de un virus bacteriano: el fago T₄

Los virus han constituido modelos experimentales, muy utilizados en estudios de morfogénesis. El primero en estudiarse fue el virus del mosaico del tabaco, el cual está formado por una molécula de ARN de 6 000 nucleótidos y 2 100 moléculas idénticas de proteína. La disociación y la asociación de estos componentes se pueden conseguir variando la concentración salina y el pH del medio. Algo más complicada es la morfogénesis del fago T₄.

El fago (o bacteriófago) T₄ es un virus que infecta bacterias; su estructura es muy peculiar, pues está formado por una cabeza hexagonal que tiene una cubierta constituida por proteínas, en cuyo interior se encuentra una molécula de ADN, la cual constituye el material genético del fago.

La cabeza se une por el cuello a la cola; ésta termina en la placa basal, de donde parten unos filamentos denominados fibras de la cola.

Durante su ciclo infeccioso el virus se fija a la pared bacteriana, a la cual se le introduce el ADN. Una vez que el ADN ha penetrado en la célula, éste codifica la síntesis de ARN que se traduce por el aparato biosintético de la bacteria y da lugar a las diversas proteínas que constituyen las diferentes partes del virus; a la vez, el ADN viral se replica (Fig. 81.5).

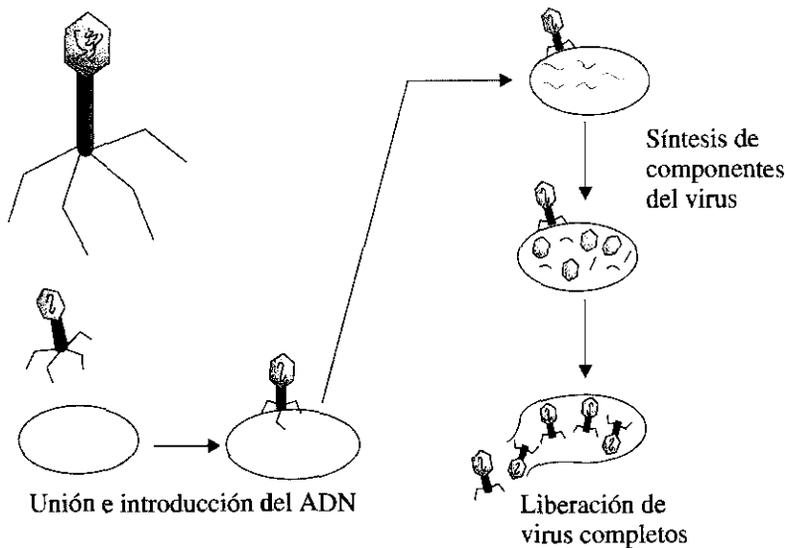


Fig. 81.5. Ciclo vital del bacteriófago T₄.

El virus se une mediante la cola a la pared bacteriana e introduce su ADN dentro de la célula. Posteriormente, el ADN viral dirige la síntesis de las proteínas propias del fago, para lo cual utiliza el aparato biosintético de la bacteria; a su vez, el ADN viral se replica. Al final del proceso se forman numerosas partículas virales, que salen al exterior cuando se produce la lisis de la bacteria.

Los ADN y las proteínas virales se asocian para dar lugar a un gran número de nuevos virus, que salen al exterior de la célula al destruirse la membrana de la bacteria.

La formación de los nuevos virus en el interior de la bacteria es un proceso morfogenético interesantísimo, que ha sido estudiado en gran detalle, sobre todo por R. S. Edgar y W. B. Wood mediante laboriosos experimentos, en los cuales se ha logrado la producción de virus incompletos. De hecho, se consigue obtener y separar el ADN y las diferentes proteínas componentes del virus. Luego se puede seguir detalladamente el proceso de formación de la partícula viral. Los virus T₄ así construidos son infecciosos y no se distinguen de los naturales.

En la morfogénesis del T₄ se ha podido comprobar que sus distintas partes (cabeza, cola y fibras) se forman por separado, a partir de sus componentes (ADN y proteínas), para luego unirse en un orden preciso y dar lugar al virus con su morfología característica (Fig. 81.6).

Éste es un ejemplo de morfogénesis de una estructura con un nivel de complejidad elevado. En este caso se conoce que para la formación de la placa basal se requieren determinadas proteínas virales, que no forman parte del fago terminado y se denominan proteínas de ensamblaje. Este hecho constituye cierta excepción de la regla No. 5.

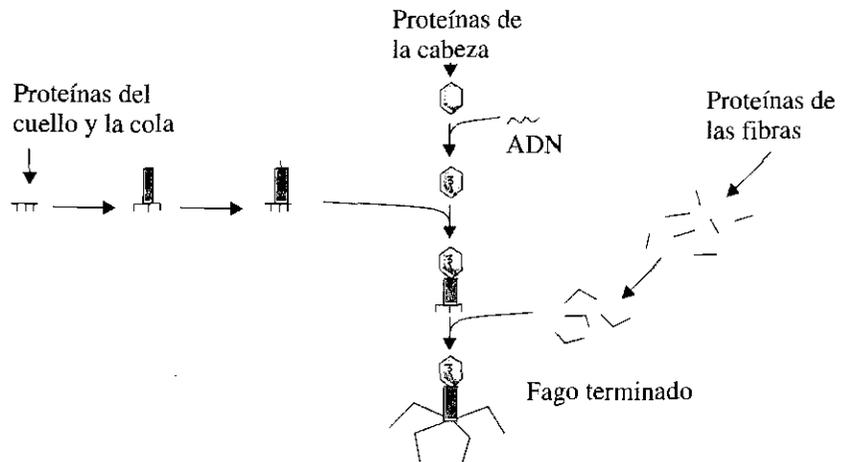


Fig. 81.6. Morfogénesis del bacteriófago T₄. Las diferentes partes del virus se forman a partir de sus constituyentes (proteínas y ácidos nucleicos). Posteriormente, las partes se unen en un orden preciso para dar lugar al virus completo.

Otros ejemplos de morfogénesis

A lo largo de este texto el lector ha tenido oportunidad de considerar otros ejemplos de estructuras biológicas que se asocian espontáneamente, a partir de las propiedades de sus constituyentes, por ejemplo, las membranas biológicas, los microtúbulos y los nucleosomas (capítulos 20, 22 y 23).

Perspectivas

Las perspectivas de la investigación en el campo de la morfogénesis se encaminan al esclarecimiento de la estructuración de componentes cada vez más complejos. De particular interés son algunos eventos morfogenéticos que parecen requerir una acción enzimática para producirse. Puede ser necesario, por ejemplo, la modificación proteolítica de una proteína, antes de que pueda ser incorporada a una estructura dada; en otros casos puede requerirse de la modificación enzimática de un ácido nucleico.

Enigmas adicionales nos plantea la morfogénesis de algunas estructuras que requieren, para formarse, de la presencia de estructuras similares, constituidas previamente. Todas estas interrogantes muestran las numerosas posibilidades de investigación que existen en este campo.

Es posible que los avances de la bioquímica permitan, algún día, explicar la morfogénesis de componentes macroscópicos de los seres vivos, en términos moleculares. Ya se han iniciado estudios en un organismo pluricelular muy sencillo, un verme nematodo (*Caenorhabditis elegans*), que está compuesto sólo por 1 000 células somáticas y 2 000 células germinales, y del cual se poseen detallados esquemas de organización. También se producen avances en la determinación del desarrollo de este organismo (desde el huevo fertilizado hasta el adulto).

Otro modelo que se estudia intensamente es el relacionado con el desarrollo de la mosca de las frutas (*Drosophila melanogaster*), desde el ovocito hasta el animal adulto. En este caso las características más sobresalientes del desarrollo embrionario están dadas por su polaridad antero-posterior y dorso-ventral, y por su metamerismo, es decir, su división en segmentos.

Tres grupos de genes, que actúan sucesivamente, constituyen una cascada de desarrollo que garantiza la normal formación del embrión y del adulto: los genes maternos, que determinan la polaridad del embrión; los genes de segmentación, que determinan el metamerismo; y los genes homeóticos, que determinan las características particulares de cada segmento.

La morfogénesis, además de tener un alto interés teórico, se relaciona con los problemas médicos de importancia práctica, como la embriogénesis y las

malformaciones congénitas, por lo cual el desarrollo futuro del conocimiento en este campo podría redundar en determinados beneficios de carácter médico.

Resumen

La *morfogénesis* es el proceso mediante el cual los seres vivos alcanzan su estructura tridimensional característica en sus diferentes niveles de organización.

La *bioquímica* ha llevado a cabo el estudio de algunos fenómenos morfogenéticos, especialmente de aquéllos que se desarrollan a nivel macromolecular o supramacromolecular.

El estudio de diferentes procesos morfogenéticos ha puesto de manifiesto una serie de regularidades, conocidas como reglas de la morfogénesis que, si bien no son de aplicación universal, se cumplen en la mayoría de los casos estudiados y tienen una innegable utilidad metodológica.

Las reglas de la morfogénesis plantean que estos procesos están determinados genéticamente, y que las proteínas desempeñan en ellos una función fundamental, al igual que las interacciones débiles entre sus componentes; que dichos procesos son cooperativos y espontáneos, y en muchas ocasiones se producen mediante bloques o unidades de construcción, existiendo cierto orden de ensamblaje; y que la morfogénesis de cualquier estructura se vincula con su función.

En esencia, la mayor parte de los experimentos relacionados con la morfogénesis se basa en la separación y purificación de los diferentes componentes de una estructura y en el estudio ulterior de la reconstitución de dicha estructura, a partir de sus componentes. De ahí que el desarrollo de los métodos de aislamiento y purificación, como la ultracentrifugación, la electroforesis y la cromatografía, hayan constituido una premisa importante para los estudios de morfogénesis.

Mediante procedimientos que tienen esta lógica experimental común, se han estudiado: la reconstitución de diferentes estructuras, como las enzimas (monoméricas y oligoméricas), los organelos celulares (ribosomas y membranas) y los organismos simples (virus vegetales y bacterianos). Estos trabajos, además de aportar conocimientos sobre las estructuras concretas estudiadas, aclaran dudas acerca de los procesos de morfogénesis en general.

Las perspectivas en este campo se encaminan al estudio de la morfogénesis de estructuras cada vez más complejas y a la dilucidación de aspectos particulares de eventos morfogenéticos que requieren determinada acción o información exterior para producirse.

Además del aporte de conocimientos fundamentales que pueden arrojar los estudios sobre morfogénesis, ellos podrían tener una repercusión en problemas de interés médico, como la embriogénesis y las malformaciones congénitas.

Ejercicios

1. Analice el concepto de morfogénesis y exprese cuál cree usted que es su significado en la biología contemporánea.
2. Enumere las reglas de la morfogénesis y explique brevemente cada una de ellas, teniendo en cuenta sus limitaciones.
3. Describa la lógica general de la mayor parte de los estudios realizados acerca de la morfogénesis.
4. Analice el experimento No. 3. "Reconstitución de un organelo celular: el ribosoma" y especifique las reglas de la morfogénesis que se cumplen en este caso, fundamentando su afirmación.

5. Haga una comparación de las reglas de la morfogénesis que se cumplen en el experimento No. 4. "Reconstitución de un virus bacteriano: el fago T₄" y las que se cumplen en los experimentos que le preceden.
6. Se ha podido comprobar que la formación de las membranas biológicas, así como la de los microtúbulos, ocurre mediante un proceso morfogenético. Aplicando el conocimiento que usted tiene acerca de la composición y estructura de estos componentes celulares, haga un análisis de las reglas de la morfogénesis que se manifestarían en su formación.
7. Mencione algunos elementos que limiten el alcance de la regla de la morfogénesis que expresa que estos procesos ocurren de modo espontáneo.