

Las áreas de mitosis forjan nuevos estilos en los estudios sobre paleontología de mamíferos

A. Ruiz Bustos¹

RESUMEN

Desde el siglo XIX, la morfología descriptiva y comparada de los molares, basada en la observación directa y comparación morfológica, es utilizada para elegir los caracteres, que mejor fundamenta la filogenia de los linajes de mamíferos. Los datos obtenidos muestran una conceptualización mediante las teorías clásicas (Cope, 1883; Osborn, 1907). La falta de valoración explícita de la naturaleza biológica de los caracteres elegidos como filogenéticamente significativos en las teorías clásicas, es causa de analogías falsas, que crean paradojas en los linajes y obligan a revisar constantemente la taxonomía. A partir de las observaciones que constatan la génesis de cada tubérculo, como resultado de la morfogénesis de un área específica en la papila dental con elevada densidad celular e intensa actividad mitótica, que es petrificada por una capa de esmalte, es enunciado un desarrollo ontogenético donde cada carácter adulto está relacionado con su correspondiente morfología embrionaria. Esta ontogenia donde están integrados: morfología adulta, información genética, bioquímica y procesos de adaptación ecológica, crea un ámbito conceptual de morfología descriptiva que valora la naturaleza biológica de cada carácter por: capacidad para ser heredado y grado de participación en la función masticadora. Los caracteres de un molar con su naturaleza biológica valorada, dispuestos en una serie inalterable, forman la serie de referencia (SR). Las series de referencia cuando es ponderada su similitud y ubicadas en tiempo y hábitats, describen filogenias. La ontogenia basada en la naturaleza biológica de los caracteres crea una nueva base conceptual en la morfología clásica, que es capaz de correlacionar el fenotipo con secuencias de ADN, incluyendo el empleo de técnicas para recuperar el ADN en los fósiles.

Palabras clave: *Dientes, mamíferos, área mitosis, embriología, filogenia.*

ABSTRACT

Descriptive and comparative morphology supports mammal phylogeny. Since the 19th century, molars have been compared in order to pinpoint the characteristics which best define lineages. This information is assembled in the classic theories (Cope, 1883; Osborn, 1907). The lack of any explicit assessment on the genetic and embryonic development of the phenotypic criteria makes subjective its taxonomic valuation, creating conflictive hypotheses, and the taxonomy must be constantly revised. The solution comes with establishing the genesis of each molar cusp as a result of the morphogenesis of a specific area in the dental papilla, with high cellular density and intense mitotic activity. This allows us to establish an ontogenetic development which relates each adult characteristic with its corresponding embryonic morphology, where it is possible to link the biotechnological data. A reference sequence (SR) is the arrangement of the molar's assessed characteristics forming an unalterable series and which can be correlated with genotype sequences. Phylogenies are described using reference sequences, with their similarity weighted and located in time and habitat. This specific ontogeny creates a new conceptual base in classic morphology, which is able to correlate the phenotype with DNA sequences, including the use of ancient DNA techniques.

Key words: *Teeth, mammals, area mitosis, embryology, philogeny.*

Introducción

La morfología descriptiva y comparada de los molares es un conocimiento esencial para establecer

la filogenia de los mamíferos. Desde el siglo XIX, la metodología utilizada consiste en observar las colecciones de molares de un linaje, para buscar características de la morfología adulta con elevada

¹ Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra C.S.I.C. Facultad de Ciencias. Campus Fuentenueva, s/n. 18002 Granada. España. Email: aruiz@ugr.es.

nitidez anatómica, presencia frecuente en las poblaciones y exacta localización en el tiempo, que aporten fundamento lógico a hipótesis capaces de distribuir en grupos taxonómicos los molares del linaje. Estas características de morfología adulta son denominadas características estándar. Las hipótesis filogenéticas basadas en estas características estándar son denominadas controladoras o de tipo (A).

Los grupos taxonómicos que integran las filogenias fundamentadas por hipótesis de tipo (A) muestran excepciones e incluso contradicciones. Esto es a causa de que las características estándar observadas en los especímenes de las colecciones, de una parte, es subjetiva la capacidad de estas características para identificar los grupos taxonómicos, y de otra parte, el grado de semejanza mínimo con la característica estándar elegida como tipo es determinado por observación directa y simple comparación, siendo, con frecuencia, seleccionados especímenes, que difieren excesivamente del ejemplar con la característica tipo. Estas anomalías suelen ser más evidentes cuando nuevos especímenes son aportados a las colecciones, y, en consecuencia, no fueron analizados cuando se establecieron los tipos de las características estándar. En los casos en que una hipótesis controladora es invalidada por la significativa magnitud de sus anomalías, la solución a este problema consiste en revisar las colecciones para reflexionar sobre las características estándar y diseñar nuevas hipótesis controladoras. El ciclo revisor puede ser repetido sin límite, y la consecuencia es que la filogenia crece y se retroalimenta con premisas y razonamientos que, justificándose mutuamente, forman un laberinto de sinonimias y su correspondiente nomenclatura.

Las áreas de mitosis

En el embrión dental de los mamíferos (E12-16) son observadas áreas con alta densidad de células dérmicas, dotadas de una intensa actividad mitótica, que son teñidas por colorantes básicos, y cada una rodeada por una zona de apoptosis o zonas de muerte celular genéticamente programada. Estas masas celulares son denominadas como áreas de mitosis (Ruiz Bustos, 1987; 1988).

En el seno de medios de cultivo líquidos, los embriones dentarios cultivados en el laboratorio, sufren una desorganización de su morfología, cuando no están apoyados sobre un substrato sólido, o al menos semisólido, con una consistencia equivalente

a los tejidos embrionarios mandibulares (Osman y Ruch, 1976). Esto permite inferir que cada área de mitosis durante la morfogénesis embrionaria se expande en todas direcciones con igual intensidad, mientras no encuentra obstáculos a su expansión y, por tanto, en el seno de un medio de cultivo líquido la morfología del embrión dental termina por dispersarse. En cada área de mitosis, la expansión causada por el proceso de proliferación celular (mitosis), exige con necesidad ineludible la existencia de un mínimo espacio disponible (espacio crítico) para ser ocupado en el embrión. La morfología del contorno del área de mitosis y su correspondiente línea de esmalte estará en relación del espacio embrionario que pueda ser conseguido durante la morfogénesis. El espacio ocupado por la mancha coloreada que define cada área de mitosis es transformado durante la morfogénesis en el espacio ocupado por cada tubérculo del diente adulto.

La morfología comparada centra su atención en las áreas de mitosis, ya que permiten identificar la totalidad del espacio ocupado por el tubérculo en el embrión y, por tanto, explicar la morfología de la línea de esmalte en la corona con la observación al microscopio óptico del tamaño y modificación de áreas de mitosis teñidas con colorantes básicos. Esta metodología permite a la morfología comparada tener en consideración incluso a los más pequeños tubérculos de la corona, y relacionarlos con las manchas de sus correspondientes áreas de mitosis.

Naturaleza genética de las áreas de mitosis

Los estudios biotecnológicos muestran familias de genes como: BMP (Bone Morphogenetic Protein), FGF (Fibroblast Growth Factor), SHH (Sonic Hedgehog) y WNT (Wingless-Integrated), que en un proceso en bucle, repiten los mismos senderos bioquímicos durante el desarrollo embrionario, desde el estadio de lámina primordial hasta la etapa final de la morfogénesis embrionaria del diente (Vaahtokari *et al.*, 1996; Jernvall *et al.*, 2000; Kangas *et al.*, 2004).

Durante las etapas embrionarias de germen y bóveda, las recombinaciones de mesénquima y órgano del esmalte indican que el potencial secretor de sustancias bioquímicas para inducir la morfogénesis del diente, reside en las áreas de mitosis del mesénquima dérmico dental (Kollar, 1970; Osman y Ruch, 1976).

La síntesis de los datos aportados por la morfología comparada y la bioquímica indican que el desarrollo embrionario de los dientes constituye un proceso

dinámico espacio/temporal regulado mediante interacciones recíprocas entre epitelio ectodérmico y mesénquima dérmico, donde la biotecnología utiliza como referencia los nudos de esmalte (enamel knot) y la morfología descriptiva las áreas de mitosis. Ambos, nudos y áreas son inseparables y representan la parte epidérmica y dérmica del prototubérculo embrionario.

El modelo integral

La naturaleza biológica de un organismo consiste en la asociación de sus características genéticas, embrionarias y de morfología adulta, que componen su ciclo vital desde que nace hasta su muerte. La cuantificación de la naturaleza biológica de una característica estándar adulta, es denominada como importancia biológica. Ésta muestra en cada característica estándar su capacidad de ser heredada y de eficacia funcional para ser utilizada como fundamento de categorías taxonómicas en la filogenia.

La observación en la papila dental del embrión de áreas de mitosis específicas, teñidas por colorantes básicos a causa de su alta densidad celular e intensa actividad mitótica, que durante la morfogénesis embrionaria se transforman en los tubérculos de la corona adulta, convierte a las áreas de mitosis en la Piedra de Rosetta que permite relacionar cada característica adulta con su correspondiente morfología embrionaria. El modelo integral que propongo para la evaluación de la naturaleza biológica de los caracteres morfológicos de los molares en la filogenia es la hipótesis del desarrollo en bucle de las áreas de mitosis formulada en Ruiz Bustos (1987; 1988), que permite explicar la evolución de la morfología de la corona de los diferentes molares encontrados en la filogenia. Éstos son el resultado de un proceso de germinación en bucle, que comienza con un área de mitosis basal, y en su primera etapa de germinación da áreas de mitosis principales, que corresponden a tubérculos principales. Éstos muestran el mayor tamaño de la corona, como por ejemplo son los del trigón en las teorías clásicas. Las sucesivas etapas de germinación originan áreas de mitosis en torno a cada una de las áreas principales, formando secuencias de áreas de mitosis cada vez más pequeñas y que constituyen los tubérculos adjuntos o secundarios. Es significativo para distinguir entre tubérculos principales y adjuntos considerar que los primeros no muestran gran diferencia de tamaño entre ellos, mientras los adjuntos son menores y entre ellos hay un tamaño decreciente.

La plasticidad biológica

Las características ambientales del ecosistema son el espacio donde el organismo accede a los recursos energéticos necesarios para su reproducción y, por tanto, la fuente de energía de su germen. La plasticidad biológica de un molar es la relación entre: germen, soma y entorno (Ruiz Bustos, 2006).

a) El soma está representado por la serie de referencia (SR) (Ruiz Bustos, 1999; 2004a; 2005; 2006), consiste en caracteres, identificados con precisión sobre la línea de esmalte, que poseen su naturaleza biológica expresada con un valor numérico (importancia biológica). Éstos son dispuestos en un orden lineal, único e inalterable por siempre, después de haber sido publicado por primera vez, para el linaje de mamíferos correspondiente. Este orden después de haber sido publicado tiene naturaleza de postulado. El número máximo de elementos que integran la serie de referencia de los molares de un linaje de mamíferos depende del número de elementos elegidos como suficientes para representar la diversidad morfológica de las poblaciones del linaje. El objetivo de la serie de referencia es identificar cada molar mediante su morfología adulta, para que su grado de semejanza y, por tanto, también de diferencia con cualquier otro molar del linaje sea matemáticamente cuantificable.

La consecuencia del hecho de la inmutabilidad en el orden y número de los parámetros de la serie de referencia, es la conversión de la serie de referencia en un paradigma estándar para los molares de cada linaje. Esto obliga a establecer una denominación específica para cada serie de referencia estándar, que permita su identificación siempre. Las siglas SR, son comunes a todas las series de referencia, la especificación es realizada añadiendo sucesivas notaciones. El añadir un punto (.) origina la sigla S.R, que indica molares superiores. El añadir una (,) indica molares inferiores (S,R). A continuación es añadida la clave que indica el linaje y, por último, es añadida la clave que indica el número de orden de publicación, que es el orden ocupado por la nueva serie de referencia, en relación con las anteriores series de referencia que hayan sido publicadas.

b) El germen de un individuo es representado por su Serie Génica de Referencia (SGR), que consiste en una secuencia numérica. Ésta es obtenida a partir de un tramo de ADN significativo en la codificación del individuo que al ponderar cada base nitrogenada que lo integra, en función de su naturaleza química y su localización en el tramo de ADN

elegido, es convertido en una secuencia numérica. Los métodos matemáticos capaces de convertir la secuencia de ADN del genotipo en una secuencia numérica son numerosos.

La correlación entre genotipo y fenotipo es realizada utilizando la serie de referencia de un molar con la Serie Génica de Referencia (SGR) formada por las secuencias de bases de ADN perteneciente al genotipo del mismo molar.

c) El tercer componente de la ecuación de plasticidad son las condiciones del entorno. La herramienta utilizada para expresar numéricamente las condiciones ambientales es el biocenograma (Ruiz Bustos, 1976; 1990; 1993; 1995a; 1995b; 2000; 2002). Las relaciones entre serie de referencia SR y el entorno, utilizando el biocenograma, han sido realizadas en *Pitymys* (Ruiz Bustos, 2004b).

Discusión y consideraciones finales

La naturaleza biológica de las características estándar es definida por la asociación mediante una relación causa/efecto a sus correspondientes características genéticas y embrionarias durante el desarrollo ontogenético, que representa su ciclo vital desde el comienzo de su génesis hasta su muerte. Una hipótesis controladora de tipo (A), basada solamente en las características estándar de la morfología adulta y desconectada del resto de las características que constituyen la ontogénesis del individuo, es improbable que pueda esclarecer la filogenia ocurrida.

La evaluación de la naturaleza biológica de los caracteres estándar, denominada importancia biológica, requiere plantear nuevas hipótesis, que complementan a las hipótesis de tipo (A), éstas son denominadas como: tipo (B) y tipo (C).

Hipótesis tipo (B), son definidas como asociaciones de la morfología adulta de los molares con los datos aportados por los estudios embriológicos, genéticos y bioquímicos. Las leyes de Mendel (Gregor J. Mendel, 1822-1884), son un ejemplo de hipótesis de tipo (B), ya que a los caracteres observados en las semillas de guisantes, asocian información sobre su herencia (datos genéticos).

Hipótesis tipo (C), son modelos integrales que muestran el ciclo vital y organizan los organismos de un linaje, utilizando cadenas que relacionan las características morfológicas adultas de los molares con sus correspondientes datos embriológicos, genéticos y bioquímicos, pero donde siempre causa

y efecto son predecibles por leyes biológicas. Las hipótesis de tipo (A), con su importancia biológica explicitada mediante hipótesis de tipo (B), son relacionadas por la lógica de sistemas y, por tanto, integradas en hipótesis de tipo (C), denominadas también como modelos integrales. El desarrollo conceptual de las hipótesis (C) ha estado condicionado por los avances en la renovación de la lógica filosófica, que, desde mediados del siglo XX hasta hoy, ha ido convirtiendo sucesivamente la lógica matemática en lógica computacional y, finalmente, en lógica de estructuración del conocimiento, o lógica de sistemas.

Los datos aportados por el genotipo y el desarrollo embrionario mediante las áreas de mitosis, adquieren un formato conceptual que permite su uso en los estudios del fenotipo. Los conceptos de la morfología descriptiva y comparada clásica, en este contexto, eliminan la subjetividad en la elección de características estándar como criterios taxonómicos, ya que cada criterio debe ir acompañado de su importancia biológica, y los cambios de valoración de la naturaleza biológica de una característica taxonómica exigen ser justificados por una mayor o menor importancia biológica. Además, el ámbito de la anatomía comparada, según Ruiz Bustos (2006), tiene un camino para elaborar una metodología capaz de valorar numéricamente la plasticidad biológica de la morfología de cada carácter, órgano o individuo relacionando: la secuencia de ADN transformada en serie génica de referencia (SGR), la serie de referencia (SR) y el biocenograma como expresión del medio ambiente. Esto otorga a la morfología descriptiva la capacidad de evaluar la probabilidad de certeza de las hipótesis filogenéticas fundamentadas mediante secuencias bioquímicas del genotipo.

El modelo integral de la hipótesis del desarrollo en bucle de las áreas de mitosis formulado en Ruiz Bustos (1987; 1988) pone de manifiesto que los estudios basados exclusivamente en hipótesis de tipo (A) son incompletos. Esto supone el abandono de las revisiones de la sistemática basadas exclusivamente en el oteo de grandes cantidades de fósiles, que son practicadas desde mediados del siglo XIX. A partir del ámbito conceptual definido por la evolución plástica (Ruiz Bustos, 1994), el desarrollo ontogenético de los molares puede ser pesado, medido y contado, utilizando modelos integrales o hipótesis de tipo (C). Esto consigue unir el estudio de la morfología de los molares a aquellos campos de la Biología que se han convertido en ciencias de

las denominadas duras o exactas en los últimos años del siglo xx.

Las grandes colecciones actuales, acumuladas durante años, deben ser pesadas, medidas y contadas, teniendo en consideración, que pequeñas muestras representativas de estas colecciones exigen largas rutinas de laboratorio y producen enormes cantidades de datos, que, finalmente, deben ser extrapolados como criterios estándar y aplicados a las grandes colecciones disponibles para extraer conclusiones. Estos son los nuevos estilos en Paleontología.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio ha sido sostenido por el Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), Universidad de Granada y Grupo de Investigación de la Junta de Andalucía (AR 166).

Referencias

- Cope, E. D. (1883). On the trituberculate type of molar teeth in the Mammalia. *P. Am. Philos. Soc.*, 21: 324-326.
- Jernvall, J., Keränen, S. V. E. y Thesleff, I. (2000). Evolutionary modification of development in mammalian teeth: Quantifying gene expression patterns and topography. *Proc Natl Acad. Sci. USA*, 97: 14444-14448.
- Kangas, T. A., Evans, A. R., Thesleff, I. y Jernvall, J. (2004). Nonindependence of mammalian dental characters. *Nature*, 432: 211-214.
- Kollar, E. J. (1970). Tissue interactions in embryonic mouse tooth germs. II. The inductive role of the dental papilla. *J. Embryol. Exp. Morph.*, 24: 173-186.
- Osborn, H. F. (1907). Evolution of mammalian molar teeth to and from the triangular type. Macmillan, New York, 250 págs.
- Osman, A. y Ruch, J. V. (1976). Topographical distribution of mitoses in lower incisor and ist molar of mice embryos. *J. Biol. Buccale.*, 4: 331-348.
- Ruiz Bustos, A. (1976). Estudio sistemático y ecológico sobre las faunas del Pleistoceno Medio en las depresiones granadinas. El yacimiento de Cullar de Baza I. *Trab. y Monog. Dpto. Zool. Univ. Granada*, 1: 1-300
- Ruiz Bustos, A. (1987). Consideraciones sobre la sistemática y evolución de la familia arvicolidae. El género *Mimomys*. *Paleomammalia*, 1: 1-54.
- Ruiz Bustos, A. (1988). Estudio sobre los arvicólidos cuaternarios. *Paleomammalia*, 2: 1-89.
- Ruiz Bustos, A. (1990). The contribution paleoecological data from mammalian fauna provide on the climatic conditions of the continental neogene in the Betic Cordilleras. The Plio-Quaternary limit IX R.C.M.N.S. Congress (Barcelona). *Abstrae*, 303-304.
- Ruiz Bustos, A. (1993). The relation between mammal fauna and climatic conditions using biocenogramas. Premier Congrès Européen de Paléontologie (Lyon). *Abstrae*, 13.
- Ruiz Bustos, A. (1994). La Evolución Plástica. Editorial Andalucía, Granada, 127 págs.
- Ruiz Bustos, A. (1995a). The Biocenogram provides knowledge of Quaternary climatic conditions through mammal fauna. *Terra Nostra*, 2: 234-235.
- Ruiz Bustos, A. (1995b). Quantification of the climatic conditions of Quaternary sites by means of mammals. *Monografías del Centro de Ciencias Medioambientales CSIC*, 3: 69-77.
- Ruiz Bustos, A. (1999). Secuencias de referencia en arvicólidos. *T. Geol.-Mineros ITGE*, 26: 331-334.
- Ruiz Bustos, A. (2002). Características Climáticas y Estratigráficas de los sedimentos Continentales de la Cordillera Bética durante el Plioceno, a partir de las faunas de Mamíferos. *Pliocénica*, 2: 44-64.
- Ruiz Bustos, A. (2004a). Numerical coding of the molar morphology of the family Muridae Gray, 1821, (Rodentia) for its lineage knowledge and implications in biostratigraphy, paleoecology and composition of a correlation language from the phenotype to the genotype. *Micromamíferos y Bioestratigrafía*, 2: 1-141.
- Ruiz Bustos, A. (2004b). Características paleoecológicas y bioestratigráficas del Cuaternario aportadas por el estudio de los mamíferos fósiles en la Cordillera Bética. El Valle del Guadalquivir como ámbito de las primitivas poblaciones humanas. En: *Zona Arqueológica, Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre. 4 - vol. II (paleontología)* (E. Baquedano y S. Rubio Jara, eds.). Museo Arqueológico Regional Alcalá de Henares: 488-504.
- Ruiz Bustos, A. (2005). La estructura de la morfología dental de los mamíferos durante la ontogenia y filogenia. *Micromamíferos y Bioestratigrafía*, 3: 1-47.
- Ruiz Bustos, A. (2006). La geometría oculta en la línea de esmalte de los molares del caballo. *Micromamíferos y Bioestratigrafía*, 4: 1-112.
- Vaahokari, A., Åberg, T., Jernvall, J., Keränen, S. y Thesleff, I. (1996). The enamel knot as a signaling center in the developing mouse tooth. *Mechanisms of Development*, 54: 39-43.

Recibido el 5 de octubre de 2006
Aceptado el 3 de noviembre de 2006