

**REAL ACADEMIA DE CIENCIAS
EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES**

**EL ROSTRO HUMANO
DE LA CIENCIA.
REFLEXIONES EN TORNO A LA REGULACIÓN
BIOLÓGICA**

DISCURSO LEÍDO EN EL ACTO DE SU
RECEPCIÓN POR EL
EXCMO. SR. D. LUIS FRANCO VERA

Y CONTESTACIÓN
DEL
EXCMO. SR. D. PEDRO GARCÍA BARRENO
EL DÍA 12 DE NOVIEMBRE DE 2002



MADRID
Domicilio de la Academia
Valverde, 22

**DISCURSO DE CONTESTACIÓN
DEL
EXCMO. SR. D. PEDRO GARCÍA BARRENO**

Excmo. Sr. Presidente.
Excma. Sra. Académica. Excmos. Srs. Académicos.
Señoras y Señores.

Cumplo la obligación que impone la costumbre, y que antigua y buena amistad me impone a la vez, contestando al discurso del nuevo Académico D. Luis Franco Vera. Cumpliré, pues, la honra que se me dispensa.

Uno, ante todo, mi adhesión a las sentidas frases que el Sr. Franco Vera ha dedicado al recuerdo de D. Ángel Martín Municio. Trabajar siempre, trabajar con entusiasmo, hacer amable la ciencia. La Real Academia toda, y yo con ella, pagamos justo tributo de respeto sincero a la memoria del que fue nuestro amigo, compañero y Presidente.

Luis Franco se decidió por la carrera universitaria cursando el último año de la Licenciatura en Química, tras una conversación con nuestro recordado compañero D. Enrique Costa Novella, con quien había estudiado ingeniería química el año anterior. “Más o menos –refiere Luis Franco- me dijo: Si usted es un buen químico y trabaja en una industria, conseguirá que esa industria vaya mejor. Si es un buen químico y trabaja en la Universidad, formará a otros buenos químicos y serán muchas las cosas que vayan mejor”. Tras concluir con éxito la Tesis doctoral, en 1971, don Ángel me convenció –comenta Luis Franco- de la oportunidad de dar un giro profundo y orientar la investigación hacia problemas de aislamiento y función de proteínas” (FRANCO, 1990). En 1972 marcha a Londres, al *Chester Beatty Research Institute*, del *Royal Cancer Hospital*, bajo la dirección de Ernst W Johns (grupo pequeño, con pocos medios, pero con muchas y buenas ideas y un gran ambiente de trabajo), líder mundial en el campo de las proteínas nucleares. La estancia postdoctoral supuso la plena entrada del recipiendario en el mundo de las histonas. A su regreso a Madrid, se concentra en la caracterización inicial de histonas de *Ceratitidis*, para dedicarse finalmente a profundizar en el estudio de la histona H1 en los aspectos estructurales y de interacción con el ADN.

En 1981 se traslada a Valencia como Catedrático de Bioquímica y Biología Molecular de la Facultad de Ciencias, donde sigue estudiando la cromatina, aunque desde un punto de vista más funcional; línea de trabajo que culmina con la identificación de un nuevo gen de levadura detectado gracias a los cambios estructurales que sufre la cromatina de una región concreta del genoma. Otro aspecto abordado por Luis Franco es la acetilación de histonas; un estudio que permitió describir por primera vez la multiplicidad de histona acetiltransferasas y de histona desacetilasas, en levadura. Los últimos años los dedica al estudio de la cartografía de la acetilación de histonas; de la relación de la expresión de los genes de la metionina adenosiltransferasa en ratas y en humanos, con la metilación del ADN, y la interacción de diferentes factores con la cromatina. En resumen, el Sr. Franco Vera es bien conocido de cuantos se dedican al estudio del nucleosoma. Cuenta además en su haber con una rancia tradición artística.

“El ingreso requiere un discurso cuyo tema elige el recipiendario. Una cuestión que, a mi modo de ver –nos ha dicho Franco Vera- no es trivial”. Ha elegido un tema de interés general –el Rostro Humano de la Ciencia- que incluye el tema central de su labor investigadora –la Regulación Biológica-. Diré algo de lo que se me alcanza referente al tema del discurso del nuevo compañero.

“La organización existe en los organismos vivos –señalaba Joseph Needham-, y esta organización no es algo fundamentalmente místico e inasequible al aprobe científico, sino que es el problema básico al que se enfrenta el biólogo” (NEEDHAM, 1936).

Los avances en las artes y en las ciencias son, a menudo, el resultado de interacciones sinérgicas y de relaciones simbióticas entre unos pocos individuos. Quizás, uno de los ejemplos más festejados en las Artes haya sido la sinergia y simbiosis que desarrollaron, durante cincuenta años, Henri Matisse y Pablo Picasso. Ningún otro par de artistas influyó más en el arte universal. Sus estilos fueron completamente diferentes. Matisse fue el maestro del color y de las figuras; Picasso lo fue de las líneas y de los ángulos. A pesar de la diferencia innata de sus estilos, la influencia mutua fue indiscutible (GOLDSTEIN, 2002).

“La colaboración: una enriquecedora realidad en investigación”, indicó Luis Franco. En su relato han aparecido Leonor Michaelis y Maud L Menten, Françoise Jacob y Jacques-Lucien Monod o Rita Levi-Montalcini y Stanley Cohen. Sin olvidar el paradigmático dúo “James D Watson-Francis C Crick” que, hace cincuenta años, propuso la “hélice dorada”, tal como la calificó Arthur Kornberg (KORNBERG, 1995); una colaboración intensa por la magnitud del resultado y la brevedad de la interacción. Luis Franco, junto a simbiosis y sinergia, recalcó otras facetas: la pasión, belleza, creatividad, optimismo, intuición y juego limpio; lo que Subrahmanyam Chandrasekhar refirió como “Verdad y Belleza. Estética y Motivación en Ciencia” (CHANDRASEKHAR, 1987). Todo ello corresponde, no cabe duda, al “rostro humano de la ciencia”. Pero, son muchos los rostros de la ciencia (FERNÁNDEZ-RAÑADA, 1995).

El, al menos, doble rostro de la ciencia -el Jano científico-, incluye la competitividad y un juego, también al menos, turbio; un toma y daca donde intuición, determinación y “picardía” son ingredientes importantes. Durante el breve tiempo asignado discurriré por un tema cuyo cuño de partida fue la disputa de la propiedad intelectual. Un desarrollo transdisciplinar en el que un dueto, mezcla de arte y tecnociencia, formado por el arquitecto Richard Buckminster Fuller y el artista Kenneth Snelson, llevó a cabo una idea común en edificios y en esculturas; una interactividad entre arte y ciencia que ha venido a denominarse “futuros emergentes” (MOLINA y LANDA, 2000). Una idea que se plasmó en una nueva palabra: tensegridad. Años después, el biólogo Donald E Ingber aplicó el concepto a la arquitectura de la vida; con ello, pretendió la “gran unificación” de la Biología.

INTRODUCCIÓN

Las células están expuestas durante sus vidas a una amplia gama de fuerzas físicas, desde las generadas por sus asociaciones con otras células y la matriz extracelular, hasta la fuerza constante de la gravedad. Alteraciones de esas fuerzas, inducidas por la diferenciación y desarrollo o por cambios en la actividad o en su comportamiento, resultan en modificaciones en la bioquímica y en la adaptación de la estructura y función celulares (FIGURA 1). Ello condujo al concepto de que las fuerzas percibidas por las células pueden dictar su forma, y que los efectos combinados de los estímulos físicos externos y de las fuerzas internas responsables de mantener el perfil celular pueden inducir modificaciones en la bioquímica celular (WATSON, 1991).

Mecanotransducción es el proceso de articulación y respuesta a las señales celulares generadas por estímulos mecánicos (FIGURA 2). El estrés mecánico regula una amplia colección de funciones fisiológicas: desde la percepción sonora por las células auditivas y la detección del estrés de cizallamiento ejercido por el flujo sanguíneo sobre las células endoteliales vasculares, hasta la percepción gravitacional; y estímulos mecánicos modulan casi todos los aspectos de la función celular: crecimiento, diferenciación, migración, expresión génica o apoptosis (CHEN y cols, 1997; INGBER, 1993, 1999). Además, fuerzas mecánicas influyen de manera directa sobre la forma y la función tisulares: los efectos de la compresión sobre el hueso y el cartílago y de la tensión sobre el músculo y la piel, son dos ejemplos familiares. Por ello, destapar los mecanismos por los que la célula percibe el estrés mecánico es de capital importancia para comprender como las células responden y se adaptan a sus ambientes físicos (ALENGHAT e INGBER, 2002). Un editorial de *Science* arranca: “Pocos campos en ciencia progresan a mayor velocidad que la transducción de señales: un ómnibus de interacciones moleculares que capta información de fuentes extracelulares o intracelulares para, a través de una compleja cascada de moléculas informativas, controlar procesos básicos como transcripción y metabolismo” (KENNEDY, 2002).

De manera tradicional, los investigadores distinguen la mecanotransducción de otros tipos de procesamiento de señales; ello sobre la base de que asumen que aquella ocurre independientemente de la activación secundaria a la interacción entre ligandos y sus receptores sobre la superficie celular. La mecanotransducción convierte el estímulo mecánico en una secuencia química a partir de la distorsión generalizada de la membrana celular (INGBER, 2002). Ello condujo a la búsqueda de componentes membranares que pudieran mediar tal conversión mecanoquímica, identificándose canales iónicos mecanosensibles que se disponen ubicuamente en la membrana celular. Tales canales incrementan o disminuyen el flujo iónico cuando la membrana celular es estimulada mecánicamente, tanto en las células ciliadas del oído interno como las neuronas táctiles cutáneas (GARCÍA-AÑOVIROS y COREY, 1997; SHIN y cols, 2003; SRINIVASAN y cols, www). También, el sistema de balsas o almadías lipídicas son sensibles a las fuerzas que inciden sobre la superficie celular (SIMONS e IKONEN, 1997).

Sin embargo, entre las vías de señales mecanosensibles de la mayoría de las células, incluidas las células sensoriales especializadas, surge un tema común: la función de sus moléculas mecanotransductoras depende de interacciones en las que participan la matriz extracelular (MEC) y el citoesqueleto. En los tejidos vivos, en condiciones normales, el estrés mecánico se distribuye a las células a través del andamiaje de la MEC que mantiene unidas las células y proporciona soporte mecánico al tejido. Las señales mecánicas que se propagan desde la MEC convergen sobre receptores de adhesión celular –integrinas- localizados en la membrana celular. Tales receptores transmembranares se ligan intracelularmente con el citoesqueleto de actina. Todo ello mediante estructuras especializadas de adhesión focal, verdaderos puntos de soldadura entre las células y la MEC (BURRIDGE y CHRZANOWSKA-WODNICKA, 1996).

Margaret P Price y cols identificaron un canal de sodio (*brain sodium channel-1*, BNC-1) del que depende la sensación de tacto en el ratón. La estructura y la función de BNC-1 se correlacionan con los canales de sensación táctil de *Caenorhabditis elegans* que están compuestos de degenerinas; ambos canales, en el ratón y en el nematodo, pertenecen a la misma superfamilia de canales conocida como los canales de sodio degenerinas/epitelios (*degenerins/epithelial sodium channels*, DEG/ENaCs). Las degenerinas se identificaron en un rastreo genético de rutina en nematodos insensibles a sensaciones táctiles (mutantes *mec*). El hecho más importante es que las degenerinas requieren conexiones con el citoesqueleto y con proteínas de la MEC para ser sensoperativas: MEC-2 (homóloga a la estomatina, una proteína de membrana que se asocia al citoesqueleto); las tubulinas MEC-7 y MEC-12, y la MEC-9 que, secretada por las neuronas sensoriales, se asocia con la MEC-5 de la familia de los colágenos (GUILLESPIE y WALKER, 2001; PRICE y cols, 2000).

En las células ciliadas auditivas, aunque no se ha descubierto canal mecanosensible alguno, se conoce bastante sobre la localización del canal y sobre la trama proteica del citoesqueleto involucrada en su apertura y cierre. Los canales se localizan en los extremos apicales de los estereocilios de las células ciliadas y cuyo cuerpo filamentososo central está formado por una trama de actina. Extracelularmente, las bocas de los canales se mantienen agrupadas por un complejo proteico de ingredientes mal conocidos denominado aglutinador de la corona (*tip-link*), un complejo formado por cada uno de los extremos de los 50-60 estereocilios de cada célula ciliada. Dicha estructura se encuentra bajo tensión; esto es, pretensada o preestresada como la cuerda afinada de un violín. Cuando los estereocilios son perturbados por las vibraciones sonoras, la corona de canales se estira, lo que resulta en un incremento en la tensión que abre los canales. Por la parte intracelular, los canales conectan con el esqueleto de actina a través de un motor de miosina que tiende a escalar hacia el ápice del estereocilio a lo largo de los filamentos de actina; con ello se mantienen los niveles basales de tensión que justifican la adaptación de las células ciliadas a deflexiones prolongadas. De este modo, el preestrés o tono celular puede ayudar a modular la respuesta a la señal mecánica (GOLDBERG, www).

Dado el importante papel del citoesqueleto en la transmisión de la fuerza, inherente a los rápidos mecanismos de detección por las células mecanosensibles cutáneas y auditivas, es lógico que el desarrollo y la función de esas células especializadas descansen en la presencia de compuestos

específicos del citoesqueleto. La maduración de los estereocilios junto con la de las células ciliadas, está amenazada por mutaciones en varias proteínas de la MEC y por la ausencia de integrina $\alpha\beta 1$ que, en las células auditivas, se encuentra específicamente en los estereocilios (EVANS y MÜLLER, 2000). Diferentes mutaciones de las proteínas de los estereocilios del tipo espina (ZHENG y cols, 2000) o de una proteína –mDia1 (LYNCH y cols, 1997) - que se acopla a la pequeña guanosina trifosfatasa (GTPasa) Rho, pueden causar sordera.

Las GTPasas son interruptores moleculares que utilizan una estrategia bioquímica simple para controlar procesos celulares complejos (FIGURA 3). Ellas alternan entre dos estadios conformacionales: uno acoplado a GTP (estado activo) y otro a GDP (estado inactivo); un ciclo en el que la guanosina trifosfato (GTP) es hidrolizada a guanosina difosfato (GDP). En su conformación activa –GTP acoplado- las GTPasas reconocen proteínas dianas y generan una respuesta que se suprime cuando la hidrólisis del GTP retorna la enzima a su estado inactivo. Este esquema ha sido elaborado a lo largo de la evolución biológica y las células de los mamíferos contienen varios cientos de interruptores GTPasa. La denominada superfamilia Ras de GTPasas tienen interés particular para los biólogos celulares; ello porque sus miembros han llegado a desempeñar funciones reguladoras maestras en muchos aspectos del comportamiento celular. Las Ras GTPasas son pequeñas GTPasas monoméricas que, en número superior a sesenta, se dividen en cinco grupos principales: Arf, Rab, Ran, Ras y Rho. De ellas, Rho está particularmente involucrada en la regulación del citoesqueleto. Aunque el interruptor Rho es simple, está esmeradamente regulado; el genoma humano contiene más de 60 activadores (factores de intercambio de nucleótidos de guanina: *guanine nucleotide exchange factors*, GEFs) y más de 70 inactivadores (proteínas activadoras de GTPasas: *GTPase-activating proteins*, GAPs), que controlan esta familia de fosfatasa. Además, cuatro inhibidores del intercambio de guanina nucleótidos (*guanine nucleotide exchange inhibitors*, GDIs) rescatan Rho-GDP de la membrana celular. Por su parte, se han identificado más de 60 posibles dianas. El gen Rho fue identificado en 1985, pero hubo que esperar hasta 1992 para identificar las primeras funciones celulares de las Rho GTPasas, que se centraron en la regulación de vías específicas de transducción de señales que relacionaban receptores específicos de membrana con el ensamblaje de estructuras definidas del citoesqueleto de actina. Más tarde se comprobó que las Rho GTPasas participan en la transcripción génica y en las vías de transporte vesicular, en la progresión del ciclo celular, dinámica de los microtúbulos, regulación de la polaridad celular, y en multitud de actividades enzimáticas (ETIENNE-MANNEVILLE y HALL, 2002).

Aunque su imbricación en procesos citoesqueléticos predomina en los mecanismos de las células mecanosensibles especializadas, las respuestas a los estímulos mecánicos están también bien estudiadas entre muchos tipos celulares y en numerosos sistemas orgánicos diferentes. Osteocitos, osteoblastos y osteoclastos mecanosensibles supervisan el remodelamiento óseo en respuesta a sobrecargas compresoras anormales; células musculares lisas modifican su tono como respuesta al incremento de la presión intraluminal en los vasos sanguíneos, bronquios o intestino; el estrés mecánico estimula a los fibroblastos a producir y depositar proteínas en la MEC, y células endoteliales expresan genes que codifican factores ateroprotectores en respuesta al estrés de cizallamiento que provoca el flujo sanguíneo. En todos los casos apuntados las células involucradas no son células comprometidas primariamente en la percepción mecánica; ninguna de ellas es una célula mecanosensible especializada; sin embargo, el papel del citoesqueleto sigue uno protagonista de la mecanotransducción genérica por células mecanosensibles no especializadas, habiéndose postulado que la deformación de la membrana celular es el principal mediador de la mecanotransducción celular inespecífica (GUDI y cols, 1998).

El grupo que dirige Donald E Ingber en la *Harvard Medical School* y en el *Massachusetts Institute of Technology* ha demostrado que el soporte mecánico de las células no es un continuo mecánico o una membrana cortical en tensión. La trama mecánica celular es un conjunto de elementos discretos del citoesqueleto que comparte la compresión en cooperación con la MEC; ello a efectos de pretensar y así estabilizar un entramado de elementos tensionales (WANG y cols, 2001). Los elementos de compresión intracelulares son, en principio, microtúbulos (polímeros de dímeros de tubulina); por su parte, los elementos de tensión son, ante todo, microfilamentos de actina y filamentos intermedios (FIGURA 4). Estos últimos se agrupan en cinco tipos: tipos I y II (queratinas

ácida y básica, respectivamente, producidas por diferentes tipos de células epiteliales); tipo III (vimentina en fibroblastos, células endoteliales y leucocitos; desmina en miocitos; factor ácido fibrilar glial en glia, y periferina en fibras nerviosas periféricas); tipos IV (neurofilamentos H – pesados-, M –medianos- y L –ligeros- e internexina, y otros filamentos relacionados como filensina y faquinina), y tipo V (lamina nucleares). Además, una serie de proteínas asociadas a los filamentos intermedios (plectina, receptor de lamina tipo B, anquirina o desmoplaquina) estabilizan la red filamentososa.

En respuesta a la carga mecánica –puntual o sobre el conjunto celular- se produce un desplazamiento de elementos del citoesqueleto; ello, siguiendo un patrón de deformabilidad consistente con predicciones matemáticas basadas en el modelo de tensegridad de la arquitectura celular; un modelo en el que el preestrés tensional juega un papel estabilizador esencial (STEMENOVIC y COUGHLIN, 1999). Tales hallazgos establecen que las cargas aplicadas sobre la superficie celular son absorbidas, preferentemente, por el citoesqueleto; y, más importante, que la transmisión de la carga depende de la conectividad mediada por integrinas entre la MEC, la superficie celular y el citoesqueleto (BOUDREAU y JONES, 1999; CHICUREL y cols, 1998). Esto es tensegridad.

TENSEGRIDAD

En otoño de 1948, mientras experimentaba nuevas estrategias para construir torres modulares flexibles, un joven artista – Kenneth Snelson- construyó una clase de esculturas nunca vista antes. Tan etéreas en apariencia como los *mobiles* de Alexander Calder y sin elementos obvios que soporten peso alguno, sin embargo mantienen su forma y estabilidad. En el verano siguiente mostró la escultura a su mentor, el polifacético y aún no famoso Richard Buckminster Fuller, quién incorporó de inmediato el hallazgo de Snelson como una pieza central de su sistema de sinérgica. Fuller se referiría a los nuevos objetos en términos de “mis estructuras”. En el proceso de apropiación, Fuller acuñó la denominación por la que hoy se conocen y que hace referencia a su propiedad de integrar la tensión de la estructura confiriéndola estabilidad. El término *tensegrity* (tensegridad) se forma a partir de “tensional integrity” (integración tensional o tensión integrada). Las esculturas de Snelson, en que barras o componentes de compresión (*compression member*: parte de una estructura que soporta estrés de compresión) aparecen como suspendidas en el aire por cables casi-invisibles o alambres extremadamente finos, pueden admirarse por todo el mundo. Valiosos juguetes (*tensegritoys*, FIGURA 5) infantiles –y para adultos- utilizan los mismos principios que las tensegridades originales de Snelson (TENSEGRITOY, [http](http://)). También los futuros tensigrirrobot operarán con esos mismos principios () Por su parte, podría argüirse que las primeras tensegridades no fueron hechas por humanos: una tela de araña es una estructura de tensegridad (tensegridal), aunque sin partes rígidas o componentes de compresión. Para Pugh, se establece un sistema de tensegridad cuando un conjunto de componentes de compresión discontinuos interacciona con otro conjunto de componentes de tensión continuos, para definir un volumen estable en el espacio (PUGH, 1976). Los componentes de una estructura de tensegridad están siempre en tensión o sometidos a compresión. Los componentes tensiles suelen ser cables o elementos elásticos, y los componentes de compresión secciones de tubos. Los componentes de tensión forman un entramado continuo, con lo que las fuerzas de tensión se transmiten instantáneamente a través de toda la estructura. Los componentes de compresión son discontinuos, con lo que solo trabajan localmente; dado que no transmiten cargas a distancia no están sujetos a la carga global de la estructura con lo que pueden ser más gráciles sin sacrificar la integridad estructural. (BURKHARDT, [www](http://)).

Aunque las cúpulas geodésicas (FIGURA 6) y su sinérgica (B FULLER y APPLEWHITE, 1075-9; EDMONSON, 1986; URNER, [www](http://)) dieron a Fuller renombre universal, la mayor parte de las matemáticas que utilizó Richard Buckminster estaban bien establecidas. Sin embargo, el descubrimiento de su alumno Snelson abrió nuevas cuestiones matemáticas que siguen ocupando a los matemáticos: qué es una tensegridad, porqué es estable o ¿pueden clasificarse las tensegridades? Branco Grünbaum fue responsable de reavivar el interés de los matemáticos en tales preguntas; ello, a comienzos de la década de los 70s, mediante unas notas mimeografiadas que tituló “*Lectures on Lost Mathematics*”. En 1980, Robert Connelly demostró una conjetura de Grünbaum sobre la construcción metódica de tensegridades planas estables (CONNELLY, 1980).

Pero, ¿dónde está el origen de tensegridad? (LALVANI, 1996). Motro apunta que el origen de los sistemas de tensegridad puede rastrearse, de la mano de Emmerich, hasta 1921, y aunque su consagración no llegaría hasta 1948 con el trabajo de Snelson. Los fundamentos geométricos fueron establecidos por el propio Emmerich y por Fuller y, luego, por Pugh; poco después llegaron las aproximaciones mecánicas y, finalmente, los proyectos industriales (MOTRO, 1992).

David G Emmerich proclama: “El descubrimiento de las estructuras autotensadas no fue un azar sino una consecuencia de mi proyecto *Logemobile* que comencé a estudiar en 1957. Tras varios intentos fallidos de construir estructuras bilaminares con componentes diferentes partiendo de patrones continuos denominados emulsiones (*Emulsions*), orienté mi investigación hacia entidades estáticas elementales más simples. Inventé –señala Emmerich- el primer conjunto básico de unidades estructurales auto-tensadas (*self-tensioning*) a finales de 1958; término utilizado en oposición al de auto-soportadas (*self-supporting*). Fui hospitalizado en septiembre, estando inmovilizado durante cien días; tiempo suficiente para pensar. Lo que entonces pasó por mi cabeza lo publiqué tiempo después en una serie de artículos con el título “estables simples” (*Simplex Stables*) y como una introducción a la resistencia de formas. Por otro lado, durante mi convalecencia alguien me regaló un juego Mikado con el que comencé a construir modelos con aquellos finos palillos y como mero entretenimiento. Por supuesto que los pretendidos modelos planos nunca se mantenían planos sino que se deformaban, de inmediato, en el espacio. Tuve una idea: dado que en un viento se necesitan tres cables para estabilizar un mástil, comencé a inclinar los palillos. Utilicé tres de ellos, cada palillo con tres cuerdas atadas a cada uno de sus extremos y los uní circularmente. Imaginé el sistema de conexiones como una figura plana; luego corregí el modelo acortando las cuerdas progresivamente. ¡Aquello funcionó inmediatamente! Tras el trípode descrito, al que denominé “trinidad”, extrapolé los resultados a otras dos unidades con 4 y con 5 bastones; con seis, la estructura construida con tan primitivos medios colapsaba. El proceso de búsqueda de formas fue un juego y una compensación. Tras reintegrarme a mi hogar, en enero de 1959, inicié una búsqueda febril de combinaciones. Primero mezclé unidades levo- y dextrógiras, entrelazándolas en configuraciones racémicas o compensadas; estudié los límites de sus deformaciones afines y su mutabilidad hasta ser capaces de ensamblarse en sistemas mayores hasta conseguir estructuras bilaminares. Y descubrí que, en ambas direcciones –lateral y axial- existían tres modos de correspondencia: yuxtaposición, interpenetración y entrelazamiento; una técnica por la que pueden construirse una variedad de estructuras incluyendo confinamientos... Hice docenas de combinaciones... Para proteger la propiedad intelectual deposité la especificación de tales estructuras con el título “estructuras perladas” (*Charpentés Perles*) en el Instituto Nacional –francés- de la Propiedad Industrial (Nº registro: 59423) en 26 de mayo de 1959, lo que me garantizaba una prioridad de creación. En el documento, el resumen establecía el principio estático con estas palabras: “Separación de los trabajos de compresión y de tracción. Estructura compensada...” Para el cálculo de tales estructuras involucré a Alfredo Valle, un ingeniero graduado en Zurich; juntos, presentamos una patente a través de una agencia que consideró que las formas geométricas estáticas no eran patentables, que sólo componentes materiales o procesos industriales lo eran. Por fin, las especificaciones y patente que conseguimos eran tan generales que la protección fue una mera ilusión... Junto a ello, mis actividades docentes se fueron ampliando hasta desembocar en lo que se denominó “Universidad Permanente” y que se extendió a lo largo de la década de 1960s. Entre los asistentes, Anthony Pugh... Durante el Congreso anual de la Unión Internacional de Arquitectos de 1965, en París, Fuller y Critchlow –discípulo mío- mostraron, en una exhibición al aire libre, una torre tensegridal. Tras las protestas de mis estudiantes y de Monica Pidgeon, editora de *Architectural Design*, el objeto fue retirado y Fuller me obsequió con los cuatro volúmenes de su *World Design Science Decade*, editado por John McHale en 1965 y que me dedicó *with friendship*. Fue nuestro primer encuentro personal. Desde luego que antes de este incidente conocía su nombre en relación con el *Palais des Sports* de París construido en 1960, con una cúpula geodésica, y con la publicación *Architectural Design*, en marzo 1960, en la que mostraba protoestructuras tensegridales: una estructura construida con unidades tetraédricas, similar a los espacios de Soltan... En la Expo’58 de Bruselas Fuller había presentado una estructura irregular realizada por Snelson en la que los componentes de compresión estaban realmente separados. Luego, en 1964, leí un trabajo sobre las “torres” de Snelson (FIGURA 7) y, en 1969, sobre una exhibición en un parque... Veinte años

después, todos estos logros fueron debidamente presentados con referencias y datos en mi informe *Posibilités d'Application des Structures Autotendantes*, encargada en 1984 por la Administración francesa. Prácticamente, el mismo texto fue utilizado en 1988 en mi libro *Structures Tendues* en cuyo capítulo introductorio –*From self-supporting to self-tensioning structures*; págs 37 a 51- recoge el trasfondo y circunstancias que condujeron a la invención de las estructuras autotensadas... Desde comienzos del siglo XIX Polonceau, Stephenson, Turner, Hawkshaw o Viollet-le-Duc, entre otros, desarrollaron estructuras con elementos de compresión y de tensión disociados. La discontinuidad de los componentes de compresión encerrados en un continuo rígido es la característica esencial de las estructuras autoportadas como la rueda de bicicleta. Sus derivados, obtenidos por diferentes transformaciones como elongación, aplanamiento o plegamiento, están ejemplificadas por Robert Le Ricolais en sus investigaciones en los comienzos de los 1950s, y por Fuller en su estructura “aspensión” (de: ascending suspension). La primera y la más espectacular aplicación de tales estructuras parcialmente desconectadas es el *cigar*, construido por FJ Samuely con Rowel & Moya para el Festival londinense de 1950. Se eleva 91.5 metros y con 4.5 m de diámetro parece levitar, aparentemente liberado de los efectos de la gravedad... Tan fascinantes estructuras junto con la nueva tendencia hacia estructuras tensiles a finales de los 1950s, presentan el problema sin resolver: cómo componer estructuras en las que los elementos rígidos están desconectados y son independientes del terreno” (EMMERICH, 1996).

Relata Shoji Sadao que “conoció, de primera mano y por primera vez, las estructuras tensegridales de Fuller cuando R Buckminster acudió, en la primavera de 1952, a la Universidad de Cornell para dictar un curso de cuatro semanas para los alumnos del último curso de Arquitectura. Durante la discusión mostró fotos de la estructura tensegridal polarizada *4D Dymaxion House*, y el mástil tensegridal tetraédrico de la Universidad de Carolina del Norte. La fascinante exposición de Fuller de los principios estructurales de la tensegridad y su potencial para desarrollos futuros fueron cautivadores -comenta Sadao- De mi conocimiento personal de los trabajos de Fuller y de Snelson (FIGURA 8) y estando familiarizado con la controversia respecto al tema de la autoría de las estructuras tensegridales, me creo en el deber de decir que fue Fuller quién generalizó la teoría de las estructuras tensegridales, además de ser el origen de la versión polarizada de tensegridades. La contribución de Snelson fue abrir la teoría, en 1948, a todas las versiones despolarizadas que él, Fuller y otros fueron capaces de desarrollar” (SADAO, 1996).

La postura de Fuller respecto al desarrollo de estructuras tensegridales está documentada en su artículo *Tensegrity* publicado en el *Portfolio Art News Annual*, número 4, 1961. Un borrador de este artículo tiene fecha de 22 de diciembre de 1958 con el título *Tensegrity: Excerpts from Buckminster Fuller's Discourse on Structural Exploration and Invention*. En el artículo de *Art News* escribe: “Mientras que he sido ayudado por muchos en el desarrollo de mis implementaciones inventivas de mi descubrimiento del sistema completo y coordinador de la naturaleza, Kenneth Snelson me asistió de un modo extraordinariamente intuitivo en un momento importante de mi exploración hacia el descubrimiento de las estructuras de compresión discontinua y tensión continua. Kenneth Snelson, por ello, debe ser citado oficialmente en mi memorial del descubrimiento de la tensegridad. [Sin embargo] durante veintiún años, antes de mi encuentro con Kenneth Snelson, estuve, desde 1927, escudriñando el concepto de tensegridad; ello en los mástiles 4D multiniveles y en la casa *Dymaxion*. En 1917, antes de mi primera tensegridad, había descubierto el sistema vectorial, coordinado, geométrico y topológico que denominé Geometría energético-sinérgica. Esta Geometría revela simetrías en cuatro, cinco y seis dimensiones a parte de la clásica simetría bi- y tridimensional. A pesar de mi descubrimiento, dar nombre y desarrollar la geometría vectorial multidimensional (Geometría energético-sinérgica) y la tensegridad tridimensional, había sido incapaz de integrarlas. En 1947 di una conferencia sobre Geometría energético-sinérgica con una muestra de mis modelos. Kenneth Snelson, un artista y estudiante de pintura, apareció al día siguiente con una serie de modelos que había construido durante la noche, tras mi seminario. Durante el año siguiente, Snelson llegó a ser mi discípulo más próximo. Su sensibilidad, habilidad y capacidad imaginativa conceptual eran extraordinarias. Le sugerí que tomara un curso de física nuclear, pero lo encontró poco atractivo y retornó a sus exploraciones artísticas a través de la construcción de esculturas y de la pintura. Un año después, en el verano de 1948, Snelson me mostró una estructura que remedaba un pivote voladizo

construido con octaedros; una composición lograda mediante tensegridad aplicada al acoplamiento de octaedros, que reorientaba sus ejes diafisarios hacia un alineamiento paralelo. Esa estructura me abrió el camino que me permitió integrar la jerarquía global de las interrelaciones matemáticas de mis estructuras de tensegridad con mi Geometría energético-sinérgica, y con la simetría multidimensional y multiaxial de Snelson” (FULLER, 1961). Tras desarrollar modelos de tensegridad de diferentes poliedros, Fuller exploró la aplicación de estructuras de tensegridad a las esferas geodésicas. Una patente (*Tensile Integrity Structures*, patente USA 3063521, de 31 agosto 1959) cubrió tales desarrollos. En 1953, Fuller había construido una esfera tensegridal de 90 elementos en la Universidad de Princeton, y otra de 270 en la Universidad de Minnesota. En 1966 presentó la solicitud de patente de las cúpulas geodésicas (FIGURA 9). Para Fuller, la tensegridad es la estrategia estructural de la naturaleza (GRIMALDI, 1990).

Richard Buckminster Fuller (Milton, Massachussets, 1895 – Los Angeles, California, 1983) es conocido universalmente por su invento de la cúpula geodésica; la construcción más ligera, resistente y con mejor relación coste-eficacia jamás diseñada. La cúpula geodésica es capaz de cubrir más espacio sin soporte interno alguno que cualquier otro confinamiento. La estructura se hace, proporcionalmente, más ligera y resistente cuanto mayor es. La de mayores dimensiones alberga la *Spruce Goose* en Long Beach Harbor, y la más famosa es la que albergó el pabellón de EEUU en la Expo'67 en Montreal. Incluso proyectó una cúpula de dos millas de diámetro para amparar Manhattan en un ambiente controlado, y que podría autofinanciarse en diez años con el ahorro de los costes de la retirada de la nieve cada invierno. Su mapa *Dymaxion® (Dynamic Maximum Tension)*, un atlas terráqueo, representó la primera patente de un sistema cartográfico y también el primero que representó los continentes sobre una superficie plana sin distorsiones aparentes; el mapa presenta a la masa continental como una isla en medio de un océano. Acuñó la frase: “no hay crisis energética, sólo una crisis de ignorancia”; siendo su respuesta a las necesidades básicas la casa *Dymaxion®*. Todo ello desembocó en una ciencia del diseño –una aproximación a la solución de problemas que implica un estudio riguroso, sistemático, de la ordenación deliberada de los componentes de nuestro universo- de la que surgieron el capitalismo natural y la permacultura (*permaculture = permanet + culture*), y el biomimetismo y las biomicromáquinas (B FULLER INST, www).

El siguiente protagonista es Kenneth Snelson. Nacido en Pendleton, Oregon, en 1927, Snelson proclama que “mi arte está comprometido con la naturaleza en su aspecto primario: el diseño de fuerzas físicas en el espacio tridimensional. La mayoría de la gente que se acerca a la tensegridad cree –escribe Snelson- que fue un invento de Buckminster Fuller. Una lectura detallada de los escritos de Fuller desvela que nunca reclamó tal inventiva; lo que él acuñó fue el término “tensegridad”, una combinación de sílabas de tensión e integridad. Lo que relataré –continúa Snelson- es cómo inventé una nueva clase de estructura que acabó conociéndose como tensegridad (FIGURA 10). Como sucede con muchas ideas, descubrí el principio de tensegridad en el curso del mero placer de experimentar; en mi caso jugaba con ideas que pudieran aplicarse a esculturas con posibilidad de realizar movimientos. Corría el año 1948 [por aquellas fechas Snelson no conocía a Fuller ni a Emmerich, a quién no nombra una sola vez]. Era –continúa Snelson- un estudiante de segundo año de Arte en la Universidad de Oregón cuando conocí la Bauhaus alemana y a los artistas Klee, Kandinsky, Maholy, Nagy y a otros. Uno de ellos, Josef Albers, se había trasladado al *Black Mountain College*, en Carolina del Norte; un colegio liberal, progresista que, en aquellas fechas, atraía a gente de talento, artistas principalmente, a quienes se invitaba a participar en los cursos de verano. La población local veía el lugar como un nido de comunistas. El verano en que yo me incorporé había cincuenta alumnos y unos pocos profesores; entre ellos Willem DeKooning, Richard Lippold, Merce Cunningham, John Cage y Annie y Josef Albers. Richard B Fuller estuvo dos semanas; las últimas porque fue invitado en el último minuto para sustituir a otro arquitecto quién falló sin previo aviso. El nombre de Fuller no era famoso, así que su llegada no despertó especial interés. Lo único destacable es que había viajado desde New York conduciendo un trailer repleto de modelos arquitectónicos. Josef Albers me encomendó que ayudara al recién llegado a preparar el material para su clase, así que fui al camión aparcado cerca del auditorio. Al primer vistazo algo me dijo que estaba ante algo nuevo; estaba ante lo que parecían estudios geométrico-matemáticos: docenas de poliedros de cartón de todas formas y

tamaños, esferas construidas por grandes círculos, construcciones a partir de bandas metálicas y de elementos triangulares de plástico. Seguí sus instrucciones y trasladé el material, modelo tras modelo.. Aquella tarde, cuando se despejaron las mesas del comedor, la audiencia se preparó para escuchar al nuevo orador. Era un hombre pequeño y fornido, de pelo blanco y con unas enormes gafas. Tras un breve silencio interminable comenzó a tartamudear. Describió el cuerpo humano en términos robóticos: un bípedo móvil y multiadaptable. También entramos en contacto con edificios livianos, esferas geodésicas compuestas de grandes círculos y con el coche *Dymaxion*®; todo ello explicado a partir de su Geometría energética, basada en el triángulo y en el tetraedro en vez de en el cuadrado y el cubo. Una geometría que revolucionaría las matemáticas y la física. Para todos nosotros, estudiantes de Arte, su mensaje se encaminaba hacia el diseño de un mundo nuevo que salvaría a la humanidad de su autodestrucción. El Colegio pareció mesmerizarse con su imaginería futurística. Algún profesor como el Dr. Dehn, matemático, se quejó de que estábamos perdiendo el tiempo con un charlatán. Algunos, yo incluido, pensamos que se trataba de algo grande. Comenzamos a llamarle “Bucky”. El resto del curso, profesores y alumnos abarrotábamos sus clases matinales. Continué como ayudante de clase y me pregunté si debía continuar pintando o, como Albers advertía, debía pasarme a la escultura. A finales del verano estaba muy influido por las ideas *Dymaxion* de Fuller; un grupo de alumnos era conocido como los “Bucky-Fulleritos” o los *Dymaxion-Fellows*.

Bucky fue un hombre de su tiempo –comenta Snelson. En aquellos días inmediatamente después de la Segunda Guerra Mundial, el país estaba abatido y Fuller era un optimista atractivo que hacía creer a su audiencia que el mundo podía salir adelante si se hacían las cosas a su manera. Tenía carisma y un mensaje: salvar a la humanidad y resolver sus problemas mediante el diseño racional utilizando las tecnologías más avanzadas. Por mi parte, fue la geometría y las ideas estructurales las que me engancharon, aunque tenía mis dudas sobre si sería capaz de salvar al mundo. Finalizado el curso de verano pasé los cuatro meses siguientes en casa, construyendo cosas. Conocía por Fuller la llamada Geometría energética, y por Albers algo del constructivismo de la Bauhaus. Decidí aplicar ambas ideas. Escuchando a Fuller una tenía la impresión de que él había descubierto, por vez primera, que el tetraedro y el octaedro eran formas trianguladas y que proporcionaban estructuras sólidas; incluso que Fuller había inventado el triángulo. Durante el otoño e invierno de 1948-49 construí varios estudios, de bastante altura, móviles y estáticos. Estas esculturas incorporaban los conceptos de Fuller y de Albers. Tres de ellas tuvieron un interés especial. La primera parecía una variación de los familiares balancines. La evolución a la segunda construcción hacía pensar más en una variación de los *mobiles* de Calder que de estructuras de tensión/compresión elementales. Lo que perseguía era mantener unidos los componentes en la estructura global por medio de algún engarce mágico; al menos tan desapercibido como las cuerdas de las marionetas. Para ello eliminé los brazos de balanceo y empleé líneas de tensión adicionales. Mi primera estructura estable estuvo construida con dos piezas en forma de “C”. Era evidente que el perfil ideal era un módulo en forma de “X”, pues proporcionaba cuatro cuadrantes para añadir nuevos elementos. Escribí a Bucky y le envié algunas fotos de mis construcciones. Volví a *Black Mountain* en el verano de 1949, llevándome conmigo la columna X. Bucky, que no había prestado mucha atención a mis fotos, observó la estructura y me preguntó si podía quedársela. Asentí, a la vez que me di cuenta de que no le desagradó que hubiera empleado “su” geometría para hacer arte [algo que el verano anterior no habría tolerado]. Al día siguiente me comentó que las posibilidades mejorarían utilizando los ángulos centrales de un tetraedro en vez de los de elementos X. Desde mi punto de vista creí que la forma X era mejor, pues permitía el crecimiento de la estructura en cualquier dirección a partir de cualquier cuadrante, y no sólo a lo largo de un eje en el caso de utilizar tetraedros. En aquellas fechas los estudiantes poco podían hacer frente a las opiniones de los profesores. Fui a un almacén para comprar una docena de elementos telescópicos para cortinas. Siguiendo las indicaciones de Fuller ensamblé los elementos con facilidad. Al día siguiente Fuller estaba encantado con “su” nueva estructura: un mástil de compresión discontinua.

Estando en París, estudiando con Fernard Leger, un día de agosto de 1951 me topé en un quiosco con la cubierta de la revista *Architectural Forum*, que reproducía el perfil inconfundible de una cúpula geodésica; en el interior, un artículo sobre los experimentos de Fuller y una foto de “mi” mástil sin más referencia que el nombre de quién había tomado la foto. Desde entonces la

estructura fue atribuida a una invención de Bucky. El daño –remacha Snelson- estaba hecho. Fuller había accedido a la publicidad y, lección de lecciones, el poder está en la prensa. La palabra tensegridad no aparecía en el artículo; la acuñó cinco años después. La reparación, parcial, tuvo lugar en noviembre de 1959, en una exposición de la obra de Fuller en el MOMA (*Museum of Modern Art*) de New York: *Three Structures by Buckminster Fuller*, entre ellas el mástil tensogridal. Fui presentado a Arthur Drexler, responsable del Departamento de Arquitectura del museo, a quién expliqué mi autoría de la obra. En el catálogo de la exposición apareció: “El principio involucrado en el mástil tensegridal fue descubierto inicialmente por Kenneth Snelson en 1949 ... El mástil expuesto está basado en el mismo principio aunque utilizando una configuración diferente de las partes”. En 1960 patenté (*Continuous Tension, Discontinuous Compression*: Patente USA 3169611) el principio del Módulo X y su capacidad de expansión en todas direcciones” (SNELSON, 1996; [www](#)).

Una figura que aparece fugazmente en las trayectorias de David G Emmerich, Richard B Fuller y Kenneth Snelson, es Alexander Calder. El primero al hacer referencia a los *mobiles*; Fuller en cuanto a la inclusión del artista en diferentes anécdotas, y Snelson al comparar sus primeras esculturas en movimiento con los “móviles” de Calder (FOX, 1982; MULLER, 1971); sin embargo, Calder no refiere una sola vez el nombre de estos autores en sus memorias (CALDER, 1966). Alexander “Sandy” Calder (Lawton, Pennsylvania, 1898 – New York, 1976) se inició, siendo muy joven, en la construcción de juguetes. En 1926 se trasladó a París, donde creó el *Cirque Calder*, una representación artística que utilizaba pequeñas figuras circenses, planas, hechas por él a base de alambre, madera, tela y otros materiales. Luego, profundizó en el manejo del alambre realizando objetos tridimensionales continuos para, a finales de 1930, realizar sus primeras esculturas abstractas que culminaron en composiciones con diferentes elementos muy simples, en equilibrio dinámico inestable que las hacen sensibles a mínimas corrientes de aire. Esas esculturas de alambre y de diversas formas realizadas con láminas de metal fueron bautizadas como “móviles” (FIGURA 11) –*mobiles*- por Marcel Duchamp, quién sugirió tal nombre -ya lo había él utilizado opcionalmente para su *Rueda de bicicleta*-, para una exposición de la obra de Calder en la Galería Vignon de París, en 1932. “Un móvil: una pequeña celebración particular; un objeto definido por su movimiento y que no existe sin él, una flor que se marchita en cuanto se detiene, un simple juego de movimientos de la misma manera que existen simples juegos de luces... La escultura sugiere el movimiento, la pintura sugiere la profundidad o la luz. Calder nada sugiere: imita auténticos movimientos animados y les da forma. Sus móviles no significan nada más que a ellos mismos: son, eso es todo; son absolutos. Son más impredecibles tal vez que cualquier otra creación humana... Decía Valéry del mar que estaba siempre recomenzando. Un objeto de Calder es parecido al mar e igual de subyugante: siempre recomenzando, siempre nuevo... El móvil del Calder tiene un movimiento ondulatorio, titubea, se diría que se equivoca y que rectifica... Aunque Calder no haya querido imitar nada sino crear escalas y acordes de movimientos inéditos, sus móviles son a la vez invenciones líricas, combinaciones técnicas, casi matemáticas y, al mismo tiempo, símbolo apreciable de la naturaleza baldía que desperdicia el polen y produce bruscamente el vuelo de mil mariposas, de la cual nunca se sabe si es el ciego encadenamiento de causas y efectos o el tímido desarrollo, siempre retardado, alterado, de una idea surgida inopinadamente” (SARTRE, 1946). “La gente cree –comentaba Calder- que los monumentos deben salir de la tierra, nunca del techo, pero los móviles pueden ser monumentos también”. “A mi juicio –escribe Francisco Calvo Serraller (2003)- es difícil no sentir fascinación ante esta frase aparentemente inocua a pesar de desafiar las leyes de la gravedad”. Calder también desarrolló “estables” –*stables*: nombre sugerido por Jean Arp-; esculturas estáticas que sugieren un volumen limitado por múltiples planos. Sus últimas creaciones fueron enormes esculturas de líneas arqueadas y perfiles abstractos que pueden contemplarse por las plazas públicas de todo el mundo. Calder fue un artista original que definió volúmenes sin masa e incorporó el tiempo y el movimiento al arte. Sus invenciones redefinieron ciertos principios básicos de la escultura (CALDER FUND, [www](#); CALDER WEB, [www](#); LIPMAN, 1976).

Con todo lo anterior, las herramientas matemáticas de las teorías de grupos y de representación, acopladas con las capacidades gráfica y computacional de los ordenadores, ha hecho posible confeccionar un catálogo completo de tensegridades referido a ciertos tipos preestablecidos de estabilidad y simetría, incluyendo algunas nunca intuidas: Programa STRUCK desarrollado por

Gerard de Jong y Kart Erickson (CONNELLY y BACK, 1998; De JONG, www). Las tensegridades tienen una pureza y simplicidad que conducen de manera natural a la descripción matemática. Dejando a un lado los detalles físicos de la construcción, cada tensegridad puede modelarse matemáticamente como una configuración de puntos o vértices, que satisface simples restricciones de distancia. Las estructuras de Snelson se mantienen estables mediante dos tipos de elementos o componentes: cables o tendones inextensibles pero flexibles, y barras rígidas. Los dos elementos juegan papeles complementarios: los cables mantienen los vértices unidos; las barras los apartan. Dos vértices conectados por un cable pueden estar tan juntos como se desee –pueden estar uno encima del otro si la tensegridad colapsa- pero nunca pueden estar más allá de la longitud del cable que los une; de igual manera, dos vértices sobre una barra nunca pueden estar más próximos que su propia longitud. El equilibrio de la estructura depende de fuerzas de tensión y de compresión, dirigidas en el sentido axial de cada uno de los componentes que las constituyen – cables y barras-, sin que existan fuerzas de torsión. Sobre la base de la ausencia de contacto físico entre los componentes de compresión, las articulaciones de una estructura de tensegridad tienen una respuesta lineal predecible en un amplio abanico de formas diferentes. En los estudios iniciales sobre estructuras tensegridales, Emmerich, Fuller y Snelson utilizaron poliedros regulares convexos como punto de partida para explorar nuevas configuraciones. Tal exploración, exclusivamente geométrica, condujo a un gran número de configuraciones que fueron clasificadas por Pugh tras la identificación de tres tipos de patrones: diamante, circular y en zig-zag (PUGH, 1976).

La forma geométrica de un sistema de tensegridad debe satisfacer el criterio de autoestresamiento. Si $\{t\}$ representa los vectores de estrés en los componentes, y si $[A]$ es la matriz de equilibrio del sistema, en términos generales el equilibrio de un sistema de barras se expresa: $[A] \{t\} = \{F\}$. $\{F\}$ representa el vector de acciones externas, que es el vector cero en sistemas tensegridales; ello significa que la matriz $[A]$ debe ser singular en el caso de autoestresamiento $\neq 0$. Ello satisface la definición de Pugh: “Se establece un sistema de tensegridad cuando un conjunto de componentes de compresión discontinuos interacciona con un conjunto de componentes de tensión continuos, para definir un volumen estable en el espacio” (PUGH, 1976).

Sin embargo, el *Structural Topology Group* (STG) aportó modelos físicos en los que la figura de tensegridad correspondiente a una forma poliédrica particular es diferente a la del poliedro de partida; esto es, la figura autotensada de una tensegridad no es idéntica a la del poliedro correspondiente. Roth y Whitely –del grupo apuntado- definen los sistemas de tensegridad como aquellos contruidos de barras, que mantienen fija la distancia entre ciertos pares de nodos; de cables, que definen un límite máximo en la distancia entre otros pares de nodos, y de sistemas telescópicos que determinan la distancia mínima entre otros pares de nodos (ROTH y WHITELEY, 1981). Esta aproximación se caracteriza por la distinción manifiesta entre barras, cables y amortiguadores, lo que fue formalizado matemáticamente: “Una trama tensegridal en el d -espacio $G(p)$, es un grafo del tipo $(V; E^-; E_0; E^+)$, y una asignación $p \in \Sigma R^{div}$ tal que $p_i = p_j$ si $(i, j) \in E^- \cup E_0 \cup E^+$. Los componentes en E^- son cables, en E_0 son barras y en E^+ son amortiguadores (WHITELEY, 1987).

Ambas definiciones, la estándar de Pugh, y la revisada del STG, no son contradictorias; son, sólo, enfoques diferentes que deben conocerse a la hora de abordar soluciones para construir sistemas de tensegridad. Los dos únicos requisitos son, en primer lugar, que los elementos de tensión son rectilíneos por naturaleza. Los elementos de compresión pueden tener ejes rectilíneos pero no es incongruente que los sistemas de tensegridad incluyan subsistemas cuyos componentes de compresión sean ensamblajes curvados de elementos rectilíneos –por ejemplo las esculturas de Moreno (en especial “Crescent Moon”, FIGURA 12) incluyen poliedros estrellados cuyos elementos de compresión son triángulos entrelazados- o de elementos intrínsecamente curvos como los anillos de compresión de las cúpulas de Geiger. El “diseñador conceptual” –como él mismo se define- hispano-canadiense Rafael Felipe Moreno (nombre artístico: “Falo”; Sevilla, 1946), estudioso de formas tridimensionales, ha centrado su atención en el desarrollo y construcción de esculturas interactivas; ello sobre la base de los sistema de tensegridad (MORENO, www). El segundo requisito es la discontinuidad de los elementos de compresión. Así, una definición de

compromiso: Sistemas de tensegridad son aquellos cuya rigidez es el resultado de un estado de equilibrio autoestresado entre cables tensados y componentes comprimidos, e independiente de cualquier campo de acción. Ello exige la utilización de métodos de determinación de formas (*form-finding*) posibles en aras de especificar la configuración geométrica de equilibrio de incluso la estructura tensegridal más simple. Tales métodos han sido clasificados en cinemáticos y estadísticos. Los primeros determinan la configuración de una estructura de tensegridad dada a partir de la longitud máxima de las barras mientras se mantienen constantes las longitudes de los cables, o a partir de la longitud mínima de las cuerdas con tubos constantes. Esta metodología remeda el modo en que las estructuras tensegridales se construyen en la práctica, sin explicitar el requerimiento de que los cables estén en un estado pretensado. Los métodos cinemáticos contemplan tres aproximaciones: una estrategia analítica, sólo aplicable a estructuras simples o estrictamente simétricas; un método de optimización no lineal, y un método iterativo pseudodinámico o relajación dinámica. Por su parte, los métodos estadísticos presumen que existe una estrecha relación entre las posibles configuraciones de equilibrio de una estructura de tensegridad con una topología predeterminada, y las fuerzas soportadas por sus componentes. Esta metodología contempla cuatro enfoques: soluciones analíticas similares a las señaladas para la metodología cinemática; método matricial de densidad de fuerzas; enfoque de minimización de energía que produce una matriz idéntica a la matriz de densidad de fuerza y que introduce el concepto de tensegridades superestables, y método de coordenadas reducidas (TIBERT y PELLEGRINO, [www](#)).

El objeto de tensegridad tridimensional más simple es el prisma tensegridal (*prisma T*), siendo el prisma triangular la forma más primitiva: tanto, que se denomina *simplex*. Un prisma tensegridal es uno formado por cables a lo largo de las aristas del prisma, con barras formando las diagonales de las caras en un sentido consistente. Las dos bases del prisma están rotadas, en relación una con otra, en un ángulo dictado por el requerimiento para la estabilidad de la figura. Para prismas regulares este ángulo es la mitad del ángulo del polígono base (30° para un prisma triangular; 45° para un prisma cuadrangular; etc.). Se pueden distinguir configuraciones dextrógiras y levógiras, de acuerdo con el sentido de la rotación de las dos bases. Pueden construirse poliedros más complejos (FIGURA 13). Emmerich señaló la sistemática para derivar tensegridades en el rango de los poliedros platónicos y arquimedeanos. La cúpula de Fuller es un poliedro tensegridal de orden superior obtenido por subdivisión geodésica de la esfera, que puede denominarse cúpula tensegridal geodésica o cúpula geodésica de Fuller. Mientras que los poliedros tensegridales encierran un espacio finito, entramados construidos de patrones repetitivos de construcciones cable-barra limitan espacio ilimitado. Como superficie plana, tales entramados no son estables, requieren curvatura para conseguir caparazones. Parrillas tensegridales bilaminares (*double-layer tensegrity grids*, DLTGs) pueden construirse ensamblando prismas tensegridales, y entramados de geometrías complejas pueden construirse mediante el ensamblaje de poliedros de orden superior. Junto a los poliedros y los entramados o redes, la tercera geometría tensegridal es, para Hanaor, las formas estructurales. Cúpulas monolaminares o superficies cupulares pueden formarse sobre la base de poliedros tensegridales y subdivisión esférica geodésica, tal como la cúpula de Fuller. Superficies monolaminares curvadas de cualquier perfil pueden generarse a partir de entramados monolaminares, y superficies bilaminares de cualquier perfil, incluso superficies planas, pueden generarse a partir de entramados bilaminares sobre la base de prismas o de pirámides T. Todas estas composiciones tensegridales son, desde un punto de vista estructural, entramados o redes de cables preestresados. Ello implica que son estructuras, en la mayoría de los casos, deformables geoméricamente: deformabilidad geométrica vs rigidez geométrica.

La deformabilidad se expresa por el hecho de que el sistema no puede mantener el equilibrio ante una carga aplicada, en su geometría original. La estructura debe modificar –deformar- y cambiar su forma –perfil- a efectos de desarrollar componentes internos de fuerza que compensen la carga externa. La magnitud de la deformación depende primariamente de la carga y del nivel del preestrés –la fuerza de tensión en el cable; la deformación puede ser muy grande incluso para valores pequeños de carga. Por el contrario, un entramado o red planar de cables –los cables son estresados en su plano- puede equilibrarse en su geometría original y su deformación es un resultado de deformaciones elásticas (elongación y acortamiento) de los cables únicamente. Tales

deformaciones son pequeñas en comparación con las deformaciones geométricas de los cables. En ocasiones se ha etiquetado de “inestables” a las estructuras geoméricamente deformables; ello es un error, pues son capaces de soportar la carga, a pesar de grandes deflexiones, en comparación con estructuras geoméricamente rígidas como las vigas. En otras ocasiones se refieren como estructuras cinemáticamente indeterminadas; lo que se refiere a que los cambios de geometría dependen de la carga. Por su parte, las estructuras geoméricamente rígidas no requieren preestrés para mantener una rigidez razonable. En ellas, variaciones en la longitud de un componente repercuten en la geometría global. Las estructuras geoméricamente rígidas son estáticamente indeterminadas; son incapaces de adaptar su geometría para compensar cambios en las dimensiones de sus componentes (HANAOR, 1997).

Partiendo del concepto de “comparabilidad”—dos configuraciones son comparables si tienen el mismo número de vértices, conectados por cables y por barras de la misma manera- Alex Tsow califica una tensegridad de superestable si cualquier configuración comparable de vértices o viola uno de los requisitos de distancia —una de las barras es demasiado corta o uno de los cables demasiado largo-, o es una copia idéntica —en términos geométricos- del original. En términos generales, tensegridades planares superestables pueden generarse a partir de un teorema de Connelly: Si los cables forman un polígono estrictamente convexo, si las barras son diagonales interiores, y si hay un estrés positivo para cada cable, un estrés negativo para cada barra y equilibrio en cada vértice, entonces la tensegridad es superestable, y aunque la estabilidad no siempre sea intuitivamente obvia. Y tensegridades tridimensionales estables pueden generarse mediante la acción de un grupo de simetría sobre una barra y dos cables (CONNELLY, 1980).

Comenta Miguel de Guzmán que, por su comportamiento integrado, las estructuras tensegridales remedan organismos vivos. Un elemento cualquiera, una barra o un tendón, está ligado al conjunto de tal manera que cualquier mínimo cambio que experimente altera todos y cada uno de los componentes de la estructura. Y esto ocurre de una forma extraordinariamente directa y simple. La economía de esta transmisión de información es absolutamente sencilla, no interviniendo en ella otros elementos sino los que proporcionan la misma consistencia a la estructura. El control de la estructura misma en sus posibles modificaciones se puede realizar sin violencia alguna para ella, utilizando las mismas tensiones ya inherentes y variando simplemente sus intensidades. La torsión de alguno de los componentes, que tradicionalmente era el mecanismo normal para las modificaciones estructurales, está aquí ausente. En las estructuras de tensegridad todas las fuerzas que aparecen son fuerzas axiales y, así, el encorvamiento o pandeo global de la estructura se efectúa sin necesidad de pandeo de ninguno de sus componentes. La simplicidad de las estructuras tensegridales, esencialmente con dos tipos de sencillos componentes —barras y tendones- con su economía de energía y de espacio, hace posible, si es deseable una redundancia que resulta bien económica desde muchos puntos de vista (GUZMÁN, 2003).

LA FUNCIÓN SIGUE A LA FORMA

Tensegridad, como ha sido presentada, es un principio de construcción, intuitivo DG Emmerich, desarrollado por RB Fuller y explicitado por el escultor K Snelson. Fuller definió los sistemas de tensegridad como estructuras que estabilizan su forma o figura mediante tensión continua, tensión integrada o integridad tensional más que por compresión continua (por ej. la que utiliza un arco de piedras). El ejemplo más evidente de tensegridad lo representan las esculturas de Snelson; estructuras compuestas por barras de acero independientes que son mantenidas en posición y suspendidas en el espacio mediante cables muy tensados. La sorprendente simplicidad de esas esculturas ha condicionado una descripción de arquitectura tensegridal como una red tensada de componentes estructurales autoestabilizada y resistente a la distorsión de su figura, al incorporar otros elementos de soporte que resisten la compresión. Estas bellas composiciones ilustran el balance de fuerzas subyacentes que, basado en la compresión local y en la tensión continua, es responsable de su estabilidad (FIGURA 14). Sin embargo, los componentes rígidos no son imprescindibles, pues pueden construirse estructuras similares con muelles flexibles que,

simplemente, difieren en su estabilidad, o mediante meros cables como la tela de araña (CONNELLY y BACK, 1998).

De acuerdo con la definición más general de Fuller, tensegridad incluye dos amplias clases de estructuras: preestresadas y geodésicas. Las primeras mantienen la posición o estabilidad de sus vértices sobre la base de un preestrés (estrés tensor preexistente o tensión isométrica) en la estructura (FIGURA 15). La segunda triangula sus componentes estructurales que, orientados a lo largo de geodésicas (trayectos mínimos), consiguen una geometría estable. El cuerpo humano proporciona un ejemplo familiar de estructura tensegridal preestresada: los huesos representan barras que resisten la tracción muscular y la tensión de tendones y de ligamentos; con ello, el tono (preestrés) muscular modula la estabilidad (rigidez) de la figura corporal (LEVIN, [www](#)). El cuello de la jirafa (FIGURA 16), o la acción de levantarse de la cama cada día son ejemplos perfectos de tensegridad en acción, de dinámica tensegridal (BROOKES, 1999). Ejemplos de tensegridad geodésica incluyen las cúpulas geodésicas de Fuller, los fullerenos (APPLEWHITE, [www](#)) y los armazones tensegridales (ROTH y WHITELEY, 1981). Estos últimos incluyen las denominadas estructuras espaciales tetraédricas, popularizadas a través de la NASA, que mantienen su estabilidad en ausencia de gravedad y, por tanto, sin compresión continua, y también las denominadas estructuras flotantes de dimensiones muy grandes (VLFS) o islas artificiales (FIGURA 17). Sin embargo, se ha demostrado la existencia de una base estructural común para ambas tensegridades (MOTRO, 2003).

La célula es la unidad básica de la vida; su nombre alude simplicidad autocontenida. Sin embargo, Donald [Don] B Ingber, un biólogo celular en el Departamento de Cirugía del Hospital Infantil de la Facultad de Medicina de la Universidad Harvard, apunta que la célula tiene un problema de imagen. El dogma define la célula como un balón relleno de orgánulos en un citoplasma poco estructurado, y en el que el citoesqueleto proporciona un armazón que soporta la forma. Esta visión simplista –apunta Ingber- no hace justicia a la compleja realidad celular. Porqué, por ejemplo, tras manipular una célula recupera rápidamente su forma original, o porqué determinado tipo celular adopta formas diferentes sobre distintas superficies, o porqué las células planas se dividen y las esféricas mueren. En la década de los 1980s se alzaron voces disidentes al modelo celular convencional, apuntándose, entonces, que el modelo de tensegridad es aplicable en todas las escalas de tamaño de la jerarquía de la vida. La mayoría de los modelos teóricos en biología – señala Ingber- proporcionan mecanismos creíbles para explicar un conjunto de datos experimentales. Sin embargo, el que un fenómeno biológico pueda ser explicado por una teoría simple no significa que sea correcto. Un ejemplo sencillo, verificable a simple vista, es que moldes plásticos, recortables de papel o figuras de madera pueden utilizarse para construir una figura que remede un dinosaurio. Sin embargo, sólo un sistema de rígidos huesos interconectados mediante series continuas de músculos tensiles puede soportar una estructura viva de 30 pies de altura y 100 pies de largo, que puede cambiar su forma y andar: un *Ultrasaurus*. El poder del paradigma tensegridad, en contraste con modelos puramente descriptivos –por ej. fractales-, es que proporciona un sistema tangible e inherentemente operativo que predice cómo interactúan las moléculas para formar estructuras tridimensionales que exhiben forma y función especializadas (INGBER, 1993a; INGBER y cols, 1981).

“Un conjunto universal de reglas de construcción parece guiar el diseño de estructuras orgánicas – desde simples compuestos de carbono hasta complejas células y tejidos”. Esta frase encabeza *The Architecture of Life*, el trabajo de divulgación con el que Don Ingber presentó en sociedad su modelo de biotensegridad. La vida es el último ejemplo de complejidad en acción. Un organismo – una bacteria o un humano- se desarrolla a través de una serie increíblemente compleja de interacciones que involucran un vasto número de componentes diferentes. Tales componentes o subsistemas son, en sí mismos, productos de componentes más pequeños que, de manera independientes, exhiben su propio comportamiento dinámico como, por ejemplo, su capacidad de catalizar reacciones químicas. Sin embargo, cuando estos últimos componentes se integran en unidades funcionales de orden superior –una célula o un tejido- emergen propiedades nuevas e impredecibles: capacidad de moverse, de cambiar de forma y de crecer. Si bien las esperanzas para desentrañar el enigma descansan sobre el genoma y postgenoma, el puzzle no se resolverá a menos que se comprendan las reglas para su ensamblaje (INGBER, 1998).

Que la naturaleza aplica reglas de ensamblaje universales está implícito en la recurrencia –desde la escala molecular a la macroscópica- de ciertos patrones como espirales y formas pentagonales o triangulares. Tales patrones aparecen en estructuras, aparentemente tan dispares, como cristales y proteínas, y en organismos tan diferentes como virus, plancton y humanos (FIGURA 18). Después de todo, la materia inorgánica y la orgánica están hechas con los mismos mimbres: átomos de carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno o fósforo. La única diferencia es cómo los diferentes átomos se disponen en el espacio tridimensional. Este fenómeno, en el que los componentes se organizan para formar estructuras estables de orden superior, que presentan nuevas propiedades (emergentes) impredecibles de las características de las partes individuales, se denomina autoensamblaje. Se observa en diferentes escalas de la naturaleza; en el cuerpo humano, por ejemplo, determinadas macromoléculas se autoensamblan en componentes celulares denominados orgánulos, que se autoensamblan en células, que lo hacen en tejidos, que se autoensamblan en órganos. El resultado es un cuerpo organizado jerárquicamente a modo de sistemas dentro de sistemas. Si bien las reglas de autoensamblaje son ingrediente asentado de la química supramolecular –la química más allá de la molécula que descansa en los principios de la complementariedad molecular (LEHN, 1988)-, se conoce muy poco sobre los principios básicos que guían la organización biológica (CAMAZINE, 2003; HUANG e INGBER, 1999; SCHMEICHEL y BISSELL, 2003; WEISS y cols, 2003).

El modelo apenas apuntado líneas atrás es uno de tenseguridad celular, que propone que el comportamiento mecánico de la célula no es el de una estructura continua sino que la célula, en su conjunto, es una estructura tensegridal preestresada –citoesqueleto-, aunque también se encuentran en la célula composiciones geodésicas en el orden de la microescala –vesículas de transporte-. En el modelo, las fuerzas de tensión son soportadas por microfilamentos y filamentos intermedios del citoesqueleto; fuerzas que son contrarrestadas por componentes estructurales interconectados que resisten compresión y que están representados por barras microtubulares internas y adhesiones a la MEC. El preestrés tensional que estabiliza el conjunto celular se genera activamente por el aparato contráctil de actomiosina; contribuciones adicionales pasivas a este preestrés llegan de la distensión celular producida por adhesiones a otras células y, principalmente, a la MEC (ALENGHAT e INGBER, 2002). Otros modelos de mecánica celular presumen que una densa red cortical de microfilamentos, que yace directamente debajo de la membrana celular, es el elemento primario de detección de carga (SCHMID-SCHÖNBEIN y cols, 1995).

Los modelos corticales predicen que el estrés aplicado externamente es transmitido a toda la superficie –punto por punto- de la célula, y que sólo la corteza lo percibe. En contraste, el modelo de tenseguridad establece que las cargas mecánicas son detectadas por estructuras discretas que salpican la superficie celular y se expanden por todo el citoplasma. Más específicamente, moléculas transmembranares que acoplan físicamente anclajes extracelulares (moléculas de la MEC o de adhesiones célula-célula) al entramado citoesquelético indican vías preferenciales para transferir estrés mecánico en la célula; junto a ellas, otros receptores transmembranares disipan localmente el estrés y bloquean la transmisión de esas mismas señales. Si la célula es una estructura tensegridal preestresada, el estrés local puede provocar reorganizaciones estructurales globales que afectan al citoplasma y al núcleo celulares (SINGHVI y cols, 1994; STAMENOVIC y cols, 2003). Ello sucede porque los componentes discretos de la red de recepción de carga cambian su orientación y espaciamiento relativos entre unos con otros, hasta conseguir una nueva configuración de equilibrio. Así, el modelo de tenseguridad difiere de los modelos convencionales celulares en que la aplicación de estrés local sobre la superficie celular puede resultar en deformación dirigida de estructuras locales, citoplasmáticas o nucleares. Debe hacerse hincapié en que –en el modelo de tenseguridad celular- la respuesta celular al estrés depende de la conectividad molecular entre el exterior y el interior celulares, y de interacciones cooperativas entre los componentes del citoesqueleto. Sin embargo, el hecho fundamental del modelo de tenseguridad celular está representado por el estrés tensil interno (preestrés) que garantiza la estabilidad de la forma celular; diversas aproximaciones experimentales, mecánicas y farmacológicas, ponen de manifiesto que las células experimentan tensión isométrica. Por otro lado, diversos estudios indican que, al menos, un subconjunto de microtúbulos funciona a modo de componente de compresión en el citoplasma, y actúa de manera complementaria con los

complejos de adhesión a la MEC para resistir la fuerza tensional generada por los microfilamentos. Así se establece el balance de fuerzas de tenseguridad (STAMENOVIC y cols, 2002; WANG y cols, 2002).

La teoría celular de tenseguridad fue, inicialmente, un modelo intuitivo, utilizándose estructuras tensegridales preestresadas, construidas de palillos y de gomas elásticas para visualizar el concepto. Sin embargo, tan simples construcciones remedaban fielmente el comportamiento celular. Por ejemplo (FIGURA 19), la célula y su núcleo, en un modelo esférico de tenseguridad, se comportan de manera coordinada: cuando la célula se adhiere a una superficie rígida, el núcleo se desplaza hacia la base (se polariza), tal como sucede en una célula en cultivo (INGBER y JAMIESON, 1985). La formulación matemática del modelo de tenseguridad celular representó el salto cualitativo que afianzó la teoría. La primera formulación teórica del modelo fue desarrollada por Dimitrije Stamenovic, del grupo de Ingber, quién asumió un modelo celular simétrico en el que los filamentos tensados estaban representados por 24 cables y los microtúbulos por 6 barras. Tal esqueleto ofrecía un sistema mecánico estable, autoequilibrado, en el que el preestrés aportado por los cables estaba compensado por la compresión de las barras. Esta primera formalización asentó la idea de que la arquitectura (la disposición espacial de los elementos de soporte) y el preestrés (el nivel de tensión isométrica) en el citoesqueleto son las llaves para que la célula sea capaz de estabilizar su forma (STAMENOVIC y cols, 1996). El trabajo inicial de Stamenovic, realizado sobre el modelo micromecánico muy simplificado referido, ha ido complicándose progresivamente. Las formulaciones más recientes incluyen barras semiflexibles análogas a los microtúbulos en vez de barras de compresión completamente rígidas; filamentos intermedios como cables de tensión que conectan diferentes componentes y que remedan el comportamiento de células en las que se ha noqueado el gen vimentina, e incluso de proponen modelos de citoesqueleto que sólo incorpora elementos de tensión a modo de la estructura de tenseguridad de la tela de araña estudiada por Connelly y Back (1998). Stamenovic también ha realizado análisis energéticos utilizando datos cuantitativos a partir de estudios mediante microscopía de fuerza de tracción; un análisis que es independiente de la geometría microestructural, lo que elimina las posibles limitaciones de la configuración tensegridal en los cálculos teóricos. El análisis conjunto de todos estos resultados señala que la formulación actual de la teoría celular de tenseguridad, a partir de modelos todavía simples (seis barras y 24 cables), predice con eficacia numerosos comportamientos mecánicos estáticos y, más sorprendente, insinúa ciertos comportamientos dinámicos (COUGHLIN y STAMENOVIC, 2003; STAMENOVIC y COUGHLIN, 2000; STAMENOVIC e INGBER, 2002; STAMENOVIC y cols, 2002, 2003; WANG y STAMENOVIC, 2000).

Frente a la simplicidad del modelo estándar (6 barras y 24 cables), la célula es una entidad mucho más compleja: es una estructura de tenseguridad multimodular (FIGURA 20). Ello es que está compuesta de múltiples módulos tensegridales más pequeños, autoestables, que se relacionan a través de reglas similares de integridad tensional, confiriendo al sistema global un acoplamiento armónico mecánico entre las partes y el todo. La destrucción de una unidad o módulo en una tenseguridad multimodular solo provoca una respuesta local; el módulo afectado colapsará sin comprometer el resto de la estructura. Otro aspecto importante es que el modelo de tenseguridad celular también incorpora la estructura jerárquica de las células y la de los tejidos, órganos y organismo, donde residen. Fuller fue el primero en darse cuenta de que podían construirse sistemas de tenseguridad como estructuras jerarquizadas en las que los componentes de tensión y de compresión que conforman la estructura a un nivel determinado fueran, en sí mismas, sistemas de tenseguridad en una escala más pequeña (FULLER, 1961). El modelo de tenseguridad de una célula nucleada (FIGURA 21), en la que la trama tensegridal nuclear es en sí misma un elemento de tensión en la estructura celular, ilustra este concepto (MANIOTIS y cols, 1997).

Huesos, músculos y tendones utilizan tenseguridad para autoestabilizarse. El corazón y los pulmones son estructuras preestresadas sobre la base de fuerzas de distensión (fuerza hemodinámica y presión de aire). Las arquitecturas neurales cerebral y de la retina están también gobernadas por fuerzas tisulares internas, en este caso generadas en el citoesqueleto de sus células constitutivas. Las fuerzas en esos tejidos y órganos están soportadas por una rígida MEC y por fuerzas de contracción opuestas generadas por células vecinas. Por ello se separan los bordes de una herida. Pero la jerarquía tensegridal no acaba en el nivel celular. El citoesqueleto

interno, que se comporta como una estructura de tensegridad, se conecta con el citoesqueleto submembranar, en la periferia celular, y con el andamiaje nuclear, en el centro de la célula; una estructura que se extiende por toda la célula gobernando múltiples funciones básicas (NATH, 2003). El citoesqueleto submembranar es otra estructura tensegridal; un entramado discreto compuesto por moléculas de actina, anquirina y espectrina, sometido a preestrés motivado por fuerzas osmóticas transmembranares y organizado geodésicamente con una trama hexagonal. Por su parte, el núcleo representa otra estructura de tensegridad: está sometido a preestrés y exhibe estabilidad de forma cuando se aísla de la célula, tal como se observa durante el trasplante nuclear. Además, el huso mitótico es, de nuevo, un sistema tensegridal. Las tres estructuras tensegridales subcelulares –citoesqueletos submembranar e interno, y el núcleo- pueden actuar de manera independiente, pero cuando se acoplan mecánicamente funcionan como un sistema tensegridal jerarquizado. Por su parte, formas preestresadas y geodésicas también ocurren en los niveles organular y molecular. El ejemplo más llamativo de una forma geodésica es el hallazgo de geocúpulas de actina en el citoesqueleto de ciertas células in vivo e in vitro. Otros ejemplos de estructuras geodésicas incluyen la disposición hexagonal de ciertas proteínas en los basamentos membranares, complejos poliédricos enzimáticos, vesículas de transporte construidas de trisqueliones de clatrina y la mayoría de las cápsides virales. Las estructuras moleculares peptídicas (α -hélice y lámina β) y de los ácidos nucleicos, son estructuras tensegridales preestresadas. De igual modo, la compleja estructura de la cromatina, donde ADN e histonas protegen códigos genético y epigenético, pudiera incorporar un tercer código, tensegridal, regulado por la interacción entre el citoesqueleto interno y el andamiaje nuclear. En resumen, el modelo de tensegridad celular ha incorporado el concepto que células, tejidos y otras estructuras biológicas de mayor y menor tamaño, exhiben comportamiento mecánico integrado sobre la base de compartir una arquitectura de tensegridad. El reconocimiento de que la naturaleza utiliza estructuras preestresadas y geodésicas a escala celular y subcelular sugiere que las estructuras de tensegridad son manifestaciones de un principio de diseño común (INGBER, 2003).

¿Un nuevo paradigma? Hasta ahora, biología y medicina se han esforzado en identificar los componentes moleculares -desde la perspectiva química- que comprometen la vida, siendo el análisis del genoma la meta. El reto es, sin embargo, comprender como emergen los comportamientos celulares, tisulares u orgánicos a partir de interacciones colectivas entre una multitud de componentes moleculares que proporcionan genoma y proteoma; ello exige describir los procesos moleculares integrados en sistemas jerarquizados. Otra tendencia es el resurgimiento del interés por las fuerzas mecánicas más que las reacciones químicas, como reguladores biológicos. Los clínicos reconocen la importancia de las fuerzas mecánicas en el desarrollo y función del corazón y los pulmones, de los crecimientos cutáneo y muscular, del mantenimiento de huesos y cartílagos, y en la etiología de varias enfermedades degenerativas como hipertensión, osteoporosis, asma o insuficiencia cardíaca. Todo ello lleva a considerar cómo las vías moleculares de transducción de señales funcionan en el contexto físico de las células y los tejidos. Cómo una fuerza física –un estrés mecánico aplicado a la MEC o una distorsión celular- cambia las actividades químicas celulares o controla el desarrollo tisular. La contestación hay que buscarla en la biofísica molecular; pero sin dejar de lado una perspectiva arquitectónica que asume interacciones multimoleculares jerarquizadas (INGBER, 2003^a).

Una parte considerable de la maquinaria metabólica celular opera en un estado sólido: moléculas involucradas en el metabolismo intermediario, en procesos de biosíntesis de macromoléculas o en la transducción de señales, se encuentran inmovilizadas sobre el entramado citoesquelético. Esta bioquímica de estado sólido (FIGURA 22) difiere del punto de vista convencional de la regulación y control –homeostasis y cambio, apuntó Luis Franco- celulares, pues este modelo no contempla fenómenos de difusión sino que las actividades bioquímicas y genético-moleculares se regulan independientemente de aquellos procesos que actúan libremente en el citosol (HALL y LEFKOWITZ, 2002; PAWSON y NASH, 2003; PAWSON y SCOTT, 1997). De este modo, la utilización combinada, sinérgica, de tensegridad y mecanobioquímica de estado sólido por la célula puede, mediante mecanotransducción, integrar las diversas señales, físicas y químicas, que son responsables del comportamiento celular global (INGBER, 1997).

El modelo de tensegridad celular indica que el entramado molecular que forma el citoesqueleto y que contacta con los receptores de adhesión celular, es el elemento celular primario de detección de cargas proporcionando un mecanismo potencial que acopla el estrés mecánico sobre los tejidos con los cambios inducidos en la química celular (WANG e INGBER, 1994; WANG y cols, 1994). Específicamente, el logro de la teoría de la tensegridad es el concepto de que las señales mecánicas que son transferidas por los receptores celulares de la MEC –específicamente, las integrinas- pueden transducir una respuesta química a través de distorsiones de la estructura del citoesqueleto bien en el entorno del receptor o distalmente en el interior celular, incluso del propio armazón nuclear. Respuestas del orden de milisegundos parecen mas propias de un mecanismo en fase sólida, tanto citoplasmático como nuclear. En este último nivel, el control mecánico del nucleosoma puede intervenir, en parte, en el código epigenético (INGBER, 2003^a). El citoesqueleto, por su parte, es una central integradora de la migración celular, de la que sus elementos principales son la tensión (preestrés) actomiosínica, la reciprocidad de las actividades de Rho y de Roc, los microtúbulos y la regulación del de los complejos de adhesión (HORWITZ y PARSONS, 1999; JOSHI y cols, 1985; STAMENOVIC y COUGHLIN, 1999).

Todas las adhesiones celulares contienen integrinas que anclan el citoesqueleto de actina a la MEC a través de un grupo de proteínas asociadas a actina – talina, vinculina, praxilina, α -actinina – presentes en las adhesiones focales que, también, ubican proteínas (placa submembranar) – tirosina quinasas, lípido-inositol quinasas, canales iónicos, proteínas G o receptores de factores de crecimiento - involucradas en diversas cascadas de señales (ZAMIR y GEIGER, 2001). Por ello, las fuerzas mecánicas generadas en la MEC o en el citoesqueleto, convergen en las adhesiones focales alertando al aparato membranar (placa submembranar) de las vías de señales intracelulares. Así, las integrinas han sido candidatas a sensores, transductores y traductores del estímulo mecánico en respuestas bioquímicas celulares (INGBER, 1991; SHYY y CHIEN, 1997). Diversos estudios demuestran el papel central de las integrinas como sensores del ambiente extracelular; en respuesta a interacciones con la MEC, las integrinas inician la vía de señales que regula la migración, crecimiento y supervivencia celulares (MARTIN y cols, 2002; MIYAMOTO y cols, 1995).

En los metazoos (no existen homólogos en procariotes, plantas u hongos), las integrinas son los principales receptores para la adhesión celular a la matriz extracelular, y en los vertebrados juegan también un papel importante en ciertas adhesiones intercelulares (FIGURA 23). Además de mediar la adhesión celular, las integrinas realizan conexiones transmembranares con el citoesqueleto y activan numerosas vías de señales intracelulares. Las integrinas y sus ligandos juegan papeles claves en el desarrollo, respuesta inmune, tráfico leucocitario, hemostasia y cáncer, estando en el meollo de diversas enfermedades inflamatorias. Por su parte, son dianas farmacológicas frente a trombosis e inflamación, y son receptores para muchos virus y bacterias. 8 subunidades β y 18 subunidades α ensamblan 24 heterodímeros diferentes. Cada una de estas integrinas parece tener una función específica no redundante, que queda patente en los fenotipos de los noqueos de cada uno de los correspondientes genes. Es importante destacar que la activación de las integrinas puede inducirse a partir de señales extra o intracelulares; ello significa que la señal detectada en uno de los extremos de la molécula es transmitida al lugar de acoplamiento con el ligando en el otro extremo molecular (matriz extracelular o citoesqueleto) situado a 10-20 nm (FIGURA 24). Tan astronómica nanodistancia es manejada mediante cambios alostéricos –de los que hablaba Luis Franco- de largo alcance (HYNES, 2002).

La vía de señales dependiente de 3',5'-monofosfato cíclico de adenosina (cAMP) puede activarse aplicando estrés mecánico a las integrinas de la superficie membranar; ello utilizando técnicas de microscopía de fuerza de tracción, y de citometría de torsión magnética, que emplea sondas ferromagnéticas para inducir estrés de cizallamiento sobre ligandos selectivos (MEYER y cols, 2000; TAKAYAMA y cols, 2001; WANG y cols, 2001). Otros estudios también han demostrado que las integrinas son protagonistas en la respuesta celular al flujo de fluidos, tal como sucede en la convivencia de las células endoteliales vasculares con el flujo sanguíneo, y que podría explicar, al menos en parte, la participación del estrés del flujo en condiciones hidrodinámicas adversas sobre el endotelio arterial en la patofisiología vascular (CHEN y cols, 2001; JALALI y cols, 2001). En este contexto, el glicocáliz de la superficie de las células endoteliales emerge como un órgano importante de mecanotransducción (WEINBAUM y cols, 2002). Resultados similares sobre la respuesta celular al estrés de cizallamiento se

han observado en epitelios (HAHN y LABOUESSE, 2001; PARAMIO y JORCANO, 2002), en mioblastos (TOMASEK y cols, 2002) y en osteoblastos; una respuesta que apunta las bases de la disposición de la trama cálcica ósea (FIGURA 25), que sigue la distribución de las líneas de fuerza dictadas por la carga (PAVALKO y cols, 1998). En un aspecto totalmente diferente, el estrés de cizallamiento y la mecanotransducción se han involucrado en la fisiopatología de la agresión pulmonar asociada a la ventilación mecánica (PINHU, 2003).

La tensegridad enseña que ni las moléculas ni sus interacciones deben considerarse ni individual ni independientemente; que el comportamiento biológico debe explicarse a partir de ensamblajes supramoleculares y arquitecturas de orden superior. La tensegridad también pone de manifiesto que las estructuras complejas jerarquizadas exhiben comportamientos mecánicos integrados (KLYMKOWSKY, 1999). Además, mecanismos de control son innatos al diseño tensegrital. Todo ello hace que la tensegridad represente el *hardware* de los sistemas vivos. ¿Y el *software*?, pregunta Donald Ingber. Ello conduce al problema de cómo la red estructural afecta a la red de procesamiento de la información, en una célula donde la tensegridad parece ejercer sus efectos sobre la integración de la señal. Los experimentos muestran que aunque una célula puede recibir simultáneamente múltiples señales, la célula las integra instantáneamente para producir sólo una, de una serie de posibles respuestas o fenotipos. Los biólogos celulares tienden a considerar la transducción de señales en términos de autopistas lineales con un destino particular; sin embargo la información transportada por la maquinaria de transducción de señales se distribuye, con frecuencia, por diversas vías, y el mismo estímulo puede originar respuestas diferentes (INGBER, 2003^a).

Por su parte, la observación que variaciones graduales en un único parámetro de control (por ej., la forma celular) puede llevar a la célula hacia distintos programas genéticos –destinos celulares– es reminiscencia de una transición de fases en física. Sui Huang ha explorado la posibilidad de que los destinos celulares (por ej., apoptosis vs diferenciación) puedan estudiarse como estados celulares y que los desplazamientos entre estados puedan interpretarse en términos de transiciones de fase biológicas. Para ello, considera la maquinaria de transducción de señales como una red dinámica de procesamiento de información, desvinculando el comportamiento celular colectivo de los componentes moleculares individuales. Este planteamiento sugiere que los destinos celulares pueden interpretarse en clave de programas finalistas o atractores, que se autoorganizan en el contexto de redes reguladoras dinámicas. La posibilidad de que operen atractores en las redes celulares de procesamiento de información está respaldada por la observación de que diferentes estímulos, que activan una multitud de proteínas en varias vías de señalización, pueden definir idénticos fenotipos (HUANG e INGBER, 2000). Así, será sin duda interesante combinar la formulación matemática de la tensegridad con modelos de redes dinámicas para explorar cómo esos diferentes tipos de entramados biológicos –uno mecánico y otro informativo– han coevolucionado para permitir a la célula funcionar con la increíble eficiencia que lo hace.

Los principios expuestos, ¿son universales?, ¿son aplicables al mundo de lo ilimitadamente grande y al de lo muy, muy pequeño? No lo sabemos. Snelson ha propuesto un modelo atómico de tensegridad sobre la base de las ideas de Louis de Broglie (SNELSON, [www](#)). El mismo Fuller habló de movimiento planetario en términos de tensegridad gravitatoria (B FULLER INST, [www](#)). Quizás, sueña Ingber, un tema único impregna la Naturaleza (INGBER, 1998). Como sugirió el zoólogo escocés D'Arcy Thompson, en los comienzos del siglo XX, quién refiriéndose a Galileo quién, a su vez, había citado a Platón: es probable que el libro de la naturaleza haya sido escrito en el lenguaje de la Geometría.

Debo concluir, y concluyo como empecé, saludando afectuosamente, en nombre de la Real Academia, a nuestro nuevo compañero; a quién expreso la esperanza, que a todos nos anima, que con su saber reflexivo recupere la estabilidad de la medalla número tres que, el último cuarto de siglo, ha tenido un cierto carácter supernumerario. Sr. Franco Vera, la Corporación le recibe gustosísima en su seno.

He dicho.

BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

1. Alenghat FJ, Ingber DE. *Mechanotransduction: All signals point to cytoskeleton, matrix, and integrins*. **En:** www.stke.org/cgi/content/full/OC_sigtrans;2002/119/pe6.
2. Applewhite EJ. *The naming of buckminsterfullerene*. **En:** www.inetarena.com/~pdx4d/synergetica/eja1.html.
3. Boudreau NJ, Jones PL. Extracellular matrix and integrin signalling: the shape of things to come. *Biochem J* **339**: 481-488, 1999.
4. Brookes M. Hard cell, soft cell. *New Scientist* **164**: 42-46, oct 1999.
5. *Buckminster Fuller Institute*. **En:** www.bfi.org.
6. Buckminster Fuller R, Applewhite EJ. *Synergetics. Explorations in the Geometry of Thinking*. Nueva York: Macmillan Publishing Co Inc, 1975 y 1979. Online ed **en:** www.rwgrayprojects.com/synergetics/synergetics.html.
7. Burkhardt RW. *A Practical Guide to Tensegrity Design* (Última revision: 11 julio 2003). **En:** www.channel1.com/users/bobwb/tenseg/book/tenseg.pdf.
8. Burridge K, Chrzanowska-Wodnicka M. Focal adhesions, contractility, and signalling. *Annu Rev Cell Dev Biol* **12**: 463-519, 1996.
9. Calder A. *Calder, an Autobiography with Pictures*. New York: Pantheon Books, 1966.
10. Calder Foundation. *Alexander Calder*. **En:** www.calder.org.
11. Calder web features. *Alexander Calder*. **En:** www.sfmoma.org/espace/calder/calder_intro.html.
12. Calvo Serraller F. Calder: La gravedad y la gracia. **En:** C Jiménez, ASC Rower (Comisarios). Catálogo editado con motivo de la exposición "Calder: la Gravedad y la Gracia". Madrid: Tf. Editores, 2003. Pgs 5-38.
13. Camazine S. Patterns in nature. *Natural History* **100**: 34-41, junio 2003.
14. Chandrashekar S. *Truth and Beauty. Aesthetics and Motivations in Science*. Chicago: The Chicago University Press, 1987.
15. Chen J, Fabry B, Schiffrin EL, Wang N. Twisting integrin receptors increases endothelin-1 gene expression in endothelial cells. *Am J Physiol Cell Physiol* **280**: C1475-C1484, 2001.
16. Chen CS, Mrksich M, Huang S, Whitesides GM, Ingber DE. Geometric control of cell life and death. *Science* **276**: 1425-1428, 1997.
17. Chicurel ME, Chen CS, Ingber DE. Cellular control lies in the balance of forces. *Curr Op Cell Biol* **10**: 232-239, 1998.
18. Connelly R. Rigidity and energy. *Invent Mathemat* **66**: 11-33, 1980.
19. Connelly R, Back A. Mathematics and tensegrity. *Am Scientist* **86**: 142-151, 1998.

20. Coughlin MF, Stamenović D. A prestressed cable network model of the adherent cell cytoskeleton. *Biophys J* **84**: 1328-1366, 2003.
21. De Jong G. *Elastic Interval*. En: www.beautifulcode.nl/eig/index.html.
22. Deltaport. *The Newfoundland Deltaport*. En: <http://home.thezone.net/~deltaprt/>
23. Edmondson AC. *A Fuller Explanation. The Synergetic Geometry of R Buckminster Fuller*. Boston, Basilea: Birlhäuser, 1986. Online ed en: www.angelfire.com/mt/marksomers/40.html.
24. Emmerich DG. **Ver**: Haresh Lalvani, 1996; págs 29-36.
25. Etienne-Manneville S, Hall A. Rho GTPases in cell biology. *Nature* **420**: 629-635, 2002.
26. Evans AL, Müller U. Stereocilia defects in the sensory hair cells of the inner ear in mice deficient in integrin $\alpha 8\beta 1$. *Nature Genet* **24**: 424-428, 2000.
27. Fernández-Rañada A. *Los Muchos Rostros de la Ciencia*. Oviedo: Ediciones Nobel SA, 1995.
28. Fox HN. Portrait of an atomist. *Catalog Essay for Kenneth Snelson Exhibition* at Hirshhorn Museum and Sculpture Garden, Smithsonian Institution, Washington DC. Septiembre-noviembre, 1981; University of Houston, Texas, enero-febrero, 1982.
29. Franco L. Veinte años de investigación en proteínas cromosomales. **En**: C Acebal, P García Barreno, Gavilanes JG, MA Lizarbe (Eds) *Departamento de Bioquímica. Profesor Ángel Martín Municio: 1966-1989*. Madrid: Facultad de Ciencias, Universidad Complutense, 1990.
30. Fuller RB. Tensegrity. *Portfolio Artnews Annual* **4**: 112-127, 1961.
31. García-Añoveros J, Corey DP. The molecules of mechanosensation. *Annu Rev Neurosci* **20**: 567-594, 1997.
32. Gullerpie PG, Walter RG. Molecular basis of mechanosensory transduction. *Nature* **413**: 194-202, 2001.
33. Goldberg J. The quivering bundles that let us hear: Signals from a hair cell. **En**: Seeing, hearing, and smelling the world. A report from the Howard Hughes Medical Institute. www.hhmi.org/senses/c110.html.
34. Goldstein JL. Synergy and symbiosis á la Matisse-Picasso. *Nature Med* **8**: 1053-1054, 2002.
35. Grimaldi R. *R Buckminster Fuller: 1895-1983*. Dizionario monografico degli architetti e contemporanei diretto da Ada Francesca Marcianò 2. Roma: Officina edizioni, 1990.
36. Gudi S, Notan JP, Frangos JA. Modulation of GTPase activity of G protein by fluid shear stress and phospholipid composition. *Proc Natl Acad Sci USA* **95**: 2515-2519, 1998.
37. Guzmán M de. Tensegridad. De la escultura a la célula.
38. Hahn B-S, Labouesse M. Hemidesmosomes and resistance to stress. *Curr Biol* **11**: R858-R861, 2001.

39. Hall RA, Lefkowitz RJ. Regulation of G protein-coupled receptor signalling by scaffold proteins. *Circ Res* **91**: 672-680, 2002.
40. Hanaor A. Tensegrity: Theory and Application. En: JF Gabriel (Ed) *Beyond the Cube: The Architecture of Space Frames and Polyhedra*. New York, NY: John Wiley & Sons Inc, 1997; cap 13, págs 385-408.
41. Horwitz AR, Parsons JT. Cell migration – Movin' on. *Science* **286**: 1102-1103, 1999.
42. Huang S, Ingber DE. The structural and mechanical complexity of cell-growth control. *Nature Cell Biol* **1**: E131-E138, 1999.
43. Huang S, Ingber DE. Shape-dependent control of cell growth, differentiation, and apoptosis: Switching between attractors in cell regulatory networks. *Exper Cell Res* **261**: 91-103, 2000.
44. Hynes RO. Integrins: Bidirectional, allosteric signalling machines. *Cell* **110**: 673-687, 2002.
45. Ingber DE. Integrins as mechanochemical transducers. *Curr Opin Cell Biol* **3**: 841-848, 1991.
46. Ingber DE. The riddle of morphogenesis: A question of solution chemistry or molecular cell engineering? *Cell* **75**: 1249-1252, 1993.
47. Ingber DE. Cellular tensegrity: defining new rules of biological design that govern the cytoskeleton. *J Cell Sci* **104**: 613-627, 1993a.
48. Ingber DE. Tensegrity: The architectural basis of cellular mechanotransduction. *Annu Rev Physiol* **59**: 575-599, 1997.
49. Ingber DE. The architecture of life. *Scient Amer* **278** (1): 48-57, enero 1998
50. Ingber DE. How cells (might) sense microgravity. *FASEB J* **13** (Suppl): S3-S15, 1999.
51. Ingber DE. Mechanical signaling and the cellular response to extracellular matrix in angiogenesis and cardiovascular physiology. *Circ Res* **91**: 877-887, 2002.
52. Ingber DE. Tensegrity I. Cell structure and hierarchical systems biology. *J Cell Sci* **116**: 1157-1173, 2003.
53. Ingber DE. Tensegrity II. How structural networks influence cellular information processing networks. *J Cell Sci* **116**: 1397-1408, 2003a.
54. Ingber DE, Jamieson JD. Cells as tensegrity structures: architectural regulation of histodifferentiation by physical forces transduced over basement membrane. **En**: *Gene Expression During Normal and Malignant Differentiation*. Eds: LC Andersson, CG Gahmberg, P Ekblom. Orlando, FL: Academic Press, 1985. Págs 13-32.
55. Ingber DE, Madri JA, Jamieson JD. Role of basal lamina in the neoplastic disorganization of tissue architecture. *Proc Natl Acad Sci USA* **78**: 3901-3905, 1981
56. Jalali S, del Pozo MA, Chen K-D, Miao H, Li Y-S, Schwartz MA, Shyy JY-J, Chien S. Integrin-mediated mechanotransduction requires its dynamic interaction with specific extracellular matrix (ECM) ligands. *Proc Natl Acad Sci USA* **98**: 1042-1046, 2001.
57. Joshi HC, Chu D, Buxbaum RE, Heidemann SR. Tension and compression in the cytoskeleton of PC12 neurites. *J Cell Biol* **101**: 697-705, 1985.

58. Kennedy D. Editorial: Signals, Ahoy!. *Science* **296**: 1569, 2002.
59. Klymkowsky MW. Weaving a tangled web: the interconnected cytoskeleton. *Nature Cell Biol* **1**: E121-E123, 1999.
60. Kornberg A. *The Golden Helix. Inside Biotech Ventures*. Sausalito, CA: University Science Books, 1995.
61. Lalvani H (Ed) Origins of tensegrity: Views of Emmerich, Fuller and Snelson [Emmerich DG: Emmerich on self-tensioning structures. Sadao S: Fuller on tensegrity. Snelson K: Snelson on the tensegrity invention. Responses: Emmerich's response; R Buckminster Fuller on priority of tensegrity – Excerpts from Fuller's letter to Snelson; A Fuller Snyder-Response from Buckminster Fuller Institute]. *Intern J Space Struct* **11** (1&2): 27-55, 1996.
62. Lehn, J-M. Supramolecular chemistry – Scope and perspectives. Molecules – Supermolecules – Molecular devices. Nobel Lecture [Chemistry], December 1987. **En: Les Prix Nobel 1987**. Stockholm-Sweden: Almqvist&Wiksell International, 1988. Pgs 129-176.
63. Levin SM. Biotensegrity. **En:** www.biotensegrity.com
64. Lipman J. *Calder's Universe*. Philadelphia, PA: Running Press, 1976.
65. Littlewood A, Müller U. Stereocilia defects in the sensory hair cells of the inner ear in mice deficient in integrin $\alpha 8\beta 1$. *Nature Genet* **24**: 424-428, 2000.
66. Lynch ED, Lee MK, Morrow JE, Welcsh PL, León PE, King MC. Nonsyndromic deafness DFNA1 associated with mutation of a human homolog of the Drosophila gene diaphanous. *Science* **278**: 1315-128, 1997.
67. Maniotis AJ, Chen CS, Ingber DE. Dstration of mechanical connections between integrins, cytoskeletal filaments, and nucleoplasm that stabilize nuclear structure. *Proc Natl Acad Sci USA* **94**: 849-854, 1997.
68. Martin KH, Slack JK, Boerner SA, Martin CC, Parsons JT. Integrin connections map: To infinity and beyond. *Science* **296**: 1652-1653, 2002.
69. Meyer CJ, Alenghat FJ, Rim P, Fong J H-J, Fabry B, Ingber DE. Mechanical control of cyclic AMP signalling and gene transcription through integrins. *Nature Cell Biol* **2**: 666-668, 2000.
70. Molina Á, Landa K (Eds) *Futuros Emergentes. Arte, interactividad y nuevos medios*. Valencia: Institució Alfons el Magnànim-Diputació de Valencia, 2000.
71. Miyamoto S, Teramoto H, Coso OA, Gutkin JS, Burbelo PD, Akiyama SK, Yamada KM. Integrin function: molecular hierarchies of cytoskeletal and signalling molecules. *J Cell Biol* **131**: 791-805, 1995.
72. Moreno ("Falo") RF. **En:** <http://mypage.direct.ca./o/olaf/next.html>.
73. Motro R. Tensegrity systems: The state of the art. *Int J Space Struct* **7**: 75-84, 1992.
74. Motro R. *Tensegrity. Structural Systems for the Future*. Londres: Kogan Page Science, 2003.
75. Muller G. *Kenneth Snelson's Position is unique*. Kunstverein Hannover, 1971.
76. Nath D (Ed) Cytoskeleton (Nature insight). *Nature* **422**: 739-781, 2003.

77. Needhan J. *Terry Lecture*. Yale University, 1936.
78. Paramio JM, Jorcano JL. Beyond structure: do intermediate filaments modulate cell signalling? *BioEssays* **24**: 836-844, 2002.
79. Pavalko FM, Chen XN, Turner CH, Burr DB, Atkinson S, Hsieh YF, Qiu J, Duncan RL. Fluid shear-induced mechanical signalling in MC3t3-E1 osteoblasts requires cytoskeleton-integrin interactions. *Am J Physiol Cell Physiol* **275**: C1591-C1601, 1998.
80. Pawson T, Nash P. Assembly of cell regulatory systems through protein interaction domains. *Science* **300**: 445-452, 2003.
81. Pawson T, Scott JD. Signaling through scaffold, anchoring, and adaptor proteins. *Science* **278**: 2075-2080, 1997.
82. Pinhu L, Whitehead T, Evans T, Griffiths M. Ventilator-associated lung injury. *Lancet* **361**: 332-340, 2003.
83. Price MP, Lewin GR, McIlwrath SL, Cheng C, Xie J, Heppenstall PA, Stucky CL, Mannsfeldt AG, Brennan TJ, Drummond HA, Qiao J, Benson CJ, Tarr DE, Hrstka RF, Yang B, Williamson RA, Welsh MJ. The mammalian sodium channel BNC1 is required for normal touch sensation. *Nature* **407**: 1007-1011, 2000.
84. Pugh A. *An introduction to Tensegrity*. Berkeley, CA: University of California Press, 1976.
85. Roth B, Whiteley W. Tensegrity frameworks. *Trans Am Math Soc* **256**: 419, 1981.
86. Sadao S. **Ver**: H Lalvani, 1996; págs 37-42.
87. Sastre J-P. Les mobiles de Calder. **En**: *Calder*. París: Fondation Maeght, 1969. Pgs 33-37.
88. Schmeichel KL, Bissell MJ. Modeling tissue-specific signalling and organ function in three dimensions. *J Cell Sci* **116**: 2377-2388, 2003.
89. Schmid-Schönbein GW, Kosawada T, Skalak T, Chien S. Membrane model of endothelial cell and leukocytes. A proposal for the origin of cortical stress. *ASME J Biomech Eng* **117**: 171-178, 1995.
90. Shin J-B, Martínez-Salgado C, Heppenstall PA, Lewin GR. A T-type calcium channel required for normal function of a mammalian mechanoreceptor. *Nature Neurosci* **6**: 724-730, 2003.
91. Shyy JY-J, Chien S. Role of integrins in cellular responses to mechanical stress and adhesion. *Curr Opin Cell Biol* **9**: 707-713, 1997.
92. Simons K, Ikonen E. Functional rafts in cell membranes. *Nature* **387**: 569-572, 1997.
93. Snelson K. **Ver**: H Lalvani, 1996; págs 43-48.
94. Snelson K. *Kenneth Snelson*. **En**: www.kennethsnelson.net/
95. Srinivasan MA, Biggs SJ, Raju BI, De S, Cysyk JP, Gidwani AC, LaMotte RM. Role of skin biomechanics in mechanoreceptor response. **En**: <http://rleweb.mit.edu/Publications/pr142/srini3-142.pdf>.

96. Stamenović D, Coughlin MF. The role of prestress and architecture of the cytoskeleton and deformability of cytoskeletal filaments in mechanics of adherent cells: a quantitative analysis. *J Theor Biol* **201**: 63-74, 1999.
97. Stamenović D, Coughlin MF. A quantitative model of cellular elasticity based on tensegrity. *ASME J Biomech Eng* **122**: 39-43, 2000.
98. Stamenović D, Fredberg JJ, Wang N, Butler JP, Ingber DE. A microstructural approach to cytoskeletal mechanics based on tensegrity. *J Theor Biol* **181**: 125-136, 1996.
99. Stamenović D, Ingber DE. Models of cytoskeletal mechanics and adherent cells. *Biomech Model Mecanobiol* **1**: 95-108, 2002.
100. Stamenović D, Mijailovich SM, Tolić-Nørrelykke IM, Chen J, Wang N. Cell prestress. II. Contribution of microtubules. *Am J Physiol Cell Physiol* **282**: C617-C624, 2002.
101. Stamenović D, Mijailovich SM, Tolić-Nørrelykke IM, Wang N. Experimental test of the cellular tensegrity hypothesis. *Biorheol* **40**: 221-225, 2003.
102. Takayama S, Ostuni E, LeDuc P, Naruse K, Ingber DE, Whitesides GM. Subcellular positioning of small molecules. *Nature* **411**: 1016, 2001.
103. Tensegritoy. **En:** http://Tensegritoy.com/What_is_Tensegrity.html.
104. Tibert AG, Pellegrino. Review of form-finding methods for tensegrity structures. **En:** www.civ.eng.cam.ac.uk/dsl/tensegrity.pdf.
105. Tibert AG, Pellegrino S. Form-finding of tensegrity structures – A review. **En:** www2.mech.kth.se/~gunnart/NSCM14.pdf.
106. Tomasek JJ, Gabbiani G, Hinz B, Chaponnier C, Brown RA. Myofibroblasts and mechanoregulation of connective tissue remodelling. *Nature Rev Mol Cell Biol* **3**: 349-363, 2002.
107. Urner K. *Synergetics on the Web*. **En:** www.grunch.net/synergetics/
108. Wang N, Butler JP, Ingber DE. Mechanotransduction across the cell surface and through the cytoskeleton. *Science* **260**: 1124-1127, 1993.
109. Wang N, Ingber DE. Control of cytoskeletal mechanics by extracellular matrix, cell shape, and mechanical tension. *Biophys J* **66**: 2181-2189, 1994.
110. Wang N, Naruse K, Stamenović D, Fredberg JJ, Mijailovich SM, Tolić-Nørrelykke IM, Polte T, Mannix H, Ingber DE. Mechanical behaviour in living cells consistent with the tensegrity model. *Proc Natl Acad Sci USA* **98**: 7765-7770, 2001.
111. Wang N, Stamenovic D. Contribution of intermediate filaments to cell stiffness, stiffening, and growth. *Am J Physiol Cell Physiol* **279**: C188-C194, 2000.
112. Wang N, Tolić-Nørrelykke IM, Chen J, Mijailovich SM, Butlet JP, Fredberg JJ, Stamenovic D. Cell prestress. I. Stiffness and prestrés are closely associated in adherent contractile cells. *Am J Physiol Cell Physiol* **282**: C606-C616, 2002.
113. Watson PA. Function follows form: generation of intracellular signals by cell deformation. *FASEB J* **5**: 2013-2019, 1991.

114. Weinbaum S, Zhang X, Han Y, Vink H, Cowin SC. Mechanotransduction and flow across the endothelial glycocalyx. *Proc Natl Acad Sci USA* **100**: 7988-7995, 2003.
115. Weiss JN, Qu Z, Garfinkel A. Understanding biological complexity: lessons of the past. *FASEB J* **17**: 1-6, 2003.
116. Whiteley W. Séminaire sur la rigidité structurale. Centre de Recherches Mathématiques. Université de Montreal. 1987. **Citado en**: R Motro (ref núm 59).
117. Zamir E, Geiger B. Molecular complexity and dynamics of cell-matrix adhesion. *J Cell Sci* **114**: 3583-3590, 2001.
118. Zheng L, Sekerková G, Vranich K, Tilney LG, Mugnaini E, Bartles JR. The deaf jerker mouse has a mutation in the gene encoding the espin actin-binding proteins of hair cell stereocilia and lacks espins. *Cell* **102**: 377-385, 2000.