

Instituto de España
Real Academia Nacional de Farmacia

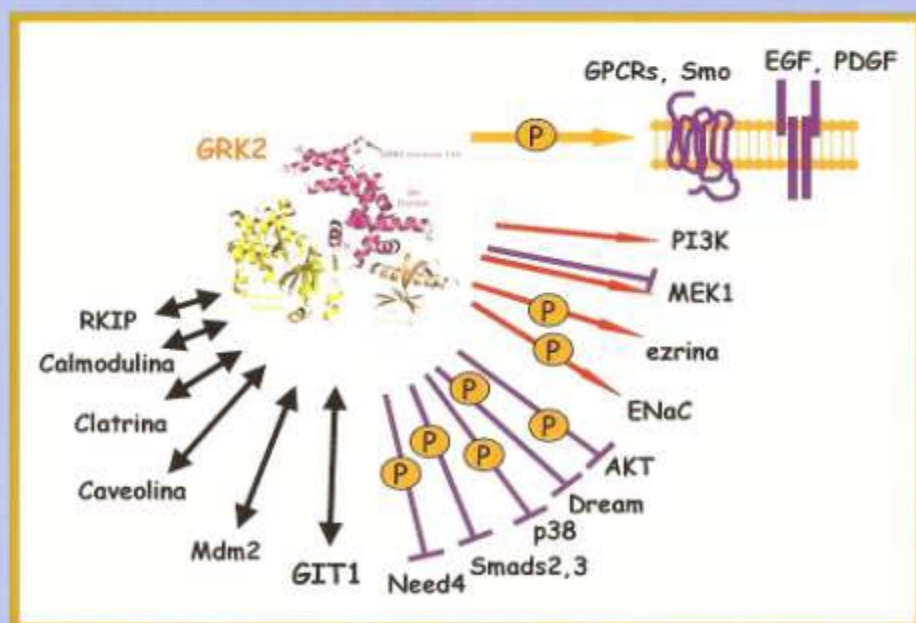


MONOGRAFÍA XXIV

REDES DE SEÑALIZACIÓN Y ESTRATEGIAS TERAPÉUTICAS

Editores:

José Miguel Ortiz Melón y María Cascales Angosto



Madrid
2009

Mecanotransducción. Una aproximación tensegridal

PEDRO GARCÍA BARRENO

RESUMEN

Mecanotransducción es el proceso de transducción de señales celulares en respuesta a los estímulos mecánicos. 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 membranar, lo que condujo a la búsqueda de componentes de la membrana que pudieran mediar tal conversión mecanoquímica, y ello permitió identificar 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 en las neuronas táctiles cutáneas. Sin embargo, las respuestas a los estímulos mecánicos están bien estudiadas en muchos tipos celulares y en numerosos sistemas orgánicos diferentes. En estos casos —osteocitos, endotelioцитos, miocitos o fibroblastos— las células involucradas no son elementos comprometidos primariamente en la percepción mecánica, como lo son los audiocitos o los tactocitos. En las células mecanosensibles no especializadas, el citoesqueleto es el protagonista de la mecanotransducción. En respuesta a la carga mecánica se produce una remodelación de los elementos del citoesqueleto; ello, siguiendo un patrón de deformabilidad consistente con predicciones matemáticas basadas en modelos de la arquitectura celular, y en los que el preestrés tensional juega un papel estabilizador esencial. Ello es, en esencia, un sistema tensegridal; aquel formado por «islas de compresión en un océano de tensión».

SUMMARY.

Mechanotransduction is the process of cellular signal transduction in response to mechanic stimuli. In the traditional way, researchers distinguish the mechanic transduction from other types of signal processing. This serves as the base of the assumption that it occurs independent from the secondary activation of the interaction between ligands and its' receptors around the cellular surface. The mechanotransduction converts the mechanic stimulus into a chemical sequence separate from the membrane distortion, which drives the search for components of the membrane which could link the mecanochemical conversion and also permits the identification of mechanosensitive ionic channels that are displayed ubiquitously in the cellular membrane. Such channels advance or diminish the ionic flow when the cellular membrane is stimulated mechanically, as much in the cells of cilia of the inner ear as in the tactile skin neurons. Nevertheless, the responses to the mechanical stimuli are well studied in many cellular types and in numerous organic systems. In these cases —osteocytes, endotheliocytes, myocytes and fibroblasts—, the cells involved are not elements comprised primarily in the mechanical perception, as are the audiocytes o the tactilocytes. In the non specialized mechanosensitive cells, the cytoskeleton is the protagonist of the mechanotransduction. In response to the mechanic charge a remodeling of the elements of the cytoskeleton is produced. This follows a pattern of deformity consistent with mathematic predictions based on models of cellular architecture, and that the pre-stress tension plays a part of essential stability. This is, in essence, a tensegrity system; that is formed by «islands of compression in an ocean of tension».

INTRODUCCIÓN

Las unidades biológicas, 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. Las fuerzas mecánicas juegan un papel importante en la organización, crecimiento, maduración y función de los tejidos vivos. A nivel celular, muchas de las respuestas biológicas a fuerzas externas se originan en dos tipos especializados de microestructuras: adhesiones focales que conectan a las células con la MEC, y uniones adherentes que mantienen unidas las células adyacentes. La transmisión de fuerzas desde el exterior celular a través de la matriz extracelular y de los contactos intercelulares, parece que controla el establecimiento o el desensamblaje de tales adhesiones, e inicia una cascada de señales intracelular-

res que comprometen numerosos comportamientos celulares. En respuesta a las fuerzas aplicadas externamente, las células replantean activamente la organización y tensión —contracción— del citoesqueleto y redistribuyen las fuerzas intracelulares (1). Varios estudios sugirieron que la concentración localizada de tales tensiones del citoesqueleto en las zonas de adhesión es, también, un mediador importante de la vía de señales de origen mecánico.

Las respuestas a los estímulos mecánicos están bien estudiadas en muchos tipos celulares y en numerosos sistemas orgánicos diferentes. Osteocitos, osteoblastos y osteoclastos mecanosensibles supervisan el remodelamiento óseo en respuesta a las cargas compresoras fisiológicas y 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 estos casos —osteocitos, endotelios, miocitos y fibroblastos— las células involucradas no son células comprometidas primariamente en la percepción mecánica; ninguna de ellas es una célula mecanosensible especializada (2). Pero en ambos casos —células mecanosensibles especializadas como las auditivas y células no mecanosensibles en principio como osteocitos— comparten el papel protagonista del citoesqueleto en la transducción de la señal. Diversos estudios han 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. 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 (3).

TENSEGRIDAD

Orígenes. En otoño de 1948, mientras experimentaba nuevas estrategias para construir torres modulares flexibles, un joven artista, Kenneth Snelson, inició una clase de esculturas nunca vista antes. Tan etéreas en apariencia como los *móviles* de Alexander Calder y sin elementos obvios que soporten peso alguno, sin embargo mantienen su forma y estabilidad. En el verano siguiente mostró cierta estructura —todavía no una 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 (4-6), y, en ese proceso, se referiría a los nuevos objetos en términos de «mis estructuras» (7). 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 (8). Las esculturas de Snelson, en que barras o componentes de compresión aparecen como suspendidas en el aire por cables casi invisibles o alambres extremadamente finos, pueden admirarse por todo el mundo. Valiosos juguetes —tensegrijuguetes— infantiles y para adultos, y figuras decorativas utilizan los mismos principios que las tensegridades originales de Snelson (9). También los futuros tensegrirrobot operarán con esos mismos principios. Aunque 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.

En resumen, se establece un sistema de tensegridad cuando un conjunto discontinuo de componentes de compresión interacciona con otro conjunto continuo de componentes de tensión, para definir un volumen estable en el espacio (10). 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. En palabras de Richard Buckminster Fuller, las estructuras tensegridales son «islas de compresión en un océano de tensión» (11) (Figura 1).

Los protagonistas —Richard Buckminster Fuller y Kenneth B Snelson. Richard Buckminster Fuller (Massachusetts, 1895— Los Angeles, 1983) es conocido universalmente por su invento de la cúpula geodésica; la construcción más ligera, resistente y con mejor relación coste-eficacia jamás diseñada; ello, aunque presenta problemas sin resolver (12). La cúpula geodésica es capaz de cubrir más espacio sin soporte interno alguno que cualquier otro confinamiento (Figura 2). La estructura se hace, proporcionalmente, más ligera y resistente cuanto mayor es. Una de las de mayores dimensiones alberga la *Spruce Goose Exhibiton* en Long Beach Harbor, y la más famosa es el pabellón de EE UU 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

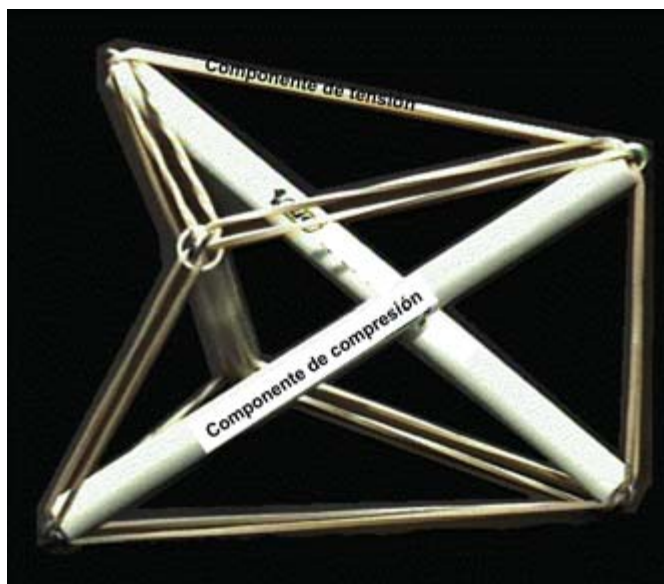
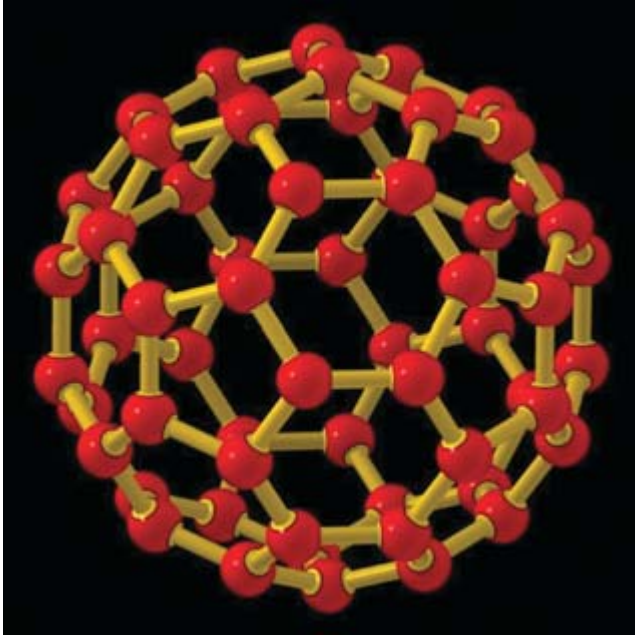


FIGURA 1. Un sistema de tensegridad está formado por «islas de compresión en un océano de tensión». Tensegrity [tensegridad] = tensional integrity [integración tensional o tensión integrada].



FIGURA 2. Cúpula geodésica. Pabellón de los EE. UU. en la Expo '67 de Montreal, Canadá.

FIGURA 3. C_{60} : fullereno.

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. En otro tema, acuñó la frase: «no hay crisis energética, sólo una crisis de ignorancia»; siendo su respuesta a las necesidades básicas la casa y el coche *Dymaxion*® (13). 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 = permanent + culture*), y el biomimetismo, las biomicromáquinas y las casas autosuficientes. Además, su apellido da nombre a estructuras específicas de carbono: fullerenos. Para Fuller, la tensegridad es la estrategia estructural de la naturaleza (14). Tal fue su compromiso con esta filosofía que su nombre identifica —*fullereno*— a la tercera forma del carbono (Figura 3), tras el diamante y el grafito (15). De ella a los nanotúbulos y nanoconos, e inmediatamente después a la realidad de la teórica nanociencia-nanotecnología apuntada por Richard Feynman (16).

El siguiente protagonista es Kenneth Snelson (17). Nacido en Oregon, en el año 1927, 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 (18)— 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. 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. Era —sigue 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 alborotadores. El verano en que yo me incorporé —anota Snelson— había cincuenta alumnos y unos pocos profesores. 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 tráiler repleto de modelos arquitectónicos. Se 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 en 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 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, recalca 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 del año 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 —remacha Snelson próximo el final de su relato—, 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 —apostilla 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 de New York: *Three Structures by Buckminster Fuller*; entre ellas el mástil tensegridal. 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 el año 1949”» (Figura 4).

Actores de reparto: Alexander Calder y David Georges Emmerich. Una figura que aparece fugazmente en las trayectorias de Richard B Fuller y Kenneth Snelson, es Alexander Calder (19). El primero en cuanto a la inclusión del artista en diferentes anécdotas, y Snelson al comparar sus primeras esculturas en movimiento con los «móviles» de Calder —una comparación que surge con insistencia—; sin embargo, Calder no refiere una sola vez el nombre de estos autores en sus memorias. Alexander «Sandy» Calder (Lawton, Pennsylvania, 1898— New York, 1976) se inició, siendo muy joven, en la construcción de juguetes. En el año 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



FIGURA 4. *Needle tower II* (30 x 6 x 6 m), Kenneth D. Snelson, 1969.

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» —*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 el año 1932. Por su parte, Jean-Paul Sartre escribía sobre la obra de Calder: «Un móvil: una pequeña celebración particular; un objeto definido por su movimiento y que no existe sin él [...] 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 de 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». «La gente cree —comentaba Calder— que los monumentos deben salir de la tierra, nunca del techo, pero los móviles pueden ser monumentos también». Calder también desarrolló «estables» —*stabiles*—, 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.

Por su parte, Rene Motro (20), profesor de Ingeniería civil en la Universidad de Montpellier II, especialmente interesado en los sistemas tensegridales, escarba en los orígenes de los sistemas de tensegridad de la mano de su compatriota el arquitecto David Georges Emmerich, quién endosa la autoría a constructivistas rusos. Ello a través de un libro publicado por Laszlo Molí Nagy (*Von Material zu Architektur*, Moscú, 1929 y 1968) donde se recogen dos fotografías de una «estructura en equilibrio» (*Gleichgewichtskonstruktion*) realizada por Karl Johansen y tomadas en una exposición que tuvo lugar en Moscú, en 1921. «Esta curiosa estructura —comenta Emmerich (18)— consta de tres barras y siete cables y es manipulable merced a una octavo cable que permite deformar el global de la estructura. Esta lábil configuración está muy próxima a una protoforma autoestresada con tres barras y nueve cables». La escultura de Johansen fue destruida por el régimen Soviético y, por lo «que se aprecia en las fotos señaladas por Emmerich», Snelson rechaza con rotundidad la pretendida autoría tensegridal del artista letón.

A efectos de traer al lado europeo del Atlántico la idea de tensegridad, Emmerich pretende apropiarse de ella por medio de sus «unidades estructurales auto-tensadas». «Yo inventé el primer conjunto básico de unidades *autotendants* a finales de 1958», escribiría (21). Si la inspiración le llegó a Snelson en las Montañas Rocosas, a Emmerich le impregnó en la cama, en el transcurso de la convalecencia de una larga enfermedad. Un tiempo en el que el juego Mikado fue el factor desencadenante. Aunque consiguió que su patente fuera reconocida con anterioridad a la presentada por Snelson, éste trabaja con tensegridades desde el año 1949.

Matemáticas. Aunque las cúpulas geodésicas y su sinérgica dieron a Fuller renombre universal, la mayor parte de las matemáticas que utilizó Richard Buckminster estaban bien establecidas. En su trabajo *On the calculation of the equilibrium and stiffness of frames*, publicado en el año 1864, J Clerk Maxwell consideró el comportamiento mecánico de estructuras compuestas por barras rígidas conectadas por sus extremos mediante juntas libres de fricción y sujetas a fuerzas externas aplicadas en tales juntas. Definió un armazón en el espacio tridimensional como «un sistema de líneas conectadas que enlazan un número de puntos», y un armazón rígido como «un sistema en el que la distancia entre dos puntos cualquiera ni puede alterarse sin alterar la longitud de una o más líneas de conexión del armazón»; y demostró que un armazón que contiene j puntos (juntas) requiere, en general, $[3j - 6]$ barras para garantizar su estabilidad (rigidez), una relación que se conoce cómo «regla de Maxwell» y que está bien implantada en ingeniería estructural (22). Sin embargo, las tensegridades de Snelson —que no cumplen tal regla— abrieron 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, en los primeros años de la década de 970, 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 (23). 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. Las tensegridades tienen una pureza y simplicidad que conducen de manera natural a la descripción matemática. Los estudios iniciales de Fuller, Snelson y Emmerich sobre las formas de las estructuras tensegridales utilizaron poliedros convexos regulares como base para el hallazgo de nuevas configuraciones. Esta aproximación puramente geométrica resultó en un gran número de configuraciones que Pugh clasificó a partir de tres tipos de patrones básicos: diamante, circular y zig-zag (10). Sin embargo las formas tensegridales no corresponden exactamente, no son idénticas, a sus poliedros de referencia, de tal manera que es necesario encontrar la configuración de equilibrio incluso para la estructura tensegridal más simple. Las estrategias o métodos para definir tales formas (*form-finding methods*) han sido abordadas por diferentes autores. AG Tibert y S Pellegrino han revisado y clasificado los métodos de rastreo de formas, y las han agrupado en dos grandes familias: métodos cinemáticos y mé-

todos estáticos. Los primeros incluyen soluciones analíticas, la optimación no lineal y métodos de relajación dinámica. Los métodos estáticos abarcan soluciones analíticas, los métodos de densidad de fuerzas y de energía y el método de coordenadas reducidas (24).

Ampliación. Uno de los requisitos a la hora de abordar soluciones para construir sistemas de tensegridad es 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*) 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» hispano-canadiense Rafael Felipe Moreno —alias «Falo»—, 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 (25).

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 (26).

De acuerdo con la definición más general de Fuller, tensegridad incluye dos amplias clases de estructuras: preestresadas y geodésicas (27). Las primeras, a las que acaba de hacerse referencia, mantienen la posición o estabilidad de sus vértices sobre la base de un preestrés (estrés tensor preexistente o tensión isométrica) en la estructura. La segunda triangula sus componentes estructurales que, orien-

tados a lo largo de geodésicas (trayectos mínimos), consiguen una geometría estable. El cuerpo humano proporciona un ejemplo familiar de estructura tensegridad pre-estresada: 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. El cuello de la jirafa o la acción de levantarse de la cama cada día son ejemplos perfectos de tensegridad en acción, de dinámica tensegridad (28). Ejemplos de tensegridad geodésica incluyen las cúpulas geodésicas de Fuller, los fullerenos y las macrocelosías tensegridales. Estos últimos incluyen las denominadas estructuras 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 hiperestructuras flotantes o islas artificiales y las celosías espaciales (29). Sin embargo, existen problemas para la aplicación práctica de la tecnología tensegridad: congestión de componentes de compresión; pobre respuesta a la carga en relación con las estructuras convencionales; fabricación compleja, y herramientas de diseño inadecuadas (30).

BIOTENSEGRIDAD

La arquitectura de la vida. 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 (31). Esta visión simplista —apunta Ingber— no hace justicia a la compleja realidad celular. Por qué, por ejemplo, tras manipular una célula recupera rápidamente su forma original, o por qué determinado tipo celular adopta formas diferentes sobre distintas superficies, o por qué las células planas se dividen y las esféricas mueren. En los años de la década de 1980 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 (32). 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. 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.

La cultura occidental está obsesionada con el orden, la disciplina y la simetría; tanto que, con frecuencia, se imponen a la naturaleza patrones y modelos derivados de la geometría clásica griega. Una visión que enraíza con la consideración platónica de un mundo real consistente de formas euclídeas creadas por un ser superior. Pero el mundo real fue construido por un demiurgo que realizó algo menos perfecto. Mandelbrot introdujo, en el año 1975, el término «fractal» (del latín *fractus* = roto, quebrado, irregular) para caracterizar fenómenos espaciales o temporales, que son continuos pero no diferenciales. Las propiedades fractales incluyen independencia escalar, auto-similitud, complejidad e infinitud en la descomposición del detalle. Las estructuras fractales no poseen una escala métrica única, y los procesos fractales no pueden caracterizarse mediante una escala temporal única. Los procesos (por ej. frecuencia cardiaca) y los sistemas (por ej. árbol bronquial) se caracterizan típicamente por los innumerables niveles de subestructura, todos ellos con idéntico patrón a lo largo de la cascada escalar decreciente (comportamiento iterativo). La geometría fractal proporciona un tema unificador en biología que permite la generalización de conceptos fundamentales en cuanto a medidas espaciales y temporales, pero no funcionales (33).

«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, con el que pretendió remedar el reto de la Física: la «gran unificación» de la Biología (34). 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 independiente, 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 descañan sobre el genoma y postgenoma, el puzle no se resolverá a menos que se comprendan las reglas para su ensamblaje.

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. 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.

Teoría y datos experimentales. La teoría celular de tensegridad fue, inicialmente, un modelo intuitivo, utilizándose estructuras tensegridales pre-estresadas, construidas de palillos y de gomas elásticas para visualizar el concepto. Sin embargo, tan simples construcciones remedaban fielmente el comportamiento celular. Por ejemplo, la célula y su núcleo, en un modelo esférico de tensegridad, 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. La formulación matemática del modelo de tensegridad celular representó el salto cualitativo que afianzó la teoría. La primera formulación teórica del modelo 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. El análisis conjunto de los estos resultados obtenidos señala que la formulación actual de la teoría celular de tensegridad, a partir de modelos todavía simples, predice con eficacia numerosos comportamientos mecánicos estáticos y, más sorprendente, insinúa ciertos comportamientos dinámicos (35).

Está bien establecido que la forma celular es importante para la función de las células adheridas. Numerosos estudios apuntan a que fuerzas mecánicas a nivel del citoesqueleto juegan un importante papel regulador. Se han propuesto diversos modelos mecánicos microestructurales del citoesqueleto para explicar cómo tales fuerzas inducen la distorsión del perfil celular: entramados esponjosos abiertos, redes de cables prestresados y modelos tensegridales. Estos modelos utilizan diferentes mecanismos microestructurales para resistir la deformación (36). Los primeros son redes de barras interconectadas (por ej. esponja de poliuretano) que asumen que el citoesqueleto de actina es un entramado de

segmentos elásticos interconectados, que pandean cuando la célula se deforma. Para este modelo, el módulo de Young (o módulo de elasticidad: relación entre la fuerza por unidad de superficie que actúa sobre un cuerpo y la deformación relativa que produce) del citoesqueleto de actina viene dado por la relación: $E^* = CE\Phi^2$; [C = constante, ~ 1 para diferentes materiales esponjosos; E = módulo de Young de un filamento individual de actina; Φ = relación entre las densidades de las masas del entramado de filamentos de actina (ρ^*) y un filamento individual de actina (ρ), $\Phi = \rho^*/\rho$]. El valor encontrado, tras introducir las medidas obtenidas experimentalmente, es: $E^* \sim 10^4$ Pa, una cuantía que se ubica en el rango medio de los valores obtenidos experimentalmente.

Las redes de cables preestresados son estructuras reticuladas que soportan una tensión inicial que confiere estabilidad a la forma de la estructura (37). En este modelo los filamentos de actina del citoesqueleto juegan el papel de cables que no pandean ni se acortan durante la deformación de la célula. La tensión inicial tiene un componente activo y dependiente de ATP a través del aparato de actomiosina, y otro pasivo dependiente de la presión osmótica del citoplasma (turgor) y de la fijación de la célula a su basamento. Esta tensión está compensada por otras estructuras intracelulares (por ej. microtúbulos) y por fuerzas de reacción de la matriz extracelular a través de las placas de adhesión. El preestrés (\hat{U}) de la red de cables tensados puede definirse como la fuerza total transmitida por los cables a través de un área seccional transversal, por unidad de área, en dirección normal al área. El presente modelo proporciona un valor de $E^* \sim 10^1$ - 10^2 Pa, que se sitúa en el rango inferior de las medidas experimentales. Una clase especial de redes de cables preestresados son las estructuras tensegridales, en las que la tensión del cableado está completamente amortiguada por segmentos rígidos que soportan compresión, que remedan las estructuras diseñadas por K Snelson y que D Ingber aplicó al contexto celular. Los valores son similares a los del modelo anterior: $E^* \sim 10^2$ Pa. Los modelos de cableado preestresado son representativos del comportamiento celular ante estímulos mecánicos pequeños, mientras que los modelos abiertos lo son ante grandes compresiones mecánicas. El modelo que considera la naturaleza discreta del citoesqueleto, frente a la interpretación de una mecánica celular sobre la base de una mecánica continua, permite interpretar las deformaciones y distorsiones celulares a partir de los primeros principios de la mecánica. El citoesqueleto se extiende desde la membrana celular al núcleo, asegurando una estabilidad celular sobre la base de un balance entre la tensión generada en los microfilamentos contráctiles y la compresión resistida por los microtúbulos.

Huesos, músculos y tendones utilizan tensegridad para autoestabilizarse (Figura 5). El corazón y los pulmones son estructuras preestresadas sobre la

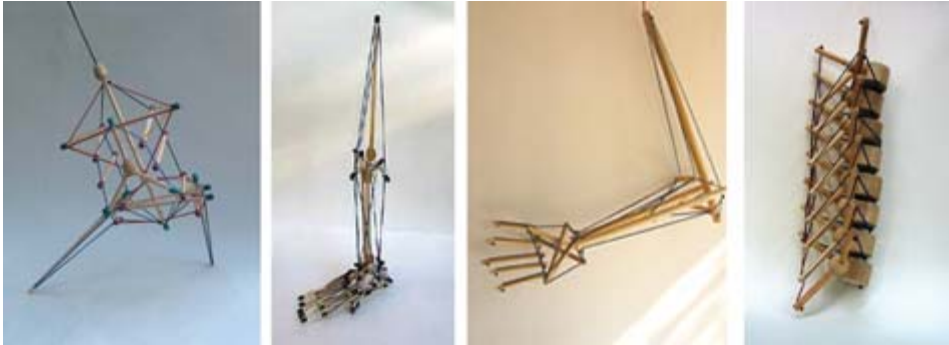


FIGURA 5. Modelos tensegridales de segmentos del esqueleto humano.

base de fuerzas de distensión (fuerza hemodinámica y presión de aire). Las arquitecturas neurales cerebral y de la retina o la del cristalino 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 o colapsa una estructura anatómica al ser lesionada. 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. 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. Ello hace que 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 prestresadas y geodésicas a escalas celular y subcelular sugiere que las estructuras de tensegridad son manifestaciones de un principio de diseño común (38).

¿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 por 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, en la etiología de varias enfermedades degenerativas como hipertensión, osteoporosis, asma o insuficiencia cardiaca, o en patologías iatrogénicas como la consecutiva a ventilación asistida. Todo ello lleva a considerar cómo las vías moleculares de transducción de señales funcionan en el contexto físico de las células y los tejidos; o 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 (**Figura 6**).

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 de proteínas citoesqueléticas, adaptadoras y de anclaje. Esta bioquímica de estado sólido difiere del punto de vista convencional de la regulación y del control —homeostasis y cambio— 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. 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. La esfera —icosadodecaedro— de Chuck Hoberman, un tensegri juguete *superstar*, permite, sobre la base de un mecanismo cinemático, la expansión y la contracción coordinadas que cambian el perfil global sin alterar la integridad de la red constitutiva. Ello merced a la inclusión de mecanismos tijera que permiten el plegamiento y la extensión sincrónicas; un mecanismo que sugiere un modelo del plegamiento y de la desnaturalización de las proteínas. Para Hoberman, la transformación es una nueva frontera de diseño; una propiedad innata de cambio controlado. Un objeto transformante se pliega, retrae o se torna rígido; tal son los fenómenos de diapédesis, engullimiento o adhesión leucocitarios (**39**).

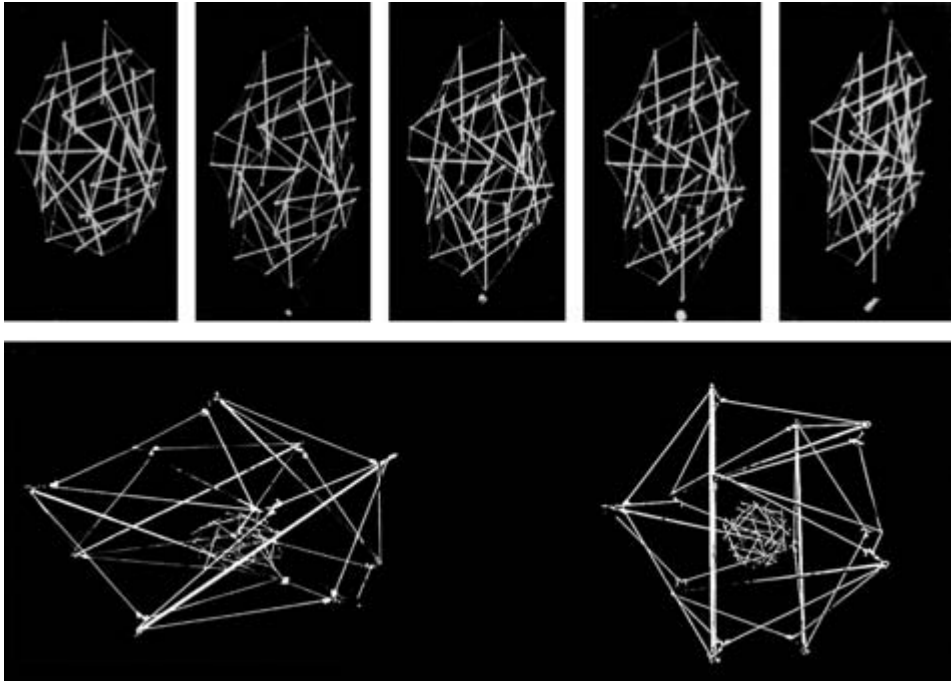


FIGURA 6. Modelos tensegridales celulares. (Sup.) Un modelo celular anucleado fue suspendido de uno de sus polos y sometido a cargas crecientes (Izq. → Dcha.: 0, 20, 50, 100 ó 200 g) aplicadas en su polo opuesto. El estrés local induce reorganizaciones globales de la estructura. (Inf.) Modelo tensegridal de una célula nucleada cuando se adhiere y repta sobre un sustrato rígido (izq.) ó cuando se libera y esferifica gracias al preestrés existente (Modificada de: D. E. Ingber. *Tensegrity-I. Cell structure & hierarchical system biology. J. Cell Sci.* 116: 1157-73, 2003).

Soporte bioquímico. En los metazoos (no existen homólogos en procariotes, plantas u hongos), las integrinas son protagonistas del entramado tensegridal. El término «integrina» fue acuñado en un artículo de revisión (40) para describir una familia de receptores heterodiméricos de la superficie celular —estructural, inmunológica y funcionalmente emparentados— que integran la matriz extracelular con el citoesqueleto intracelular, a través de interacciones dependientes de iones metálicos, para mediar en la adhesividad y migración celulares. Además, las integrinas, como verdaderos sensores de la MEC, al realizar conexiones transmembranares con el citoesqueleto activan numerosas vías de señales intracelulares en un proceso que exige la participación de diferentes colaboradores. Las integrinas y sus ligandos juegan papeles claves en el desarrollo, respuesta inmune, tráfico leucocitario, hemostasia o cáncer, estando en el meollo de diversas enfermedades inflamatorias y hemorrágicas. Por su parte, son dianas farmacológicas

frente a trombosis e inflamación, y son receptores para muchos virus y bacterias. Es importante destacar que las integrinas son receptores de adhesión que transmiten bidireccionalmente señales a través de la membrana plasmática, y que reorganizaciones en los dominios extracelular, transmembranar y citoplásmico de las integrinas son responsables de diferentes respuestas celulares ante diversos estímulos mecánicos. 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 —MEC o citoesqueleto— situado a 10-20 nm. Tan astronómica nanodistancia es manejada mediante cambios alostéricos de largo alcance.

Las integrinas son, con diferencia, los enlaces más estables y robustos de la interfaz entre la célula y la MEC. Pero el acoplamiento mecánico entre ambas estructuras exige la formación de una estructura de mayor complejidad: el complejo de adhesión focal, una superestructura que acopla mecánicamente a las integrinas con el citoesqueleto. Una serie de moléculas adaptadoras —vinculina, talina, paxilina, actinina, etc.— y de quinasas —de adhesión focal, regulada por señal extracelular, etc.— integran tal complejo. Con todo ello, queda aún mucho trabajo para crear una teoría consistentemente coherente de la mecanotransducción. Cuestiones todavía sin resolver se refieren a la naturaleza de los mecanosensores; cómo se determina la forma celular; cómo interactúan los diferentes mecanismos y moléculas de adhesión; cómo la fuerza generada por la célula puede gobernar la estructura y la organización de la MEC, y cómo la mecanotransducción dirige el perfil del núcleo, reorganiza la cromatina y trastoca físicamente la accesibilidad génica a complejos transcripcionales. Habrá que esperar al desarrollo de la nanotecnología para poder acceder al estudio micromecánico intracelular de manera directa.

EPÍLOGO

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. Además, mecanismos de control son innatos al diseño tensegridal. Todo ello hace que la tensegridad representa, hoy, el ¿penúltimo? ingrediente en la jerárquica superorganización biológica. Sin duda, un escalón más en la comprensión de la complejidad del mundo viviente; un escenario en el que es posible integrar biomatemáticas y biología experimental. Esta interacción revela cómo comportamientos robustos (por ej. rigidez mecánica y estabilidad de forma) pueden generarse a

partir de componentes en principio inconexos (por ej. filamentos moleculares flexibles), algo que es un hecho distintivo de los entramados complejos y de los sistemas vivos. Resulta interesante observar como naturalismo y funcionalismo pueden converger cuando se plantean problemas similares.

Con todo ello, arquitectura de materiales y arquitectura de información —mecanismos de control— aparecen determinados conjuntamente en las estructuras tensegridales; ello porque son innatas en el diseño, justamente cómo sucede en las células vivas. Así, la tensegridad puede representar el *hardware* de los sistemas vivos. Pero ¿y el *software*? Ello conduce al problema de cómo el entramado estructural afecta las redes de procesamiento de información en el contexto celular, donde tensegridad parece ejercer su efecto sobre la integración de la señal. Los experimentos muestran que aunque la célula pueda recibir múltiples entradas simultáneas, aquella entidad es capaz de integrarlas con rapidez para producir sólo uno de unos pocos fenotipos posibles (por ej, quiescencia, crecimiento, movimiento, apoptosis). Pero estudios de mecanotransducción provocan una cuestión fundamental: cómo un cambio gradual en un parámetro físico de gran envergadura (por ej. perfil celular) puede conducir a diferentes destinos celulares. Los biólogos suelen contemplar la transducción de señales en términos de vías lineales de señalización que conducen a una salida particular. Sin embargo, la información vehiculada por la maquinaria de transducción de señales se distribuye, la mayoría de las ocasiones, entre numerosas vías, de tal manera que un mismo estímulo puede generar respuestas diferentes. El concepto de vías lineales de señalización es inapropiado.

La observación que variaciones graduales en un parámetro de control —perfil celular— puede inducir la elección celular entre distintos programas génicos (destino celular) es reminiscencia de una transición de fases en física. Por ejemplo, cambios graduales en temperatura producen modificaciones macroscópicas abruptas entre estados estables cualitativamente discretos (por ej. líquido vs gas o sólido). Diferentes autores han explorado la posibilidad de que los destinos celulares puedan contemplarse como estados celulares, que los cambios entre esos estados puedan representar transiciones de fase biológicas y que los destinos celulares sean interpretados como programas terminales comunes o atractores que inducen auto-organización en el entramado regulador de la dinámica celular. La formación de atractores es una propiedad emergente que depende de restricciones dinámicas impuestas por las interconexiones funcionales del *hardware* —interacciones gen-gen, gen-proteína o proteína-proteína—, un modelo utilizado hace tiempo por el biólogo teórico Waddington y reelaborado por Renè Thom en su teoría de catástrofes (41). La posibilidad de que existan atractores en el entramado de procesamiento de información celular se apoya en la observación apuntada de

que varios estímulos que activan múltiples proteínas puedan inducir idénticos fenotipos celulares. En resumen, quizás el mayor impacto del modelo de tensegridad es que ayuda a cambiar el escenario de referencia de la biología celular. El reto es utilizar tales herramientas para comprender mejor el comportamiento celular y aproximar este enfoque a otros igualmente correctos con la finalidad de conseguir una descripción unificada de los procesos de regulación biológica.

Los principios expuestos, ¿son universales?, ¿son aplicables al mundo de lo ilimitadamente grande y al de lo muy, muy pequeño? Snelson ha propuesto un modelo atómico de tensegridad sobre la base de las ideas de Louis de Broglie. El mismo Fuller habló de movimiento planetario en términos de tensegridad gravitatoria. Quizás, sueña Ingber, un tema único impregna la Naturaleza. 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.*

AGRADECIMIENTOS

Accedí a *Tensegridad* allá por el año 1990, en la *Kenneth Snelson Exhibition*, que tuvo lugar en *The National Academy of Sciences* de EE. UU., en Washington D. C.; luego, con la lectura de las publicaciones de Donald E. Ingber. El Prof. Ricardo Azcona, entonces Director de la E. T. S. de Arquitectura de la U. P. M. y el Ing. Horacio Reggini, de la Academia de Ciencias Argentina, me desvelaron el mundo de los poliedros y de las estructuras tensegridales; y de la mano de mi entrañable amigo Miguel de Guzmán (q. e. p. d.), Catedrático de Análisis Matemático de la Facultad de Matemáticas Complutense, me acerqué a las matemáticas que lo soportan.

ABREVIATURAS

ADN: ácido desoxirribonucleico, ATP: trifosfato de adenosina (*adenosine triphosphate*), EE UU: Estados Unidos de Norteamérica, MEC: Matriz extracelular, MOMA: Museo de Arte Moderno (*Museum of Modern Art*), NASA: Agencia Aeroespacial Nacional de EE UU (*National Aeronautics and Space Administration*), nm: nanómetro (10^{-9} m).

BIBLIOGRAFÍA

1. Ingber D E (1993) Cellular tensegrity: defining new rules of biological design that govern the cytoskeleton. *J Cell Sci* **104**, 613-627.
2. Goldberg J. The quivering bundles that let us hear - The goal: extreme sensitivity and speed & Tip links pull up the gates of ion channels (M Pines, ed. *Seeing, hearing, and smelling the world*. A report from the Howard Hughes Medical Institute). En: www.hhmi.org/senses/c120 & [c130.html](http://www.hhmi.org/senses/c130).
3. Ingber D E (1997) Tensegrity: the architectural basis of cellular mechanotransduction. *Annu Rev Physiol* **59**, 575-599.
4. Buckminster Fuller R (1979) Synergetics. En: *Portfolio* (R Buckminster Fuller y LC Keat, eds) Filadelfia.
5. Buckminster Fuller R y Applewhite E J (1977) *Synergetics. Explorations in the geometry of thinking*. Estate of R Buckminster Fuller. Publicado por Macmillan Co Inc, 1975 y 1979. En: <http://www.rwgrayprojects.com/synergetics/synergetics.html>.
6. Edmondson A C (1987) *A Fuller Explanation. The synergetic geometry of R Buckminster Fuller*. En: <http://www.angelfire.com/mt/marksomers/40.html>.
7. Buckminster Fuller R (1965) Conceptuality of fundamental structures. En: *Structure in Art & in Science* (G Kepes, ed) Braziller, Nueva York; pp 66-88.
8. Buckminster Fuller R (1961) Tensegrity. *Portfolio Artnews Annual* **4**, 112-127.
9. Tensegritoys. En: <http://0-0checkmate.com/DesignScienceToys/Tensegritoys.html>.
10. Pugh A (1976) *An introduction to tensegrity*. University of California Press, Berkeley.
11. Motro R (1992) Tensegrity systems: The state of the art. *Int J Space Struct* **7**, 75-83.
12. Sieden L S (1989) The birth of the geodesic dome; how Bucky did it. *Futurist* **23**, 14-19.
13. Marks R W (1960) *The Dymaxion World of Buckminster Fuller*. Southern Illinois University Press, Carbondale.
14. Buckminster Fuller Institute. En: <http://www.bfi.org/>.
15. Applewhite E J (1995) The naming of Buckminsterfullerene. En: *The Chemical Intelligencer* - vol 1, no 3 (I Hargittai, ed) Springer-Verlag, Nueva York. En: <http://www.inetarena.com/~pdx4d/synergetica/eja1.html>.
16. Feynman R (1959) *There's Plenty of Room at the Bottom*. En: <http://www.zyvex.com/nanotech/feynman.html>.

17. Snelson K. *Kenneth Snelson*. En: <http://www.kennethsnelson.net>.
18. Lalvani H, ed (1996) Origins of Tensegrity: Views of Emmerich, Fuller and Snelson. *Int J Space Struct* **11** (1 y 2), 27 [Emmerich D G: Emmerich on self-tensioning structures, pp 29-36; Sadao S: Fuller on tensegrity, pp 37-42; Snelson K: Snelson on the tensegrity invention, pp 43-48. Responses: Emmerich's response, p 49; R Buckminster Fuller on priority of tensegrity: excerpts from Fuller's letter to Snelson, pp 50-2; Response from Buckminster Fuller Institute, p 53; Snelson's response, pp 54-5].
19. Calder Foundation. En: <http://www.calder.org/>.
20. Motro R (2003) *Tensegrity. Structural system for the future*. Kogan Page Science, Londres.
21. Emmerich D G (1988) *Structures tendues et autotendantes*. Monographies de Géométrie Constructive. Editions de l'Ecole d'Architecture de Paris La Villette.
22. Calladine C R (1978) Buckminster Fuller's «tensegrity» structures and Clerk Maxwell's rules for the construction of stiff frames. *Int J Solids Struct* **14**, 161-172.
23. Connelly R y Back A (1998) Mathematics and tensegrity. *American Scientist* **86**, 142-151.
24. Tibert A G y Pellegrino S. *Review of form-finding methods for tensegrity structures*. En: http://www_civ.eng.cam.ac.uk/dsl/tensegrity.pdf. Tibert A G y Pellegrino S. *Form-finding of tensegrity systems-A review*. En: <http://www2.mech.kth.se/~gunnart/NSCMI4.pdf>.
25. Moreno R F (1999) Sculptures by Faló. En: <http://mypage.direct.ca/o/olaf/crescentmoon.html>.
26. Guzmán M de (2002) Tensegridad: de la escultura a la célula. *Ars Médica - Revista Humanidades* **1**, 166-176.
27. Skelton R E, Helton J W, Adhikari R, Pinaud J-P y Chan W (2001) *An Introduction to the Mechanics of Tensegrity Structures*. En: <ftp://osiris.ucsd.edu/pub/helton/tensegrity.pdf>.
28. Levin S M (1982) Continuous tension, discontinuous compression. A model for biomechanical support of the body. *Bulletin Structural Integrity* 8 (1). En: <http://www.biotensegrity.com/paper2.html>. Levin S M (1997) A different approach to the mechanics of the human pelvis: tensegrity. En: *Movement, Stability & Low Back Pain* (A Vleeming, V Mooney, T Dorman, C Snijders y R Stoeckart, eds). Churchill Livingstone, Londres; pp 157-167.
29. Newfoundland Deltaport. En: <http://ca.geocities.com/deltaport2005/>.

30. Burkhardt R W (2004) *A Practical Guide to Tensegrity Design.*, 2nd ed. En: [http://www. channel1.com/users/bobwb/tenseg/book/revisions.html](http://www.channel1.com/users/bobwb/tenseg/book/revisions.html). Gabriel J F, ed (1997) *Beyond the Cube. The Architecture of Space Frames and Polyhedra*. John Wiley & Sons Inc, Nueva York.
31. Brookes M (1999) Hard cell, soft cell. *New Scientist* **164**, 41-46.
32. Ingber D E y Jamieson J D (1982) Tumor formation and malignant invasión: role of basal lamina. En: *Tumor Invasion and Metastasis* (L A Liotta e I R Hart, eds) Martinus Nijhoff, La Haya; pp 335-357. Ingber D E y Jamieson J D (1985) Cells as tensegrity structures: Architectural regulation of histodifferentiation by physical forces transduced over basement membrane. En: *Gene Expression During Normal and Malignant Differentiation* (L C Anderson, C G Gahmberg y P Ekblom, eds) Academic Press, Orlando.
33. Mandelbrot B B (1982) *The Fractal Geometry of Nature*. W H Freeman & Co, Nueva York. Traducción —*La Geometría Fractal de la Naturaleza*— por Josep Llosa (1997) para Tusquets Editores (Metatemas 49), Barcelona.
34. Ingber D E (1998) The architecture of life. *Scientific American* **278**, 48-57.
35. Stamenovic D, Fredberg J, Wang N, Butler J e Ingber D E (1996) A microstructural approach to cytoskeletal mechanics based on tensegrity. *J Theor Biol* **181**, 125 -136.
36. Heidemann S R, Lamoureux P y Buxbaum R E (2000) Opposing views on tensegrity as a structural framework for understanding cell mechanics. *J Appl Physiol* **89**, 1670 -1678.
37. Stamenovic D, Mijailovich S M, Tolic-Norrelykke IM, Chen J y Wang N (2002) Cell prestress. II. Contribution of microtubules. *Am J Physiol- Cell Physiol* **282**, C617-C624. Wang N, Tolic-Nørrelykke I M, Chen J, Mijailovich S M, Butler J P, Fredberg J J y Stamenovic D (2002) Cell prestress. I. Stiffness and prestress are closely associated in adherent contractile cells. *Am J Physiol - Cell Physiol* **282**, C606 -C616.
38. Ingber D E (2003) Tensegrity I. Cell structure & hierarchical system biology. *J Cell Sci* **116**, 1157-1173. Ingber D E (2003) Tensegrity II. How structural networks influence cellular information-processing networks. *J Cell Sci* **116**, 1397-1408.
39. Hoebnerman C. World of magic transformation. En: <http://www.hoberman.com/fold/main/index.htm>.
40. Hynes RO (1987) Integrins: a family of cell surface receptors. *Cell* **48**, 549-554.
41. Thom R (1975) *Structural Stability and Morphogenesis. An outline of a general theory of models*. WA Benjamin Inc, Reading MA. Waddington C H (1956) *Principles of Embriology*. Allen & Unwin Ltd, Londres.