



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**INSTITUTO DE NEUROBIOLOGÍA**  
**CENTRO DE FÍSICA APLICADA Y TECNOLOGÍA**  
**AVANZADA**

---

---

**“REGULARIDAD EN LA CLASE ECHINOIDEA”**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS BIOMÉDICAS**

**P R E S E N T A**

**Lic. en Biología Juan López Saucedo**

**Director de tesis:**

**Dr. José Luis Aragón Vera**

**COMITÉ TUTORAL DE TESIS**

**Dr. José Luis Aragón Vera**

**Dr. Germinal Cocho Gil**

**Dra. María Elena Álvarez-Buylla**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## **Dedicatoria**

*“Dedico este trabajo a mi mama y a la memoria y enseñanzas de mami y de mi papi...por que eso de subir cerros me hizo bien”.*

*“Cuando el espíritu se desvanece, aparece la forma”*

Charles Bukowski

## AGRADECIMIENTOS

Un trabajo de doctorado es una consecuencia de un número importante de situaciones que merecen una celebración. La celebración es por cinco años resueltos en una idea tangible acerca del cinco, por un laboratorio que no estuvo en ninguna parte pero si disperso en los océanos de una computadora, es también celebrar por personajes que ignoran su imponente presencia en el espíritu de los erizos marinos. El primer paso para empezar tal celebración es un bufete de agradecimientos como aperitivo, en un elixir de palabras que permitan degustar la embriaguez por el placer de la reflexión de lo concluido.

Este buen viaje tuvo sus tripulantes permanentes, tripulantes pasajeros, una primera cena, una última cena, perfumes, formas, paisajes, percances y obstáculos (como los abismos erguidos en los bajos fondos de mi humanidad) y un buen número de criaturas sorprendentes que surcaron las profundidades durante la exploración. Todos ellos elementos bajo una causa justa en este recital. El primer agradecimiento se lo otorgo al Dr. José Luis Aragón Vera, extraordinario personaje y maestro, rotundo mago de las líneas N dimensionales en los contornos de nuestra realidad, guía afectuoso que se lleva mi permanente aprecio por rescatarme en más de una ocasión del ocaso de mis debilidades, por impulsarme en mis desviaciones académicas y por mostrarme los secretos de la eutacticidad. Neta, muchas gracias. Gracias también a las velas incondicionales de FATA que me iluminaron en más de una ocasión en mi borrasca de ideas, Dra. Bety Millán y al Dr. Rafael Quintero. A los buenos días de Lupita y las buenas tardes de Martita, las vigilantes sonrientes. Gracias al patrocinio de los tacos de Panchito. También a Judith y a Adelita. Al país del nunca jamás de Toño por tantas maña...nas alegres. Mi profundo respeto a los remolinos desatados por las efímeras ideas del Dr. Germinal Cocho y la Dra. Elena Álvarez-Buylla. Al Dr. Alfredo Laguarda y al Dr. Francisco Solis, mis colaboradores prácticos en el laboratorio teórico de biología teórica desde su base en el instituto de ciencias del Mar y Limnología, gracias por su amable paseo por la playa más alta del mundo...en CU.

También quiero enmarcar con letras resplandecientes en garigoleos de amabilidad y honor a Leonor y Carmelita, muchas gracias por su disposición en el área administrativa de INB. A todas las pertinentes observaciones durante la guerrilla de candidatura, gracias Dra. Magdalena Giordano y Mónica López. Gracias a los rescates relámpagos de “Mirian”, de la banda de los pavos. Un aplauso a mi sobrinita Camila por su valentía de venir a este mundo torcido. Una ovación a su papá y carnal mió, Beto, solo por ser mi carnal. Un pequeño homenaje a mi carnal Alex por detenerme el mundo cuando este giraba más rápido de lo normal. A mi familia. Un abrazo a mi mamá por cargarme con cuatro brazos aún en las delicias de la incertidumbre... Un sacrificio neuronal, para todos los elixires que inundaron mi espíritu hasta que se desvaneciera en lúgubres abismos oníricos y apareciera la forma del cinco. Tributos para los excombatientes de Pachistán y la antigua Chelosllovakia: en especial al soldado Jeans, al comandante Felipe, a las enseñanzas del raso Pavel en París y los tanques del gran Archurro. Un minuto de silencio para las palabras caídas en las batallas étlicas con los biólogos, que me llevaron a enfocar mis esfuerzos en las siluetas de la vida. Todos los minutos de una vida para celebrar a las siluetas (a todas las siluetas) que me llevan a pensar en generar vida...en especial a las hiperbólicas. Un profundo y eterno suspiro por las siluetas del amor de Ale, gracias por tu resplandor. Una catedral para mis corceles de Santa Rosa Jáuregui, Patas cortas, La Café y La Negrita, gracias por ayudarme a enfrentar el miedo. Al Chucky. Gracias a las estrellas de mi mami y de mi papi que esta vez me guiaron desde el fondo de los océanos. Un hiperGoya para este hermoso lugar mítico, la UNAM. A la piedra filosofal. Mil conciertos de orquesta, de sonidos exquisitos y de silencios como reverencia para mi maestro, amigo y colega, el Dr. Juan Málda. Una cínica sonrisa para las criaturas moscosas-acuosas-intermitentes de luz de las profundidades, que convierten el conocimiento en soberbia y baja virtud, gracias por dejarme ver lo que No quiero ser. Bendiciones a mis amuletos y este trabajo como ofrenda para mis dioses, en especial para el más especial de todos ellos. Y por último, siete abrazos a la planta de ricino, un mimético saludo a los tantárrias que se esconden entre los mezquites, un ritual espiralado para los caracoles, un tatuaje enorme, verde y sin dolor para los cerros que me vieron crecer y un místico santuario para mi nuevo estigma, el cinco.

Este proyecto se llevo a cabo bajo el invaluable financiamiento del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) de México (N° de registro188712), así como por las estancias patrocinadas por la Dirección General de Postgrado (DGEP) de la Universidad Nacional Autónoma de México.

## ÍNDICE

<b>Resumen</b>	9
<b>Abstract</b>	10
<b>Índice de figuras</b>	11
<b>Abreviaturas</b>	15
<b>Introducción general</b>	16
Organización del trabajo	17
Planteamiento del problema	18
Generalidades y antecedentes	21
1. Simetría y biología de la Clase Echinoidea	21
2. Regularidad matemática	25
2.1 Antecedentes matemáticos: Definición y criterio de eutacticidad	26
2.2 Otro criterio de eutacticidad	27
2.3 Morfoespacios y regularidad	28
2.4 Asociando estrellas de vectores a erizos marinos	29
3. Evolución del sistema apical	32
<b>Hipótesis</b>	50
<b>Objetivo general</b>	50
<b>Objetivo particular</b>	50
<b>Materiales</b>	51
Muestra experimental	52
<b>Resultados</b>	53
1. Naturaleza estocástica de la eutacticidad	53
2. Determinación de nivel taxonómico a usar en el análisis comparativo de eutacticidad	55
3. Eutacticidad a través del tiempo geológico	57
4. Morfoespacio de eutacticidad	60
4.1 Construcción del morfoespacio	60
4.2 Variabilidad geométrica dentro del morfoespacio	66

5. Restricciones de la pentamería sobre la regularidad	71
6. Organización del espacio en sistemas regulares e irregulares	78
6.1 Partición del espacio en módulos a partir de teselaciones de Voronoi	78
6.2 Determinación del área de los módulos y su variabilidad espacial	81
6.3 Variabilidad del área en módulos regulares e irregulares	82
<b>Discusión</b>	86
Organización pentamérica	93
Regularidad matemática y modularidad	95
<b>Conclusiones</b>	101
<b>Referencias bibliográficas</b>	102

## RESUMEN

Las medidas de diversidad morfológica estudiadas en el reino animal constituyen un campo fértil para entender procesos evolutivos. En este sentido, los erizos marinos son un modelo ejemplar para entender estas medidas, dada la simpleza de su plano arquitectónico. El presente escrito describe la aplicación de un parámetro cuantitativo, la eutacticidad, como una medida matemática formal de regularidad. En particular, se estudia la variación de los valores de este parámetro en el sistema apical, dada la relevancia de esta estructura como centro de organización anatómica durante la evolución de estos organismos. La eutacticidad como medida matemática de regularidad de la forma pentamérica del sistema apical, constituye una medida de variabilidad morfológica en términos de la interacción de las placas oculares y los elementos anatómicos asociados. Una vez que se hizo una correspondencia de estos elementos anatómicos con módulos en interacción inmersos en un morfoespacio de formas pentaméricas, se generaron datos importantes acerca de posibles eventos estrictamente geométricos asociados a altas tasas de diversificación morfológica. Se concluye que la regularidad matemática, es una medida importante para entender las restricciones que la forma geométrica (en este caso la pentamería) impone en el tiempo a los sistemas biológicos para su diversificación.

## ABSTRACT

Measurements of morphological diversity in animal kingdom have provided important clues to understand the evolutionary process. In that sense, sea urchins constitute a particularly useful model due to their simple *bauplan*. This work is concerned with the regularity of sea urchins body plan. We propose the eutacticity as a quantitative parameter to formally measure mathematical regularity. The variability of values of eutacticity are studied in the apical system of sea urchins throughout geological time, due to the importance of this anatomical structure as an organizing center in the evolution of this group. Eutacticity, as a mathematical measurement of regularity in the pentameric form of apical system, turned out to be the measure of morphological variability in terms of interaction between ocular plates and anatomically related structures. Using the concept of module, anatomical structures were related with ocular plates, generating five modules in a morphospace of pentameric forms. This theoretical approach yielded important information that associate the release of geometrical constrictions with high rates of disparity. We conclude that mathematical regularity is an important measure to understand the constrictions that pentameric form impose to sea urchins *bauplan*.

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1</b> Incremento en el número de especies durante el tiempo geológico (Tomado de Smith, 1984).	23
<b>Figura 2</b> Esquema del sistema apical en erizos marinos (Plano de Loveniian) y detalle de la región aboral y oral.	30
<b>Figura 3</b> Principales tendencias en la evolución del sistema apical en erizos bilaterales de acuerdo a Smith (1984).	31
<b>Figura 4</b> Evolución del sistema apical según Hawkins (1912).	34
<b>Figura 5</b> Evolución del sistema apical de tetrabasal a monobasal según Kier (1974).	36
<b>Figura 6</b> Sistema apical en <i>Orbignyana canaliculata</i> , <i>Nucleolites elongatus</i> y <i>N. elunicularis</i> según Jesionek-Szymansk (1968).	37
<b>Figura 7</b> Evolución del sistema apical en Spatangoidea según Fisher, (1966).	38
<b>Figura 8</b> Esquema de los cambios en el sistema apical de Cidaroidea según Kier (1974).	39
<b>Figura 9</b> Esquema de los cambios en el sistema apical de especies no cidaroideas según Kier (1974).	40
<b>Figura 10</b> Evolución del sistema apical en Holoctypoidea según Kier (1962).	41
<b>Figura 11</b> Sistema apical de <i>Phillobrissus gresslyi</i> (Agassiz), perteneciente a la Familia Cassiduloidea según Kier (1962).	41
<b>Figura 12</b> Esquema en donde se muestra la asociación de las placas oculares al sistema vascular acuífero según Saucedo (2004).	43

<b>Figura 13</b> Sistemas apical pleisomórfico de <i>Stereopneutes relictus</i> y el estado apomórfico en <i>Pourtalesia miranda</i> según Saucède (2004).	44
<b>Figura 14</b> Esquema de la variabilidad del sistema apical en diferentes grupos.	45
<b>Figura 15</b> Variabilidad interespecífica en Holasetroidea según Smith (2004).	46
<b>Figura 16</b> Cambios evolutivos en el sistema apical de erizos bilaterales según Smith (1984).	47
<b>Figura 17</b> Placas suplementarias y excentricidad del periprocto en el sistema apical de la Familia Acrosaleniidae.	49
<b>Figura 18</b> Obtención de coordenadas a partir del sistema apical.	51
<b>Figura 19</b> Muestra experimental.	52
<b>Figura 20</b> Distribución de frecuencia para el valor de $\varepsilon$ .	53
<b>Figura 21</b> Distribuciones acumuladas de probabilidad para los datos muestreados y los datos experimentales (estrellas aleatorias).	54
<b>Figura 22</b> Desviación estándar en valores de eutacticidad en dos niveles taxonómicos diferentes, Orden y Familia en Irregularia.	56
<b>Figura 23</b> Valores de eutacticidad por Familia.	57
<b>Figura 24</b> Valores de eutacticidad a través del tiempo geológico en cuatro diferentes intervalos.	58
<b>Figura 25</b> Gráfica de dispersión en los valores de $\varepsilon$ en cuatro intervalos de tiempo.	59

<b>Figura 26</b> Porcentajes en los valores de eutacticidad acorde a tres diferentes intervalos de tiempo.	60
<b>Figura 27</b> Diagrama esquemático de una estrella asociada a las placas oculares de un erizo de mar bilateral con bivium y trivium.	61
<b>Figura 28</b> Porcentaje de valores del parámetro $h$ .	63
<b>Figura 29</b> Cortes tridimensionales del morfoespacio para cuatro diferentes valores de $\alpha$ .	65
<b>Figura 30</b> Regiones del morfoespacio para siete ordenes y una familia.	68
<b>Figura 31</b> Filogenia de los diferentes Ordenes según Lebrun (2000).	70
<b>Figura 32</b> Cluster mostrando las distancias geométricas dentro del morfoespacio.	70
<b>Figura 33</b> Distribuciones de probabilidad, para los valores en eutacticidad de diez diferentes estrellas de vectores bilaterales ( $n=10,000$ ).	73
<b>Figura 34</b> Distribución de frecuencia para el valor de $\varepsilon$ en estrellas no bilaterales.	74
<b>Figura 35</b> Porcentaje de estrellas en regiones extremas de alta y baja eutacticidad.	76
<b>Figura 36</b> Esquema simplificado de la metodología usada para determinar los módulos en discos.	80
<b>Figura 37</b> ANOVA mostrando las diferencias estadísticas entre módulos de estrellas de alta regularidad y estrellas de baja regularidad.	84
<b>Figura 38</b> Detalles de los resultados de la interacción modular en discos de 3 módulos.	85
<b>Figura 39</b> Patrones de disparidad morfológica y diversidad taxonómica para el Superorden Atelostomata y los Ordenes Spatangoida y Holasteroida a través del tiempo según Eble (2000).	90

<b>Figura 40</b> <i>Echinosigra paradoxa</i> mostrando un incremento notable en su eje anteroposterior.	92
<b>Figura 41</b> Frecuencia de simetría en planos corporales en la naturaleza de acuerdo a Barnes (1998).	95
<b>Figura 42</b> Propuesta de las relaciones de los niveles de la organización morfológica.	97
<b>Figura 43</b> El tamaño de las intersecciones entre los módulos indica el grado de irregularidad.	98

## **ABREVIATURAS**

EM	Erizos marinos
PG	Placas genitales
PO	Placas oculares
RM	Regularidad matemática
SA	Sistema apical

## INTRODUCCION GENERAL

Los equinodermos son organismos con un fuerte potencial en estudios paleontológicos debido a su amplio registro fósil (Raup, 1979; Smith, 1984), lo que permite hacer inferencias de eventos evolutivos y de diversificación (Foote, *et al.*, 1999; Mooi, *et al.*, 2008), una vez que se tienen datos de su recurrencia en las diferentes eras geológicas. En cuanto a los erizos marinos (EM), sin embargo, aún cuando se sabe de procesos de diversificación bien definidos por los datos paleontológicos, no es bien entendido por qué han ocurrido las diferentes radiaciones evolutivas que conllevan a un alto índice de morfologías en diferentes intervalos de tiempo. Teniendo en mente este problema, en el presente trabajo se expone el uso de herramientas geométricas aplicadas al análisis de la forma del sistema apical de erizos marinos fósiles y actuales, con la intención de entender las restricciones y el potencial de la forma geométrica en la diversificación biológica.

A partir de nuestros antecedentes inmediatos (Torres, *et al.*, 2002), estas herramientas matemáticas, fueron diseñadas con la intención de identificar las implicaciones de la regularidad matemática (RM) asociada a la forma de los erizos marinos. Ante este panorama, se generaron hipótesis acerca de las posibles consecuencias de la regularidad y la forma en procesos de diversificación. Para este fin, hacemos uso de la *eutacticidad*, que es una propiedad matemática que usamos como medida de la regularidad de una forma biológica. Con esta herramienta, el análisis geométrico de una muestra de 157 ejemplares de EM arrojó resultados útiles en cuanto a la constancia de la regularidad en su evolución y eventos asociados con la ruptura de la regularidad en procesos de diversificación morfológica (disparidad).

## ORGANIZACIÓN DEL TRABAJO

El presente trabajo está organizado de la siguiente manera: la introducción general se divide en dos partes principales; en la primera parte se presenta la estructura general del trabajo y el planteamiento del problema contextualizando el valor del análisis de la forma en estudios evolutivos. En la segunda parte, se incluyen generalidades y antecedentes. Esta segunda parte se inicia con información acerca de la biología de los EM en el marco de su ontogenia y origen filogenético dentro del apartado “Simetría y biología de la Clase Echinoidea”, donde también se exponen elementos relevantes de los EM asociados al panorama evolutivo en relación con la simetría. Enseguida se describe el formalismo matemático asociado con la RM usando como herramienta a la *eutacticidad*, con miras a establecerlo como parámetro principal para resolver el problema biológico planteado. Esta sección matemática dentro de generalidades y antecedentes, también tiene un apartado sobre la regularidad matemática asociada a los morfoespacios<sup>1</sup>, con generalidades teóricas sobre el tema. Como parte final de la introducción, se ofrecen detalles de la evolución del sistema apical (SA), ya que es justo a partir de esta estructura que se aborda el análisis de la forma. La exposición de la evolución del SA debe su extensión a que es necesario describir los ajustes de esta estructura biológica preservando la forma pentamérica, para lo cual fue necesario llevar a cabo una revisión exhaustiva del tema. Posteriormente se continúa con el marco conceptual del trabajo el cual es resuelto en términos de la hipótesis y los objetivos.

El trabajo continúa con la sección de resultados, exponiendo de manera detallada las aportaciones originales del escrito. La estructura de los resultados incluye en los primeros

---

<sup>1</sup> Un morfoespacio, es entendido como una matriz de puntos cartesianos, asociados de manera unívoca a una morfología particular. Entonces, cada punto representa una morfología. Tal matriz de puntos, no sólo incluye las morfologías presentes en la naturaleza, sino que incluye además, a todas las morfologías geoméricamente posibles y aún más, da detalles de las imposibles. El común denominador entre esas construcciones teóricas, es el uso de información morfológica y/o la simulación de la forma disociada de cualquier otra propiedad biológica (tal como propiedades adaptativas, propias de los modelos de Wright. De hecho, estos modelos son precisamente el germen que condujo a la idea de los morfoespacios), con la excepción del crecimiento o parámetros ontogenéticos (Rasskin-Gutman, 2005).

tres apartados la descripción de las medidas de regularidad matemática en la filogenia de los EM y a través de las diferentes etapas temporales. Se prosigue en el cuarto apartado, con la construcción del morfoespacio y la exploración geométrica del mismo, dando cuenta de las restricciones de RM dentro de la simetría pentamérica. En el apartado cinco, se hace un análisis estadístico con la intención de contrastar al arreglo pentamérico con arreglos de diferente número de vectores. De esta forma se pretende hacer hincapié en el efecto del parámetro cinco (simetría pentamérica) para entender la organización espacial en formas biológicas. Por último, los resultados concluyen con los experimentos relacionados con la modularidad del sistema pentamérico, que apuntan a determinar si existe un valor intrínseco a la forma pentamérica en términos de regularidad y un consecuente efecto en la exploración de formas biológicas nuevas. La discusión se desarrolla en torno a la naturaleza de la regularidad y su potencial como herramienta para entender la organización en sistemas biológicos modulares, dando pie a una discusión acerca del efecto de la irregularidad como primer paso para una potencial diversificación. Finalmente, en las conclusiones se expone el potencial del trabajo en la generación de algunas posibles líneas de investigación.

## PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

El viaje de Charles Darwin a bordo del *Beagle*, constituye la recopilación empírica de las observaciones que condujeron a Darwin a concluir que las poblaciones de los organismos tienden a variar en la naturaleza. El que estas variaciones sean seleccionadas o no, depende de la evaluación de su funcionalidad, de acuerdo a las demandas adaptativas en el entorno ecológico de los organismos, propuso Darwin. Este argumento, aunado a las aportaciones de Mendel, ha sido, y es, la idea central en la biología evolutiva tradicional desde el establecimiento de la Teoría de la Síntesis a finales de los años cuarenta.

La conferencia de Princeton en 1947, en la que se reunieron los mayores representantes de las principales disciplinas biológicas, constituyó el hito fundacional de la teoría de la Síntesis Moderna (Mayr, 1980). Mayr presenta la Síntesis Moderna como la teoría que permitió unificar el creciente número de estudios biológicos de aquellos días, es decir, una fusión entre dos tradiciones investigadoras, la de los experimentalistas que trabajaban principalmente con genes, y la de los naturalistas de poblaciones (García-Azkonobieta, 2005). Entonces, la teoría de la Síntesis es en sí un logro conciliatorio de diferentes métodos que buscaban encontrar la causalidad biológica. Una vez alcanzado este logro, una de las labores principales para los biólogos se centró en la búsqueda de las unidades de la variación de los organismos y en las poblaciones. Estas unidades variacionales han sido rastreadas principalmente en los genes (Dawkins, 1989). Las variaciones, entonces, son acumulaciones graduales de mutaciones (variaciones genotípicas), que se expresan en la morfología del organismo (variaciones fenotípicas). Estas variaciones, que originalmente se presentan al nivel del genoma de un organismo, son fijadas en éste a través de selección, deriva génica o presiones selectivas y eventualmente por medio de la herencia se dispersan en la población. La diversidad morfológica puede ser explicada de esta manera, una vez que se extrapola del nivel microevolutivo al macroevolutivo (Simpson, 1944). Entre los aspectos más relevantes dentro de las causalidades biológicas que han despertado interés en

los evolucionistas de todas las épocas, se encuentra la diversidad de las formas orgánicas<sup>1</sup>. Entonces, la diversidad de las formas orgánicas constituye el substrato de un amplio campo intelectual dentro de la biología y, en tiempos más recientes, su estudio ha sido conciliatorio con otras disciplinas como la física y las matemáticas (Kauffman, 1993). El estudio de los procesos y escenarios que subyacen a las formas orgánicas, fue explorado de manera magistral por D'Arcy Wentworth Thompson (1918) en su célebre obra "*On growth and form*". Esta importante aportación, demostró que la concepción estructuralista de las formas orgánicas a partir de la comprensión de leyes físicas tiene un antecedente basto. En décadas recientes se ha consolidado una tradición "internalista"<sup>2</sup>, en el sentido de comprender a los sistemas biológicos y sus formas por métodos cuantitativos y conceptuales arraigados sobre todo en las ciencias físicas, como la escuela de Bruselas, la teoría autopoietica y el concepto de autoorganización (García-Azkonobieta, 2005). Estas aproximaciones pretenden poner de manifiesto el valor relativo de factores ecológicos y genéticos al resaltar los factores intrínsecos a las formas, sobre todo, a las propiedades de los organismos como sistemas provistos de elementos en constante interacción. La corriente estructuralista, aún cuando generalmente se presenta como opuesta a las interpretaciones neodarwinistas trata, entre otras muchas cosas, de clasificar aquellas dinámicas genéricas del desarrollo que son estables remarcando las restricciones (Goodwin, 2000), aunque no por ello negando el esquema adaptacionista. Como explica Tomás García Azkonobieta en su tesis doctoral a propósito de ello: "La evolución no es un proceso en el que la selección natural guía al organismo hacia estados improbables de adaptación puesto que los sistemas de desarrollo están constreñidos por patrones morfogenéticos que limitan el conjunto de variantes posibles." Esta visión integral en el estudio de la diversidad morfológica, representa de nueva cuenta otra síntesis en potencia que no sólo pretende incluir a la

---

<sup>1</sup> El término morfología surge de la visión unificadora de la *Naturphilosophie* en donde Goethe, intuye una configuración abstracta unitaria de donde puedan deducirse formalmente las distintas variantes de las formas. Este hecho es sólo una muestra de la fuerza que ha tenido la idea de entender las formas orgánicas en la historia del pensamiento del hombre, y también es un antecedente de la apreciación del cambio biológico en un escenario teórico.

<sup>2</sup> Esta tradición del pensamiento evolutivo, le da prioridad a la comprensión de la organización estructural interna de los sistemas biológicos en tanto que la visión externalista se centra en la fuerza de la selección natural como principal motor de la evolución. Esta tradición, debe su nombre precisamente a esta causalidad proveniente del exterior en la evolución de los organismos. La visión internalista, no propone concretamente una causal única, no obstante, sí propone que la forma y los elementos internos, preceden a la función.

antigua, sino que una parte importante, descansa en el valor holístico de la forma *per se*, así como de la interacción de sus elementos y ya no sólo en la funcionalidad de las partes en su dependencia externa (selección natural). De hecho Charles Darwin, en su teoría de la evolución señala que aunados a la selección natural pueden existir otros factores impulsores en la maquinaria evolutiva. Por tanto, es importante considerar no sólo los factores impulsores sino los límites de las estructuras sujetas al cambio. Gould (2002), expone de manera reiterada la idea de que la evolución sólo puede ser entendida si se comprenden no sólo los factores externos (ambientales), sino los mecanismos de desarrollo y, aún más, las restricciones de las estructuras persistentes.

Este trabajo, pretende explorar las posibilidades morfológicas en la evolución de los erizos marinos, a partir de la medición de la RM como un elemento propio de la geometría del SA. También se analizan las restricciones que la geometría pentamérica<sup>3</sup> impone en la evolución de los EM, así como su potencial evolutivo (evolucionabilidad<sup>4</sup>), que puede ser determinado en términos de la interacción de sus partes dentro del sistema apical o bien en términos de distancias geométricas de las morfologías bajo estudio (disparidad)<sup>5</sup>.

---

<sup>3</sup> En este trabajo, vamos a usar el término de pentamérico para referirnos a un arreglo de cinco vectores, con un origen común, independientemente de si es radial o bilateral.

<sup>4</sup> Traducción del término en inglés “*evolvability*”, cuya idea principal se refiere a la capacidad de evolucionar, esto es, producir variaciones con un cambio significativo a nivel evolutivo, considerando los mecanismos de desarrollo del sistema, así como sus restricciones estructurales y los procesos dinámicos de construcción de la forma orgánica.

<sup>5</sup> Aún cuando en la práctica, la disparidad se refiere a la variabilidad morfológica entendida a partir de la disposición de landmarks o índices, en este trabajo la disparidad será abordada a partir de distancias dentro del morfoespacio como una posición relativa que da detalle sobre disimilitud geométrica. No obstante, la variabilidad morfológica sigue siendo relevante, pero a partir del grado de interacción entre los elementos del sistema bajo estudio.

## GENERALIDADES Y ANTECEDENTES

### 1. Simetría y biología de la clase echinoidea

Los EM se caracterizan por tener un estado larval (larva Pluteus), con simetría bilateral, que llega al estado adulto pasando por una metamorfosis que incluye un estado asimétrico. En EM, el cuerpo del adulto surge del rudimento imagal colocado sobre el costado izquierdo en el estadio larvario (Duboc, *et al*, 2005a y 2005b). Estos cambios ontogenéticos, dan pie a muchas especulaciones acerca de la evolución del Phylum Echinodermata (nivel taxonómico que alberga a la Clase Echinoidea). Acorde a algunas aproximaciones macroevolutivas, el Phylum Echinodermata tiene importantes implicaciones en la evolución del Super-Phylum Deuterostomia (Lowe, *et al.*, 1997; Shu, 2002; Smith, 2004a y 2004c), ya que los equinodermos son un grupo radial anidado en la rama de los bilaterales, según características larvales (Smith, 1997). Los equinodermos representan un punto importante en estudios evolutivos de los planos corporales por su posición filogenética, como grupo derivado de los deuterostomados (mayoritariamente bilaterales), en donde resulta interesante una metamorfosis hacia una simetría radial dentro de un gran grupo con simetría bilateral, los eumetazoarios (Duboc, *et al*, 2005a; García-Fernández, 2005; Holland, 1988). Child (1941; citado en Breder, 1955), menciona que los equinodermos son quizás el grupo biológico con la secuencia más notable de simetrías y asimetrías en el reino animal. Los EM ofrecen la posibilidad de conocer cambios en su simetría tanto a nivel ontogenético como filogenético, ya que son organismos ampliamente estudiados durante su desarrollo y con un alto registro fósil, que permite tener detalles de la evolución fenotípica que han experimentado a través del tiempo (Kier, 1982).

Los EM surgen en el Ordovícico y los ejemplares más antiguos se caracterizan por tener simetría radial (Durham, 1966). De hecho, anteriormente se clasificaba a los erizos de simetría radial<sup>1</sup> (carácter ancestral o plesiomórfico) como la Subclase Regularia y a los

---

<sup>1</sup> En este escrito, se va a hacer referencia a los erizos biológicamente regulares como radiales y a aquellos biológicamente irregulares como bilaterales, esto para evitar la confusión con los erizos matemáticamente regulares e irregulares, que definiremos más adelante.

bilaterales (carácter derivado o apomórfico) como la Clase Irregularia (Durham, 1966). Sin embargo, esta clasificación entró en desuso porque la bilateralidad es una homoplasia<sup>2</sup> (Markov, *et al.*, 2004). Si usamos a la simetría radial como una referencia en la evolución de los EM, nos podemos percatar que esta simetría perdura hasta la actualidad. No obstante, a finales del Triásico surge la simetría bilateral y se ha propuesto que *Plesiechinus hawkinsi* fue la especie que dio paso a este cambio (Kier, 1982). La evolución de los erizos marinos bilaterales es un proceso que permite la visualización de una radiación evolutiva en un periodo de tiempo geológicamente corto, lo cuál se percibe en el incremento en el número de especies desde finales del Triásico hasta la actualidad. En la figura 1, se expone la evolución en el número de especies, aunque es importante mencionar que para los fines de este trabajo, el número de especies es una medida indirecta de disparidad, y también es una medida de diversidad biológica. El incremento del número de especies en ciertos períodos, es un reflejo de una radiación adaptativa. Esta radiación ocurre en un periodo de 10 ma, desde principios del Jurásico, durante el Sinemuriano, hasta el Toarciano, en donde los erizos bilaterales tenían ya todas las características necesarias para habitar los sedimentos (Kier, 1982). Esta radiación, es posterior a la gran catástrofe del permo-triásico, en donde *Miocidaris* (de simetría radial) se postula como la especie madre de todos los erizos post-paleozoicos (Lebrun, 2000).

---

<sup>2</sup>

Estado de carácter que surge en dos o más taxa de manera independiente.

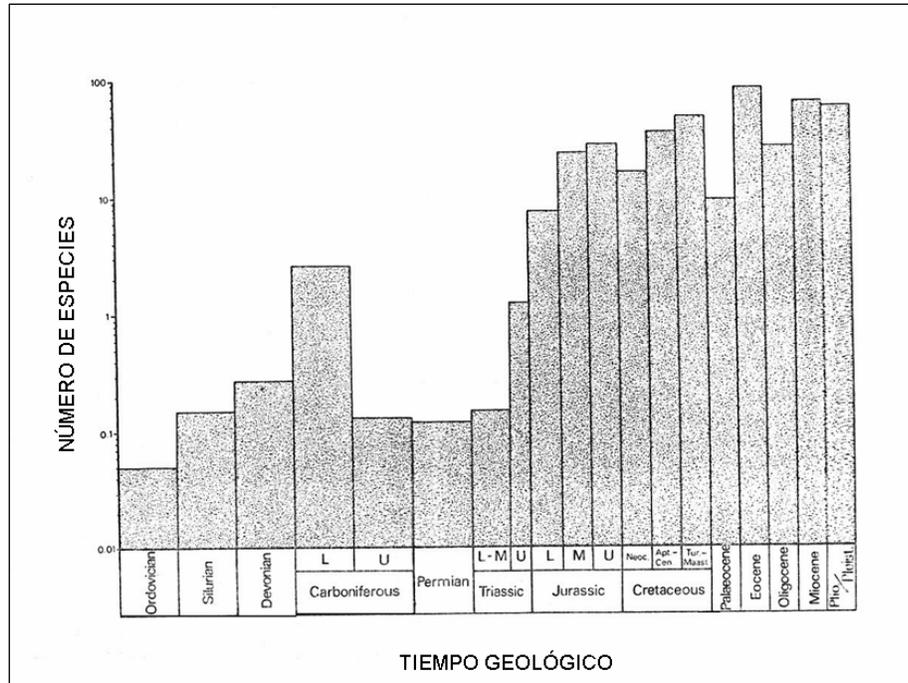


Figura 1. Incremento en el número de especies durante el tiempo geológico (Tomado de Smith, 1984).

Esta radiación evolutiva tuvo como consecuencia una súbita exploración de diversos nichos ecológicos, pero sobre todo un alto grado de diversificación morfológica<sup>3</sup>. En este contexto, cabe interrogarse acerca del espectro de morfologías generadas. Las posibilidades morfológicas de los equinodermos (y de un gran número de plantas, entre otros organismos) se encuentran como arreglos pentaméricos (AP)<sup>4</sup>. Entonces ¿las variaciones en el plano arquitectónico que ocurren en los erizos marinos están sujetas a la naturaleza del pentágono? ¿existen propiedades intrínsecas en el AP que puedan ofrecer ventajas o desventajas adaptativas para los organismos? Siendo así, ¿es esta la razón por la cual el AP

<sup>3</sup> Término al que se hace referencia en adelante como disparidad.

<sup>4</sup> Breder (1955) en su artículo intítulado: “*Observations on the occurrence and attributes of pentagonal symmetry*”, expone de manera elocuente la idea de que la simetría pentagonal tiene un lugar preponderante en la naturaleza. Con un matiz sugestivo, expone un número importante de ejemplos animales y vegetales en donde la organización pentamérica está presente, así como algunas propiedades matemáticas del pentágono, con la intención de explorar la relevancia de estas virtudes geométricas en términos biológicos.

es recurrente en la geometría de la naturaleza? ¿tienen los AP ventajas biológicas con respecto a otras organizaciones como la tetramérica o hexamérica? ¿la descripción cuantitativa del pentamerismo radial y bilateral es viable para determinar la disparidad durante la evolución? En este sentido, se propone el uso de un parámetro cuantitativo, cuya formalidad en términos matemáticos no solo genere información del grado de regularidad matemática que se da a través de la evolución, sino que proporcione un escenario teórico novedoso que resuelva la relevancia evolutiva de la geometría pentamérica. El uso de este parámetro, denominado eutacticidad, aunado al uso de los morfoespacios, constituye un método eficaz para cuantificar la disparidad en organismos pentaméricos y contrastar sus cualidades geométricas con respecto a otras simetrías.

La regularidad como una propiedad matemática, tiene implicaciones importantes en los organismos. Desde un punto de vista taxonómico (de clasificación biológica), esta propiedad ha sido relacionada con simetría radial y la simetría bilateral con irregularidad. De hecho, las claves dicotómicas usadas en la identificación de ejemplares biológicos ilustran este ejemplo. En la biología tradicional, tal como Carlos Linneo la formuló, las formas radiales, como en el caso de las flores, se asocian al término regular o actinomórfico y las bilaterales o zygomórficas a la irregularidad (en Coen, E.; “The art of genes; 1999”, se ilustra este hecho). La simetría, así como el rompimiento de simetría en la naturaleza, son temas que han sido abordados desde diferentes perspectivas en problemas biológicos (Holland, 1988; Palmer, 1996; Smith, 1997; Jan, *et al.* 1999; Mann, 2003; Knoblich, 2001; Rasskin-Gutman, *et al.* 2004). A su vez, la simetría es un factor importante evolutivamente ya que un gran número de estudios referentes a los procesos de cambio morfológico en la ontogenia y en la filogenia, usan la simetría como punto de referencia (Jan, *et al.*, 1999; Duboc, *et al.*, 2005a; Martindale, 2005 y 2008; Finnerty, 2003, 2005; para hacer referencia a algunos de ellos).

## **2. Regularidad matemática**

La simetría es una propiedad cualitativa y en planos corporales; está presente únicamente como radial y bilateral. Su ausencia se refiere como asimetría. El uso de la simetría para

caracterizar un plano corporal, entonces, nos restringe a tres posibilidades: radial, bilateral o asimétrica. De esta manera, la eutacticidad se propone como un criterio alternativo, cuantitativo y matemáticamente formal, que puede proporcionar además un parámetro continuo. Este parámetro, ofrece una medida para cuantificar la regularidad en el sistema pentamérico en EM y, consecuentemente, una herramienta para determinar las propiedades de los AP asociados al plano corporal.

Como detallaremos más adelante, un conjunto de  $N$  vectores en  $R^n$ , con un origen común, forman una estrella eutáctica si esta puede ser vista como la proyección ortogonal de  $N$  vectores ortogonales en un espacio de dimensión  $N$  ( $N > n$ ) (Hadwiger, H. 1940). La propiedad de eutacticidad fue propuesta inicialmente en el estudio de los politopos<sup>5</sup> regulares (Hadwiger, H. 1949, Coxeter, H.S.M, 1973). En particular, se demostró que un conjunto de vectores que parten del centroide y apuntan a los vértices de un politopo regular forma una estrella eutáctica, *i.e.*, eutacticidad y regularidad están intrínsecamente relacionadas. Por lo tanto, esta puede ser una propiedad útil en biología al implicar una medida formal de regularidad en términos matemáticos. En este sentido, la eutacticidad es una reseña importante al comparar estructuras, y permitir caracterizar variables geométricas con base en su distancia de un referente geométrico de alta regularidad (Gómez, *et al.*, 2007; Torres, M., *et al.*, 2004).

## 2.1 Antecedentes matemáticos: Definición y criterio de eutacticidad

Una estrella eutáctica en  $R^n$  es un conjunto de  $N$  vectores  $\{a_1, \dots, a_N\}$  en  $R^n$ , con  $n < N$ . La estrella es llamada eutáctica si hay  $N$  vectores ortogonales  $\{u_1, \dots, u_N\}$  en  $R^N$ , y un proyector ortogonal,  $P: R^N \longrightarrow R^n$  tal que:

$$P(u_i) = a_i, \quad i = 1, \dots, N.$$

---

<sup>5</sup> Un politopo es el término general de la secuencia punto, línea, polígono, poliedro...

La noción de eutacticidad (del Griego *eu*=buen y *taxy*=arreglo) fue inicialmente propuesta por el matemático suizo L. Schläfli (alrededor de 1858), en el contexto de los polítopos regulares y posteriormente el matemático, también Suizo, Hugo Hadwiger demostró que los vectores de una estrella eutáctica son proyecciones de los vectores de una base ortonormal (u ortogonal) en un espacio de dimensión mayor al del espacio donde está definida la estrella (Hadwiger, H., 1940). Esta propiedad de las estrellas eutácticas las hace particularmente útiles en el estudio de los mosaicos cuasiperiódicos, que se obtienen por medio de proyecciones de redes de dimensión mayor a tres. Un ejemplo bien conocido es el mosaico de Penrose, con simetría pentagonal, que se obtiene proyectando una red hipercúbica en cinco dimensiones (Bruijn, 1981). Las estrellas eutácticas también surgen en diversos campos como la mecánica cuántica, la teoría de grafías, las transformaciones poliédricas, etc. (Aragón, *et al.*, 2005).

Una condición necesaria y suficiente para decidir si una estrella eutáctica, se debe a H. Hadwiger, quién probó que una estrella  $\{a_1, \dots, a_M\}$  en  $R^n$  es eutáctica, si y solo si, existe un número real  $\lambda$  tal que, para toda  $\mathbf{x} \in R^n$  se cumple:

$$\sum_{i=1}^M (x \cdot a_i) a_i = \lambda \mathbf{x}$$

En el caso especial, donde  $\lambda = 1$ , se dice que la estrella es una estrella eutáctica normalizada.

Una forma más práctica de este criterio de eutacticidad se obtiene si introducimos una matriz  $A^{n \times M}$ , cuyas columnas son los componentes de los vectores  $a_i (i = 1, \dots, M)$ , con respecto a una base ortonormal de  $R^n$ . En este caso, la forma matricial de teorema de Hadwiger señala que la estrella representada por  $A$  es eutáctica, si y solo si:

$$AA^T = \lambda I ,$$

para todo número real  $\lambda$  (aquí  $I$  es la matriz identidad de  $n \times n$ ).

## 2.2 Otro criterio de eutacticidad

En el presente trabajo contaremos con medidas de las coordenadas de estrellas que incluyen un error experimental, es decir, el criterio de eutacticidad difícilmente se cumplirá de manera exacta. En este sentido, el criterio de Hadwiger, discutido anteriormente, presenta la desventaja de que, para una estrella cercana a la eutacticidad, arrojará una matriz que será difícil saber que tan cerca está de la matriz identidad. Por esta razón, en este trabajo usaremos el criterio de eutacticidad desarrollado por Aragón, *et al.*, (2005), pensando en la necesidad de incluir el error experimental en la medición de las coordenadas de las estrellas. En esa nueva caracterización de la eutacticidad, se cuenta con un parámetro continuo (que denominaremos  $\varepsilon$ ), capaz de indicarnos que tan lejos o cerca de la eutacticidad se encuentra una estrella dada.

Partiendo de la matriz  $A$ , definida anteriormente, definamos  $S = AA^T$ . La estrella definida por  $A$  es eutáctica si y solo si:

$$\varepsilon = 1$$

donde:

$$\varepsilon = \frac{Tr(S)}{\sqrt{Tr(SS)}\sqrt{n}}$$

Evidentemente, si  $\varepsilon \neq 1$ , la estrella no es eutáctica, pero la cercanía, o lejanía, del valor 1, nos da una medida de que tan lejos, o cerca, está la estrella de la eutacticidad. Puede probarse que  $\frac{1}{\sqrt{2}} \leq \varepsilon \leq 1$ , de manera que las estrellas  $\varepsilon \leq \frac{1}{\sqrt{2}}$  son las más alejadas de la eutacticidad, que denominaremos antieutásticas (Aragón, *et al.*, 2005).

## 2.3 Morfoespacios y regularidad

Considerando aproximaciones, como la de la morfología teórica<sup>6</sup>, la eutacticidad tiene aún más utilidad en biología debido a que constituye un parámetro teórico aplicable al estudio de los morfoespacios. Los morfoespacios y configuraciones teóricas del desarrollo biológico han sido usados ampliamente en estudios de biología comparativa (i.e. Raup and Michelson, 1965; Raup, 1968; Rasskin-Gutman, 1995; Foote, 1997; McGhee, 1999, Thomas, *et al.*, 2000, 2005). Tales abstracciones matemáticas, surgen como herramientas para explorar las posibilidades morfológicas aún cuando estas no sean preservadas por el registro fósil. El germen de los morfoespacios, se dio a partir de los paisajes adaptativos de Wright, con los cuales se pretendía reconocer zonas de mayor adaptabilidad una vez que se establecieran los alelos genéticos como parámetros (McGhee, 1999). Finalmente, la morfología teórica condujo estas abstracciones a la generación de formas desprovistas de su valor funcional, esto es, se optó simplemente por la generación de objetos geométricos con la intención de observar su recurrencia en la naturaleza. Incluir la regularidad en un morfoespacio que genere todo el espectro posible de estrellas pentaméricas, permite no sólo medir la regularidad de cada una del espectro potencial de estrellas teóricas, sino que da cuenta de las regiones de alta o baja regularidad ocupadas por las estrellas asociadas a los organismos. En tal situación, la eutacticidad asociada al morfoespacio tiene el potencial para hacer inferencias de los límites y la extensión de las formas pentaméricas dentro del morfoespacio. Esta metodología, en primer lugar aporta un dato robusto de las distancias geométricas entre clados, por tanto una señal de disparidad. De manera consecuente, si la regularidad se asocia a zonas restringidas que limiten la disparidad geométrica de las formas potenciales dentro del morfoespacio, es posible generar hipótesis de la regularidad como un dato de la organización interna en la conformación pentamérica. Entonces, dado un conjunto de ejemplares para cada grupo taxonómico, la idea principal es asociar una estrella de cinco vectores a cada ejemplar y medir la eutacticidad de cada una de las estrellas. Si la eutacticidad es un parámetro que mide la regularidad, ésta puede ser

---

<sup>6</sup> Campo de la biología que tiene como objetivo principal describir transformaciones geométricas en un contexto evolutivo, usando parámetros teóricos en lugar de medidas empíricas (McGhee, G.R.; 1999).

cuantificada en cada ejemplar, y una vez agrupados taxonómicamente, tendremos medidas de la regularidad de cada grupo. Estas medidas sujetas a un análisis dentro del morfoespacio, entonces, reflejarían cierto grado de regularidad a través del tiempo geológico e información de las restricciones de la forma dentro del grupo y de las consecuencias de la organización regular en términos de disparidad.

## 2.4 Asociando estrellas de vectores a erizos marinos

Como ya se ha mencionado, los EM son organismos pentaméricos y tienen una estructura denominada el *sistema apical*, presente en la región paralela al plano del sustrato, en la región aboral, que es, a su vez, es contraria a la región oral (Durham, J., 1966). Esta estructura incluye en su periferia a cinco placas oculares (PO), constituidas por el periprocto y cinco placas genitales, incluyendo a la madreporita o PG2 (Fig. 2). El inicio de cada ambulacro, aledaño a las PO, señala los puntos homólogos que nos servirán para definir las estrellas de vectores asociadas a cada especie de EM. El antecedente inmediato al presente trabajo, fue propuesto por Torres, *et al*, (2002), en donde estrellas altamente eutácticas (altamente regulares) se encontraron en patrones de tipo flor formados por los cinco pétalos ambulacrales en erizos bilaterales. No obstante, esa descripción fue restringida a erizos bilaterales planos, ya que las estrellas eutácticas son estrellas de vectores en dos dimensiones. En este trabajo, mostramos que las placas oculares pueden ser usadas como vértices de los cinco vectores que generen la estrella aún en erizos ovoideos, como los Spatangoideos, ya que las PO son casi tangenciales a la superficie aboral y por tanto, en términos prácticos, dispuestas en un plano.

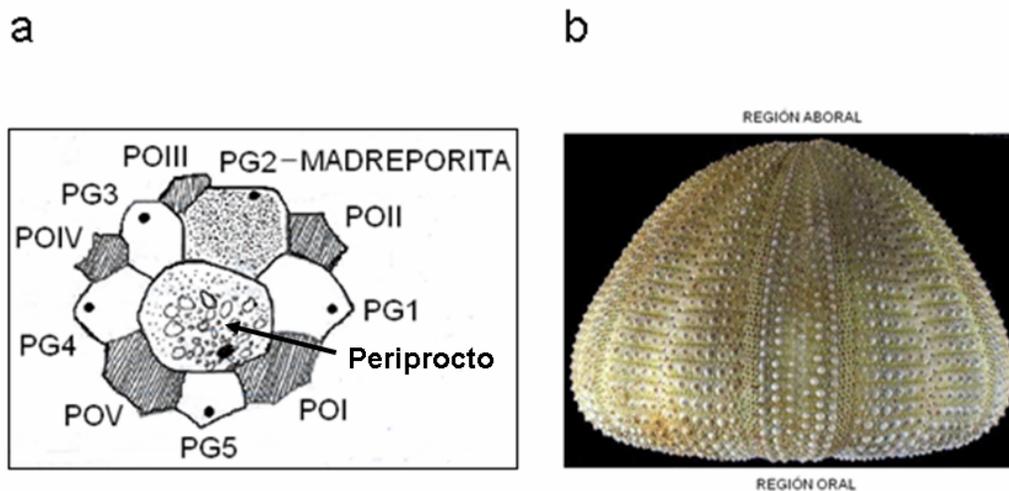


Figura 2. a) Esquema del sistema apical en erizos marinos (Plano de Lovenian), en perspectiva desde la región aboral mostrando las placas oculares (PO, números romanos), las placas genitales (PG, números arábigos) y la madreporita ó PG2, (modificado de Durham, 1966). b) *Salmacis bicolor* mostrando la región aboral y oral.

El sistema apical en EM es una estructura que surge a partir de la metamorfosis y refleja la simetría pentaradial como caracter propio de Echinodermata. Debido a que la aproximación presentada en este trabajo es basada exclusivamente en el sistema apical, este análisis incluye una perspectiva parcial en el plan estructural del estadio adulto. Sin embargo, las implicaciones del sistema apical en la determinación del plano estructural del adulto están frecuentemente asociadas a la organización de los ejes propios del *bauplan* en la Clase Echinoidea. De hecho, considerando este argumento, Smith (1984) propone un esquema que muestra la migración del periprocto (Fig. 3), lo cual en Atelostomata es un reflejo de cómo este cambio se asocia a un nuevo plan corporal. Por lo tanto, para fines de este trabajo, esta representación es útil como una generalización de las principales tendencias evolutivas del sistema apical dentro del grupo, ya que ilustra no sólo la migración del periprocto fuera del sistema apical de manera independiente en tres de los linajes, sino que sintetiza el alargamiento mencionado del sistema apical y el consecuente rompimiento del trivium y el bivium<sup>7</sup> en Atelostomata.

---

<sup>7</sup>

El trivium esta compuesto por los tres ambulacros anteriores y el bivium por los dos posteriores.

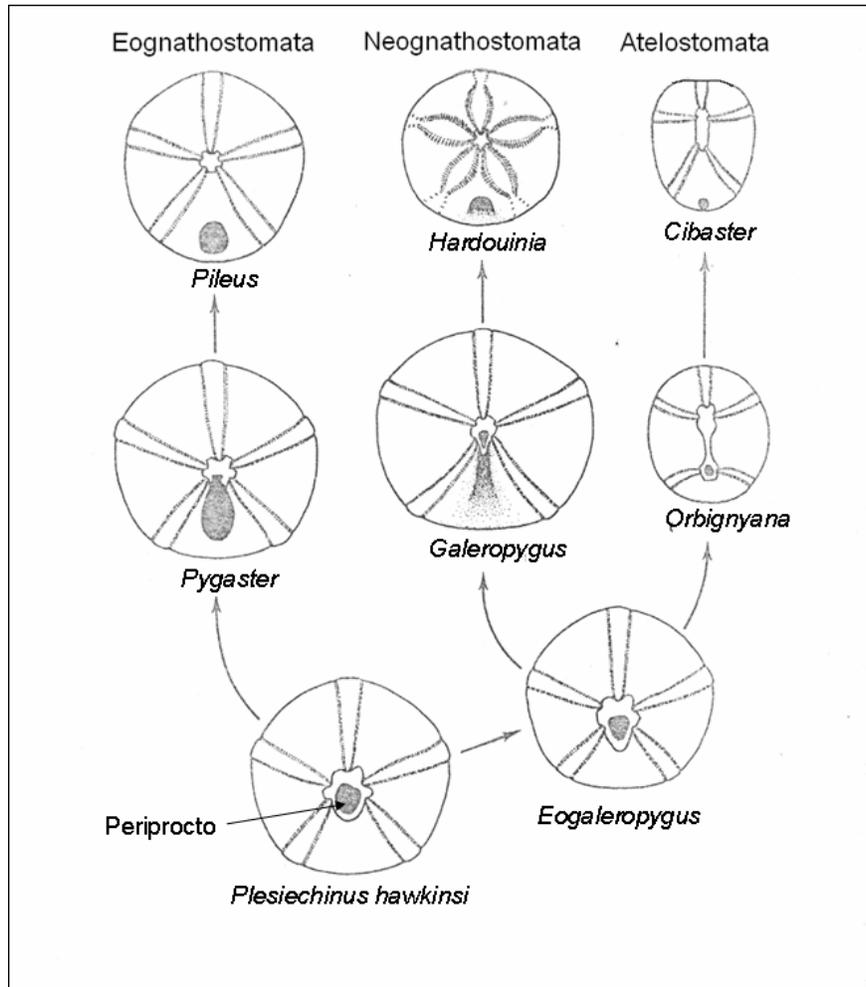


Figura 3. Principales tendencias en la evolución del sistema apical de erizos bilaterales de acuerdo a Smith (1984). Nótese como en los diferentes linajes el periprocto se desplazó fuera del sistema apical, no obstante, sólo en Atelostomata se estableció un alargamiento del eje anteroposterior.

### 3. Evolución del sistema apical

El sistema apical (SA) de los erizos marinos comprende al periprocto y las placas genitales (Saucede, T. 2004). Las placas del sistema apical son de importancia fundamental, ya que no sólo están directamente asociados con el sistema reproductivo, el sistema vascular

acuífero y algunos de los órganos sensoriales de los erizos marinos, sino que a partir de las placas oculares (PO), que se encuentran en los bordes del SA, se generan las placas coronales (Hawkins, 1912). El número de placas y la forma pueden variar de manera substancial, pero dado que las placas coronales surgen secuencialmente desde los vértices usados para el análisis cada vértice con sus placas puede ser visto como una repetición de partes con cinco módulos del mismo tipo (Eble, 2005), con una correlación a su vez en la expresión genética (Mooi, et al., 2005; Morís, 2007) y anatómica (Hotchkiss, 1998). De tal forma, Hawkins resalta la relevancia del SA en términos ontogenéticos y funcionales. El SA es una estructura cuyos elementos anatómicos, se disponen dentro de los límites de las PO y las placas coronales. Entonces, entender la dinámica de cambio del SA y sus placas asociadas, es necesario al momento de pretender un estudio comparativo de la forma geométrica de esta estructura. Resulta importante mencionar que, Hawkins (1912), señala a los estudios de Lóven como un primer trabajo comparativo para el SA. Y es justo a partir del plano Loveniano<sup>8</sup> (Fig. 2), que se genera la referencia que lleva a entender, primeramente, su importancia como elemento de diagnosis taxonómica, y posteriormente, como una referencia espacial de los desplazamientos de otros elementos morfológicos a través de la evolución.

Los cambios en el SA, son conspicuos en grupos postpaleozoicos. De hecho, es en Holoctypoida particularmente en *Pygaster* en donde se da la condición exocíclica, que lleva al periprocto fuera del SA (Hawkins, 1912). Agassiz (1904) y Lóven (1874), señalan que esta condición de ruptura del SA, ocurrida en el Jurásico temprano, tiende a reestablecer el vacío que deja el periprocto con una nueva organización de las placas genitales (PG), conservando a su vez la simetría pentamérica. Este resultado es visto en Spatangoida (Hawkins, 1912), así como en Holasteroida en los géneros *Pourtalesia* y *Echinosigra* (David, 1990).

---

<sup>8</sup> La ley de Loveniano determina el plano Loveniano y se establece a partir de la regla bbaba, señalando la inequidad de tamaño en las placas basicoronales adyacentes al peristoma. Cada ambulacro tiene dos filas de placas (a y b), bbaba, define las placas de mayor tamaño en una secuencia de ambulacros en contra de las manecillas del reloj (Mooi, 2004).

El trabajo de Hawkins, sobre los cambios en el SA de Hololectypoida, puede ser resumido en el esquema de la figura 4. En este esquema, Hawkins detalla los mayores cambios en este Orden. Como grupos basales se indican a *Plesiechinus* y a *Pygaster*. De acuerdo a Hawkins, la PG5 permanece en *Pygaster* y desaparece en *Plesiechinus*. La permanencia de la PG5 en *Pygaster* impide el contacto de las placas del sistema apical con las placas coronales de la región posterior (Fig. 4). De esta forma, esta línea evolutiva mantiene la PG5 aún cuando es imperforada en *Holectypus* (excepto en *Coenholectypus* donde a partir de una supuesta regresión vuelve a perforarse). Otra característica de la línea evolutiva de *Pygaster* esquematizada por Hawkins es el incremento en área de la PG2, dando paso así al SA etmofracto<sup>9</sup>.

---

<sup>9</sup> Etmofracto: Tipo de sistema apical en donde las placas genitales 1, 2, 3 y 4, entran en contacto; la placa genital cinco puede o no estar presente.

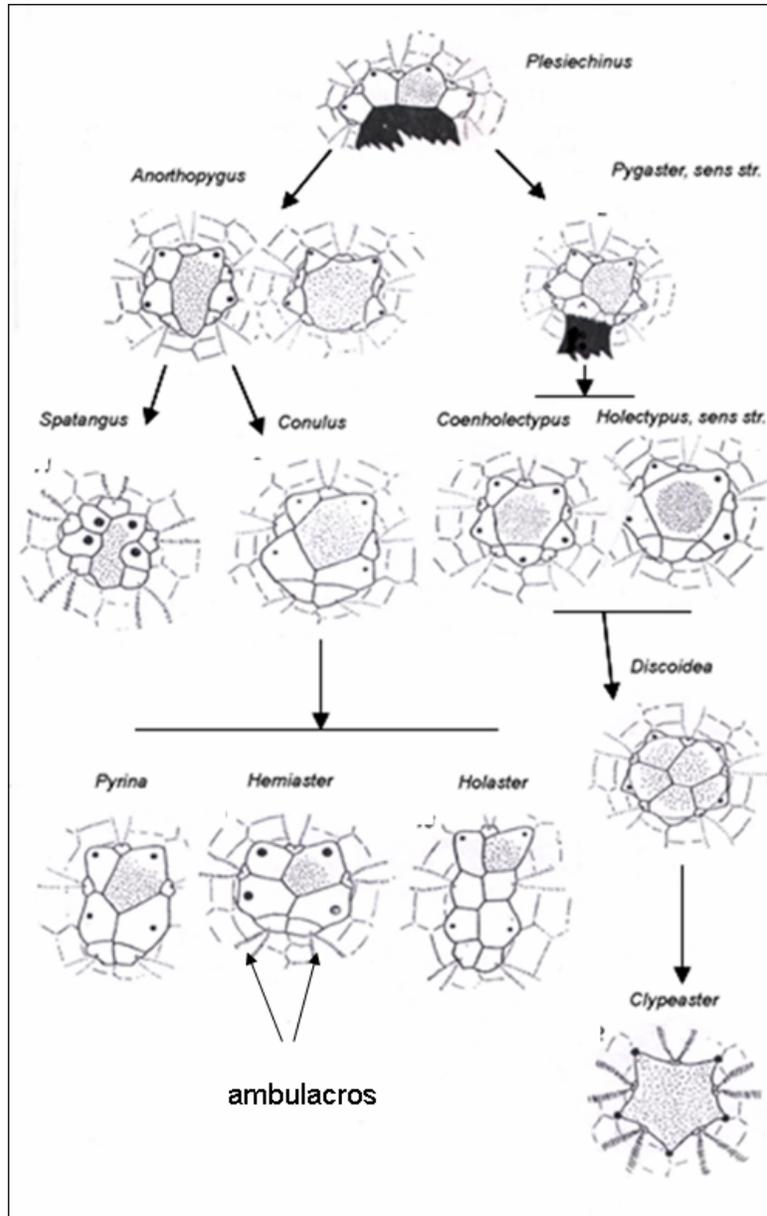


Figura 4. Evolución del sistema apical en donde se aprecian los cambios en las placas genitales, oculares, la madreporita y el periprocto (región oscura en *Plesiechinus* y *Pygaster*) en diferentes taxa (modificado de Hawkins, 1912). Las placas genitales se identifican a partir de los gonoporos (puntos negros), la madreporita a partir de puntos dispersos y las placas oculares muestran el inicio de cada ambulacro.

Continuando con el esquema de Hawkins (1912), en Discoidea las PG se fusionan, y el SA se vuelve monobasal<sup>10</sup> lo cual es característico de erizos postpaleozoicos, como los Clypeasteroideos que es el último grupo que se indica para la línea evolutiva de *Pygaster*. La fusión de las PG y la “invasión” funcional de la madreporita o PG2, es un hecho debatible que se detalla en el trabajo de tendencias evolutivas de Kier (1974). En este trabajo, Kier cita a Nichols (1972) para mencionar la hipótesis de que la reducción en el número de PG, durante el Cretácico tardío y en el Cenozoico temprano, así como el aumento del área de la madreporita, se deben a su mayor efectividad como órgano regulador de la presión en el sistema vascular acuífero. De acuerdo a estos autores, al parecer el cambio de tetrabasal<sup>11</sup> a monobasal ocurrió de manera abrupta durante el Cretácico tardío (Senoniano) en el grupo de los cassiduloideos. Kier (1974), citando a Duncan, *et al.*, (1882-1886), sostiene que este cambio es muy rápido e incluye a un gran número de especies. Mortensen, (1903) y Kier (1962) postulan que el estado tetrabasal se da en estadios tempranos de la ontogénesis y el estado monobasal o sistema “compacto” se da en el adulto. Sin embargo, al recurrir a la técnica de crossed nicols<sup>12</sup> se percatan de que el sistema es tetrabasal en el adulto. Kier, no acepta la hipótesis de la fusión de las PG debido a que sólo se observa una PG a partir de la técnica mencionada, inclinándose entonces por el incremento de la PG2 y la reducción de las otras placas (Fig. 5).

---

<sup>10</sup> Tipo de sistema apical en donde las placas genitales aparentemente se fusionan, siendo las líneas de las suturas obliteradas.

<sup>11</sup> Tipo de sistema apical en donde las placas genitales son cuatro y aún permanecen como entidades discretas.

<sup>12</sup> Técnica de tinción.

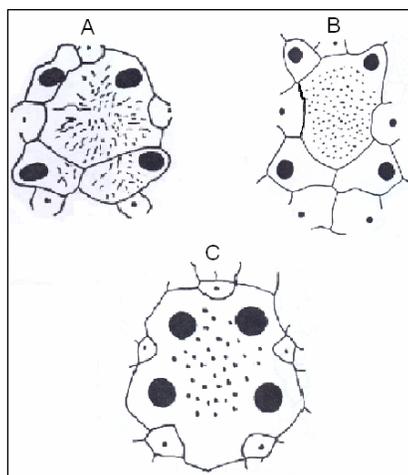


Figura 5. Evolución del sistema apical de tetrabasal a monobasal. De acuerdo a Kier (1974), la PG2 no se fusiona, como se describe en A, hasta tener la apariencia de C, sino que se incrementa en tamaño desde B hasta alcanzar el estado monobasal en C. Los puntos negros grandes, señalan los poros (gonoporos) de las PG.

Por otro lado, en el esquema evolutivo propuesto por Hawkins el SA adquirió la condición etmolítica<sup>13</sup>, en donde, una vez que el periprocto migra, la PG2 se extiende posteriormente. En esta línea evolutiva, Hawkins señala que la PG5 es omitida abruptamente por completo en el esquema anatómico. Sin embargo, varios autores (Jesionek-Szymanska; 1959, 1962, 1963, 1968, 1970; Mintz; 1968 y Fell; 1966), señalan que el proceso, más allá de ser abrupto, implica una transición evolutiva. Aunado a esto, se presenta la evidencia de Jesionek-Szymansk (1967) en donde se señala el descubrimiento de la PG5 en la parte posterior del periprocto en erizos irregulares, como: *Orbignyana canaliculata*, *Nucleolites elongatus* y *N. elunicularis*. De tal forma que el periprocto aún estaba encerrado por el SA (Fig. 6). También, Saucéde (2007), menciona que observó a la PG5 aunada a la región periproctal en un espécimen juvenil de *Pygaster triggeri*. De hecho, de acuerdo a la hipótesis de Gordon (1926; citado en Saucedo, 2007), la PG5 es incorporada en el área del periprocto en todos los erizos irregulares.

<sup>13</sup> Tipo de sistema apical en donde la placa genital 2 se extiende posteriormente entre las placas oculares I y II y genital 1 por un lado, y las placas oculares III, IV y V y genitales 3 y 4 por el otro; la placa genital 5, puede o no estar presente.

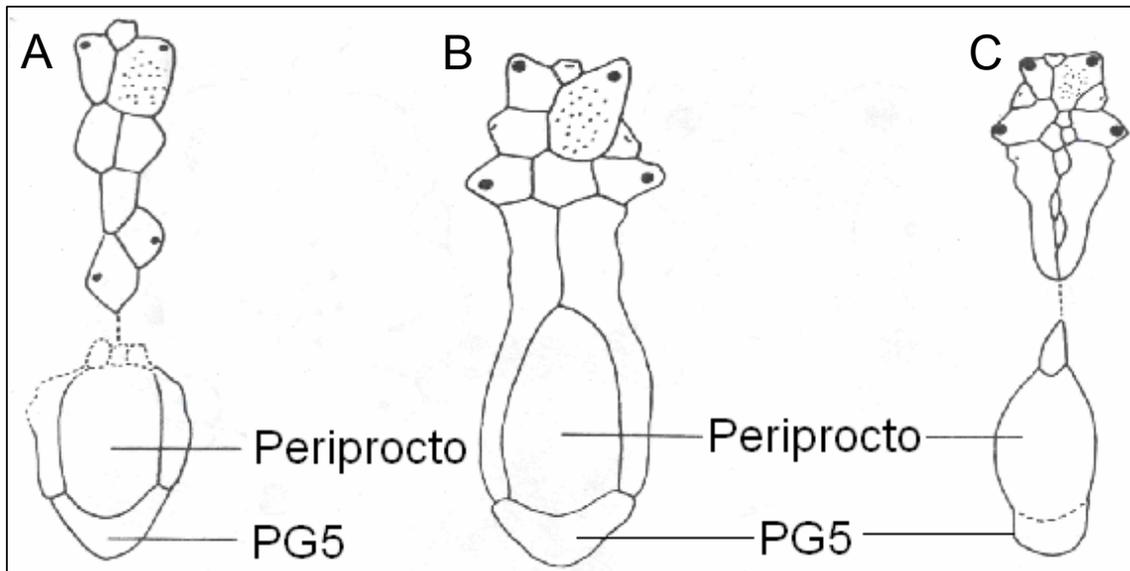


Figura 6. Sistema apical en A) *Orbignyana canaliculata*, B) *Nucleolites elongatus* y C) *N. elunicularis* en donde la quinta placa genital (PG5) aún esta unida el periprocto (Jesionek-Szymansk (1968); Tomado de Kier, 1974).

De acuerdo a los cambios mostrados en el SA, en el esquema de Hawkins (1912; fig. 4) el origen del SA de los spatangoideos está en la condición etmolítica de *Anorthopygus*. Continuando en este mismo esquema, en *Conulus* las dos PO y las dos PG posteriores desplazan a la madreporita y entran en contacto. Esto, a final de cuentas, tuvo como consecuencia un ligero incremento en tamaño en las 2 PG posteriores y el acomodo anterior en *Holaster* de la PG2 entre las PO II y IV posteriormente y la PO III anteriormente. Como consecuencia de esto ocurrió un elongamiento del SA. Otros elongamientos más moderados son visibles en *Pyrina* y *Hemiaster*. Fisher (1966; citado en Kier, 1974) postula que la evolución del SA en Spatangoideos se da de un SA alargado, típico de *Toxaster*, a un sistema etmofracto propio de *Hemiaster* y posteriormente a un sistema etmolítico como en *Brissus* (Fig. 7).

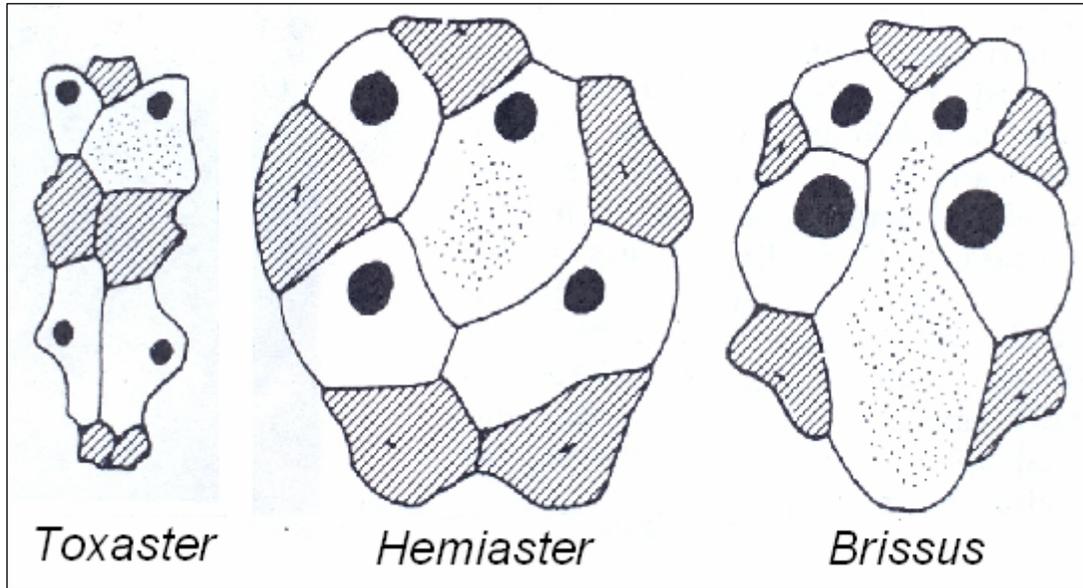


Figura 7. Evolución del sistema apical en Spatangoidea según Fisher, (1966). Los puntos negros grandes, señalan los poros (gonoporos) de las PG. Las PO se marcan con líneas diagonales.

Otra revisión exhaustiva del SA, se incluye en el trabajo de Kier en 1974. En ese escrito, se dan detalles del significado funcional de algunas tendencias morfológicas en erizos marinos. Kier, se enfoca principalmente en dos puntos cruciales en la evolución del SA, 1) El rompimiento del periprocto y 2) La reducción de las PG; postulando que, a partir de estos, es posible hacer la síntesis de rutas evolutivas en los diferentes grupos. En su revisión, Kier (1974) incluye las descripciones taxonómicas de dos Órdenes: Holasteroidea y Spatangoida, cuyas PG se han reducido durante la evolución. También da cuenta de los cambios en el SA de seis grupos: Cidaroida y No Cidaroides, dentro de los regulares, Holoctypoida, Cassiduloida, Holasteroidea y Spatangoida, en los irregulares. En cuanto a los Cidaroides, Kier resume que el SA evoluciona en el Jurásico, de un sistema con un periprocto circular o pentagonal con oculares exsertos<sup>14</sup>, a un sistema de las especies vivientes con un periprocto pentagonal con los oculares posteriores comúnmente insertos (Fig. 8).

<sup>14</sup> Oculares sin contacto con el periprocto.

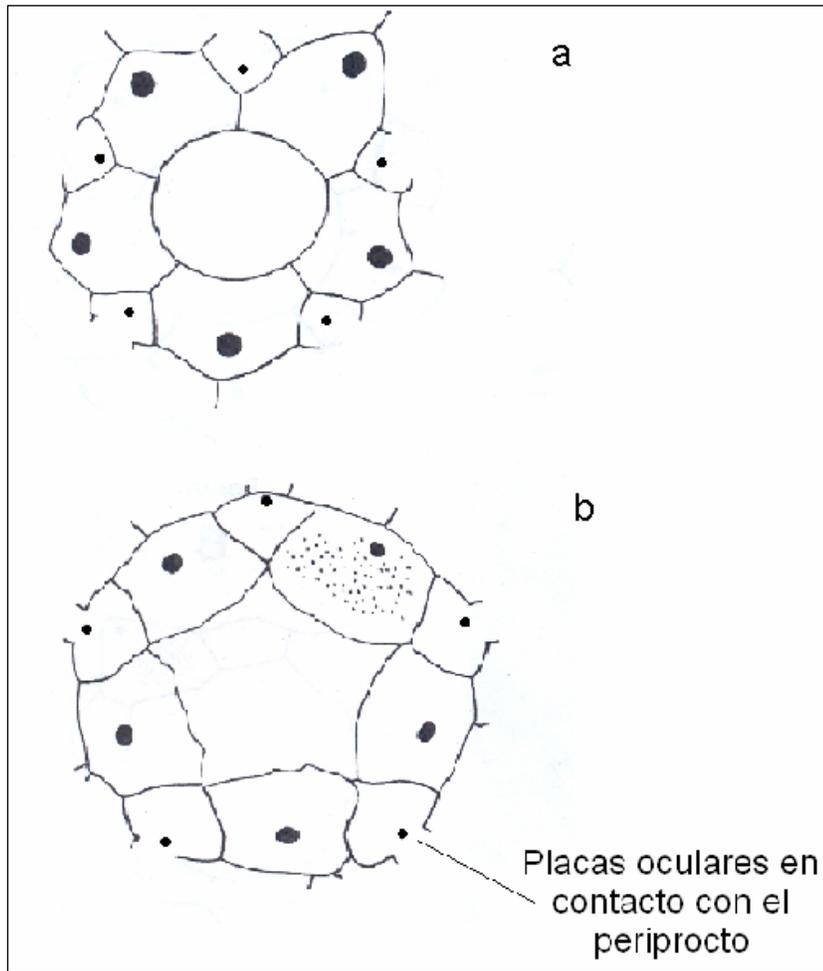


Figura 8. Esquema de los pocos cambios ocurridos en el sistema apical de Cidaroida. A) *Diplocidaris gigantea* (L. Agassiz) del Jurásico temprano y B) Una especie reciente *Cidaris rugosa* (H. L. Clark). Los puntos negros grandes, señalan los poros (gonoporos) de las PG. (Tomado de Kier, 1974).

Kier, continúa su estudio con especies regulares no cidaroides. *Hemipedina etheridge* (Wright); del Jurásico temprano (Horaciano) así como *Pedina sublaevis* (L. Agassiz) del Jurásico tardío (Calloviano) muestran una organización de las PG idéntica a ejemplares actuales de la Familia Pedinidae, tales como *Caenopedina mirabilis* (Döderlein). De tal forma que los únicos detalles que resalta es la inserción de las PO posteriores en las placas del periprocto (Fig. 9), así como la aparición de más de una placa suranal en algunas especies del género *Acrosalenia*.

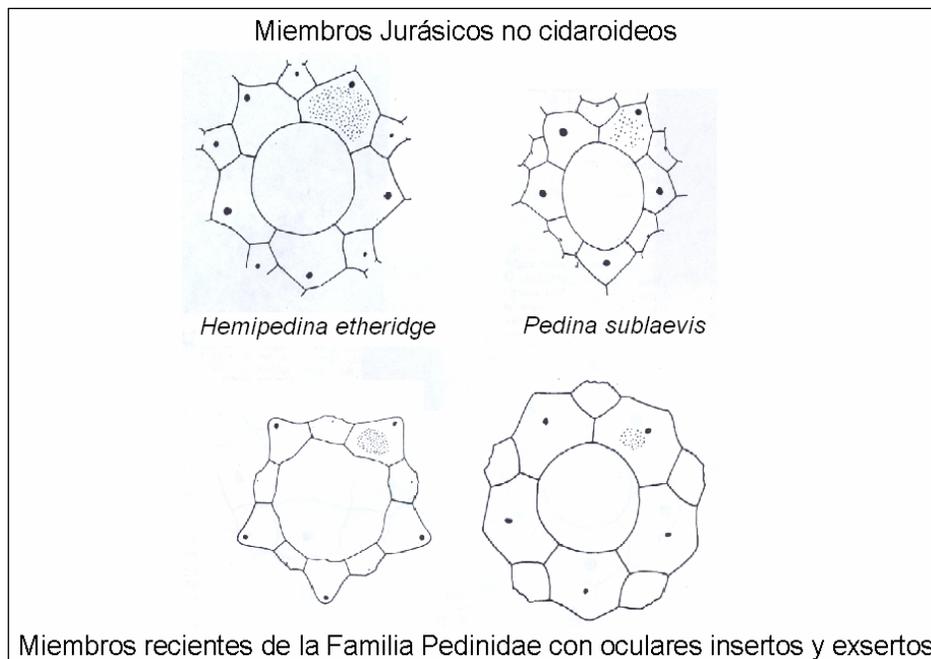


Figura 9. Esquema de los pocos cambios ocurridos en el sistema apical de especies no cidaroideas, en donde se comparan especies del Jurásico temprano con especies recientes (Tomado de Kier, 1974). En los miembros jurásicos, las placas oculares no están unidas al periprocto en ambos casos (oculares exsertos). En los miembros no jurásicos, en algunos casos (izquierda inferior) los oculares se insertan al periprocto.

En cuanto a la discusión que hace de Holoctypoida y a diferencia de Hawkins (1912), Kier se centra en la tendencia por cada Orden taxonómico, considerando sus asociaciones filogenéticas. Tal tendencia, es de un SA en especies Jurásicas con 4 poros genitales, PG5 perforada y algunas placas suplementarias hacia algunas especies Cretácicas con la PG5 perforada sin placas suplementarias (Fig. 10). La tendencia evolutiva de Cassiduloida que menciona Kier (1962) es hacia el típico SA de este grupo consolidado durante el Cretácico (Neocomiano), con 4 PG y sin placas complementarias presentes en el Jurásico. Tal SA monobasal, que define a la Familia Cassiduloidea actual, es claro en *Phillobrissus gresslyi* (Agassiz) (Fig. 11).

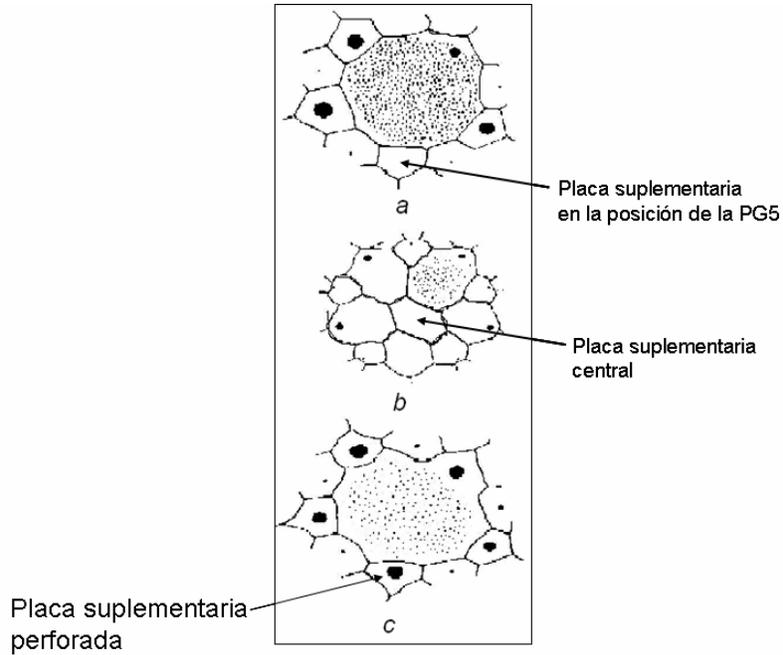


Figura 10. Evolución del sistema apical en Holoctypoidea. a) Sistema apical Jurásico con 4 poros genitales y placa suplementaria imperforada, en la posición de la PG5, b) Sistema apical con placa suplementaria en la región central, c) placa suplementaria perforada. (Modificado de Kier, 1974).

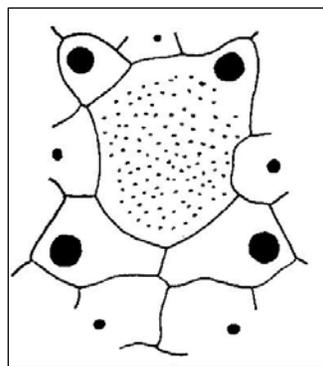


Figura 11. Sistema apical de *Phillobrissus gresslyi* (Agassiz), perteneciente a la Familia Cassiduloidea. Las placas genitales se muestran con puntos grandes como gonoporos. La madreporita se señala con puntos dispersos. (Tomado de Kier, 1974).

En la dinámica del SA en Holasteroidea, se ha hecho hincapié en la elongación del SA y la separación de las PG anteriores de las posteriores por las PO II y IV (Kier, 1974; Smith, 2004b y Saucedo, 2004; 2007). A su vez, Kier (1974) menciona los pocos cambios experimentados desde los Holasteroideos Cretácicos hasta los actuales. Entre las pocas diferencias que señala en los miembros de Pourtalessidae (cuyas especies son recientes) con otras especies, destaca que la familia Pourtalessidae mantiene sus placas genitales unidas y en un número reducido. A su vez, sugiere una tendencia evolutiva hacia un sistema etmolítico. No obstante, en trabajos posteriores, como el de Smith, (2004) y Saucedo (2004), se ha dejado claro que existen al menos cuatro cambios notables entre algunos miembros de las Familias de este Orden:

- 1) La disyunción entre las PO posteriores y el resto del SA, que ocurren durante la ontogenia.
- 2) La pérdida de la PG 3, que ha ocurrido al menos tres veces de manera independiente.
- 3) La presencia de gonoporos en PO.
- 4) La dispersión de los hidroporos de la PG2 sobre las placas contiguas (hecho que ocurre también en otros Órdenes de la Clase).

Por otra parte, Smith (2004) también menciona que Lovén interpreta la aparente ausencia de PO al inicio de los ambulacros II y IV, como PO reducidas en la zona adyacente aboral del SA de tales ambulacros. No obstante, Saucedo (2004) ha demostrado que no hay ausencia ni reducción de las PO, como Lovén lo sugiere. Considerando que el esqueleto axial<sup>15</sup> (y particularmente los ambulacros) están asociados al sistema vascular acuífero,

---

<sup>15</sup> De acuerdo a la teoría axial/extraxial propuesta por David, *et al.* (1996, 1999, 2000) y Mooi, *et al.*, (1998, 2000), el esqueleto axial es derivado exclusivamente del rudimento imaginario (estructura discoidal a

Saucede (2004) se percató que las aparentes PG perforadas, son en realidad PO perforadas, lo cual es inusual (Fig. 12). Este hecho es soportado a partir de tres argumentos; 1) la consideración anatómica del sistema acuífero vascular, cuyo inicio se ubica en las PO, en las placas más jóvenes de los ambulacros, 2) el estudio comparativo del SA de *Pourtalesia* y el patrón apical conservativo que caracteriza a los Holasteroideos, y 3) el estudio de la ontogenia del SA en *Pourtalesia* y *Echinosigra*. En este mismo trabajo, Saucede (2004) señala los cambios en el SA de la Familia Pourtalesiidae, usando a *Pourtalesia miranda* (Agassiz) a partir del estado plesiomórfico en *Stereopneutes relictus* (Fig. 13). El estado plesiomórfico de *S. relictus* es el estado típico de la Familia Holasteridae, en donde el SA es elongado y las placas se encuentran en pares. Las PO I y V se unen en la región posterior, continuando con las PG 1 y 4, después las PO II y IV y, por último, las PG 2 y 3, con la PO3 en la región anterior. En este SA típico las PG están perforadas, lo cual denota un cambio drástico con *P. miranda*, ya que en esta especie, como se ha mencionado previamente, las PO se encuentran perforadas.

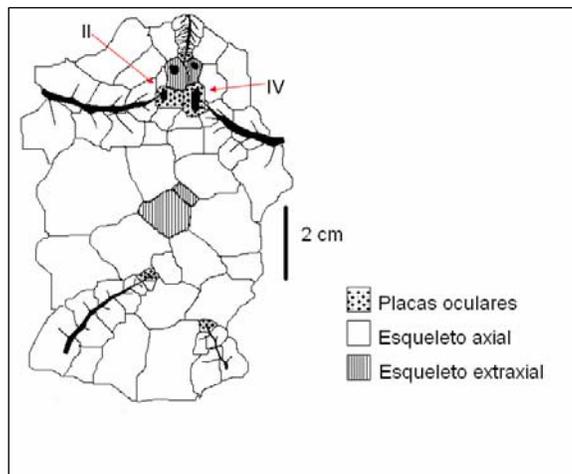


Figura 12. Esquema en donde se muestra la asociación de las placas oculares al sistema vascular acuífero. Este hecho ha sido usado como un argumento para demostrar que las aparentes placas genitales perforadas en realidad son placas oculares perforadas (Tomado de Saucéde, 2004).

---

partir de la que se genera el estado adulto), en tanto que la región extraxial es derivada del tejido no rudimentario de la larva pluteus.

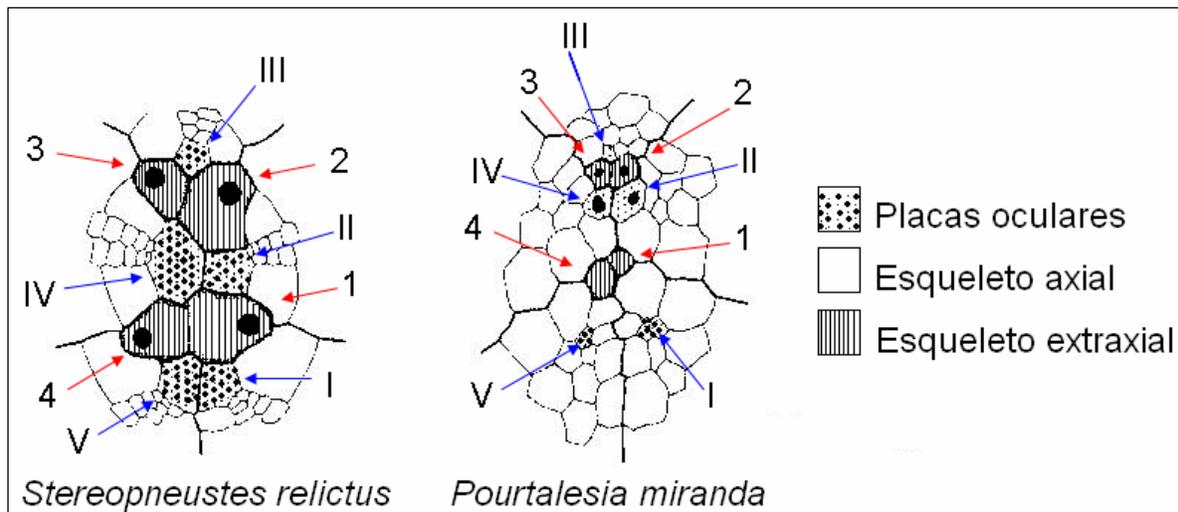


Figura 13. Sistemas apical pleisomórfico de a) *Stereopneustes relictus* y el estado apomórfico en b) *Pourtalesia miranda*. Los números indican homologías entre placas (modificado de Saucéde, 2004).

Aunado a esto, en *P. miranda* el SA se ha modificado al perder la perforación en las PG 1 y 4. A su vez, el SA se reacomoda en tres unidades, 1) un trivium formado por las tres PO anteriores (II, III y IV) y las dos PG anteriores (2 y 3); 2) las dos PG extraxiales imperforadas que son homólogas a las dos PG posteriores (1 y 4) de otros Holasteroideos y 3) las dos PO posteriores que en estas especies se encuentran separadas entre sí. En ese mismo trabajo, Saucéde (2004), aún cuando su objetivo no es exponer de forma detallada los cambios en el SA dentro la Familia Pourtalesiidae, si esquematiza la variabilidad que existe en seis especies de este grupo taxonómico, considerando las homologías con base en el concepto de las zonas de crecimiento<sup>16</sup> dadas por la teoría axial/extraxial y la OPR. Continuando con trabajos referentes a la evolución del SA en Holasterioda, Smith (2004), en su trabajo sobre filogenia y sistemática de equinoideos holasteroideos, esquematiza la

<sup>16</sup> Cada zona de crecimiento de acuerdo a la teoría axial/extraxial, está definida por una placa ocular como eje principal en donde se incluyen las dos filas de placas ambulacrales en el centro y solo una fila de placas interambulacrales al lado de cada par de placas ambulacrales.

variabilidad entre spatangoideos, collyritideos y holasteroideos (Fig. 14), así como la variabilidad interespecífica en holasteroideos (Fig. 15).

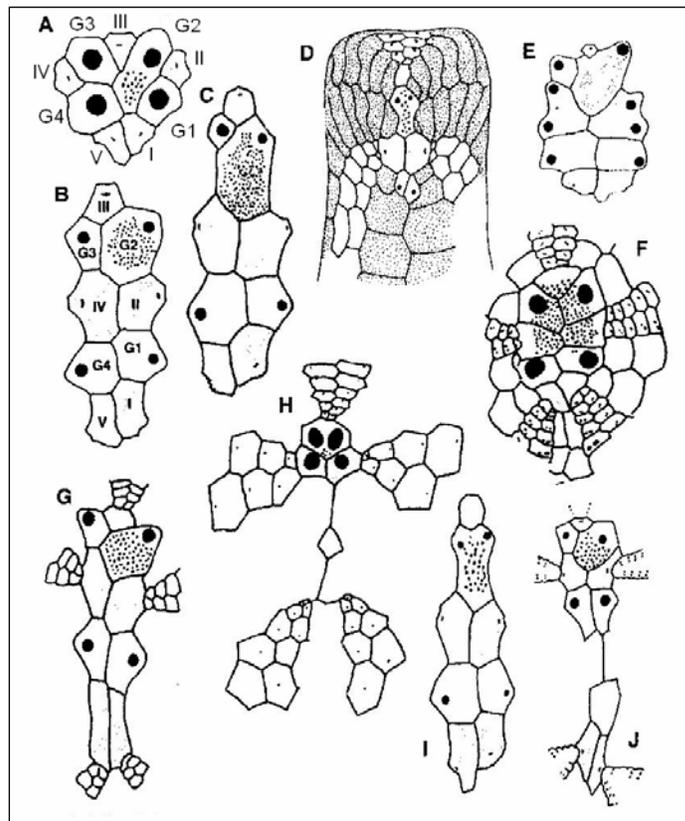


Figura 14. Esquema de la variabilidad del sistema apical en diferentes grupos. La nomenclatura para las placas se muestra en A. Las placas genitales se muestran como G1...G5 y las placas oculares con números romanos. a) *Washitaster* sp., b) *Holaster subglobosus* (Leske), c) *Infulaster* sp., d) *Hagenowia rostrata* (Forbes), e) *Guettaria grandidieri* (Cotteau), f) *Hemipneustes arabicus*, g) *Eoholaster laffittei* (Devries), h) *Pourtalesia tanneri* (Agassiz), i) *Infulaster excentricus* (Woodward), j) *Proholaster auberti* (Gauthier) (Tomado de Smith, 2004).

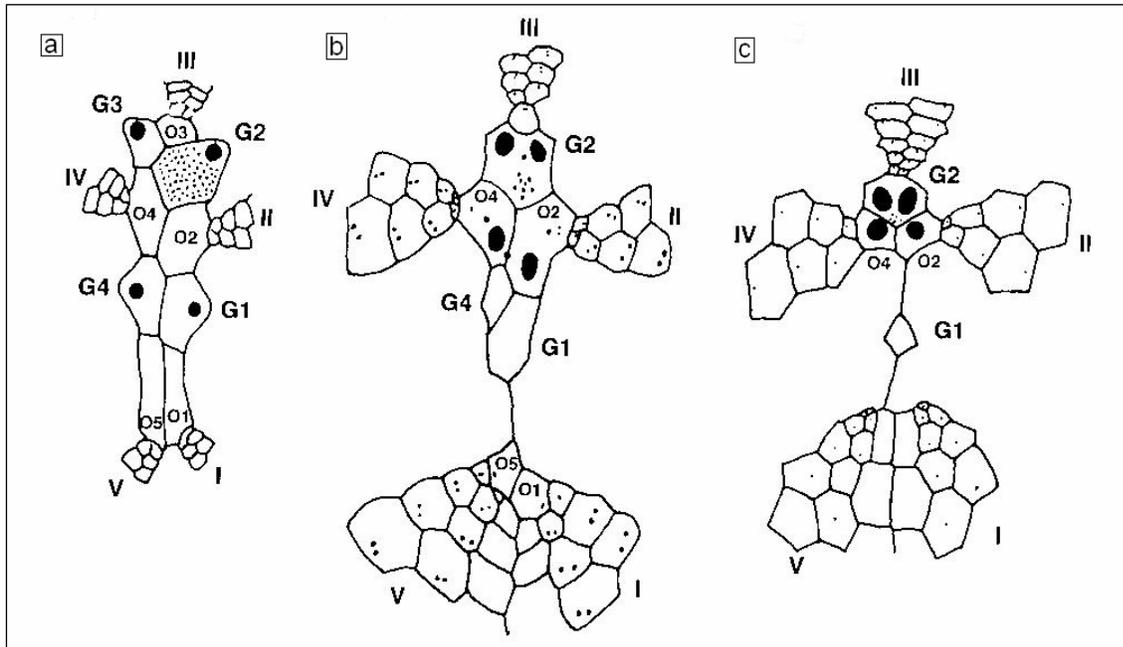


Fig. 15. Variabilidad interespecífica en Holasteroidea acorde a Smith (2004). Las placas genitales se muestran como G1...G5 y las placas oculares como O1...O5. Los números romanos señalan el ambulacro asociado a las PO. a) sistema apical típico, b) *Galeaster bertrandi* (Seunes), y c) *Pourtalesia tanneri* (Agassiz).

El esquema de la figura 14 de Smith (2004), tiene la intención de dar detalles de los caracteres a usar en su análisis cladístico, sin embargo, a criterio del autor del presente trabajo, es un referente sintetizado de la variabilidad del SA, dentro de las morfologías más modificadas en la Clase Echinoidea. Las morfologías incluidas en la figura 14 van desde el SA etmofracto de los spatangoideos típico de *Washitaster* sp., pasando por el elongamiento de holasteroideos tales como *Holaster subglobosus* (Leske), *Infulaster* sp. y *Eoholaster laffittei* (Devries), hasta modificaciones atípicas como *Hagenowia rostrata* (Forbes), cuya pentamería se encuentra reducida a un desarrollo antero-posterior extremo con una topología inusual. En este mismo esquema, también se detalla la organización ya mencionada de un pourtalesido (*Pourtalesia tanneri*; Agassiz), así como del collyritido

*Proholaster auberti* (Gauthier), en donde se señala el conspicuo desprendimiento del trivium y el bivium, común en Disasteridae. El segundo esquema de la figura 15, es similar al que Saucedo (2004) incluye en su trabajo, ya que se muestra un SA estándar de un holasteroideo y la variabilidad con respecto a *Pourtalesia tanneri* (Agassiz) y *Galeaster bertrandi* (Seunes). De hecho, en ese trabajo Smith (2004) menciona el hallazgo de Saucedo (2004), e incluye en su esquema como PO perforadas a las anteriormente reconocidas como PG perforadas, marcando como única diferencia con *P. miranda* la hipotética PG1 solitaria de *P. tanneri*. Smith (1984), en un compendio anterior, incluye una síntesis más ilustrativa referente a la evolución del sistema apical (Fig. 16). Esta síntesis, desde el punto de vista del autor del presente trabajo, es la que mejor ilustra los cambios propios del sistema apical, aludiendo a su vez a las principales tendencias en el mapeo de la variabilidad del sistema apical.

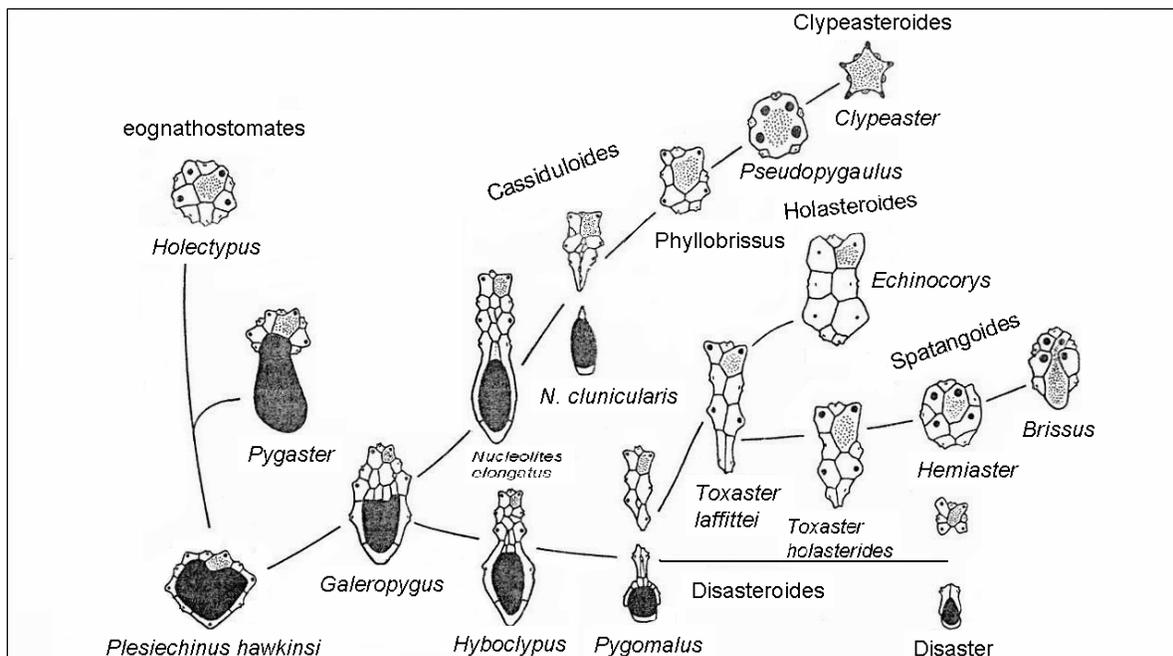


Figura 16. Cambios evolutivos en el sistema apical de erizos bilaterales. Las líneas no necesariamente indican líneas de descendencia, muestran tendencias evolutivas (Tomado de Smith, 1984).

También, David (1988) esquematiza la variabilidad en el SA en Holasteroidea, a partir de un SA típico como el de *Echinocorys sulcata*, usándolo como estado plesiomórfico. Los estados apomórficos que señala son los de: *Guettaria rocardi* en donde se desarrollan numerosos poros genitales en la PO II y IV; *Somaliaster cf. magniventer*, con un SA apical etmofracto típico al de los spatangoideos (aún cuando se menciona que este género es clasificado como Holasteroidea) y, por último, *Hagenowia rostrata* y *Pourtalesia laguncula*, en donde el SA apical es disjunto por los interambulacros 1 y 4, que se encuentran en la línea media. Abundado sobre el trabajo de Smith (2004), quien hace una síntesis de la variabilidad del SA dentro de las morfologías más modificadas en la Clase Echinoidea, con la intención de dar detalles de los caracteres a usar en su análisis cladístico, Saucedo (2007) no sólo da detalles de la variabilidad, sino que hace un recuento de la dinámica de las placas del SA y de la paleontología de la exociclicidad en equinoideos irregulares del Jurásico. De esta forma, reexamina la definición de irregularidad, rechazando así el exociclismo como una sinapomorfía definitiva de la irregularidad (e.j. El caso de *Holactypus* en donde aún cuando existe un desplazamiento del periprocto fuera del SA, se mantiene con simetría radial), y considera la importancia de otros caracteres, particularmente la alta densidad de los tubérculos y espinas y la disminución de tamaño de estas últimas con respecto a otros grupos. En cuanto a la exociclicidad, Saucedo (2007) ofrece detalles de las placas suplementarias asociadas al rompimiento y migración del periprocto fuera del SA. De acuerdo a ese trabajo, las placas suplementarias aparecieron por vez primera en el género *Galeropygus* y muestran una progresiva desaparición en todos los taxa durante el Jurásico tardío, una vez que el periprocto y el SA están completamente separados (excepto en *Holactypoidea*). En ese mismo, trabajo Saucedo (2007), da ejemplos de placas suplementarias en diferentes grupos, como por ejemplo en taxa “regulares”, como la Familia *Acrosaleniidae*, caracterizados por una posición excéntrica del periprocto dentro del SA (Fig. 17). Por último, debido a que las placas suplementarias, no se desarrollan en la región de las PO, tal como lo propone la OPR, y se establecen en una región diferente y dentro del SA, Saucedo (2007) establece que las placas suplementarias son componentes del sistema esquelético extraxial.

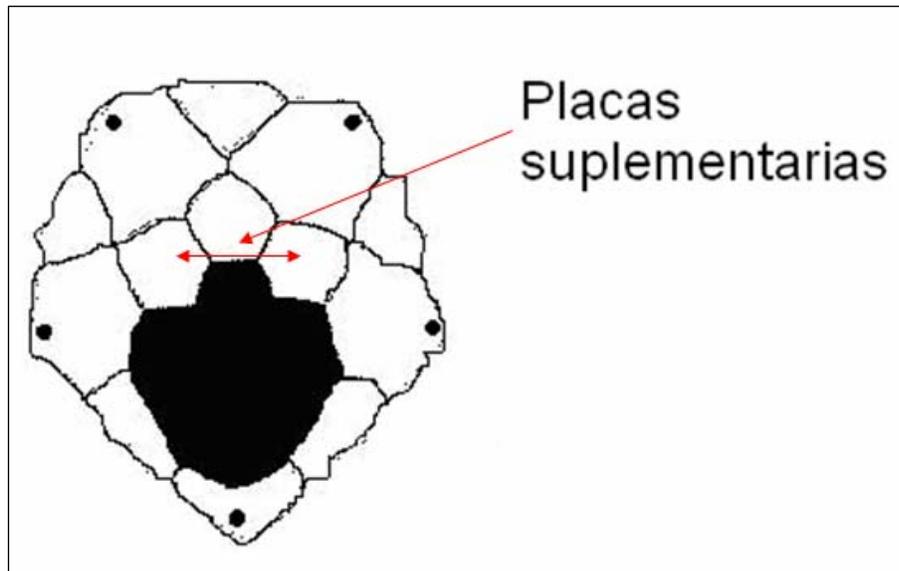


Fig 17. Placas suplementarias y excentricidad del periprocto en el sistema apical de la Familia Acrosaleniiidae (Tomado de Saucéde, 2007).

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo general**

Reconocer las propiedades de la simetría pentagonal en erizos marinos, en términos de sus restricciones y evolucionabilidad morfológica, usando una medida formal de la regularidad del sistema apical.

### **Objetivos particulares**

- Cuantificar la regularidad del sistema apical en la filogenia y durante el tiempo geológico.
- Construir el morfoespacio de estrellas pentaméricas, incorporando como parámetro a la eutacticidad como medida de la regularidad.
- Determinar las posiciones geométricas de los diferentes clados dentro del morfoespacio.
- Determinar las implicaciones del factor “número de módulos” en la regularidad matemática.
- Determinación de la relevancia espacial de la regularidad mediante argumentos geométricos.

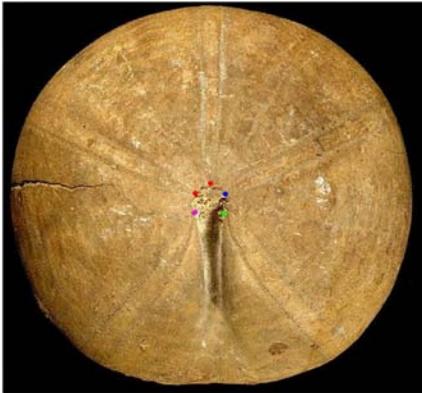
## **HIPÓTESIS**

La eutacticidad es una medida de la regularidad matemática de una forma con simetría pentagonal. Aplicada a los erizos de mar, con el enfoque de morfología teórica, permite definir posibilidades morfológicas de cambio en la evolución de los erizos marinos, a partir del análisis del sistema apical.

## MATERIALES Y MÉTODOS

La muestra experimental consistió de 157 fotografías de calidad digital. Estas fotografías fueron usadas como referentes de las coordenadas vectoriales en las estrellas pentaméricas, a partir de las placas oculares (PO), en el disco apical.

**a**



**b**

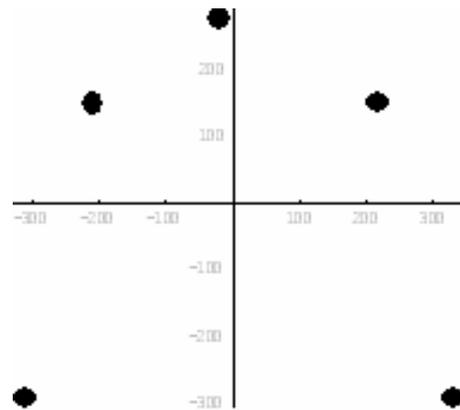


Figura 18. Obtención de coordenadas a partir del sistema apical. a) *Galeorepygus sublaevis* con los puntos en las PO generados por *MakeFan6* b) Estrella de *Galeropygus sublaevis* con su centroide generada en *Mathematica 6*.

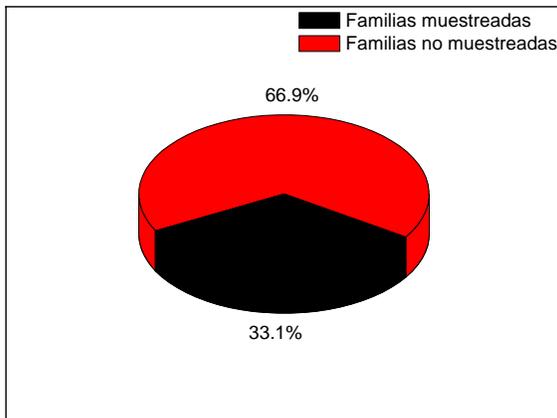
## Muestra experimental

157 ejemplares pertenecientes a 47 Familias actuales y extintas (Tabla 1) de las 95 reportadas por Lebrun, P., (2000):

- 37 ejemplares de la colección del Instituto de Ciencias del Mar, UNAM.
- 120 fotografías del Museo Británico de Historia Natural:

<http://www.nhm.ac.uk/research-curation/projects/echinoid-directory/index.jsp>

a



b

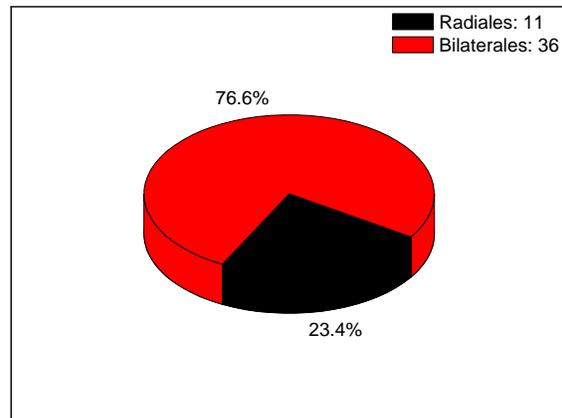


Figura 19. Muestra experimental. a) Porcentajes de Familias muestreadas del total de las 95 reportadas por Lebrun, P., (2000). b) Porcentaje de Familias radiales y bilaterales en el muestreo.

# RESULTADOS

## 1. Naturaleza estocástica de la eutacticidad

A partir de las imágenes digitales de los 157 especímenes estudiados, se obtuvieron las coordenadas de los centros de las placas oculares de cada uno de ellos, usando el software morfométrico *MakeFan6* (<http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>). Con esto, se obtuvieron 157 conjuntos de 5 coordenadas, cada uno de ellos apuntando a los vértices de una estrella pentagonal. Posteriormente estos datos fueron procesados por medio del programa *Mathematica*®, versión 6, para determinar el centro de masa de cada uno de los conjuntos y determinar la medida de eutacticidad,  $\varepsilon$ , de cada una de las 157 estrellas. Los resultados se muestran en la Figura 20. De la figura se infiere que se tiene una alta probabilidad de obtener estrellas con alta eutacticidad a partir de los sistemas apicales.

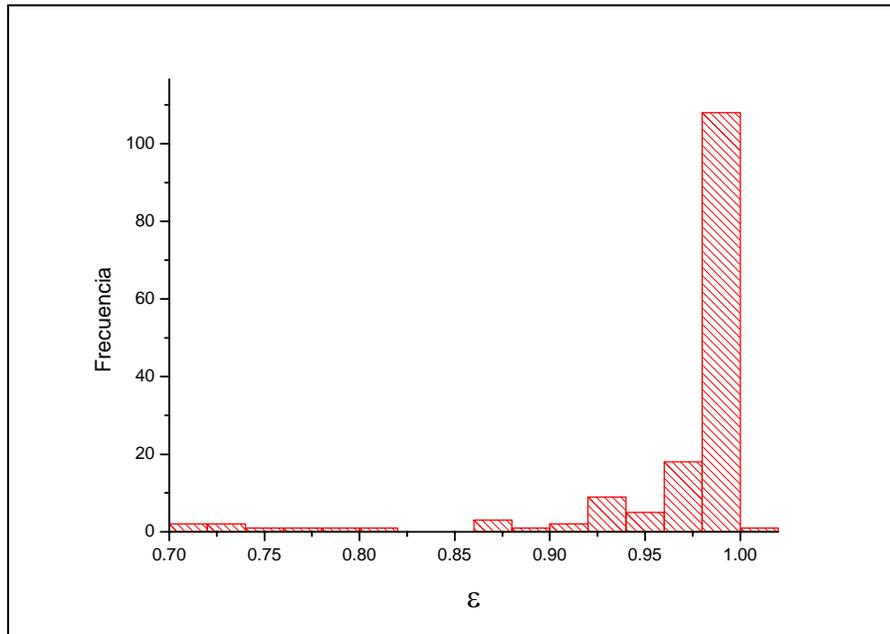


Figura 20. Distribución de frecuencia para el valor de  $\varepsilon$  en el sistema apical de los 157 ejemplares de erizos marinos analizados en este trabajo.

Dado este resultado, en una primera instancia, debemos descartar que el origen de la alta eutacticidad observada en los erizos marinos tenga un origen aleatorio. Una aproximación estadística a esto es necesaria en este punto para esclarecer esta posibilidad. Para ello se generaron numéricamente 201 estrellas bilaterales con bivium y trivium con parámetros aleatorios (el número de estrellas se estableció así para considerar una  $n$  similar en ambos grupos). Estas estrellas fueron generadas de la siguiente manera. Si nos referimos al esquema de la Figura 27, una estrella bilateral, queda determinada por tres magnitudes y dos ángulos  $(a,b,c,\alpha,\beta)$ . Para tener consistencia con el rango de tamaños diametrales de los erizos muestreados (aproximadamente entre 1.5 y 10 cm), consideramos valores numéricos aleatorios entre 1 y 10 para los parámetros  $(a,b,c)$  y, para preservar la existencia de bivium y trivium, valores numéricos aleatorios entre 0 y  $\pi/2$ , para los parámetros  $(\alpha,\beta)$ . La intención fue comparar las distribuciones de probabilidad de los datos muestreados (medidas de los especímenes) y los datos experimentales (estrellas aleatorias).

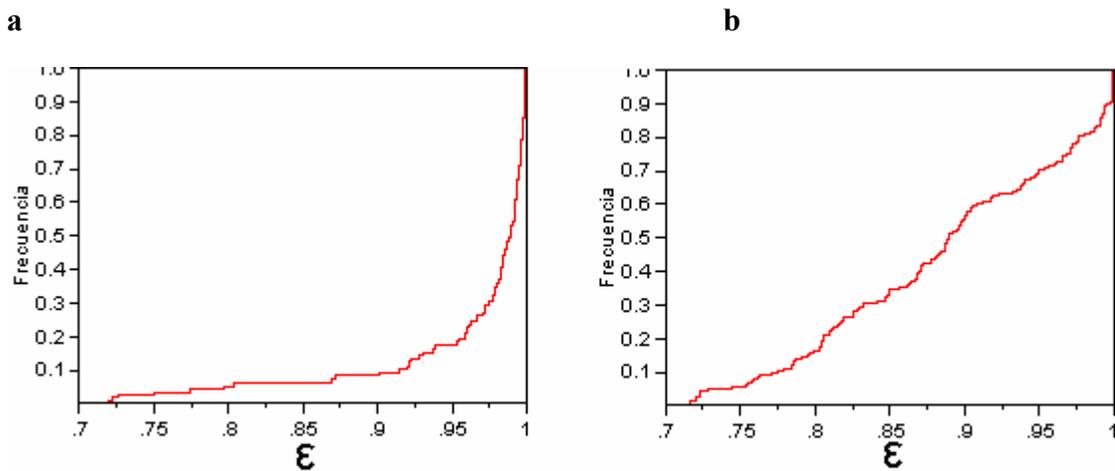


Figura 21. Distribuciones acumuladas de probabilidad para a) los datos muestreados y b) los datos experimentales (estrellas aleatorias). La prueba de Shapiro Wilk indico un valor de 0.534789 para los datos muestreados y 0.8530018 para los datos experimentales, con una  $p < 0.00001$  para ambos casos.

En la Figura 21 se muestran las frecuencias de probabilidad para los datos muestreados (a) y los experimentales (b). La probabilidad de que pertenezcan a muestras con una distribución normal, acorde a una prueba de Shapiro-Wilk, está por debajo de  $\alpha = 0.05$

( $P < 0.00001$ ), por tanto se rechaza este hecho. La prueba de inequidad de varianzas, también rechazó la hipótesis nula de varianzas homogéneas ( $F_{156,200} = 92.1658$ ;  $P \leq 0.0001$ ). Entonces, una vez que se concluyó la no normalidad y heterogeneidad de varianzas, consideramos que las pruebas relevantes (como establecer la naturaleza estocástica de la eutacticidad y determinar variaciones en este parámetro a través del tiempo) se llevarían a cabo con pruebas no paramétricas. La prueba de Wilcoxon/Kruskall-Wallis permitió usar una escala continua (como  $\varepsilon$ ) para poder comparar los 157 ejemplares medidos contra las 201 estrellas experimentales. La probabilidad ( $P \leq 0.0001$ ,  $\chi_{0.05}^2 = 68.2579$ ) rechaza una naturaleza aleatoria de la eutacticidad. Este hecho, implica que la regularidad de las estrellas medidas es estadísticamente diferente a una muestra generada de manera aleatoria.

## **2. Determinación de nivel taxonómico a usar en el análisis comparativo de eutacticidad**

Para el análisis comparativo de los datos muestreados, es importante determinar el nivel taxonómica a usar, para lo que tenemos disponibles los niveles Familia y Orden. En la Figura 22 se muestra un análisis de la desviación estándar de los valores de  $\varepsilon$  en cada uno de esos niveles, en donde se consideraron sólo los ejemplares bilaterales, ya que los radiales presentan poca variabilidad en el valor de  $\varepsilon$ . De los resultados mostrados en la Figura 22, se observa que el nivel taxonómico de Familia presenta más homogeneidad, por lo que decidimos usar ese nivel en las pruebas comparativas. Aún más, también se compararon diferencias del valor de eutacticidad entre diferentes taxa, (donde  $P \leq 0.0001$  y  $\chi_{0.95}^2 = 78.8904$ ), mostrando diferencias significativas en los valores de eutacticidad a nivel de Familia.

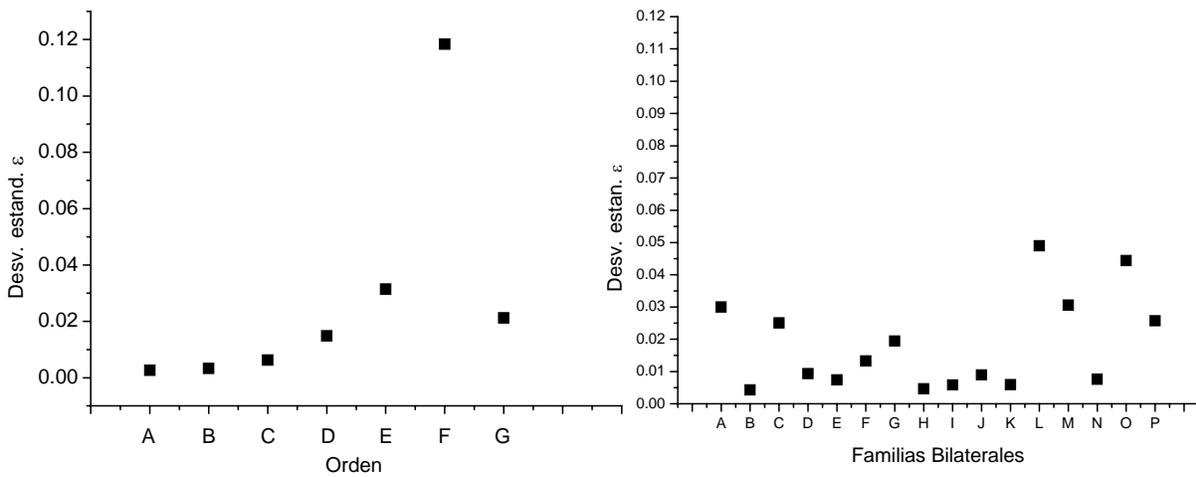


Figura 22. Desviación estándar en valores de eutacticidad en dos niveles taxonómicos diferentes, a) Orden y b) Familia en Irregularia. El intervalo de esta estadística a nivel de Superorden es entre 0.001 y 0.12, en tanto que al nivel de Familia es 0.005 y 0.05. a) A: Cidaroida, B: Diadematacea, C: Echinacea, D: Holoctypoida, E: Cassiduloida, F: Clypeasteroida, G: Holasteroida (la variabilidad en este grupo es notable), H: Spatangoida, b) A: Pygasteridae, B: Holoctypidae, C: Cassiduloidae, D: Clypeasteridae, E: Arachnoidae, F: Fibulariidae, G: Neolaganidae, H: Rotulidae, I: Echinarachniidae, J: Scutellidae, K: Collyritidae, L: Toxasteridae, M: Micrasteridae, N: Brissidae, O: Hemiasteridae, P: Schizasteridae.

Una vez que se concluyó que el nivel taxonómico de familia es el apropiado en esta parte del análisis, se generó una gráfica de dispersión, con la finalidad de observar de manera más clara la distancia entre los valores de eutacticidad (Fig. 23).

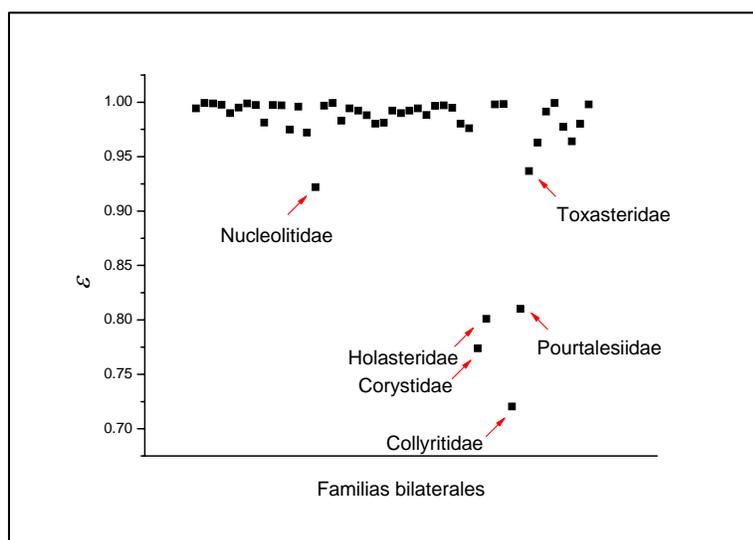


Figura 23. Valores de eutacticidad por Familia. Se indica el nombre de las familias con valores bajos de eutacticidad.

### 3. Eutacticidad a través del tiempo geológico

Un punto importante en este trabajo es determinar cómo las medidas de eutacticidad se han modificado a través del tiempo geológico. En la Figura 24 se muestran los resultados, en donde se usó como referencia el registro paleontológico (Fig. 1). Los intervalos de tiempo fueron elegidos de esa manera, debido a que en los inicios de los respectivos periodos y eras surgieron una mayor cantidad de familias, acorde a los registros paleontológicos usados (Smith, 1984). Cada Familia se representa por una muestra de al menos dos especímenes. De hecho, una  $n$  de dos especímenes, fue el caso de especímenes radiales, debido a que la simetría radial siempre es muy cercana al valor más alto 1, y dado que

algunas familias siempre son radiales, fue irrelevante considerar más especímenes. Los grupos más primitivos, como los grupos Paleozoicos, son radiales casi en su totalidad. Especies de grupos post-Paleozoicos, principalmente bilaterales, fueron menos uniformes en sus valores de eutacticidad como se muestra en la desviación estándar de la Figura 22, lo cual requirió considerar al menos cinco especímenes por Familia (e.g. Cassiduloidae, Clypeasteridae).

El promedio de los valores de eutacticidad mostrados en la Figura 24 se estimó a partir de los datos de todos los ejemplares presentes en ese intervalo de tiempo. Comparando los cuatro intervalos de tiempo geológico, en el análisis de los valores de eutacticidad se obtuvo  $P \leq 0.1049$ ;  $\chi^2 = 6.1418$ , lo que indica que no hay diferencias significativas en el tiempo.

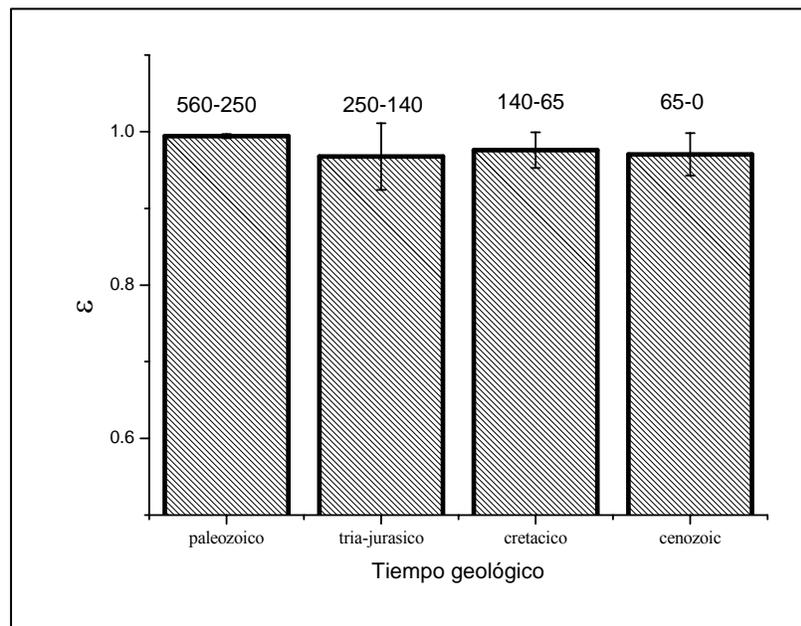


Figura 24. Valores de eutacticidad a través del tiempo geológico en cuatro diferentes intervalos: Paleozoico, transición del Triásico al Jurásico, Cretácico y Cenozoico. La variabilidad en los valores de eutacticidad es mayor en grupos post-Paleozoicos.



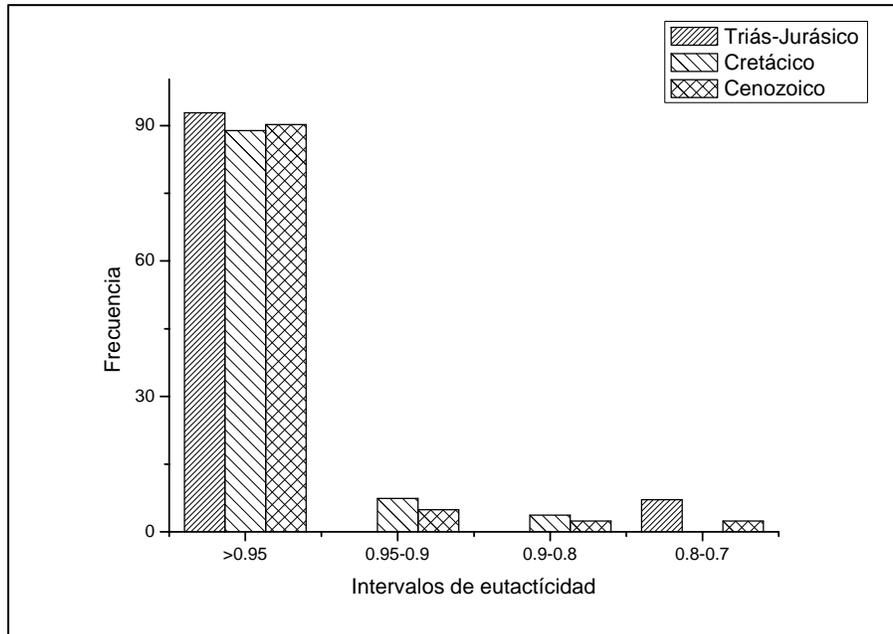


Figura 26. Porcentajes en los valores de eutacticidad acorde a tres diferentes intervalos de tiempo entre el periodo Triásico y Jurásico (200-255 maa), en el periodo Cretácico (255-65 maa) y durante la era Cenoicoica (65-0 maa).

#### 4. Morfoespacio de eutacticidad

##### 4.1 Construcción del morfoespacio

Un morfoespacio es un espacio matemático que representa formas o estructuras. Cada eje del morfoespacio corresponde a una variable que describe algún carácter geométrico del organismo. Cada punto del morfoespacio, entonces, representa a una forma teórica, existente o no en la naturaleza, de un organismo particular (McGhee, 1999). El morfoespacio permite la exploración de las posibilidades morfológicas y es un instrumento matemático indispensable en el campo de la morfología teórica.

En esta sección describimos la construcción de un morfoespacio para los erizos de mar. La posibilidad que consideramos es describir a un erizo de mar por la estrella asociada al origen de las placas coronales, sobre las placas oculares. En la Figura 27 se muestra un diagrama esquemático de una estrella asociada a las placas oculares de un erizo de mar, es decir bilateral y con bivium y trivium. Los parámetros necesarios para describir una estrella

de este tipo son las magnitudes de los tres vectores **a**, **b** y **c** (*a*, *b* y *c*, respectivamente) y los dos ángulos,  $\alpha$  y  $\beta$ . Formalmente, entonces, los ejes del morfoespacio deben ser los parámetros  $(a, b, c, \alpha, \beta)$ . Si, además incluimos el parámetro  $\varepsilon$ , como una propiedad no estructural pero importante desde el punto de vista que representa una medida de la regularidad de la forma asociada, se tendría que considerar un espacio de seis dimensiones. Podemos, sin embargo, hacer ciertas simplificaciones para reducir las dimensiones, sin perder la característica básica del morfoespacio: que cada punto corresponda a una única forma biológica.

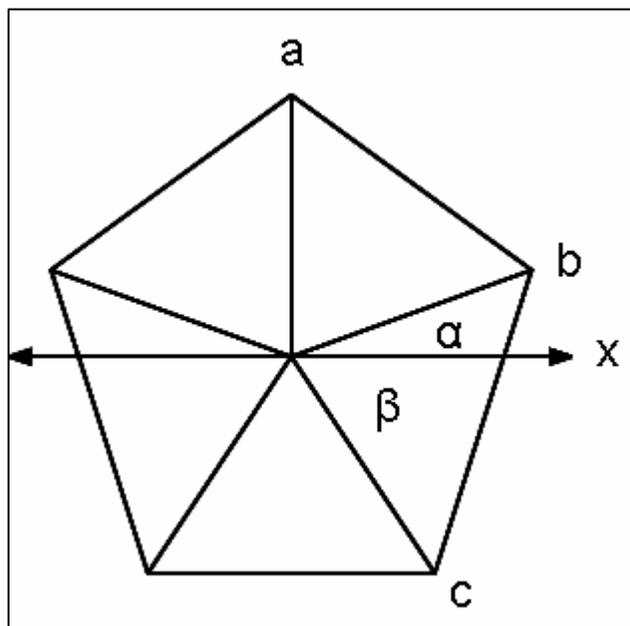


Figura 27. Diagrama esquemático de una estrella asociada a las placas oculares de un erizo de mar, es decir, bilateral y con bivium y trivium. Dada la simetría especular, sólo tres vectores **a**, **b** y **c**, son necesarios para describir la estrella. Los parámetros relevantes son, entonces, las magnitudes de esos vectores (*a*, *b* y *c*, respectivamente) y los ángulos  $\alpha$  y  $\beta$ .

Dada la simetría especular, es suficiente considerar sólo tres de las cinco magnitudes *a*, *b* y *c*. Para desechar el sesgo de la variabilidad entre magnitudes, se reescalaron las

coordenadas para obtener en todas las estrellas  $a=1$ , con lo que eliminamos una de las dimensiones. Ahora, la proporción  $b/c$ , nos va a servir para definir el primer eje del morfoespacio, que definimos como

$$\theta = \arctan\left(\frac{b}{c}\right). \quad (1)$$

Este parámetro contiene la información de los valores de  $b$  y  $c$  hasta un factor de escala, lo que genera la dificultad de que, dado un valor de  $\theta$ , no es posible determinar, de manera única, los valores de  $b$  y  $c$ . Sin embargo, como veremos adelante, resulta ser un parámetro útil porque define una región del morfoespacio, que incluye a la mayoría de los especímenes estudiados, en donde esta ambigüedad es eliminada. Los ejes del morfoespacio que vamos a considerar son entonces  $(\theta, \alpha, \beta, \varepsilon)$ .

Con respecto a la ambigüedad en la determinación de  $b$  y  $c$ , de la ecuación (1) se infiere que  $\theta$  es el ángulo del triángulo rectángulo con cateto opuesto  $b$ , cateto adyacente  $c$  e hipotenusa  $h$ :

$$h = \sqrt{b^2 + c^2}$$

En la Figura (28) se muestra una gráfica de los valores del parámetro  $h$  para las estrellas medidas en los especímenes estudiados, después de reescalar para obtener  $a=1$ . De la figura se observa que el mayor porcentaje (39.7%) de las estrellas medidas determina  $h$  alrededor de los valores 1.25 y 1.5, lo que define que estos valores incluyen una amplia región del morfoespacio. No obstante, el problema que surge es la no inclusión de los vectores que se generan con los valores restantes de  $h$ . La solución se obtuvo, a partir de que es posible variar a  $h$  y la topología del morfoespacio permanece constante, como se señala en la figura 29. De esta forma, se incluyen en el morfoespacio un gran número de muestras al incluir el parámetro  $h$  más representativo y se elimina la ambigüedad al determinar que variaciones en  $h$  no afectan la apreciación de regularidad que tengamos de las estrellas teóricas. A saber, para un valor particular de  $\theta$ , se tiene que

$$\frac{b}{c} = \tan(\theta), \quad (2)$$

es decir,  $b=c \tan(\theta)$ . Si  $h=1.5$ , entonces de (2) se obtiene que:

$$c = \frac{1.5}{\sec(\theta)},$$

lo que elimina la ambigüedad en la región del morfoespacio para la que  $h=1.5$ .

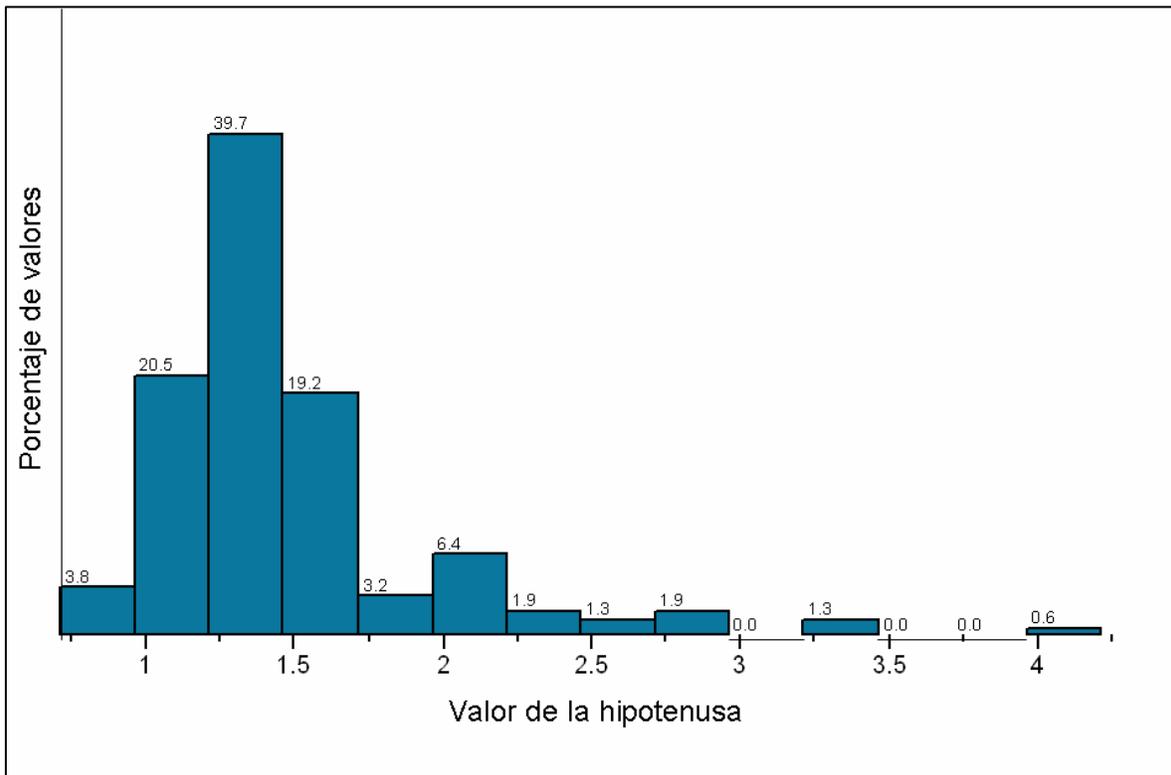


Figura 28. Porcentaje de valores del parámetro  $h$  (hipotenusa del triángulo rectángulo, a partir del cuál se genera el ángulo  $\theta$ ) en los datos muestreados.

Tenemos, en resumen, un morfoespacio de cuatro dimensiones, con ejes  $(\theta, \alpha, \beta, \varepsilon)$ . Para poder visualizarlo, se tienen que considerar cortes de tres dimensiones a lo largo de alguno

de los ejes. Para este fin, se eligió al ángulo  $\alpha$ ; se obtuvo una secuencia de cortes tridimensionales del morfoespacio, variando  $\alpha$  desde  $0^\circ$  hasta  $90^\circ$  (Fig. 29). Los valores de  $\beta$  y  $\theta$  tienen un rango desde  $-90^\circ$  a  $90^\circ$ , con la intención de mostrar completas las regiones de este corte del morfoespacio y apreciar mejor los cambios de una región a otra. La región  $-90^\circ$  para  $\beta$  y  $\theta$ , sólo se incluye con fines ilustrativos del morfoespacio. De hecho, la región negativa para  $\theta$  sólo invierte la relación  $b/c$  por  $c/b$ . En cuanto al ángulo  $\beta$  solo se uso el valor del ángulo, independientemente de su signo, por tanto, la región negativa generaría estrellas con los vectores  $\alpha$  y  $\beta$  en el mismo cuadrante. Estas estrellas no se consideran en el análisis.

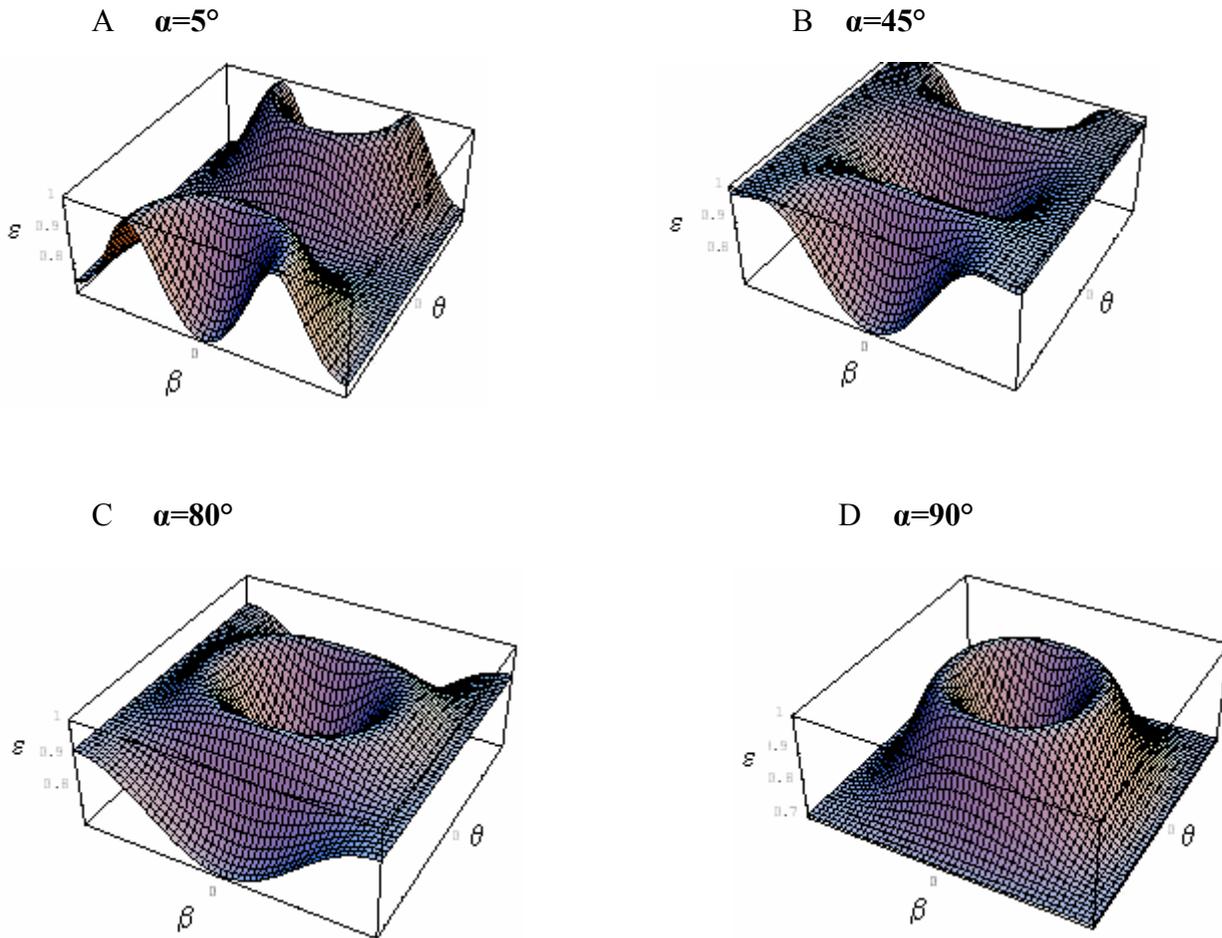
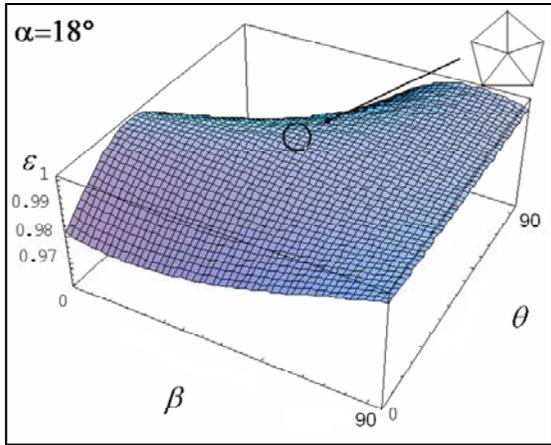


Figura 29. Cortes tridimensionales del morfoespacio para cuatro diferentes valores de  $\alpha$ . A)  $\alpha=5^\circ$ , B)  $\alpha=45^\circ$ , C)  $\alpha=80^\circ$  y D)  $\alpha=90^\circ$ . Los valores de  $\beta$  y  $\theta$  tienen un rango desde  $-90^\circ$  a  $90^\circ$ . Se observa que en B) existe una mayor superficie correspondiente a estrellas de alta regularidad. En C) no sólo se varió el ángulo  $\alpha$ , también se varió el parámetro  $h$ , se puede observar que este cambio no tuvo efecto sobre la continuidad topológica que se aprecia entre los cortes del morfoespacio.

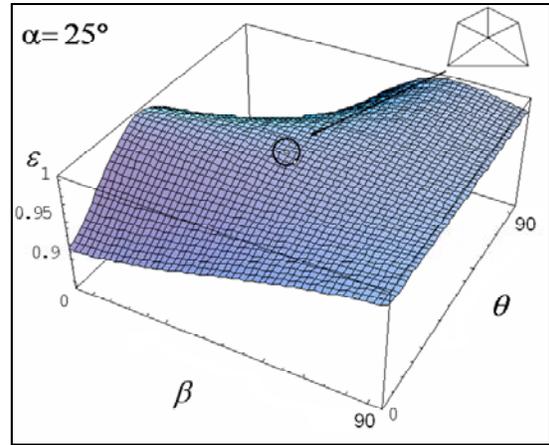
#### 4.2 Variabilidad geométrica dentro del morfoespacio

El morfoespacio fue creado con el propósito de entender mejor la variabilidad geométrica de las estrellas asociadas al sistema apical de los erizos analizados. Dado que el número de familias es alto, consideramos más práctico usar Órdenes como puntos de referencia para

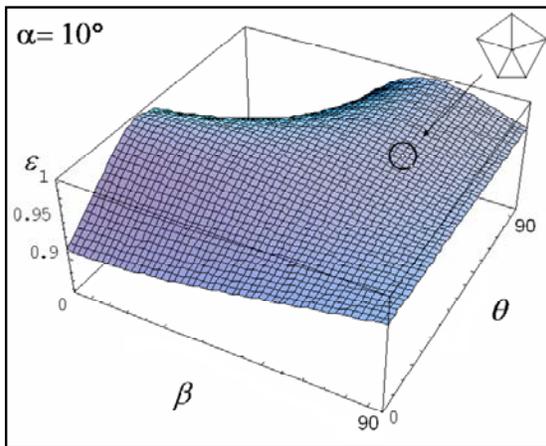
identificar las estrellas dentro del morfoespacio. Usar clados de bajo del nivel al de Orden para asociarles estrellas dentro del morfoespacio, resultaba abrumador por el número de estrellas por rastrear, dado que este número aumentaría a niveles taxonómicos inferiores. Si se considera que la desviación estándar fue similar para Órdenes y Familias, excepto por un Orden es entonces viable usar este nivel taxonómico. Una de las utilidades del morfoespacio es que permite visualizar las regiones en donde se han trazado las rutas evolutivas, determinar si esas regiones evolutivas tienen una relación con las filogenias, o bien, detectar restricciones geométricas en términos de disparidad. De hecho, el morfoespacio es una herramienta teórica que a partir de parámetros particulares permite identificar geometrías, independientemente de su posición taxonómica. Para identificar a nuestros especímenes dentro del morfoespacio, usamos los valores promedio de  $\theta$ ,  $\alpha$  y  $\beta$  generados por siete diferentes Órdenes y una Familia, ya que ésta es considerada importante en la filogenia. Se consideraron siete Órdenes y en la Figura 30 se muestran cortes tridimensionales del morfoespacio para diferentes valores de  $\alpha$ .



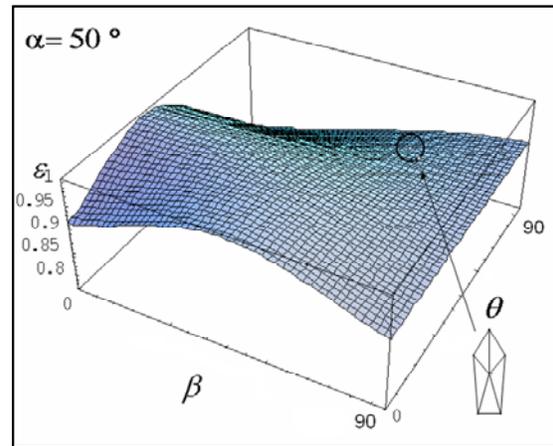
a) Holoctypoida



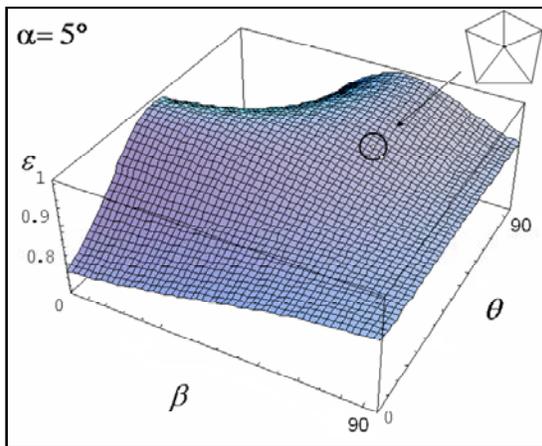
b) Pygasteroida



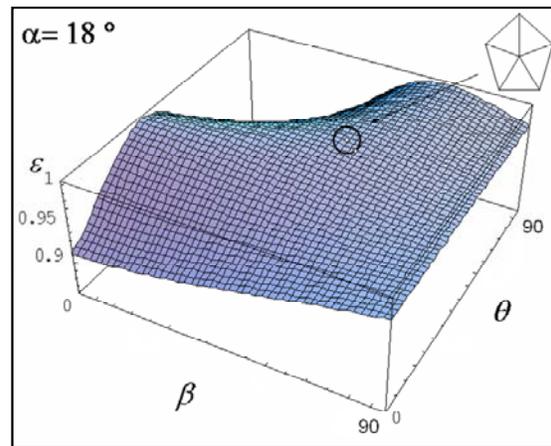
c) Disasteroida



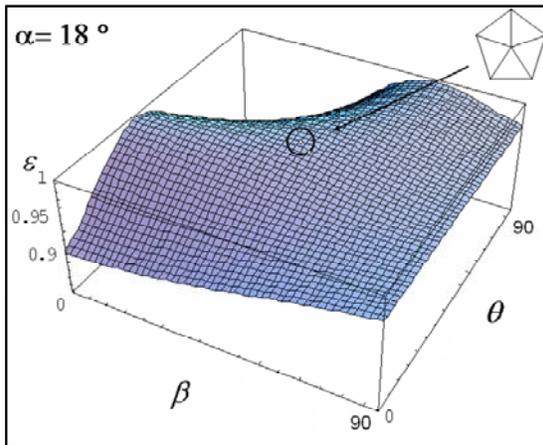
d) Holasteroida



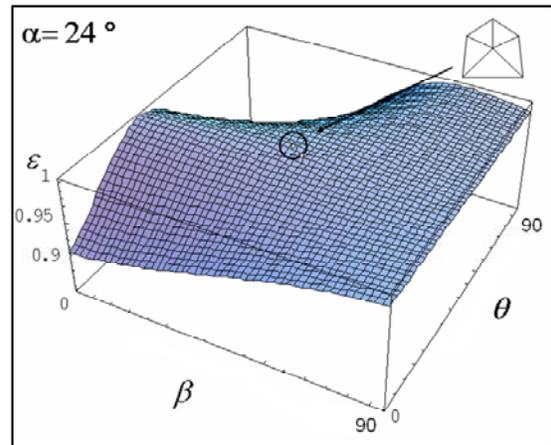
e) Spatangoida



f) Cassiduloida



g) Clypeasteroida



h) Galeropygidae

Figura 30. Regiones del morfoespacio para siete Órdenes: a) Holoctypoida, b) Pygasteroida, c) Disasteroida, d) Holasteroida, e) Spatangoida, f) Cassiduloida, g) Clypeasteroida y una Familia: h) Galeropygidae. Los círculos señalan la región geométrica en donde se encuentra la estrella representativa de ese grupo (Clasificación tomada de Lebrun, 2000).

El morfoespacio generado muestra que la mayor parte de las estrellas analizadas, se encuentran en una región de alta regularidad. Esta región, es un relieve particular que se presenta en el morfoespacio, independientemente de la variación en  $\alpha$ , con lo cual se presenta en todas las regiones mostradas en la figura 30. A su vez, el morfoespacio muestra que las regiones en donde se encuentran las estrellas analizadas, son regiones muy similares topológicamente, esto es, muy cercanas en el valor  $\alpha$ , excepto en Holasteroidea. Esto da pauta para suponer una distancia geométrica mayor de Holasteroidea con respecto a las demás estrellas. En la figura 31, se muestra una filogenia con el valor de  $\varepsilon$  para cada grupo taxonómico. Las Familias con menor eutacticidad, se concentraron dentro del grupo Atelostomata (Fig. 31), que es una rama derivada de Disasteroidea y que deriva en los ordenes Holasteroidea y Spatangoida. El Superorden Atelostomata, incluye a los ordenes Holasteroidea y Spatangoida cuya geometría es distante de los demás grupos, lo cual puede ser visible con un análisis de disparidad (Fig. 32). Para confirmar la distancia geométrica entre estrellas dentro del morfoespacio, se obtuvo este análisis de disparidad que es un cluster por promedio mediante el método euclidiano jerárquico estandarizado. Cabe señalar, que este análisis estuvo basado sólo en los parámetros geométricos  $b$ ,  $c$ ,  $\alpha$  y  $\beta$ , ya que estos parámetros indican las propiedades estrictamente geométricas para la construcción de cada estrella. El parámetro  $\theta$ , no se incluyó como tal debido a la variabilidad de  $h$  para su generación. A su vez, en este análisis de distancias geométricas, no se incluyó  $\varepsilon$ , ya que no resulta relevante si se pretende obtener un valor de disparidad, porque la regularidad es precisamente una consecuencia de la geometría característica de cada estrella. Retomando los resultados del morfoespacio aunado a la variabilidad geométrica, esta última ocurre dentro de un margen estrecho de posibilidades. Este es un resultado esperado, ya que al compartir un ancestro las estrellas tienen una historia común, lo cual en un sentido filético podría interpretarse a partir de una evolución gradual. No obstante, y como se ha mencionado anteriormente, el grupo Holasteroidea muestra una ruptura con esta tendencia en términos de regularidad. Los parámetros geométricos en Holasteroidea lo colocan en una región distante del morfoespacio (Fig. 30d), lo cual es visible tanto por la topología del morfoespacio en el que se encuentra por su baja regularidad matemática (Fig. 31), y por su relación estadística con las demás estrellas (Fig. 32).

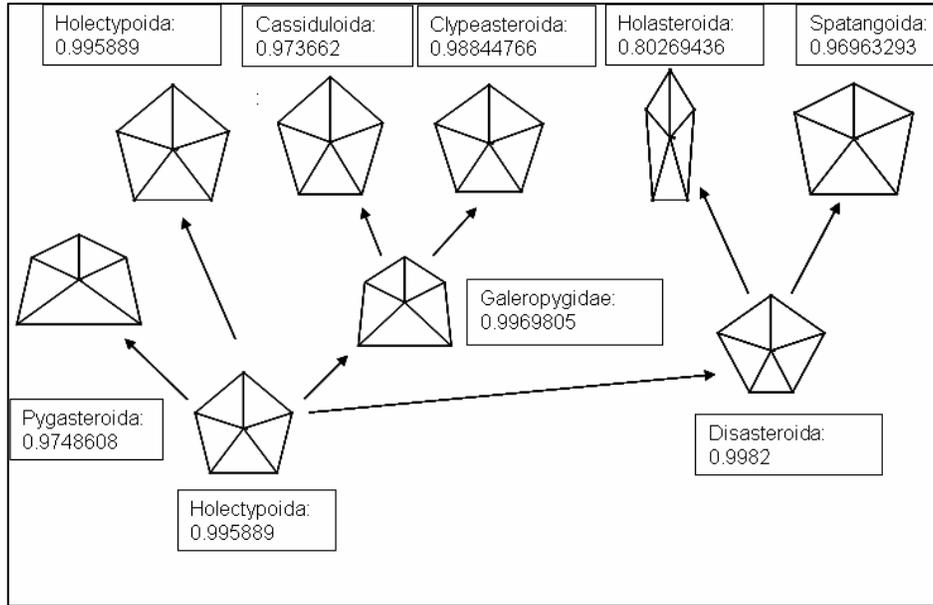


Figura 31. Filogenia (Modificada de Lebrun, P., 2000) de los diferentes Órdenes usados para rastrear los cambios en eutacticidad a través de la evolución del grupo. Los parámetros para establecer la geometría en las estrellas de cada Orden se determinaron a partir de la media de ese parámetro.

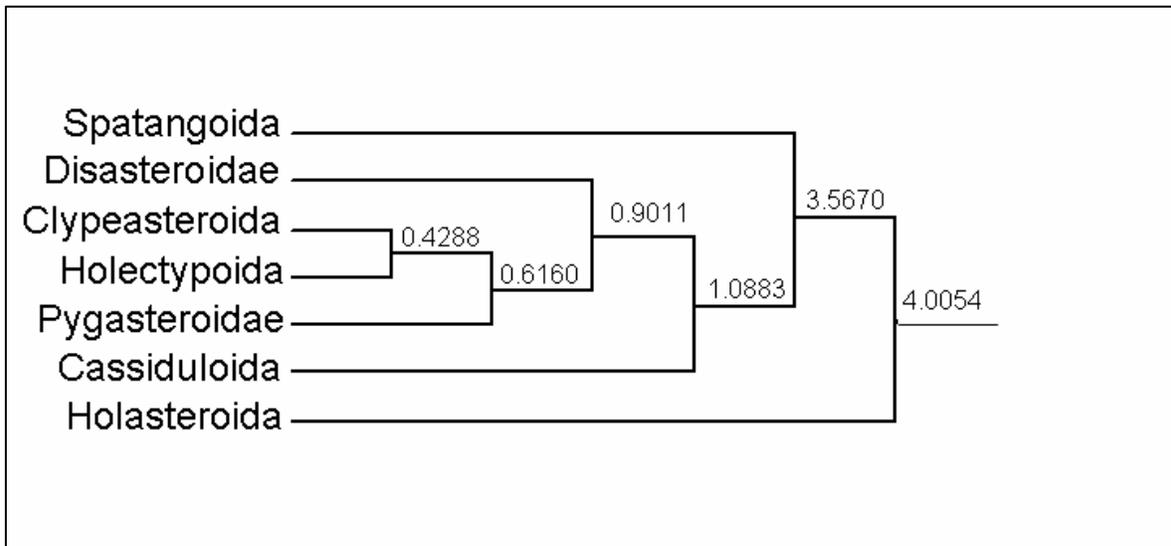


Figura 32. Cluster mostrando las relaciones geométricas dentro del mosfoespacio, por promedio en el método jerárquico euclidiano estandarizado. El valor al inicio de cada cluster, señala la distancia entre grupos. Este análisis está basado únicamente en los parámetros  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\theta$ .

## 5. Restricciones de la pentamería sobre la regularidad

Una cuestión de singular importancia en sistemas biológicos es la abundancia de la simetría pentagonal. Trasladada al campo de los erizos de mar, la pregunta obvia es por qué los erizos tienen cinco ambulacros y no seis o siete. En un intento por responder a esta interrogante, realizamos un experimento numérico con el fin de conocer si existen particularidades referentes a su regularidad, en el sentido de que una estrella con cinco vectores tenga más o menos probabilidad de ser regular. La regularidad puede ser usada como un valor que genere claves para entender la recurrencia de ciertas simetrías.

El experimento consiste en generar numéricamente estrellas aleatorias con un número de vectores que va desde tres hasta 12. Con la intención de apegarnos estrictamente a la geometría de las estrellas observada en los erizos y muchos otros organismos, se generaron las siguientes propiedades:

1. Bilaterales.
2. Para estrellas con un número de vectores impar, uno de los vectores se coloca a lo largo del eje de simetría especular (eje  $y$ , de acuerdo con la Figura 27). Si el número de vectores de la estrella es par mayor a seis, son dos vectores los que se alinean a lo largo del eje  $y$ , siendo uno el negativo del otro. Para cuatro vectores, se generan dos vectores y sus coordenadas especulares, un vector en el plano  $y \geq 0$  y el otro en el plano  $y \leq 0$ .
3. En analogía con el bivium y trivium, los vectores que no están a lo largo del eje  $y$  (que siempre serán par en número), se separan en dos mitades, una en el plano  $y \geq 0$  y la otra en el plano  $y \leq 0$ .

La decisión para considerar sólo bilaterales es importante y se adoptó por dos razones: a) todos los erizos marinos en su estado adulto tienen un eje de simetría especular (incluyendo a los radiales), no sólo en un sentido geométrico, sino a partir de su organización anatómica (David, *et al.*, 2000) y b) se observó que la bilateralidad aumenta las probabilidades de

generar estrellas altamente eutácticas (Fig. 33c), ya que en estrellas no bilaterales la distribución de probabilidad es diferente y el área de probabilidad no es más alta en la región de alta eutacticidad (Fig. 34). De tal forma, la bilateralidad no sólo es una propiedad biológica de los deuterostomados, también es una propiedad que es importante considerarla al momento de tratar de determinar el valor de la regularidad.

De acuerdo con lo discutido, los parámetros que se generaron al azar son las magnitudes de los vectores, es decir,  $a$ ,  $b$ ,  $c$ , y los ángulos con respecto al eje  $x$ , es decir,  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ , etc. Debido a las propiedades de las estrellas, que acabamos de enumerar, los ángulos se generaron aleatoriamente dentro del rango  $[0, \pi/2]$  y, con respecto a las magnitudes de los vectores, por la razones que se dieron en el experimento inicial de este capítulo, se consideraron valores aleatorios dentro del rango  $[1, 10]$ .

En la figura 33 se presentan las distribuciones de frecuencia en los valores de eutacticidad para 10,000 estrellas, generadas aleatoriamente, para los diez diferentes tipos de estrellas (siendo el número de vectores la diferencia). Las distribuciones de los valores de eutacticidad generan curvas de probabilidad, que pueden usarse para determinar estadísticamente cuál es el tipo de estrella aleatoria que tiene la mayor probabilidad de ser eutáctica.

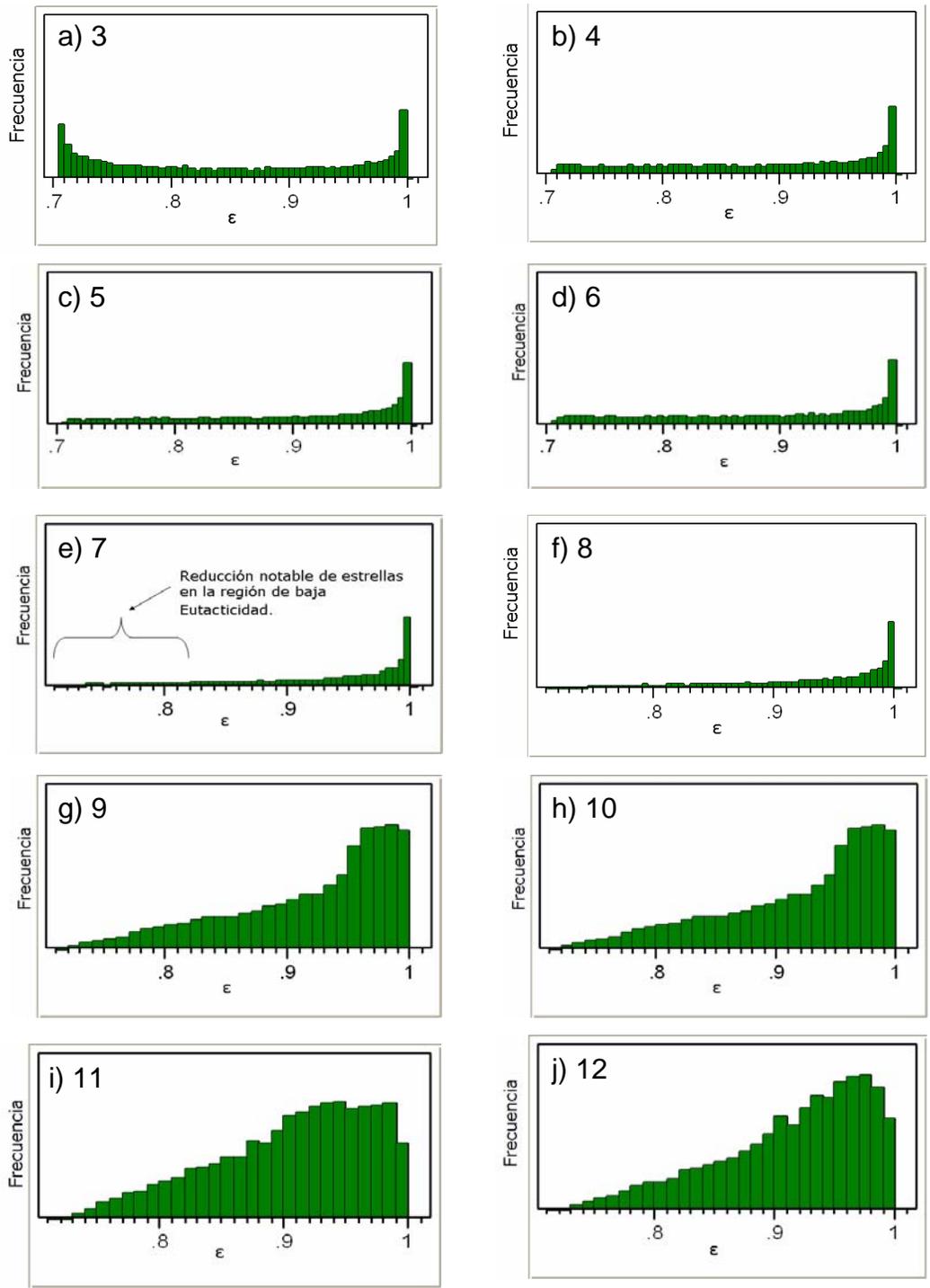


Figura 33. Distribuciones de probabilidad, para los valores en eutacticidad de diez diferentes estrellas de vectores bilaterales ( $n=10,000$ ) cuyas coordenadas fueron generadas de manera aleatoria. El número de vectores por estrella se incrementa desde 3 a 12, de a) a J).

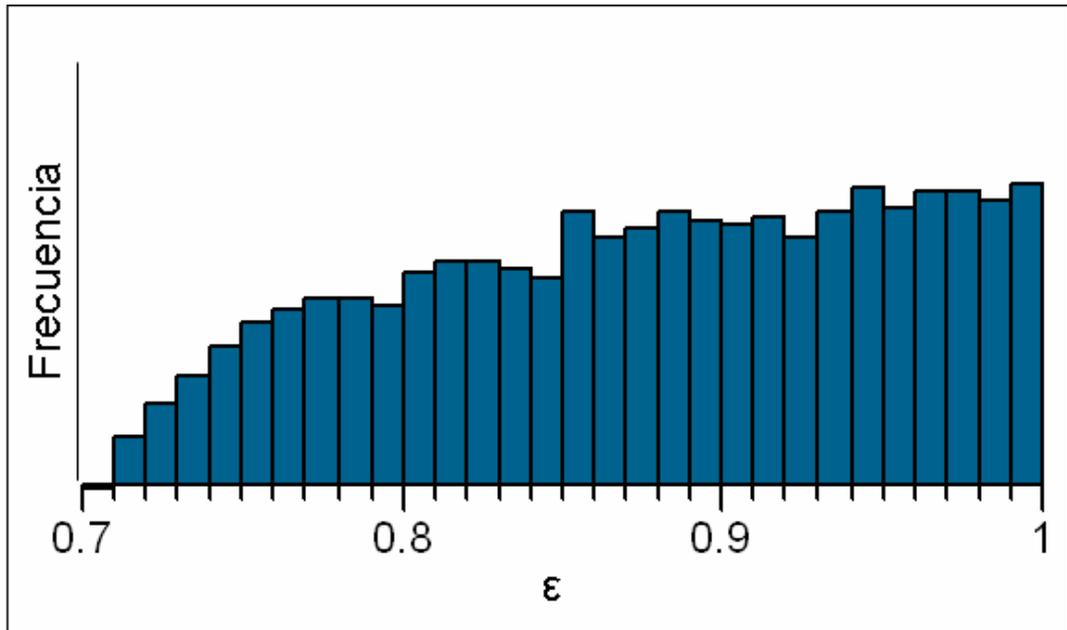


Figura 34. Distribución de frecuencia para el valor de  $\epsilon$  en estrellas no bilaterales.

De la Figura 33, podemos inferir que las estrellas que tienen una mayor región de probabilidad para un alto grado de eutacticidad son las estrellas de cuatro, cinco, seis, siete y ocho vectores. La distribución para estrellas de tres vectores muestra que la probabilidad para alta y baja regularidad es similar. La distribución para las estrellas de más de siete vectores muestra que las regiones de baja eutacticidad ( $\leq 0.82$ ) prácticamente se anulan (Fig. 33e y 35). Los datos nos indican que la probabilidad de obtener estrellas altamente eutácticas aumenta notablemente en distribuciones de siete y ocho vectores. Sin embargo, a partir de las estrellas con nueve vectores, la distribución muestra una tendencia hacia la distribución normal (Fig. 33 g-j). Estos datos se aprecian de mejor manera en la figura 35. Esta figura, muestra los porcentajes totales de estrellas (a partir del área bajo la curva) en las regiones extremas, de baja eutacticidad (0.7-0.73) y de alta eutacticidad (0.98-1). En la misma figura, se enmarcan los datos para las estrellas de 4, 5 y 6 vectores, que son las estrellas de mayor recurrencia en la naturaleza. Por tanto, el siguiente paso es un análisis estadístico que determine si hay diferencias entre los grupos de 4, 5 y 6 vectores o si son similares en términos de regularidad.

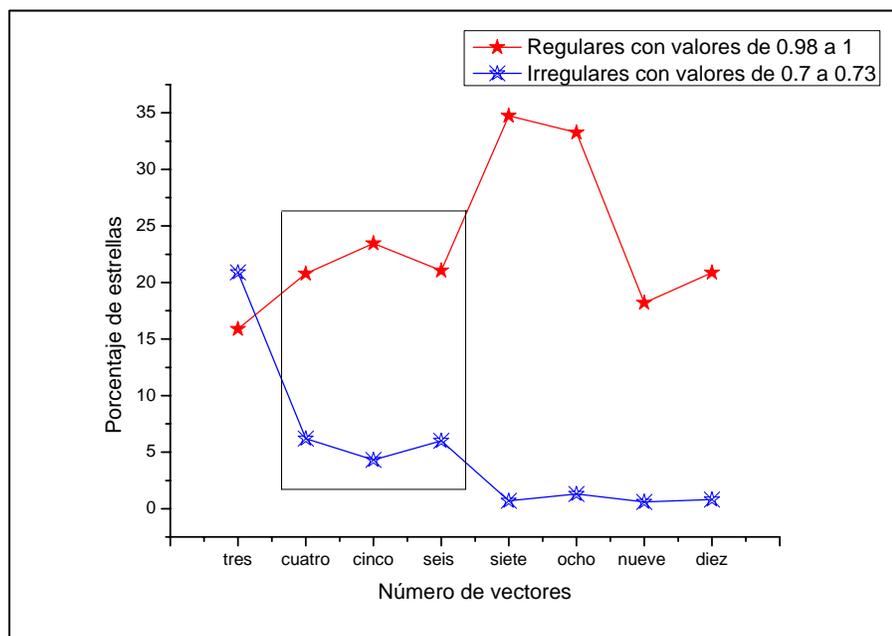


Figura 35. Porcentaje de estrellas en regiones extremas de alta y baja eutacticidad. El eje vertical señala el porcentaje de estrellas, en tanto que en el eje horizontal determina el número de vectores.

**Tabla 3.** Medias de las distribuciones de probabilidad pertenecientes a las estrellas de 3, 4, 5 y 6 vectores. El valor máximo se presentó en las estrellas de cinco vectores.

	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>
<b>Media</b>	0.848265081	0.881262769	<b>0.89344717</b>	0.883236472

**Tabla 4.** Resultados de la prueba estadística no paramétrica Wilcoxon/Kruskall-Wallis mostrando las probabilidades de similitud estadística entre las estrellas de 3, 4, 5 y 6 vectores.

	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>
<b>3</b>	0.9838	<0.0001	<0.0001	<0.0001
<b>4</b>	<0.0001	0.9838	<0.0001	0.1678
<b>5</b>	<0.0001	<0.0001	0.9838	<0.0001
<b>6</b>	<0.0001	0.1678	<0.0001	0.9838

Los resultados estadísticos señalan que hay diferencias significativas entre las estrellas pentaméricas, tetraméricas y hexaméricas. Las estrellas de tres vectores se usaron como control, ya que invariablemente dada su distribución fueron diferentes a las demás estrellas. En resumen, si generamos al azar una estrella bilateral de  $n$  vectores, la probabilidad de que sea regular es más alta si  $n=4, 5, 6, 7$  y  $8$ . La mayor probabilidad entre las estrellas frecuentes en la naturaleza, se observa en el caso  $n=5$ . No obstante, la probabilidad de obtener estrellas de alta regularidad más alta se aprecia en las estrellas de siete y ocho vectores. Después de nueve vectores, el área bajo la curva empieza a disminuir. Otro dato interesante, es el hecho de que después de siete vectores, disminuye notablemente la probabilidad de obtener estrellas irregulares. En el caso de las estrellas de cuatro, cinco y seis la probabilidad de irregularidad se mantiene más alta ( $\approx 4\%$ ) en comparación con más de siete ( $\approx 1\%$ ).

Si consideramos los datos de la figura 35, el incremento de la regularidad puede considerarse a partir de una relación proporcional positiva entre el incremento del número de vectores y la probabilidad de estrellas de alta regularidad. Esta hipótesis se sometió a un análisis de correlación, en donde se obtuvo una  $R=0.2776$ , por lo tanto no existe una correlación entre el incremento en el número de vectores y el aumento en la regularidad. Todo lo anterior, permite suponer que el parámetro de regularidad y las propiedades que de

el deriven, se pueden entender a partir de cualidades particulares en las estrellas con diferente número de vectores, cuya naturaleza es diferente a una relación lineal entre el número y el grado de regularidad.

## **6. Organización del espacio en sistemas regulares e irregulares**

Al analizar la regularidad de estrellas con un número variable de vectores, el arreglo pentamérico resulta favorecido con una diferencia estadística significativa con respecto a las estrellas tetraméricas y hexaméricas (Fig. 33). Sin embargo, la relevancia biológica de la regularidad no emerge de este resultado. Entonces, para poder juzgar mejor la importancia de la regularidad en sistemas biológicos, resultó importante entender la organización pentamérica contrastada con la organización trimérica, tetramérica y hexamérica. Aún más, organizaciones con un número mayor de elementos, como siete, ocho y nueve, arrojaron datos que nos permitieron elaborar un panorama del efecto de la alta regularidad en términos biológicos. Ante esto, se consideró que la mejor forma de entender la relevancia de la regularidad matemática y aproximar la comprensión de las restricciones del morfoespacio, era intentando relacionar a una estrella particular con una distribución espacial, que sería sujeta de análisis. La hipótesis de partida en esta etapa de la investigación es que la regularidad permitía -como lo define el significado de eutacticidad- arreglos ordenados, en contraste con la irregularidad. Entenderemos como arreglo ordenado aquel que produzca una partición más homogénea del espacio. La hipótesis central de este experimento es que las estrellas eutácticas producen una partición del espacio más regular u homogénea que las no eutácticas.

### **6.1 Partición del espacio en módulos a partir de teselaciones de Voronoi**

Como un primer paso para verificar nuestra hipótesis se realizó un experimento numérico que, como veremos, arroja información que puede interpretarse dentro del contexto de un sistema modular. El experimento consiste de cuatro pasos (Fig. 34):

1. Se genera una estrella aleatoria de  $n$  vectores, que se inscribe dentro de un disco de radio  $R$ .
2. Dentro del disco se genera también un conjunto  $P$  de puntos al azar, con la condición de que la distancia mínima entre puntos sea un valor fijo  $r$ .
3. Se construye la partición de Voronoi (*Mathematica® versión 6*, Wolfram, S. 2007) del conjunto de puntos dentro del disco (los vértices de la estrella y los generados aleatoriamente).
4. Dado un vértice  $k$  de la estrella inscrita en el disco, se determina el subconjunto de polígonos de Voronoi están más cerca de  $k$  que de cualquier otro. El procedimiento se repite para cada uno de los vértices de la estrella por lo que, de esta manera, el conjunto  $P$  se divide en  $n$  subconjuntos o módulos  $L_1, L_2, \dots, L_n$ ; cada módulo  $L_k$  contiene a los puntos cuyos polígonos de Voronoi están más cerca del vértice  $k$  de la estrella que de cualquier otro.
5. En cada uno de los subconjuntos,  $L_1, L_2, \dots, L_n$ , generados en el paso anterior, se calcula el área total de los polígonos de Voronoi asociados a cada módulo  $L_k$ . Vamos a denotar por  $A_k$  al área de los polígonos de Voronoi asociados al módulo  $L_k$  ( $k=1,2,\dots, n$ )<sup>1</sup>.
6. Con la intención de soportar estadísticamente los resultados y, además, simular variabilidad biológica, para cada estrella generada en el paso 1 se generan  $M$  conjuntos diferentes de puntos al azar,  $P_1, P_2, \dots, P_M$ . Para cada uno de esos conjuntos se repiten los procedimientos 2, 3 y 4.

Dado que el objetivo del experimento numérico es obtener evidencia numérica que favorezca a estrellas con un número de vectores específico, este se realizó para estrellas con diferente número de vectores, en particular, en este estudio se consideraron estrellas con  $n=3, 4, 5, 6$  y  $7$ . Para una  $n$  fija, se generan  $E$  estrellas aleatorias regulares ( $\varepsilon=1$ ) y un

---

<sup>1</sup> En este punto es importante mencionar, que cada módulo  $L_k$  corresponde a un módulo biológico. No obstante, aún cuando esta correspondencia es teórica, en el caso de discos de cinco módulos la relación es con base en el Plano Loveniano de la figura 2. El módulo  $L_1$  se refiere a los elementos asociados a la POIII, esto es a la PO anterior de la región aboral. El módulo  $L_2$  esta asociado a la POII; el módulo  $L_3$  a la POI; el módulo  $L_4$  a la POV; por último el  $L_5$  a la POIV.

número igual de estrellas no regulares ( $\varepsilon \neq 1$ ), de manera que el procedimiento descrito arriba se repite para cada caso. Los datos numéricos que se extraen de este experimento, para su posterior análisis estadístico en la sección 6.3, se exponen en la sección 6.2.

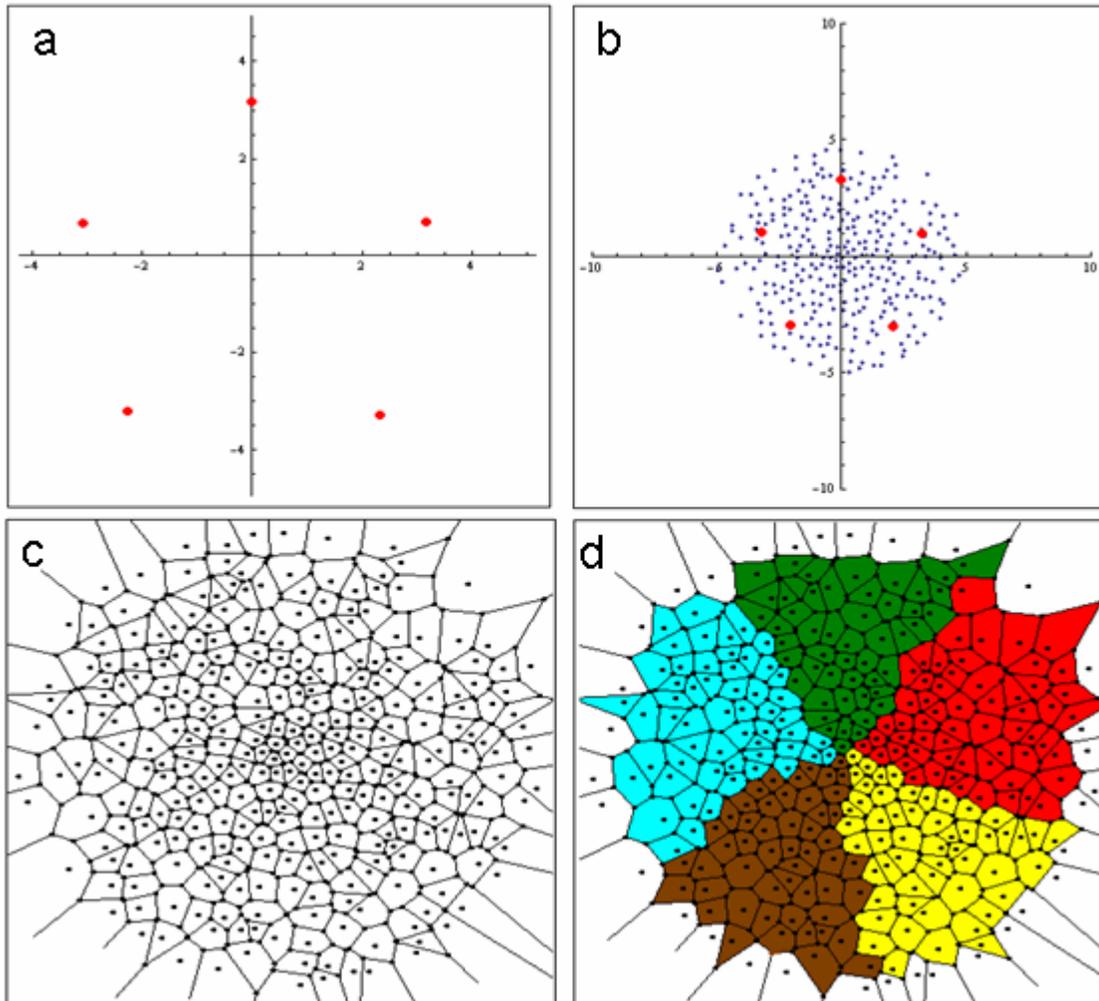


Figura 36. Esquema simplificado de la metodología usada para determinar los módulos en discos, a partir de estrellas de vectores inmersas. a) Inmersión de estrella (en este caso con eutacticidad 1 y cinco vértices), b) generación de puntos aleatorios ( $P$ ), c) triangulación de Voronoi, d) establecimiento de los puntos más cercanos a cada vértice de la estrella inmersa ( $P_n$ ) y generación de módulos  $L_k$  (áreas con color).

## 6.2 Determinación del área de los módulos y su variabilidad espacial

Para simplificar, vamos a suponer que definimos un valor particular  $n$  de vértices de la estrella (que puede ser 3, 4, 5, 6 o 7). Asociados a esta estrella vamos a tener los módulos  $L_1, L_2, \dots, L_n$  y sus respectivas áreas. Como el procedimiento se repite para cada uno de las  $m$  diferentes colecciones de puntos al azar dentro del disco,  $P_1, P_2, \dots, P_m$ , y para cada una de las  $E$  estrellas aleatorias con  $n$  vértices, vamos a denotar por  $A_{kj}^e$  al área del módulo  $L_k$ , de la estrella  $e$ , correspondiente al conjuntos de puntos  $P_j$ . El área promedio del módulo  $L_k$ , es, entonces

$$\bar{A}_k = \frac{1}{E} \sum_{e=1}^E \bar{A}_{kj}^e = \frac{1}{M \times E} \sum_{e=1}^E \sum_{j=1}^M A_{kj}^e, \quad (1)$$

y la desviación estándar de las áreas promedio del módulo  $L_k$ , es

$$\sigma_k = \sqrt{\frac{1}{M \times E} \sum_{e=1}^E \sum_{j=1}^M (A_{kj}^E - \bar{A}_k)^2}.$$

Esta información será utilizada para estudiar la importancia de la regularidad para realizar particiones homogéneas del espacio. Nuestro experimento tiene la intención de estudiar la variación de las áreas de los módulos que inducen las estrellas regulares ( $\varepsilon=1$ ) y las estrellas irregulares. Por analogía con el campo de sistemas modulares, lo llamaremos: “Contraste espacial entre las interacciones modulares de discos regulares e irregulares” y tiene la siguiente hipótesis nula:

$$\sigma_k(\varepsilon = 1) = \sigma_k(\varepsilon \neq 1) \quad (2)$$

Es decir, la desviación estándar de las áreas del módulo  $L_k$  es la misma en estrellas regulares que irregulares. Esto implicaría que no existen diferencias en términos de las

fluctuaciones del área de los módulos. Paralelamente, la hipótesis alternativa supondría diferencias notables, en la variabilidad del tamaño de módulos homólogos:

$$\sigma_k(\varepsilon = 1) \neq \sigma_k(\varepsilon \neq 1) \quad (3)$$

Esta hipótesis implica que la variabilidad del tamaño de los módulos, entendida como la desviación estándar de cada módulo, es una consecuencia del valor de  $\varepsilon$ .

### **6.3 Variabilidad del área en módulos regulares e irregulares**

Los cálculos se realizaron con el programa *Mathematica*® versión 6, con el paquete ComputationalGeometry (Wolfram, S., 2007). Como ya mencionamos, se consideraron estrellas con  $n=3, 4, 5, 6$  y  $7$ . Las estrellas irregulares se generaron usando el valor de  $\varepsilon=0.82$ . La metodología para la generación de estrellas fue la misma usada en la sección 5 de resultados.

En todos los casos se generan 300 puntos aleatorios dentro del disco, con una distribución normal. Los parámetros considerados son:  $E=100$ ,  $M=100$ ,  $R=3$  y  $r=2.5$ . Con la intención de sólo considerar áreas representativas, se eliminaron los poliedros de Voronoi, en la frontera del disco, con por lo menos un vértice fuera del dominio convexo (convex hull).

Dado que la desviación estándar,  $\sigma_k$ , nos ofrece una estimación la variabilidad que se presenta por módulo, Se llevó a cabo un ANOVA con la intención de determinar si había diferencias estadísticas significativas, entre la variabilidad de los módulos de discos regulares e irregulares. El promedio de  $\sigma_k$  fue un referente de la variabilidad del área de los módulos, pero el referente de variabilidad en cuanto a lo que llamamos interacción de

los módulos<sup>2</sup> fue la desviación estándar de este promedio (Fig. 36). Esta desviación estándar, ofrece un parámetro para entender cómo los módulos de estrellas irregulares varían más que los módulos de estrellas regulares. De hecho, las diferencias estadísticas significativas (datos ANOVA, Fig. 36), apuntan a que el peso de esta variabilidad en las irregulares se debe precisamente al valor considerablemente mayor de la variabilidad en particiones generadas por una estrella irregular. Esta información sugiere, que la variabilidad de  $\sigma_k$ , es el factor decisivo que determina las diferencias en disposición de elementos entre la organización en los discos regulares y los irregulares. Esta diferencia estadística, se hace más notable una vez que se comparan todos los módulos de los discos regulares e irregulares (Fig. 36). Por tanto, la hipótesis alternativa  $\sigma_{L_k}^{(\varepsilon=1)} \neq \sigma_{L_k}^{(\varepsilon=0.82)}$ , se acepta en 23 de los 25 módulos comparados.

---

<sup>2</sup> De hecho, esta metodología, se origina a partir de una propiedad denominada modularidad que, en la práctica, se refiere al análisis de la interdependencia entre los módulos de un sistema (Rasskin-Gutman, 2005).

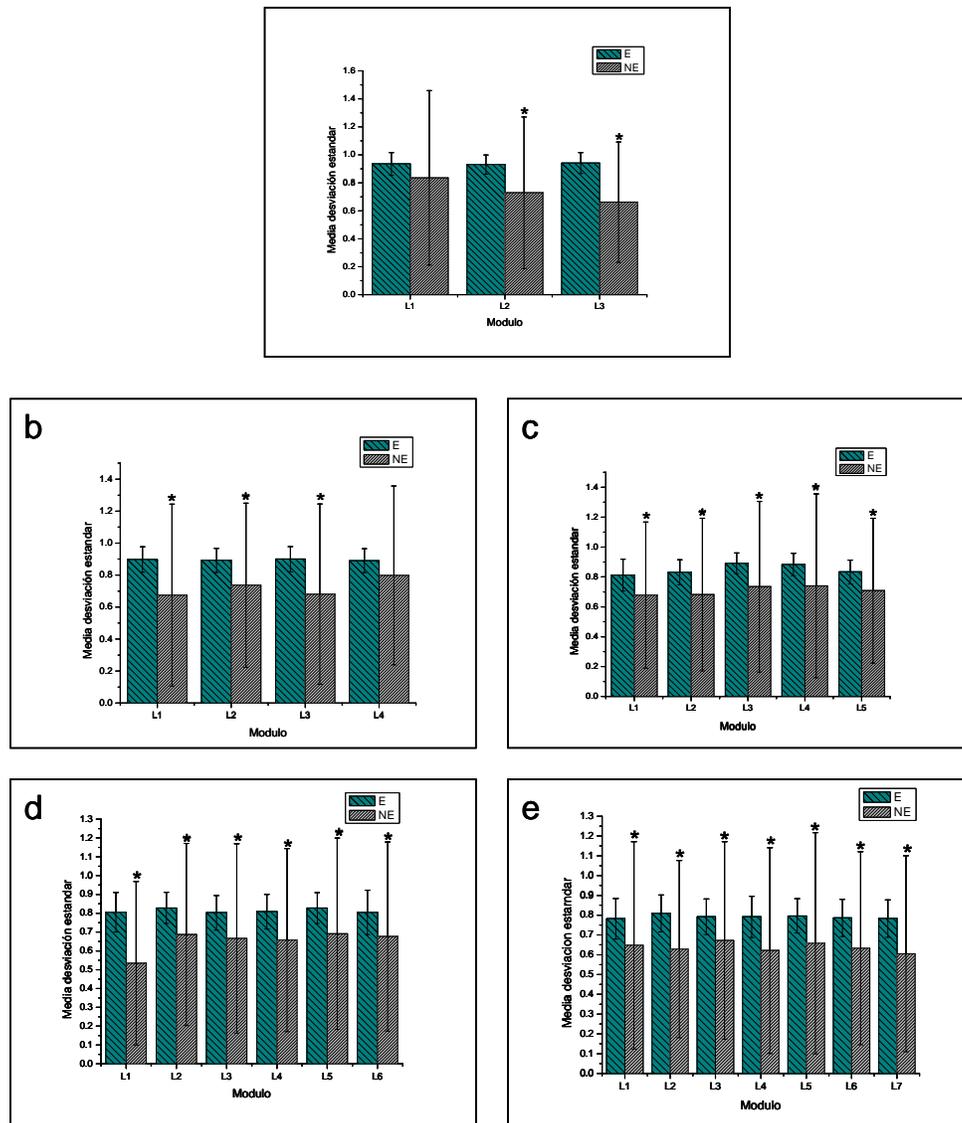


Figura 37. ANOVA mostrando las diferencias estadísticas entre módulos de estrellas de alta regularidad E (1) y estrellas de baja regularidad NE ( $\leq 0.82$ ). Módulos de discos de a) tres (\*:  $P \leq 0.0001$ ), b) cuatro (\*:  $P \leq 0.001$ ), c) cinco (\*:  $P \leq 0.05$ ), d) seis (\*:  $P \leq 0.01$ ) y e) siete vectores (\*:  $P \leq 0.01$ ).

Este trabajo está principalmente enfocado a determinar la relevancia de la regularidad en sistemas pentaméricos. Este punto puede aclararse más si consideramos el módulo  $L_1$  de una estrella con 3 vértices (Fig. 36). Este módulo, como puede observarse en la figura 35a, no tiene diferencia estadística significativa (ANOVA, \*:  $P=0.0778$ ,  $\alpha=0.05$ ) con respecto al módulo  $L_1$  de los discos de alta eutacticidad. Este punto es de gran relevancia, ya que da una idea de la alta probabilidad de que la organización 3 permita estrellas irregulares (Fig. 33a). En el caso del módulo  $L_4$  en los discos de 4 módulos, el presente trabajo no logró resolver porque no hay diferencias en términos de la interacción modular regular e irregular (Fig. 35b).

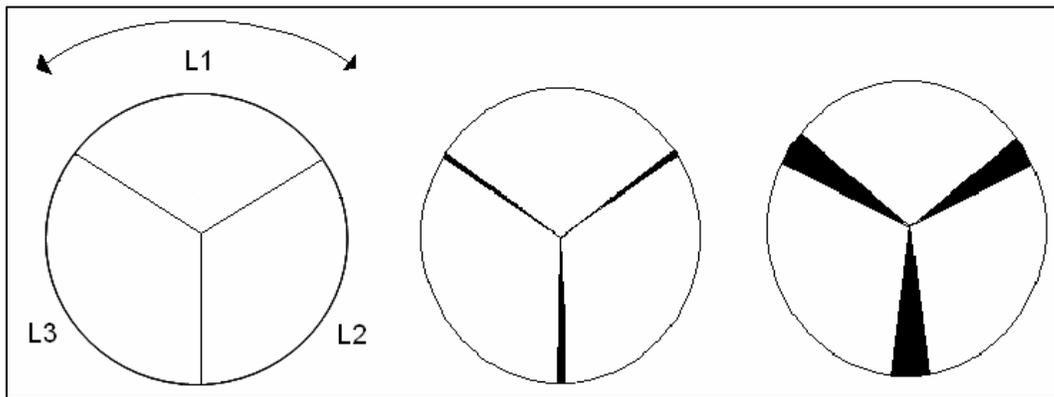


Figura 38. Detalles de los resultados de la interacción modular en discos de 3 módulos. Los módulos se representan por  $L_k$ . El módulo  $L_1$ , tiende a ser el de mayor variabilidad en discos de tres módulos, como se esquematiza con la flecha en el primer disco. La variabilidad en el segundo y tercer disco se esquematiza por el tamaño de las intersecciones entre módulos. De esta manera, el disco central tiene poca variabilidad y en el de la derecha, esta variabilidad aumenta.

## DISCUSIÓN

La evolución del sistema apical en la Clase Echinoidea es, en términos macroevolutivos, un proceso complejo de organización de estructuras, del movimiento reiterado del periprocto fuera del sistema apical, del surgimiento de algunas placas como las suplementarias y de la desaparición de otras, como algunas placas genitales. Este intrincado proceso es un acervo importante en virtud de la evidencia de secuencias fenotípicas disponibles para ser estudiadas y modeladas. Como se ha hecho hincapié, el presente trabajo pretendió incorporar la información procedente de los cambios en las placas oculares, considerando la organización general del sistema apical para desarrollar un panorama simplificado de las principales tendencias evolutivas de la pentamería en la Clase Echinoidea. De hecho, los antecedentes considerados acerca de la evolución del sistema apical, fueron útiles sobre todo para identificar una entidad pentamérica básica, topológicamente invariante en el tiempo geológico, dentro del plano corporal de los erizos marinos. En efecto, esta entidad estuvo enmarcada por el origen de las placas coroneales aledaño a las placas oculares, que fueron los principales objetos de este estudio. Esta entidad mantiene una unidad de cinco vértices (pentamería) cuya variación geométrica se estudió en este trabajo. Estos cinco vértices constituyen estructuras homólogas, no sólo con base en evidencia embrionaria y genética para la Clase Echinoidea, sino con una posible extensión hacia otros grupos como lo sustenta la teoría axial/extraxial <sup>nota 21</sup> de David (1999). La revisión bibliográfica de la dinámica interna en la evolución del sistema apical también permitió visualizar los eventos ontogenéticos y filogenéticos asociados a las diferentes conformaciones de dicha entidad pentamérica. Este panorama resultó ser relevante en cuanto a que la información procedente del análisis de la geometría pentamérica, pudo establecer a esta, no sólo como una restricción considerable del sistema apical en términos de regularidad matemática, sino que ensambla bien con eventos evolutivos como la estabilidad del plano corporal y permite la generación de hipótesis acerca de altas tasas de disparidad.

Una vez descartada la posible naturaleza aleatoria de la alta regularidad en la muestra, los análisis comparativos mostraron que el nivel taxonómico de Familia fue inicialmente el apropiado para medir la regularidad dada su baja variabilidad (Fig. 22). La desviación

estándar del parámetro de eutacticidad nos proporcionó una aproximación cuantitativa para reconocer la variabilidad en términos de regularidad en el sistema apical. De hecho, las claves taxonómicas para determinar especies de erizos marinos usan caracteres del sistema apical para reconocer Familias. Concluimos que las medidas de eutacticidad fueron un parámetro interesante, revelando una estructura homogénea y morfológicamente estable durante el tiempo geológico, a pesar de los constantes cambios internos de las placas del sistema apical (Fig. 24). Cabe señalar, que el morfoespacio generado da detalle de tal estabilidad. Como se muestra en la figura 30 seis de los siete Órdenes y la Familia incluida (Galeropygidae), se encontraron en una región de alta regularidad. Esto, en principio propone una restricción teórica de la pentamería sobre la regularidad que, aunado a la permanencia de alta regularidad en la muestra analizada (Fig. 20) y en el tiempo (Fig. 24), reafirman tal restricción de manera empírica dado que no hay diferencias significativas entre los diferentes intervalos de tiempo en términos de regularidad ( $P \leq 0.1049$ ;  $\chi^2 = 6.1418$ ; Figura 24). Una vez que se explora la probabilidad de obtener una estrella de alta regularidad considerando las distribuciones de frecuencia para el parámetro  $\varepsilon$  en diferentes arreglos (Fig. 33) y los resultados estadísticos, es evidente que la alta regularidad está asociada al arreglo pentamérico. Por otra parte, los resultados indican que aún cuando estadísticamente la regularidad se mantiene, durante el tiempo geológico, surgieron grupos con baja eutacticidad. Las estrellas antieutácticas surgen en la historia evolutiva de los erizos marinos durante el Mesozoico y el Cenozoico (Fig. 25). Collyritidae, Holasteridae, Pourtalesiidae y Corystidae muestran diferencias estadísticamente significativas ( $P \leq 0.0001$ ). De hecho, dos de las cuatro Familias son grupos actuales, Pourtalesiidae y Corystidae que surgieron  $\approx 55$  maa. Tales Familias son epifauna bentónica, las cuales tienen testas suaves y habitan en fondos marinos y las cuatro Familias son parte del Orden Holasteroidea. Como ya se detalló en los resultados, la variabilidad aunque fue menor al nivel de Familia fue muy similar al nivel de Orden, excepto en el Orden Holasteroidea (Fig. 22a). Este hecho, mostró inicialmente que el Orden Holasteroidea representa un punto importante en términos de Irregularidad (Fig. 31). La distancia geométrica de este Orden con respecto a los demás grupos, posteriormente estuvo confirmada por el análisis de disparidad, en donde se consideraron sólo los parámetros geométricos  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\theta$  (Fig. 32). Es importante remarcar que este análisis de disparidad

estuvo basado en la extensión dentro del morfoespacio y no en términos de variabilidad morfométrica, que es como generalmente se aborda. La información que se generó respecto al Orden Holasteroidea sirve como punto de partida para resaltar uno de los objetivos del presente proyecto; determinar como la capacidad para generar variabilidad morfológica (evolucionabilidad) puede ser abordada con el parámetro de regularidad propuesto.

El Orden Holasteroidea se caracteriza por que las especies que lo conforman tienen innovaciones morfológicas importantes que les han permitido explorar ambientes previamente desconocidos para los erizos marinos, como el alargamiento extremo del eje anteroposterior. *Infulaster* y *Hagenowia*, son dos especies pertenecientes a la Familia Holasteroidea. Los estudios paleoecológicos, señalan que estas especies se vieron beneficiadas por la bilateralidad, debido a que pudieron evitar la depredación al ser más eficientes al desplazarse en zonas abisales dado el incremento notable en una dirección de su desarrollo (y también por la notable reducción de su tamaño). Tal elongación, esta asociada al rompimiento del trivium y el bivium en la región apical (Sus sistemas apicales se esquematizan en la figura 14). Todo esto, también les permitió aumentar su eficiencia para alimentarse, ya que pudieron aumentar su actividad como depredadores (Gale, A., *et al.*, 1982).

Aún cuando el surgimiento del eje anteroposterior no es una consecuencia inmediata de la llamada disminución de regularidad, ya que como señala Hawkins (1912) en *Pygaster* ocurre el desplazamiento del periprocto y tiene una regularidad promedio de 0.9748608, el valor de 0.802694 (antieutáctico, o bien, de muy baja regularidad) para el Orden Holasteroidea, puede ser consecuencia de una región del morfoespacio que denominaremos de estricta bilateralidad. Entenderemos por "estricta bilateralidad" a la innovación morfológica que consiste de dos módulos en vez de cinco. La región del morfoespacio en donde se encuentra el Orden Holasteroidea, es una región bien marcada con respecto a las demás, tanto por su distancia geométrica evidente en el análisis de disparidad, así como por ser una región de baja regularidad y por mucho, más extensa que la región de alta regularidad (Fig. 30). Aunado a esto, los antecedentes acerca de la evolución del sistema apical en el Superorden Atelostomata (en donde se encuentra el Orden Holasteroidea),

indican como una tendencia el alargamiento extremo del sistema apical con características particulares en la organización interna de sus placas (Saucede, *et al.*, 2003; Smith, 1984). En este sentido, la antieutácticidad se puede plantear como una innovación morfológica que en un periodo de tiempo corto contribuyó a partir de una novedosa organización morfológica, a la radiación evolutiva de los erizos irregulares en particular dentro del Superorden Atelostomata que es donde se encuentran los menores valores de regularidad (Spatangoida: 0.9696 y Holasteroida: 0.8626).

Markov, (*et al.*, 2004) propone que la radiación adaptativa de los erizos marinos se da a finales del Jurásico, explorándose nuevos nichos con morfologías novedosas propias de grupos tales como los Clypeasteroideos. Estos grupos, como se puede ver en el análisis con la Familia Clypeasteroida, son grupos con un alto grado de regularidad. No obstante, estos grupos son innovadores, por ejemplo en la polarización del periprocto y el peristoma en regiones distales del eje antero-posterior. Sin embargo, esta polarización ocurre sin la irrupción del plano corporal hasta entonces explotado por los erizos marinos como en Eognathostomata y Neognathostomata (Fig. 3). Eble, (2000), hace un análisis de disparidad en todo el Superorden Atelostomata incluyendo a Holasteroida, Spatangoida y Disasteroida. En este análisis, el autor propone que el máximo pico de disparidad se presenta a finales del Cretácico  $\approx 83.5$  y 65 maa (Fig. 39). Este pico se asocia a nuestros datos (Fig. 25) en el Cretácico (K5, Campaniano-Maastrichtiano), que es donde surgen las Familias más representativas del Orden Holasteroida.

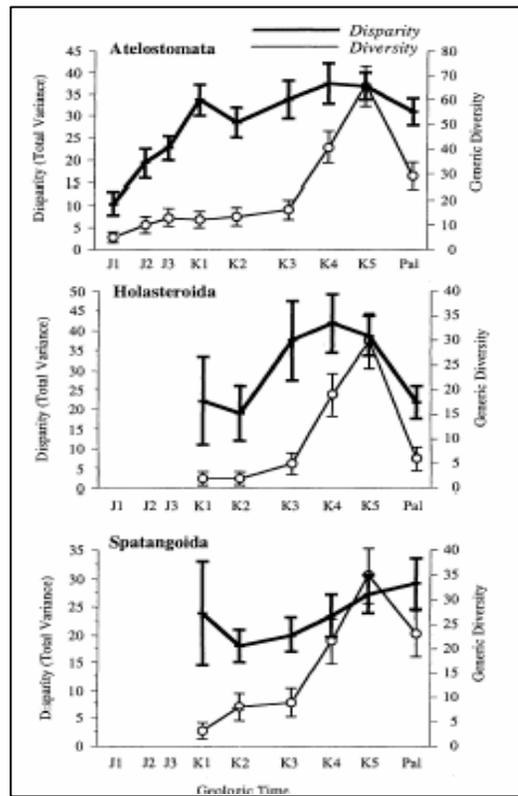


Figura 39. Patrones de disparidad morfológica (líneas gruesas) y diversidad taxonómica para el Superorden Atelostomata y los Ordenes Spatangoida y Holasteroidea a través del tiempo. J1 (Jurásico 1, Aaleniano-Bajociano), J2 (Jurásico 2, Bathoniano-Calloviano), J3 (Jurásico 3, Jurásico tardío), K1 (Cretácico 1, Neocomiano), K2 (Cretácico 2, Barremiano-Aptiano), K3 (Cretácico 3, Albiano), K4 (Cretácico 4, Cenomiano-Santoniano), K5 (Cretácico 5, Campaniano-Maastriqiense), Pal (Paleoceno). La disparidad morfológica se mide a partir de la varianza total a partir de medidas morfométricas (Tomado de Eble, 2000).

De hecho, los holasteriodes, son el grupo cuyo plano corporal se mantiene más distante con respecto a los demás miembros de la Clase Echinoidea (Mooi, *et al.*, 1996). Frecuentemente, los holasteriodes son representados por formas que son muy especializadas y que muestran morfologías inusuales (David, 1988) y extremas, como ocurre con *Echinosigra paradoxa* cuyo cuerpo puede ser descrito con un cuello, una cabeza, cuerpo y una cola (David, 1990; Fig. 40). Entonces, la disminución en eutacticidad y por tanto la exploración de regiones de baja regularidad, puede ser un factor a considerar en cuanto a la reorganización del plano corporal del organismo. Este hecho tendría

consecuencias morfológicas como la súbita apertura de regiones inexploradas del morfoespacio y sujetas simplemente a un nuevo potencial geométrico y por tanto morfológico, entendiéndose en este punto la importancia de la evolucionabilidad. Esta evolucionabilidad es: “La habilidad de las variaciones para producir cambio evolutivo significativo (Eble, 2005)”, y en concordancia con la exploración de zonas de baja regularidad, le permitiría a los organismos superar un **“umbral geométrico”** (en este caso, dado por la antieutacticidad, ya que la alta eutacticidad se asume como una restricción) y tener más posibilidades en la exploración de nuevas geometrías y por tanto nuevas funciones en diversos nichos. Gould y Vrba (1982), mencionan que durante la evolución existen cambios que originalmente sirven como adaptación para la solución de un problema biológico y eventualmente sirven para resolver otro problema en el futuro. Ellos denominaron a esto una exaptación, y también incluyen aquellos procesos de cambio morfológico sin fin aparente que posteriormente son aprovechados por los organismos como una adaptación. La disminución de regularidad asociada al cambio súbito de morfología, después de un largo periodo de estabilidad morfológica (en virtud de los periodos de alta regularidad (0.995), la cuál permaneció sin cambios durante  $\approx 310$  maa, y que en los últimos  $\approx 250$  maa se ha establecido con un promedio de 0.968 en el valor total de eutacticidad; Fig. 24), puede interpretarse como una exaptación acorde a nuestro criterio, ya que fue un cambio con una causalidad geométrica sin fin aparente, que posteriormente resultó funcional en zonas abisales. Este proceso también podría estar dando claves para establecer porque en algunas situaciones se dan largos periodos de estabilidad morfológica en determinados clados (Gould, S. J., *et al.*, 1977), ya que la regularidad sería una zona de alta estabilidad, similar a una camisa de fuerza que da confort funcional a sus usuarios. Así mismo, sustentar estas hipótesis tendría que estar fundamentada en un argumento que soporte el valor de la regularidad como una propiedad con ventajas que le permitieran perdurar, ser seleccionada.



Figura 40. *Echinograna paradoxa* mostrando un incremento notable en su eje anteroposterior (Tomado de [www.nhm.ac.uk](http://www.nhm.ac.uk)).

De acuerdo a algunos autores (Hansen, 2003, Wagner, et al., 2005), una pregunta importante en el ámbito evolutivo es ¿De donde provienen las variaciones? Lewontin (1978), puntualiza que el programa adaptacionista asume que una propiedad de los caracteres es lo que el denomino un potencial evolutivo cuasi-independiente. Los erizos marinos, por ejemplo, tienen esqueletos compuestos casi enteramente de placas de calcita. El número de placas y la forma pueden variar de manera substancial, pero dado que las placas surgen secuencialmente desde los vértices usados para el análisis, cada vértice con sus placas puede ser visto como una repetición de partes con cinco módulos del mismo tipo (Eble, 2005). Estos módulos tienden a interactuar en cuanto a su contigüidad física y a su ontogenia, no obstante, se generan de manera independiente. También, la simetría como repetición de partes (Bateson, 1894), es un patrón emergente que surge como producto de la interacción de módulos (Rasskin-Gutman, 2005). Estos son argumentos empíricos a favor no sólo de la elección de las placas oculares como vértices de las estrellas, sino de entender la codependencia que existe entre ellos a partir del parámetro de regularidad. El argumento central entonces, es entender las interacciones de los cinco módulos fenotípicos como una manera de analizar la fuente de la variabilidad.

Todo el contexto anterior fue el escenario de partida para proyectar los experimentos relacionados con la parcelación de discos en diferente número de módulos, con la intención

de entender la naturaleza de la regularidad. Sin embargo, primero es necesario poner énfasis en la organización pentamérica *per se*.

## ORGANIZACIÓN PENTAMÉRICA

De acuerdo a algunos autores (Breder, 1955; Kauffman, 1993), la organización pentamérica es altamente recurrente en la naturaleza. A su vez, se han hecho un número importante de intentos desde diferentes perspectivas por esclarecer el origen del plano corporal de los bilaterales (Martindale, 2008; Rasskin-Gutman, 2003; Smith, 2005, 2008; Palmer, 2004). Una hipótesis que se propone para explicar este hecho ante los resultados de este trabajo es a partir del factor regularidad. En la figura 35 se muestra una gráfica del porcentaje total del área bajo la curva para la región de alta eutacticidad (0.98 a 1) y también para la región de más baja eutacticidad (0.7 a 0.73). Estos datos señalan la alta probabilidad de obtener estrellas altamente eutácticas en arreglos de 4, 5 y 6 comparadas con las distribuciones para 3 vectores. A su vez, muestran que la probabilidad es aún más alta en estrellas de 7 y 8 vectores, disminuyendo el porcentaje a partir de los nueve vectores. En cuanto a los arreglos que consideramos de más recurrencia en la naturaleza, como son 3, 4, 5 y 6, los arreglos con múltiplos de 4 y 6 son abundantes en Cnidarios y Ctenóforos (Heackel, 1998). Sin embargo, la diversidad (número de especies) de estos organismos es considerablemente baja en comparación con la diversidad de otros planos corporales como los bilaterales (Fig. 41). Es importante mencionar que los módulos en organismos como las medusas y las anémonas, pueden ser identificados por la posición de sus tentáculos, órganos y regiones anatómicas asociadas con una disposición de simetría 4 o 6. Al observar con detenimiento un número importante de especies (datos no publicados) con tal simetría, es notable que su organización está determinada por estrellas con ejes paralelos. Hay órganos que bisectan el plano corporal y que determinan estos ejes, generando ejes entre los módulos, dadas por las intersecciones de los módulos. Por tanto, aún cuando no se tienen medidas de su regularidad es fácil asociar tales ejes a estrellas de alta regularidad y por ende a regiones restringidas dentro de su morfoespacio. Como se observa en el morfoespacio del sistema cinco, la alta regularidad también es una zona restringida. Para las estrellas de 4, 5, 6, 7, 8, 9 y aún 10 vectores, existe una alta probabilidad de que estas sean regulares, y no todas han

sido consideradas de alta abundancia en la naturaleza. De tal forma, la alta regularidad no es en sí un valor que explique la recurrencia del cinco y menos aún una ventaja evidente. En este mismo sentido, en los resultados se analiza la posibilidad de que el incremento de la regularidad pueda considerarse a partir de una relación proporcional positiva entre el número de vectores y la probabilidad de obtener estrellas de alta regularidad. Esta hipótesis se sometió a un análisis de correlación y se obtuvo una  $R=0.2776$ , por tanto, no existe una correlación entre el incremento en el número de vectores y el aumento en la regularidad. Todo lo anterior, permite suponer que el parámetro de regularidad y las propiedades que de él deriven, se pueden entender a partir de cualidades particulares en cada una de las estrellas con diferente número de vectores cuya naturaleza es diferente a una relación lineal entre el número y el grado de regularidad. La alta regularidad de la mano con una alta posibilidad de explorar la bilateralidad con el alargamiento del eje anteroposterior en ciertas regiones dentro del morfoespacio (no sólo en los terrenos de la regularidad sino también de la irregularidad), permite generar la hipótesis de un área considerablemente mayor para la simetría pentamérica con respecto a otras simetrías dentro del morfoespacio. Una vez que se han reconocido los límites del morfoespacio, fue posible entender la emergencia de ciertas formas (Rasskin-Gutman, 1995; 2003) y como se ha mencionado estructuras geométricas, como aquellas con 4 y 6 módulos que son altamente ordenadas en el sentido de que sus límites están dados por la regularidad. La principal interrogante por resolver, entonces, es revisar los elementos conceptuales y teóricos con la intención de fundamentar biológicamente el concepto de regularidad matemática. Para continuar con este argumento, es necesario resolver las restricciones y el potencial geométrico que se deriven de entender la regularidad.

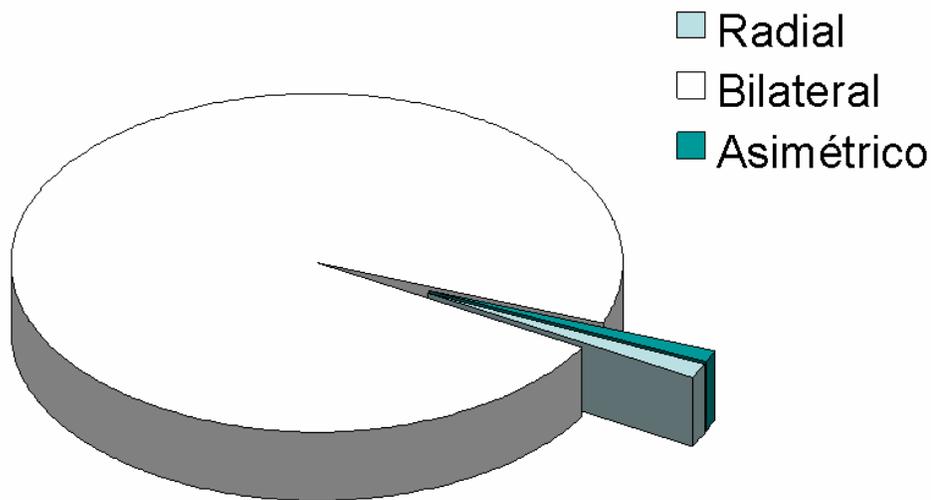


Figura 41. Frecuencia de simetría en planos corporales en la naturaleza de acuerdo a Barnes (1998).

## REGULARIDAD MATEMÁTICA Y MODULARIDAD

En la figura 35 se da detalle de las diferencias estadísticas entre módulos regulares e irregulares. Entendiéndose como módulo el entorno más inmediato a cada vector. Como ya se mencionó, para determinar tales módulos se hizo uso de teselaciones de Voronoi. El alcance de esta metodología radicó en definir los puntos más cercanos a cierto punto  $P$  (el vértice de la estrella o bien, la placa ocular), de tal forma que es posible establecer áreas contiguas a los vértices de los vectores, definiendo así un módulo. De esta forma, los puntos aleatorios y la generación de las diferentes estrellas, le propició a este experimento una dinámica que pretendió emular las variaciones en la naturaleza.

Eutacticidad, como ya se ha mencionado, significa buen arreglo. Siendo así, la eutacticidad alude a organización entre los elementos de un arreglo. Esto fue una clave al momento de generar hipótesis viables para explicar la regularidad y concluir con los objetivos del presente trabajo. Como ya se ha visto teóricamente, cada uno de los vértices de las estrellas

generadas son un centro organizador de un módulo, lo que a su vez tiene un fundamento empírico en el sistema apical. Una organización eficiente entre módulos implica: proporciones, orientaciones, conexiones y articulaciones apropiadas (Rasskin-Gutman *et al.*, 2001; Rasskin-Gutman, 2003). Estos cuatro niveles son propios de la organización morfológica y son una manifestación de integridad funcional entre partes del organismo (Rasskin-Gutman, 2005), entendiéndose integridad funcional como la función como consecuencia de la apropiada interacción de las partes que integran el sistema. Modularidad, es un concepto abstracto que busca capturar la comprensión de los cuatro niveles mencionados y los tipos de heterogeneidad propia de los organismos, y es considerado un concepto fundamental en la organización biológica (McShea, *et al.*, 2005; Wagner, *et al.*, 2007). Bajo este marco teórico, el análisis de la regularidad a partir de la pentamería del sistema apical, tiene que ser abordado con la comprensión de las interacciones de sus módulos.

En cuanto a los niveles de organización morfológica mencionados, la región de bilateralidad en el morfoespacio puede ser entendida también a partir del cambio entre las proporciones de tamaño de los módulos. El área total de cada disco deja de distribuirse de manera equitativa entre las cinco áreas propias de cada módulo y se pierde proporcionalidad. Ya no es un disco con partes idénticas y cinco ejes de simetría, se genera una estrella con un solo eje de simetría. Este hecho, aparentemente trivial tiene consecuencias en la orientación ya que al incrementarse más el tamaño de ciertos módulos, habría un diferencial entre los módulos permitiendo la variación de tamaño de una región respecto a otra. Siendo así, la proporcionalidad y la orientación son dos niveles de organización que aún cuando no se exponen con detalle en el presente trabajo, el morfoespacio permitió entenderlos de manera superficial.

En cuanto a la conectividad, el número de conexiones depende del número de nodos. La contigüidad física y las conexiones entre módulos de los erizos marinos, son factores determinantes si se pretende entender su organización (Rasskin-Gutman, 1995). Entonces entender el contacto inmediato entre módulos, de acuerdo a nuestros datos tiene repercusiones en la articulación. La metodología para aproximar el nivel de articulación,

está sujeta a datos como el tamaño y su variabilidad, aunque el número de módulos sigue siendo crucial y la contigüidad se vuelve imprescindible para entender este nivel. El esquema de la figura 42, es una representación de las relaciones conceptuales que se postulan para entender los niveles de organización mencionados.

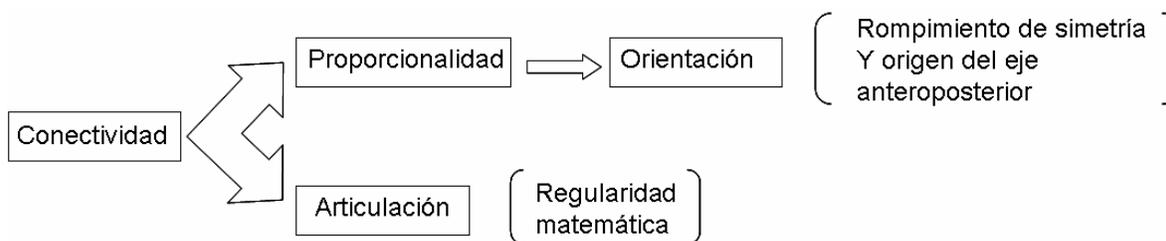


Figura 42. Propuesta de las relaciones de los niveles de la organización morfológica. La conectividad, o bien el número de módulos, define las proporciones entre los tamaños de los módulos dentro de cada disco. Esto a su vez, determina una orientación, lo cual por tanto aumenta las probabilidades de rompimiento de simetría y el surgimiento del eje anteroposterior. La conectividad también establece organizaciones diferenciales en términos del grado de interacción entre módulos, o bien, su articulación. Lo cual se propone como la naturaleza de la regularidad matemática.

En la figura 43, se hace hincapié en que el hecho más relevante para la regularidad matemática es el nivel de articulación, cuyo valor radica en entender el grado de “interacción” en un sentido de eficiencia e “interferencia” en un sentido de ineficiencia funcional. Esto es, interacción se acuña como contigüidad física dentro de los límites de la regularidad y es eficiente dado que permite el contacto necesario con el módulo vecino. Asumiendo por necesario el contacto que no invade territorio del módulo aledaño limitando su área respectiva. En tanto que interferencia, aún cuando también implica contigüidad física, los módulos muestran una alta variabilidad que impide una distribución equitativa del espacio interno del disco. No obstante, también la conectividad o bien, el número de módulos resulta importante para definir el grado de articulación entre módulos como lo demuestran las diferencias estadísticas en los valores de eutacticidad entre arreglos con diferente número de módulos.

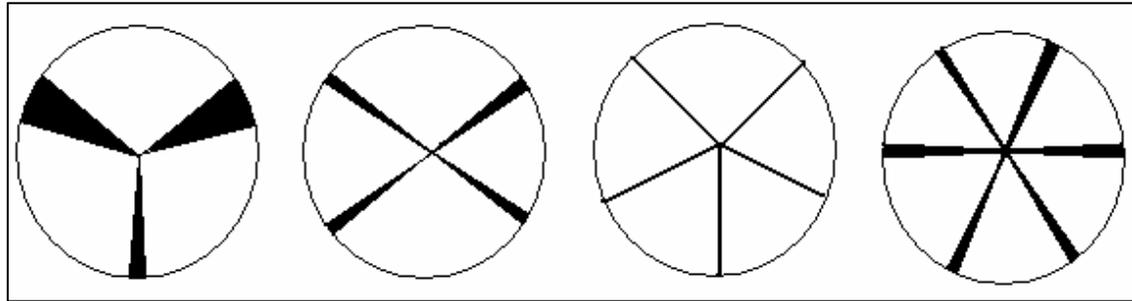


Figura 43. El tamaño de las intersecciones entre los módulos indica el grado de irregularidad. Nótese que las intersecciones en el disco de tres módulos tienen el mayor tamaño, en contraste con las intersecciones en el disco de cinco, que tienen el menor tamaño.

En la práctica, modularidad corresponde a reconocer que las entidades fenotípicas pueden ser descompuestas en partes o módulos. Sin embargo, estas partes son semi-autónomas, ya que conservan interacciones con otros elementos del sistema y son más fuertes que con otros elementos que no corresponden a tal sistema (Eble, 2005). Una manera de entender esta interdependencia entre módulos colindantes y su impacto en la organización del sistema, es medirla a partir del parámetro de eutacticidad, una vez que se contrastan las interacciones entre los módulos regulares con respecto a los irregulares. Hipotéticamente, la desviación estandar del tamaño de los módulos de diferentes discos nos ofrece un indicio de cómo se yuxtaponen estos entre sí. Esto es, una vez que se midió la regularidad en 10,000 discos, con dos factores de variación; tipo de estrella y puntos aleatorios (100X100), y se determinó el tamaño de cada módulo, se obtuvo la desviación estandar de cada módulo, del  $L_1, L_2 \dots L_n$ . Esta desviación estandar, proporciona un panorama de cómo cambia el tamaño de los módulos de disco a disco, considerando sólo los discos de una  $n$  particular y su categoría, regular o irregular. En la figura 37, se aprecian los resultados de cinco experimentos teóricos destinados a entender el grado de variabilidad de los módulos de diferentes discos. Es importante resaltar que los únicos módulos que no mostraron diferencias estadísticas significativas entre regulares e irregulares, fueron el módulo  $L_1$  en discos de 3 módulos y el módulo  $L_4$  en discos de 4 módulos. El módulo  $L_1$  en discos de 3,

es un resultado esperado ya que corrobora que la distribución de frecuencia de regularidad en estrellas de 3 sea de una alta probabilidad tanto para regulares como para irregulares, lo cual, se explica con la alta variabilidad de la región anterior. Este hecho, sirve para exponer que a mayor variabilidad en un módulo, mayor interferencia con los módulos aledaños y una consecuente irregularidad (Fig. 43). Una objeción importante al presente trabajo, es propiciada por el módulo  $L_4$  en discos de 4 módulos, ya que no hay diferencia estadística entre regulares e irregulares y no se concluyó ninguna explicación para este hecho. En tanto que la diferencia estadística entre la vasta mayoría de los módulos (excepto 2 de 25 no mostraron tal diferencia), es un hecho que hemos interpretado como una alta variabilidad del tamaño de los módulos irregulares con respecto a los regulares dentro de sus propios discos.

Una de las propiedades que se pretende entender a partir del parámetro de regularidad, es la habilidad que ésta permite para generar variabilidad. La posición del sistema cinco en términos de regularidad, es una posición que consideramos de alta evolucionabilidad dadas sus propiedades geométricas. Alta regularidad implica poca interferencia espacial, aunque esta última no puede ser nula, ya que se elimina la interacción necesaria. En términos biológicos, la interacción entre módulos es importante dada la necesidad de intercambio de información biológica. Sin embargo, la alta interferencia de un módulo con su vecino propicia una desorganización constante teniendo consecuencias negativas. Este hecho, sólo podría ser resuelto en una nueva organización, que en el caso del arreglo cinco apunta a ser la organización bilateral. La única posibilidad que le resta a la irregularidad o alta interferencia es el cambio. La alta regularidad del sistema cinco propone que es altamente eficiente para organizar su espacio, es un arreglo ordenado. La idea es que la organización modular favorece la evolucionabilidad al permitir que un módulo cambie sin interferir con el resto del organismo (Riedl, 1977; Wagner, 1996). Desde una perspectiva diferente, una organización modular en donde cada módulo, tenga un alto grado de independencia (alta regularidad) no podrá interactuar con sus vecinos y dada su alta organización, no tendría potencial de cambio lo cual implicaría rigidez. Entonces, arreglos con una alta regularidad como el arreglo siete y ocho tienen pocas posibilidades de cambio. En cuanto a arreglos superiores a ocho, aún cuando existe una probabilidad de encontrar estrellas altamente

eutacticas similar a la de cinco, en la figura 33 se observa que hay una tendencia a la normalización. El arreglo cinco permite una organización con un importante potencial de cambio, ya que se encuentra en un nivel intermedio de integración entre módulos y una cuasi-independencia de cada uno disponible para irrumpir en nuevas organizaciones una vez que tienen altas tasas de interferencia.

Existen datos paleontológicos que sugieren una alta viabilidad en procesos de diversificación en grupos como Holasteroidea (Fig. 39; Eble, 2000). Una vez que se han explorado regiones de alta regularidad durante largos periodos de tiempo, como se especula en grupos de erizos marinos radiales y algunos bilaterales, es posible diversificarse si la forma se encuentra en regiones novedosas de organización. Esta diversificación solo puede ser entendida como diversidad morfológica y no necesariamente está implicada en altas tasas de especiación. Por último, resulta importante mencionar que el modelo evolutivo propuesto en este trabajo, basa el argumento en datos obtenidos a partir de una simplificación del plano corporal de los erizos marinos en estrellas de cinco vértices. La permanencia de esta geometría como marco organizador del sistema apical de los erizos marinos desde sus orígenes, esta sustentada en la parte introductoria referente a la evolución del sistema apical. Con esta simplificación extrema de la forma y la alta regularidad durante un largo periodo de tiempo, es fácil exponer que existió un largo periodo de equilibrio, con cambios sutiles en la organización del plano corporal pero dentro de una alta regularidad. Este largo equilibrio en términos macroevolutivos, sufrió dos puntuaciones asociadas a la geometría, dos nuevas etapas constantes e insistentes en el tiempo: el movimiento del periprocto fuera del sistema apical (no necesariamente asociado a una disminución en regularidad) y una novedosa organización dentro del morfoespacio que dejo de lado las restricciones de los cinco módulos ordenados y se instalo en las bastas posibilidades organizadoras de la bilateralidad, con dos módulos.

## CONCLUSIONES

La regularidad matemática, medida a partir del parámetro de eutacticidad, es una propiedad constante en la pentamería del plano corporal de los erizos marinos. Esta propiedad es constante durante el tiempo geológico, aunque durante el periodo de tiempo entre el triásico y el jurásico, surgieron grupos con una baja regularidad matemática, el Orden Holasteroidea. Este grupo se caracteriza porque las especies que lo conforman tienen un plano corporal en donde la simetría externa particular de los equinodermos, la simetría con cinco ejes se torna en una simetría bilateral conspicua. Este hecho, contrasta con el plano corporal de los erizos marinos irregulares como los pertenecientes al superorden Neognathostomata, en donde sigue siendo evidente la presencia de cinco módulos, asociándose esto a su permanencia dentro de la región de alta regularidad en el morfoespacio. Los resultados permiten suponer que una organización con cinco módulos es una organización viable para explorar regiones de alta regularidad, radiales y bilaterales con alta estabilidad para permanecer durante largos periodos de tiempo y a la vez, regiones de baja regularidad cuyas organizaciones morfológicas se encuentran más propensas a diversificarse dada la novedad de establecer dos módulos en vez de cinco.

La eutacticidad matemática es un parámetro que da pauta del grado de “interacción” y de “interferencia”. Estos dos términos se refieren a contigüidad física, el primero denotándolo hasta el límite de lo necesario en términos biológicos y el segundo, más allá de tal límite. La irregularidad matemática, pone en evidencia que la alta interferencia conlleva cambio y novedosas regiones de organización. Todo este argumento, no excluye otros factores promotores de cambio como los genéticos y presiones de selección ecológicas, sólo pone énfasis en el valor de la geometría sobre el potencial fenotípico en la evolución.

Finalmente, la intención de este trabajo es motivar la investigación hacia las propiedades geométricas de los fenotipos con la intención de obtener resultados que complementen el panorama de los estudios evolutivos.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agassiz, A. 1904. Reports on an exploration off the west Coasts of México, Central and South Commission Steamer "Albatross" during 1891, Lieut.-Commander Z. L. Tanner, U.S.N. Commanding. XXXII. The Panamic Deep Sea Echini, Memoirs of the Museum of Comparative Zoology, 31: 1-243.
- Aragon, J. L., A. Gomez-Rodriguez, and M. Torres. 2005. Simplified dynamic model for the motility of irregular echinoids. *Physical Review E* 72.
- Barnes, R. S. K. 1998. *The diversity of Living Organisms*. [1 ed.] USA: Wiley-Blackwell Press.
- Breder, C.M. 1955. Observations on the occurrence and attributes of pentagonal symmetry. *Bulletin of The American Museum of Natural History*. 106: 173-220.
- Bruijn, N.G. 1981. Algebraic theory of Penrose's nonperiodic tilings of the plane. *Nederl. Akad. Wetensch. Indag. Math.* 43: 39-52, 53-66.
- Coen, E. 1999. *The art of genes: How Organisms Make Themselves*. Oxford University Press, USA.
- Coxeter, H.S.M. 1973. *Regular Polytopes*, Dover, New York.
- David, B., 1988, Origins of the Deep sea Holasteroid Fauna, in C. R. C. Paul and A. B. Smith (eds), *Echinoderm phylogeny and evolutionary biology* (Oxford: Clarendon Press), pp. 331-346.
- David, B., 1990. Mosaic pattern of heterochronies, variation and diversity in Pourtalesiidae (deep-sea echinoids). *Evolutionary biology*. 24: 297-327.
- David, B., B. Lefebvre, R. Mooi, and R. Parsley. 2000. Are homalozoans echinoderms? An answer from the extraxial-axial theory. *Paleobiology* 26:529-555.
- David, B., and R. Mooi. 1996. Embryology supports a new theory of skeletal homologies for phylum Echinodermata. *Comptes Rendus De L Academie Des Sciences Serie Iii-Sciences De La Vie-Life Sciences* 319:577-584.
- David, B., and R. Mooi. 1999. Contributions of the extraxial-axial theory to understanding the echinoderms. *Bulletin De La Societe Geologique De France* 170:91-101.
- Dawkins, R. 1989. 11. Memes: the new replicators: *The Selfish Gene* [2nd ed., new ed.], Oxford: Oxford University Press.

- Duboc, V., E. Rottinger, F. Lapraz, L. Besnardeau, and T. Lepage. 2005a. Left-right asymmetry in the sea urchin embryo is regulated by nodal signaling on the right side. *Developmental Cell* 9:147-158.
- Duboc, V., E. Rottinger, F. Lapraz, L. Besnardeau, and T. Lepage. 2005b. Role of nodal in establishment of sea urchin larva body plan. Pp. 989-989.
- Duncan, P., W. P. Sladen. 1882-1886. Fossil Echinoidea of Western Sind and the coast of Báluchistán and of the Persian Gulf, from the Tertiary Formations. *Pal. Indica*, ser. 14. 1: 382.
- Durham, J. 1966. Classification. *Treatise on invertebrate paleontology. Part U. Echinodermata 3.* The geological society of America and The University of Kansas Press. pp. U220-U257.
- Coen, E. 1999. *The art of genes: How Organisms Make Themselves.* Oxford University Press, USA.
- Eble, G. J. 2000. Contrasting evolutionary flexibility in sister groups: disparity and diversity in Mesozoic atelostomate echinoids. *Paleobiology* 26:56-79.
- Eble, G. J., W. Callebaut, and D. Rasskin-Gutman. 2005. Morphological modularity and macroevolution: conceptual and empirical aspects. *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems. [Vienna Series in Theoretical Biology.]:*221-238.
- Fell, H. B. 1966. Diadematacea *in* R. C. Moore, editor, *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U, Echinodermata.* Geol. Soc. Amer. and Kansas Univ. pp. 340-365
- Finnerty, J. R. 2003. The origins of axial patterning in the metazoa: how old is bilateral symmetry? *International Journal of Developmental Biology* 47:523-529.
- Foote, M. 1997. The evolution of morphological diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:129-152.
- Foote, M., and J. J. Sepkoski. 1999. Absolute measures of the completeness of the fossil record. *Nature* 398:415-417.
- García Azkonobieta, T. 2005. Evolución, desarrollo y (auto)organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la evo-devo (tesis doctoral). Universidad del País Vasco, San Sebastián.
- García-Fernandez, J. 2005. Origin and evolution of the homeobox gene clusters. *Nature Review Genetics*. 6: 881-892.

- Goodwin, B.C. 2000. The life of form. Emergent patterns of morphological transformation. *Comptes rendus de l'academie des sciences III - Sciences de la vie-life sciences* 323: 15-21.
- Gomez, A., M. Torres, and J. L. Aragon. 2007. Eutactic star closest to a given star. *Journal of Mathematical Physics* 48.
- Gould, S. and Eldredge, N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*. 3:115-151.
- Gould, S., and Vrba, E. 1982. Exaptation; a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4-15.
- Gould, S. 2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge MA: Harvard Univ. Press.
- Hadwiger, H. 1940. Über ausgezeichnete Vektorsterne und reguläre Polytope, *Comment. Math. Helv.* 13: 90-108.
- Hansen, T. 2003. Is modularity necessary for evolvability? Remarks on the relationship between pleiotropy and evolvability. *Biosystems*. 69: 83-94.
- Hawkins, H. 1912. On the Evolution of the Apical System in the Holoctypoida. *Geology Magazine*. 9: 8-17.
- Holland, N. 1988. The meaning of developmental assymetry for echinoderm evolution: a new interpretation. *Echinoderm phylogeny and evolutionary biology*, C. R. C. Paul and A. B. Smith (eds.), Oxford science publications, Liverpool geological society.
- Hotchkiss, F. H. C. 1998. A "rays-as-appendages" model for the origin of pentamerism in echinoderms. *Paleobiology* 24:200-214.
- Jan, Y.N., Jan, J.N. 1999. Assymetry across species. *Nature Cell Biology*. 1: 42-44.
- Jesionek-Szymanska, W. 1959. Remarks on the structure of the apical systems of irregular echinoids. *Acta Palaeont. Pol.* 4: 339-352.
- Jesionek-Szymanska, W. 1962. Contribution a l'étude du genre *Orbignyana* Ebray, (Echinida, Disasteridae Gras 1848). *Bull. Mus. Nat. Hist.* 2. 34: 184-187.
- Jesionek-Szymanska, W. 1963. Échinidés irréguliers du Dogger de Pologne. *Acta Palaeont. Pol.* 8: 293-414.
- Jesionek-Szymanska, W. 1967. Sur un caractère archaïque chez des Echinidés irréguliers. *C. R. Acad. Sc.* 264-D, 26: 2982-2985.

- Jesionek-Szymanska, W. 1968. Irregular echinoids-an insufficiently known group. *Lethaia*. 1: 50-62.
- Jesionek-Szymanska, W. 1970. On a new pygsterid (Echinoidea) from the Jurassic (Middle Lias) of Nevada, U. S. A. *Acta Palaeont. Pol.* 15. 4: 411-423.
- Kauffman, S. 1993. *Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*, Oxford University Press, Technical monograph.
- Kier, P. M. 1962. Revision of the Cassiduloid echinoids. *Smithsonian Misc. Coll.* 144: 262.
- Kier, P. 1974. Evolutionary trends and their functional significance in the post-paleozoic Echinoids. *Supp. Journal of Paleontology*. 48: 1-96.
- Kier, P. 1982. Rapid evolution in echinoids. *Palaentology*. 25:1-9.
- Knoblich, J. 2001. Asymmetric cell division during animal development. *Nature Review*. 2: 11-20.
- Lebrun, P. 2000. Une histoire naturelle des échinides. Ed. Minéraux & Fossiles. Janvier.
- Lovén, S., 1874. Études sur les échinoïdées, *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, 11: 1-91.
- Lowe, C. J., and G. A. Wray. 1997. Radical alterations in the roles of homeobox genes during echinoderm evolution. *Nature* 389:718-721.
- Mann, D.L. 2003. Assymetry industrial and natural design. CREAX, press. Belg. <http://www.triz-journal.com/archives/2003/09/f/06.pdf>
- Markov, A. V., Solovjev, A. N. 2004. The early evolution of irregular echinoids. *Echinoderms: München: Proceedings of the 11th International Echinoderm Conference, Munich, Germany*. A.A. Balkema, Leiden. T. Heinzeller and J.H. Nebelsick, Editors. 551-556.
- Martindale, M. Q. 2005. The evolution of metazoan axial properties. *Nature Reviews Genetics* 6:917-927.
- Martindale, M. Q. 2008. The Developmental Basis for Metazoan Body Plan Evolution. *Journal of Morphology* 269:1456-1456.
- Mayr, E., and W. B. Provine. 1980. Prologue: some thoughts on the history of the evolutionary synthesis. *The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification of biology.*:1-48.

- McGhee, G.R. 1999. *Theoretical Morphology: the Concept and Its Applications*. Columbia University Press, New York.
- McShea, D. W., C. Anderson, W. Callebaut, and D. Rasskin-Gutman. 2005. The remodularization of the organism. *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems*. [Vienna Series in Theoretical Biology.]:185-205.
- Mintz, L. W. 1968. Echinoids of the Mesozoic families Collyritidae d'Orbigny, 1853 and Disasteridae Gras, 1848. *Journal of Paleontology*. 42: 1272-1288.
- Mooi, R., and B. David. 1996. Phylogenetic analysis of extreme morphologies: Deep-sea holasteroid echinoids. *Journal of Natural History* 30:913-953.
- Mooi, R., and B. David. 1998. Evolution within a bizarre phylum: Homologies of the first echinoderms. *American Zoologist* 38:965-974.
- Mooi, R., and B. David. 2000. What a new model of skeletal homologies tells us about asteroid evolution. *American Zoologist* 40:326-339.
- Mooi, R., and B. David. 2008. Radial Symmetry, the Anterior/Posterior Axis, and Echinoderm Hox Genes. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 39:43-62.
- Mooi, R., B. David, and G. Wray. 2004. Arrays in rays: Terminal addition in echinoderms by the "Ocular Plate Rule". *Integrative and Comparative Biology* 44:609-609.
- Mooi, R., B. David, and G. A. Wray. 2005. Arrays in rays: terminal addition in echinoderms and its correlation with gene expression. *Evolution & Development* 7:542-555.
- Morris, V. B. 2007. Origins of radial symmetry identified in an echinoderm during adult development and the inferred axes of ancestral bilateral symmetry. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274:1511-1516.
- Mortensen, Th. 1903. *The Danish Ingolf-Expedition 1895-1896, Echinoidea*, pt. 1, Copenhagen. 4: 198.
- Palmer, A. R. 1996. From symmetry to asymmetry: Phylogenetic patterns of asymmetry variation in animals and their evolutionary significance. Pp. 14279-14286. *Natl Acad Sciences*.
- Palmer, A. R. 2004. Symmetry breaking and the evolution of development. *Science* 306:828-833.

- Raup, D. M. 1979. Biases in the fossil record of species and genera. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*. 13: 85-91.
- Raup, D.M. and Michelson, A. 1965. Theoretical morphology of the coiled shell. *Science*. 147: 1294-1295.
- Rasskin-Gutman, D.1995. Modelos Geométricos y Topológicos en Morfología. Exploración de los límites del Morfoespacio afín (tesis doctoral). Aplicaciones en Paleobiología. Universidad Autónoma de Madrid
- Rasskin-Gutman, D. 2003. *Boundary constraints for the emergence of form*. G. B. Mueller, S. A. Newman, (eds.). *Origination of organismal form: beyond the gene in developmental and evolutionary biology*. pp. 305-322.
- Rasskin-Gutman, D. 2003b. Organized mayhem in Bilateria Bauplaene: symmetry and animal complexity. *Coloquios de Paleontología Volumen Extraordinario* 1:559-567.
- Rasskin-Gutman, D., and W. Callebaut. 2005. Modularity: jumping forms within morphospace. *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems*. [Vienna Series in Theoretical Biology.]:207-219.
- Rasskin-Gutman, D., and J. C. Izpisua-Belmonte. 2004. Theoretical morphology of developmental asymmetries. *Bioessays* 26:405-412.
- Saucede, T., R. Mooi, and B. David. 2003. Combining embryology and paleontology: origins of the anterior-posterior axis in echinoids. *Comptes Rendus Palevol* 2:399-412.
- Saucede, T., R. Mooi, and B. David. 2004. Evolution to the extreme: origins of the highly modified apical system in pourtalesiid echinoids. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140:137-155.
- Saucede, T., R. Mooi, and B. David. 2007. Phylogeny and origin of Jurassic irregular echinoids (Echinodermata : Echinoidea). *Geological Magazine* 144:333-359.
- Shu, D. G., S. C. Morris, J. Han, Z. F. Zhang, and J. N. Liu. 2004. Ancestral echinoderms from the Chengjiang deposits of China. *Nature* 430:422-428.
- Simpson, G.G. 1944. *Tempo and mode in evolution*. Columbia Univ. Press, New York.
- Smith, A. B. 1984. *Echinoid Paleobiology*. Special Topics in Palaeontology. Allen & Unwin (eds), London.
- Smith, A. B. 1997. Echinoderm larvae and phylogeny. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:219-241.

- Smith, A. B. 2004a. Palaeontology - Echinoderm roots. *Nature* 430:411-412.
- Smith, A. B. 2004b. Phylogeny and systematics of holasteroid echinoids and their migration into the deep-sea. *Palaeontology* 47:123-150.
- Smith, A. B. 2004c. Deuterostome phylogeny and the interpretation of problematic fossil echinoderms. *Echinoderms: München: Proceedings of the 11th International Echinoderm Conference, Munich, Germany*. A.A. Balkema, Leiden. T. Heinzeller and J.H. Nebelsick, (eds). pp, 543-546.
- Smith, A. B. 2005. The pre-radial history of echinoderms. *Geological Journal* 40:255-280.
- Smith, A. B. 2008. Deuterostomes in a twist: the origins of a radical new body plan. *Evolution & Development* 10:493-503.
- Thomas, R. D. K., W. Callebaut, and D. Rasskin-Gutman. 2005. Hierarchical integration of modular structures in the evolution of animal skeletons. *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems*. [Vienna Series in Theoretical Biology.]:239-258.
- Thomas, R. D. K., R. M. Shearman, and C. W. Stewart. 2000. Evolutionary exploitation of design options by the first animals with hard skeletons. *Science* 288:1239-1242.
- Thompson, D W., 1992. *On Growth and Form*. Dover reprint of 1942 2nd ed. [1st ed., 1917].
- Torres, M., J. L. Aragon, P. Dominguez, and D. Gil. 2002. Regularity in irregular echinoids. *Journal of Mathematical Biology* 44:330-340.
- Torres, M., J. L. Aragon, and A. Gomez-Rodriguez. 2004. Polyhedral truncations as eutactic transformations. *Acta Crystallographica Section A* 60:311-314.
- Wagner, G. P., J. Mezey, R. Calabretta, W. Callebaut, and D. Rasskin-Gutman. 2005. Natural selection and the origin of modules. *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems*. [Vienna Series in Theoretical Biology.]: 33-49.