

Patrones multimodales estables con simetría pentámera: el caso de los Crinoideos Rhodocrinítidos

Stable multimodal fivefold patterns: the case of Rhodocrinitids

Manuel TORRES HERNANZ¹, MARÍA Dolores GIL CID²
y Patricio DOMÍNGUEZ ALONSO²

RESUMEN

El origen de la conspicua simetría pentámera existente en los equinodermos es objeto de debate. Sin embargo, la organización de estos organismos pentarradiales jamás ha sido caracterizada, a ningún nivel de estudio, desde un punto de vista matemático. Partiendo de una ecuación de forma de gradiente, triadas de ondas resonantes interaccionando entre sí determinan el diagrama de estabilidad de los patrones de simetría pentámera generados por cinco ondas planas confinadas en regiones circulares. En este sistema, cada onda plana puede ser desarrollada como una serie infinita de modos de Bessel. Sin embargo, las condiciones del límite reducen el número posible de modos de Bessel a un conjunto discreto. Esta aproximación general al problema de los patrones de simetría radial es desarrollada en este trabajo para estudiar la distribución y estructura de los elementos esqueléticos que integran los cálices globosos o en forma de bol de crinoideos Camerados. Bajo las mismas condiciones teóricas generales la disposición de las placas en estos organismos pueden ser comparadas con experimentos hidrodinámicos. La estructura multimodal de estructura del cáliz de los crinoideos considerados demuestra que varios estados propios coexisten bajo un conjunto discreto de condiciones del límite, lo cual es el sello de un proceso altamente no lineal y por lo tanto de un patrón altamente no trivial.

Palabras clave: Simetría, Estructura multimodal, Cuasicristales, Pentamerismo, Morfometría, Crinoidea, Camerata.

¹ Instituto de Física Aplicada, CSIC. Serrano 144, 28006 Madrid.

² Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas (UCM) e Instituto de Geología Económica (CSIC-UCM). Ciudad Universitaria, 28040 Madrid, Spain.

ABSTRACT

The origin of the conspicuous pentamerism of echinoderms remains controversial. Curiously, the organization of these living fivefold structures has not been characterized from a mathematical point of view in any case, at any level. Starting from an amplitude equation of gradient form, triad resonant interactions determine the stability diagram of fivefold patterns generated by five plane waves in circular regions. Each plane wave can be developed as an infinite series of Bessel modes. However, boundary constraints reduce the number of modes to a discrete set. This general approach is used here to study the skeleton plate arrangement of bowl or globose cup crinoids. The biological samples are compared to hydrodynamical experiments under the same general conditions of pattern selection. The multimodal structure of plate arrangement shows that many eigenstates coexist for a single set of boundary conditions which is the signature of a highly nonlinear, and hence, highly nontrivial pattern. The present mathematical tool could be analogously useful to study echinoid skeletons.

Key words: Symetry, Multimodal Structure, Quasicristals, Fivefold Patterns, Pentamerism, Morphometry, Crinoidea, Camerata.

INTRODUCCIÓN

El propósito de este trabajo es describir desde un punto de vista matemático la disposición de las placas en los cálices de algunos crinoideos camerados globosos y analizar la estabilidad de estas estructuras a la luz de la teoría de formación y selección de patrones.

Los equinodermos son el ejemplo zoológico por excelencia de organismos con simetría radial pentámera. El origen de la conspicua simetría pentámera existente en estos animales es en la actualidad objeto de debate. Sin embargo, desde un punto de vista matemático la organización de estos organismos pentarradiales jamás ha sido caracterizada a ningún nivel. La simetría radial ha sido considerada tradicionalmente como una mera repetición de elementos estructurales (antímeros) alrededor de un eje de simetría. La caracterización de este tipo de estructuras básicamente se ha limitado al establecimiento del número de orden (o lo que es lo mismo, el número de antímeros que componen la estructura), el grado de asimetría de los antímeros o incluso los propios criterios de definición de antímeros (HICKMAN, 1967; BECKLEMISHEV, 1969). Este concepto de simetría radial es trivial y puede ser correcto para algunos organismos, sin embargo, la forma en que se engarzan los elementos esqueléticos de algu-

nos equinodermos es, como demostramos en este trabajo, algo mucho más complejo que obedece a normas no lineales.

Como una aproximación general al problema, y partiendo de una ecuación de forma de gradiente, encontramos que triadas de ondas resonantes que interaccionan entre sí, determinan el diagrama de estabilidad de los patrones de simetría pentámera generados por cinco ondas planas confinadas en regiones circulares. En este sistema, cada onda plana puede ser desarrollada como una serie infinita de modos de Bessel. Sin embargo, las condiciones del límite reducen el número posible de modos a un conjunto discreto. Esta aproximación general al problema de los patrones de simetría radial de cualquier número de orden, puede aplicarse al caso concreto de la disposición pentarradial de los elementos esqueléticos que integran los cálices de algunos crinoideos. Bajo las mismas condiciones teóricas generales, la disposición de las placas en estos organismos pueden ser comparadas con experimentos hidrodinámicos de ondas de Faraday, en los cuales una lamina delgada de fluido denso es sometido parametricamente a vibración vertical (TORRES *et al.*, 1995a, 1995b).

En este trabajo proponemos una nueva técnica matemática para describir la morfología de organismos que muestran un alto grado de simetría radial. En este sentido, los cálices de algunos camerados primitivos muestran un patrón de simetría pentámera altamente regular que como consecuencia de su forma general globosa, es susceptible de ser sometido a esta técnica analítica. Para poder analizar la estructura y disposición de las placas que conforman el esqueleto del cáliz, digitalizamos el diagrama teselar codificando las placas mediante un sistema binario (unos y ceros). A continuación, expandimos esta función binaria como un desarrollo truncado de Fourier-Bessel. Los desarrollos así obtenidos se corresponden a la disposición regular de cinco ondas planas que interaccionan entre sí. La estructura multimodal de las imágenes obtenidas a partir de las ecuaciones muestra el carácter no lineal de los patrones analizados. Tal y como es demostrado a partir de una ecuación de forma de gradiente, este patrón es altamente estable. La estructura multimodal de la estructura del cáliz de los crinoideos considerados demuestra que varios estados propios coexisten bajo un conjunto discreto de condiciones del límite. Lo cual es el sello de un proceso altamente no lineal y por lo tanto de un patrón altamente no trivial.

Adicionalmente, la posibilidad de caracterizar matemáticamente la estructura radial de estos organismos ofrece potencialmente unas nuevas posibilidades analíticas que serán de aplicación inmediata en el estudio de tendencias evolutivas de estirpes de organismos dotadas de un alto grado de simetría radial.

DEFINICIÓN Y CÁLCULO DE LA FUNCIÓN TESELAR

Para poder establecer una correspondencia entre la distribución de placas en los cálices de crinoides y la función de simetría radial pentámera apropiada, definimos la función $T(r, \theta)$ como el desarrollo

$$T(r, \theta) = \sum_{n=0}^{n=4} J_{5n}(kr) [c_{5n} \cos(5n\theta) + s_{5n} \sin(5n\theta)] \quad (1)$$

donde r y θ son coordenadas polares, k es el número de onda ($k = 2\pi/\lambda$; siendo λ la longitud de onda) y J_{5n} son las funciones de Bessel de primera clase y orden $5n$. Por motivos de simplicidad de cálculo, esta serie es truncada e incluye sólo cinco términos (desde $n = 0$ a $n = 4$).

El digrama teselar representa la disposición de los elementos esqueléticos. Este diagrama es dibujado en disposición radial y digitalizado posteriormente en una matriz de 100×100 pixels en la cual las placas se codifican como negro (1) y el fondo como blanco (0), la elección de uno u otro valor es arbitraria. La función teselar $T(r, \theta)$ es calculada como el mejor ajuste, en el sentido del error mínimo cuadrado, sobre el diagrama teselar binario. Por lo tanto, la función teselar es una función ondulatoria que es ajustada al diagrama teselar.

CÁLCULO DE LAS CONSTANTES C_{5n} Y S_{5n}

Para calcular las constantes C_{5n} y S_{5n} del sistema (1), resolvemos el sistema lineal

$$\mathbf{A} \mathbf{x} = \mathbf{b}, \quad (2)$$

donde \mathbf{A} es la matriz numérica de las funciones, de dimensión $10^4 \times 9$, en la que la fila i -ésima es:

$[J_0(kr_i), J_5(kr_i)\cos(5\theta_i), J_5(kr_i)\sin(5\theta_i), \dots, J_{20}(kr_i)\cos(20\theta_i), J_{20}(kr_i)\sin(20\theta_i)]$; \mathbf{x} es el vector columna de dimensión 9×1 con las nueve constantes desconocidas: $[c_0, c_5, s_5, \dots, c_{20}, s_{20}]$; \mathbf{b} es el vector columna con los valores binarios medidos, de dimensión $10^4 \times 1$:

$[T(r_1, \theta_1), \dots, T(r_{10000}, \theta_{10000})]$, con los 10^4 valores binarios (uno o cero) de los pixels del diagrama teselar digitalizado.

Empleando métodos analíticos numéricos (PRESS *et al.*, 1992), la solución del sistema (2), en el sentido del error mínimo cuadrado es:

$$\mathbf{x} = (\mathbf{A}^T \mathbf{A})^{-1} \mathbf{A}^T \mathbf{b}, \quad (3)$$

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Para ilustrar esta metodología han sido seleccionados cinco especies correspondientes a otros tantos géneros de la Superfamilia Rhodocrinitacea (Crinoidea Camerata) los cuales han sido estudiados recientemente por W. I. AUSICH (AUSICH, 1986). Todos ellos tienen cálices globosos o en forma de bol de poca altura. En la Fig. 1 aparece la disposición esquemática de los elementos esqueléticos de los cálices de *Deocrinus asperatus* (BILLINGS, 1859), *Diamenocrinus jouani* OEHLERT, 1891, *Rhodocrinites kirbyi* (WACHSMUTH & SPRINGER, 1897), *Sphaerotoocrinus ornatus* GOLDRING, 1923 y de un Rhodocrinitidae aún no descrito (Rhodocrinitidae gen. nov. sp. nov.) procedente del Caradoc de El Viso del Marqués (GIL *et al.*, 1996). Los diagramas digitalizados y codificados binariamente han sido sometidos a cálculo computerizado. Los valores de las constantes C_0, C_5, \dots, C_{20} y S_5, \dots, S_{20} calculados para cada crinoideo han sido normalizados y representados respectivamente en las Figs. 2.a y 2.b. Con los valores de las constantes podemos producir imágenes que representan la función ondulatoria de cada diagrama teselar. Para mostrar la exactitud del método empleado, en la Fig. 3 aparece el buen ajuste entre el diagrama teselar de Rhodocrinitidae gen. nov. sp. nov. y la función de onda correspondiente.

El análisis de cluster de los valores de las constantes C_{5n} y S_{5n} de la Fig. 2 demuestra que los valores significativos son C_0, C_{10}, C_{20} (valores pares), S_5 y S_{15} (valores impares). Así, teniendo en cuenta el bien conocido desarrollo en funciones de Bessel de cinco ondas planas corriendo a lo largo del eje x:

$$e^{ikx} = J_0(kr) + 2 \sum_{m=0}^{m=4} i^m j_m(kr) e^{im(\theta-\theta_x)} \quad (4)$$

donde θ_x es una fase. La disposición de las placas en los cálices de los crinoideos considerados representan la superposición lineal de cinco ondas planas corriendo según una disposición pentagonal regular (estructura germinal cuasicristalina) tal y como ha sido descubierta recientemente en experimentos ondulatorios hidrodinámicos (TORRES *et al.*, 1995a, 1995b y BARRIO *et al.*,

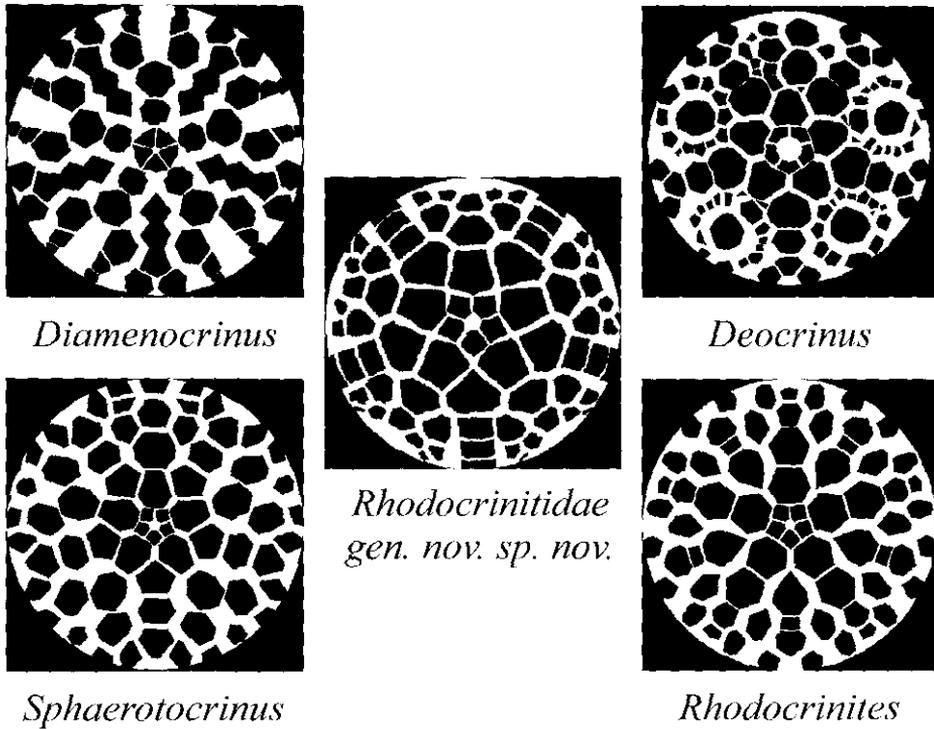


Figura 1.—Diagrama teselar de los crinoideos estudiados (*Crinoidea Camerata Rhodocrinitacea*). Familia *Anthracocrinidae* STRIMPLE & WATKINS, 1955: *Diamenocrinus jouani* OEHLERT, 1891. Familia *Rhodocrinitidae* ROEMER, 1855: *Rhodocrinus asperatus* BILLINGS, 1859; *Rhodocrinites kirbyi* (WACHSMUTH & SPRINGER, 1897); *Sphaerotocrinus ornatus* GOLDRING, 1923 y *Rhodocrinitidae* gen. nov. sp. nov.

Figure 1.—Tessellated diagram of studied crinoids (*Crinoidea Camerata Rhodocrinitacea*). Family *Anthracocrinidae* STRIMPLE & WATKINS, 1955: *Diamenocrinus jouani* OEHLERT, 1891. Family *Rhodocrinitidae* ROEMER, 1855: *Rhodocrinus asperatus* BILLINGS, 1859; *Rhodocrinites kirbyi* (WACHSMUTH & SPRINGER, 1897); *Sphaerotocrinus ornatus* GOLDRING, 1923 and *Rhodocrinitidae* gen. nov. sp. nov.

1997). Partiendo de una ecuación de forma de gradiente, la estabilidad de esta estructura cuasicristalina pentámera ha sido demostrada recientemente para ciertas regiones del espacio paramétrico (CHEN & VIÑALS, 1997). La estabilidad de este patrón pentámero tiene carácter general en la teoría de selección de patrones no lineales.

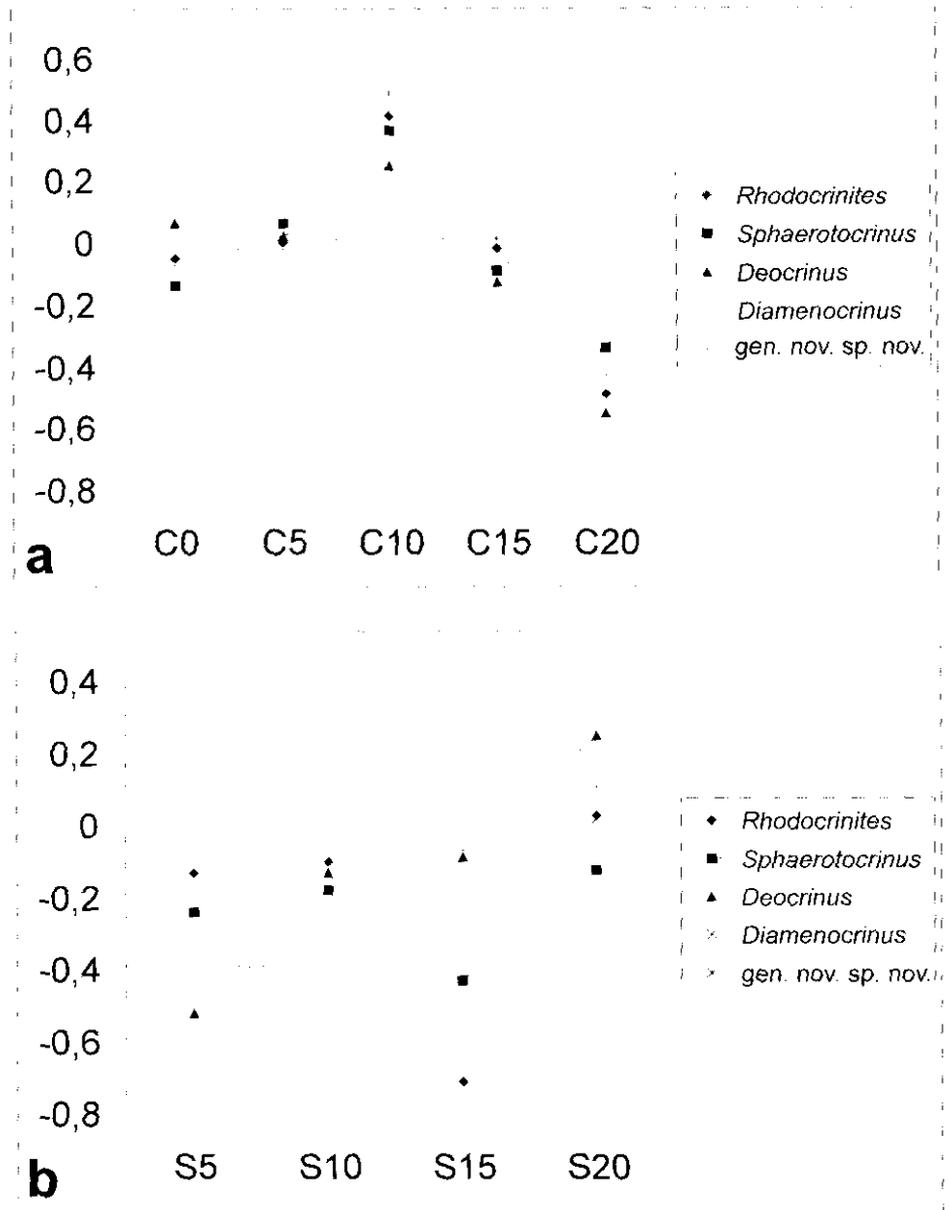


Figura 2.—Valores de las constantes de los desarrollos de Fourier-Bessel a.—Términos de los cosenos. b.—Términos de los senos.

Figure 2.—Constant values of Fourier-Bessel developments a.—Cosinus terms. b.—Sinus terms.

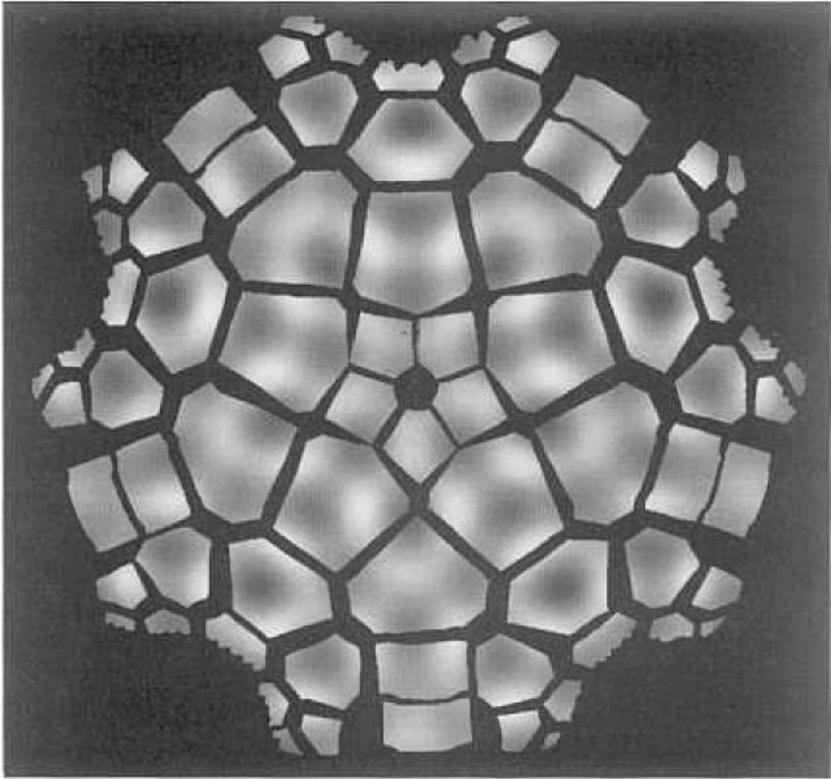


Figura 3.—Ajuste entre el diagrama teselar de *Rhodocrinoidea*, gen. nov. sp. nov. y la función ondulatoria correspondiente.

Figure 3.—Fitting between plate arrangement and undulatory interpretation of *Rhodocrinitid* gen. nov. sp. nov.

CONCLUSIONES

La estructura que determina la organización y disposición de los elementos esqueléticos de los crinoideos considerados ha sido caracterizada matemáticamente por primera vez. Esta estructura muestra un patrón pentámero no trivial altamente estable que emerge desde algún proceso no lineal desconocido. En un futuro próximo esta posibilidad de caracterizar matemáticamente la estructura de un organismo radial podrá desarrollarse como una herramienta morfométrica capaz de analizar y comparar los patrones de disparidad morfológica en tendencias macroevolutivas de grupos con simetría radial.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es una contribución al Equipo Europeo-Africano (Coord. F. Paris) del proyecto IGCP n.º 410 «The Great Ordovician Biodiversification Event» (IUGS-UNESCO) y al Proyecto PB-97-1232 «Resonancia paramétrica de ondas y sus aplicaciones».

Recibido el día 28 de octubre de 1998

Aceptado el día 22 de febrero de 1999

BIBLIOGRAFÍA

- AUSICH, W. I. 1986. Early Silurian rhodocrinitacean crinoids (Brassfield Formation, Ohio). *Journal of Paleontology*, **60**: 84-106.
- BARRIO, R. A., ARAGÓN, J. L., VAREA, C., TORRES, M., JIMÉNEZ, I. & MONTERO DE ESPINOSA, F. 1997. Robust symmetric patterns in the Faraday experiment. *Physical Review E*, **56** (4): 4222-4230.
- BECKLEMISHEV, W. N. 1969. *Principles of Comparative Anatomy of Invertebrates*. Vol. I Promorphology. 1.ª ed. Inglesa (L. ZENKEVICH Ed.), XXX+490 págs. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- CHEN, P. & VIÑALS, J. 1997. Pattern Selection in Faraday Waves. *Physical Review Letters*, **79** (14): 2670-2673.
- HICKMAN, C. P. 1967: *Principios de Zoología*. 1063 págs. Ediciones de la Universidad de Chile-Ediciones Ariel, S. A. Barcelona.
- GIL, M. D., DOMÍNGUEZ, P., CRUZ, M. C. & ESCRIBANO, M. 1996. Nuevo Macrocystellidae (Echinodermata Cystoidea Rhombifera) para el Ordovícico Español. *Estudios Geológicos*, **52**: 175-183.
- PRESS, W. H., TEUKOLSKY, S. A., VETTERLING, W. T. & FLANNERY, B. P. 1992: *Numerical Recipes in C*. Chapter 2, págs. 32-104. Cambridge University Press, Cambridge.
- TORRES, M., PASTOR, G., JIMENEZ, I. & MONTERO DE ESPINOSA, F. 1995a. Fivefold quasicrystalline pattern in parametrically excited waves in liquids. In JANOT, C. & MOSSERI, R. (Eds.): *Proceedings of the 5th International Conference on Quasicrystals*, págs. 257-260. World Scientific, Singapore.
- (1995b). Five-fold Quasicrystal-like Germinal Pattern in the Faraday Wave Experiment; *Chaos Solitons Fractals*, **5**: 2089-2093.

