

# La morfogènesi o com es genera la forma en els éssers vius

Discurs de presentació de Jordi Casanova i Roca com a membre numerari de la Secció de Ciències Biològiques, llegit el dia 8 d'octubre de 2018



Institut  
d'Estudis  
Catalans

SECCIÓ  
DE CIÈNCIES  
BIOLÒGIQUES

La morfogènesi o com es genera  
la forma en els éssers vius



# La morfogènesi o com es genera la forma en els éssers vius

Discurs de presentació de Jordi Casanova i Roca  
com a membre numerari de la Secció de Ciències  
Biològiques, llegit el dia 8 d'octubre de 2018

Barcelona, 2018



Institut  
d'Estudis  
Catalans

SECCIÓ  
DE CIÈNCIES  
BIOLÒGIQUES

Biblioteca de Catalunya. Dades CIP

**Casanova i Roca, Jordi, 1959- autor**

La Morfogènesi o com es genera la forma en els éssers vius. — Primera edició

ISBN 9788499654164

I. Institut d'Estudis Catalans. Secció de Ciències Biològiques II. Títol

1. Morfogènesi

591.3

© Jordi Casanova i Roca

© 2018, Institut d'Estudis Catalans, per a aquesta edició

Carrer del Carme, 47. 08001 Barcelona

Primera edició: setembre del 2018

Text revisat lingüísticament per la Unitat de Correcció del Servei Editorial de l'IEC

Disseny de la coberta: Azcunce | Ventura

Compost per la Unitat de Producció del Servei Editorial de l'IEC

Imprès a Open Print, SL

ISBN: 978-84-9965-416-4

Dipòsit Legal: B 17194-2018

Són rigorosament prohibides, sense l'autorització escrita dels titulars del *copyright*, la reproducció total o parcial d'aquesta obra per qualsevol procediment i suport, incloent-hi la reprografia i el tractament informàtic, la distribució d'exemplars mitjançant lloguer o préstec comercial, la inclusió total o parcial en bases de dades i la consulta a través de xarxa telemàtica o d'Internet. Les infraccions d'aquests drets estan sotmeses a les sancions establertes per les lleis.

La generació dels éssers vius, dels organismes en general i també dels seus òrgans en particular, amb les seves formes i mides específiques, ha estat un antic i vell enigma de la biologia. De fet, és un enigma que d'alguna manera fins i tot s'avança a l'existència de la biologia com a tal, com a disciplina científica. I si ens referim a l'antigor i a interrogants al voltant dels éssers vius, quasi sempre cal parlar d'Aristòtil. També en aquest cas. Va ser al segle IV aC que Aristòtil va escriure *Peri zôôn genêseôs* ('Sobre l'origen dels animals'), en què tracta de la generació i del desenvolupament embrionari dels animals, inclosos els humans.

Quan pensem en un ésser viu, quan pensem en com una única cèl·lula inicial, l'òvul fecundat, pot donar lloc a tota la complexitat d'un ésser viu, podem formalment separar dos processos. Un de molt evident, del qual tots som més o menys conscients, és el de l'adquisició de la diversitat cel·lular. Diferents tipus cel·lulars fan diferents funcions: les neurones del sistema nerviós, les cèl·lules musculars o els glòbuls vermells i els glòbuls blancs de la sang i un llarg etcètera. Però si el resultat de qualsevol anàlisi de sang ens posa en contacte amb la diversitat cel·lular, un altre aspecte igualment fonamental de la generació dels éssers vius passa més desapercbut, potser per obvi —de vegades es fa difícil reconèixer la complexitat d'allò que es viu com una realitat quotidiana. I aquest altre aspecte al qual em refereixo és el del procés pel qual els diferents tipus cel·lulars s'acoblen per a generar un determinat òrgan d'una determinada forma i d'una determinada mida. Deixeu-me posar un exemple del que vull dir. Una cama, un braç, són extremitats compostes pels mateixos tipus cel·lulars. És la forma de les extremitats, la manera com les seves cèl·lules s'acoblen, el que en determina la funció (figura 1). D'aquest aspecte, de la gènesi de la forma, els biòlegs en diem *morfogènesi*.

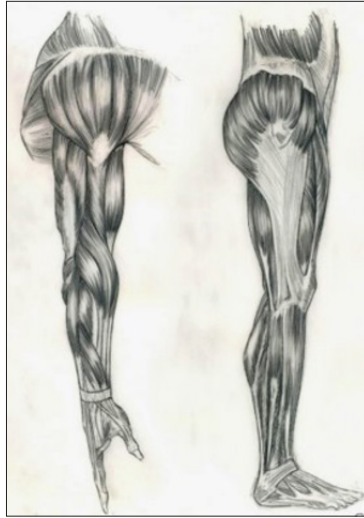


FIGURA 1. La diferència en les extremitats ve determinada no pels tipus de cèl·lules sinó per la manera com aquestes cèl·lules s'acoblen.

La generació dels organismes i de les seves parts amb formes i mides específiques ha estat una vella qüestió per a la biologia, de fet segurament podríem dir que és una qüestió prèvia a la biologia entesa com a tal. La morfogènesi, en general, i l'organogènesi, en particular, són processos complexos que impliquen canvis globals en les poblacions cel·lulars pel que fa a la seva proliferació, migració, diferenciació i forma. Estudis recents han començat a abordar com aquests canvis sincrònics són regulats tant pels programes gènics activats a cada cèl·lula com per l'habilitat de les cèl·lules per a respondre a senyals extracel·lulars. En particular, un aspecte que ha fet possible un canvi determinant en aquesta recerca ha estat poder estudiar aquestes qüestions en el context de l'organisme sencer: poder passar dels tubs d'assaig o dels cultius cel·lulars a l'observació, a l'enregistrament i a la manipulació d'aquests processos *in vivo*, en el mateix context en què ocorren normalment. I per a aquests estudis, *Drosophila* s'ha demostrat una vegada més com un model particularment apropiat.

Avui, el meu objectiu en aquest discurs de presentació serà precisament destacar algunes idees que han sorgit dels nostres estudis, i dels estudis d'altres grups, sobre com a l'embrió de *Drosophila* es comencen a formar les tràquees. Les tràquees constitueixen una xarxa de tubs que distribueixen l'aire a l'interior de l'organisme (figura 2a), la forma dels quals queda prefigurada per les cèl·lules que els produeixen (figura 2b).

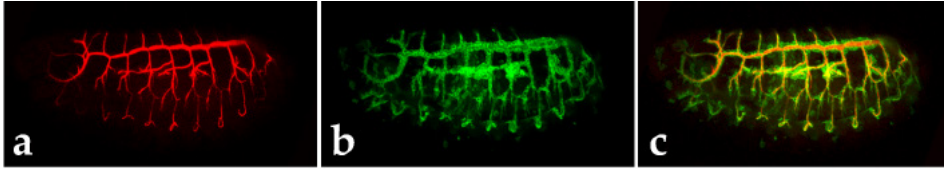


FIGURA 2. Visualització dels tubs traqueals a l'embrió de *Drosophila* (a) i de les cèl·lules que els produeixen (b); superposició de les dues imatges (c).

FONT: Fotografies del nostre laboratori.

No és la meua intenció presentar avui el coneixement que tenim del desenvolupament d'aquest sistema i, per aquesta raó, no entraré a detallar un seguit de referències d'articles nostres o d'altres grups. Més aviat el que intentaré és presentar i discutir algunes nocions triades que penso que poden ser de rellevància general per a la qüestió de la generació de la forma. Perquè aquest és el punt central que perseguim: hi ha unes normes generals entre els éssers vius, uns principis organitzatius que permeten explicar com es generen les formes? La unitat bàsica dels éssers vius ens fa pensar que sí. La constatació que els gens clau en el desenvolupament de *Drosophila* estan conservats en altres organismes, i concretament en els humans, reforça l'assumpció que molts dels mecanismes que operen en la morfogènesi tenen una rellevància general. Aquesta igualtat fonamental entre els processos bàsics en diferents espècies és, de fet, el que justifica l'elecció d'un organisme concret com a sistema model.

Però cal ser conscients que si en altres aspectes de la biologia ja s'han evidenciat els principis generals (per exemple, el paper del DNA i la seva activitat en el procés de l'herència), aquest no és el cas pel que fa a la morfogènesi. De fet, aquest aspecte en fa particularment interessant l'estudi: veure com aquests principis generals van prenent precisament forma —permeteu-me el joc de paraules. Però aquest procés té, com a mínim, dos reptes. Per un costat, el repte de formular principis generals sense caure en la irrellevància de formular obvietats. I per l'altre, el repte de ser capaços de trobar en els casos concrets aquells principis que transcendeixen, precisament, els casos concrets. Deixeu-me posar-ne un exemple. En les lleis de Mendel, tan important com les conclusions a les quals va arribar va ser constatar que no es tractava d'una peculiaritat d'uns certs pèsols, sinó que precisament els pèsols eren només un model que permetia trobar principis generals que transcendien la seva biologia. Bé, després d'aquesta presentació tan plena de cauteles, veiem què podem intentar dir d'aquests principis generals.

## LES INTERFASES COM A GENERADORES DE FORMA

Ben sovint, les formes en els éssers vius es generen a l'aposiició de poblacions cel·lulars amb propietats diferents. Aquesta característica s'exemplifica molt bé en



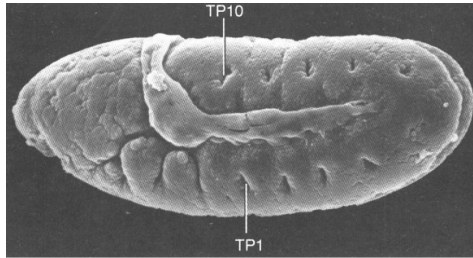


FIGURA 3. En la formació dels solcs traqueals, unes cèl·lules de l'ectoderma a la superfície de l'embrió s'invaginen cap al seu interior mentre que d'altres romanen a la superfície.

FONT: Fotografia del laboratori de Mark Krasnow.

els passos inicials de la morfogènesi de les tràquees, en la formació del que s'anomenen *solcs traqueals*. En aquest procés, unes cèl·lules de l'ectoderma a la superfície de l'embrió s'invaginen cap al seu interior mentre que d'altres romanen a la superfície (figura 3).

Aquesta invaginació és el que permetrà que les tràquees, una estructura interna, mantinguin la connexió amb l'exterior i, per tant, puguin servir per a distribuir l'aire cap a tots els òrgans de l'individu. Doncs bé, en aquest procés d'invaginació és la confrontació entre les cèl·lules que es mouen cap a l'interior i les que romanen a l'exterior el que determina la forma més o menys ovalada de cadascun dels solcs traqueals. I al seu torn, la determinació del límit entre les cèl·lules que s'invaginen i les que no ho fan i, per tant, la determinació de la forma precisa que adquiriran els solcs traqueals s'estableix per l'expressió regulada d'uns determinats gens

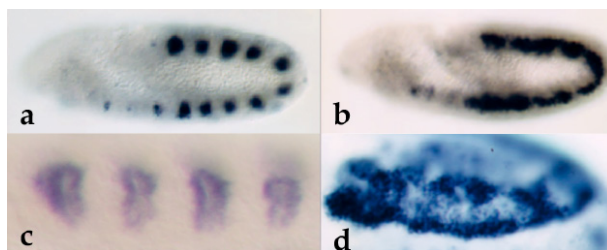


FIGURA 4. L'expressió de determinats gens, limitada a grups discrets de cèl·lules a la superfície de l'embrió (a), s'estén en franges d'un cap a l'altre de l'embrió en combinacions mutants (b). En aquest cas, en lloc de formar-se diferents solcs traqueals de forma ovalada (c) es generen uns solcs traqueals continus i longitudinals (d).

FONT: Fotografies del nostre laboratori.

en uns grups discrets de cèl·lules a la superfície de l'embrió (figura 4a). D'aquesta manera, en combinacions mutants que alteren l'expressió d'aquests gens s'altera precisament la forma d'aquests solcs traqueals. Així, per exemple, si aquests gens determinats, en lloc d'expressar-se en grups discrets de cèl·lules, ho fan en franges d'un cap a l'altre de l'embrió (figura 4b), en lloc de formar-se diferents solcs traqueals de forma ovalada (figura 4c) es generaran uns solcs traqueals continus i longitudinals, de nou d'un cap a l'altre de l'embrió (figura 4d). És a dir, la forma final de la nova estructura que s'està generant és determinada per les interfases entre aquelles cèl·lules que expressen uns determinats gens i aquelles que no ho fan.

Aquest és un cas d'interfase d'expressió gènica, però d'interfases generadores de forma n'hi ha de molts tipus. Poden ser, per exemple, interfases físiques, com ho és la constituïda pel límit entre l'interior i l'exterior en un agregat cel·lular; aquest simple límit s'ha demostrat suficient per a la generació de forma en processos d'autoorganització.

## FORMA PER RESTRICCIÓ

Sovint considerem la generació de la forma un procés que podríem qualificar de tipus positiu, un procés pel qual activament es genera una forma. No obstant això, l'anàlisi de la formació dels òrgans en el context de l'embrió sencer posa de manifest que les formes dels òrgans són, en una part important, el resultat de les restriccions imposades pels teixits o òrgans veïns. En aquest cas, la forma de l'òrgan no és tant el resultat d'un «disseny propi» com el resultat de les restriccions o limitacions imposades pels «disseny aliens». De nou, tornem a l'exemple de les tràquees. Per al desenvolupament de les tràquees, com per al de molts altres òrgans, les cèl·lules han de moure's des del lloc inicial on s'han generat fins al lloc final que ocuparan en l'estructura un cop acabada (figura 5). En el cas de les tràquees, i de nou en molts altres òrgans, el camí que segueixin les cèl·lules en la seva migració determinarà la forma final de l'òrgan.

El procés de migració cel·lular ha estat àmpliament estudiat, entre altres raons, per les conseqüències patològiques que produeix quan s'activa fora de temps o de control: des de processos inflamatoris fins a processos cancerígens. En molts casos, s'ha pogut constatar que les cèl·lules que migren ho fan perquè són capaces de moure's cap a un senyal que les atrau. Ara bé, pel camí les cèl·lules troben molts obstacles representats precisament per la presència d'altres òrgans o teixits. En concret, en el cas de les tràquees, les seves cèl·lules en migrar toparan amb els músculs de cada un dels segments de l'organisme. Aquests músculs no les deixaran passar per qualsevol lloc i es veuran obligades a buscar els passos que els proporcionen els espais que hi ha entre els músculs. D'aquesta manera, la forma final de les tràquees queda determinada per la restricció que els imposen els músculs. Més

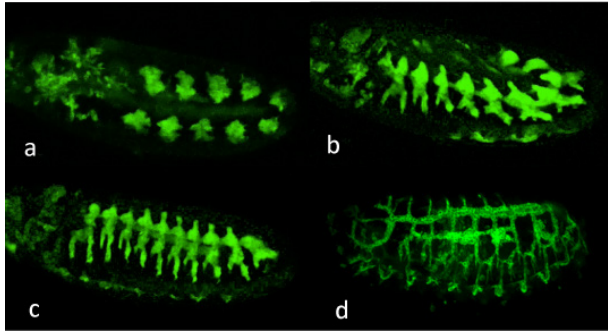


FIGURA 5. Diferents etapes en el moviment de les cèl·lules traqueals, des de la posició inicial fins a la formació de l'estructura final.

FONT: Fotografies del nostre laboratori.

enllà d'aquesta limitació de tipus topològic, altres mecanismes també restringeixen la forma de les tràquees. Per exemple, les branques ganglionars de les tràquees no arribaran a creuar mai el sistema nerviós central. I en aquest cas, com he anunciat, no és per un obstacle topològic sinó perquè el sistema nerviós produeix una molècula que actua com a repel·lent per a les cèl·lules traqueals, d'una manera semblant al que passa en la guia dels axons. Ja siguin, doncs, de tipus topològic o de tipus químic, els òrgans o teixits veïns poden actuar com a restriccions que contribueixen a la definició final de la forma d'un òrgan tot eliminant arranjaments alternatius.

### FORMA PER MODELATGE

Les cèl·lules veïnes no només actuen restringint la forma d'un òrgan; per contra, alguns teixits que envolten els òrgans en formació semblen actuar com a motllos que modelen finament la forma precisa que aquests òrgans acabaran adoptant. D'aquesta manera, diferents branques del sistema traqueal adopten la forma final segons les interaccions que les cèl·lules estableixen amb els diferents tipus de mesoderma (figura 6a) o amb la glia i les neurones properes. En alguns casos, fins i tot ha estat possible posar de manifest alguns dels mecanismes que sustenten aquestes interaccions a escala molecular. Per exemple, la forma de les branques que porten l'oxigen als budells depèn del fet que les cèl·lules traqueals d'aquestes branques expressin la integrina PS1 i de l'expressió complementària de la integrina PS2 a les cèl·lules del mesoderma visceral (figura 6b); així doncs, aquest grup de cèl·lules traqueals pot reconèixer un substrat sobre el qual migrar. Per tant, la forma d'aquesta estructura és generada, com a mínim en part, emmotllant-se en una forma preexistent determinada per un altre grup de cèl·lules.

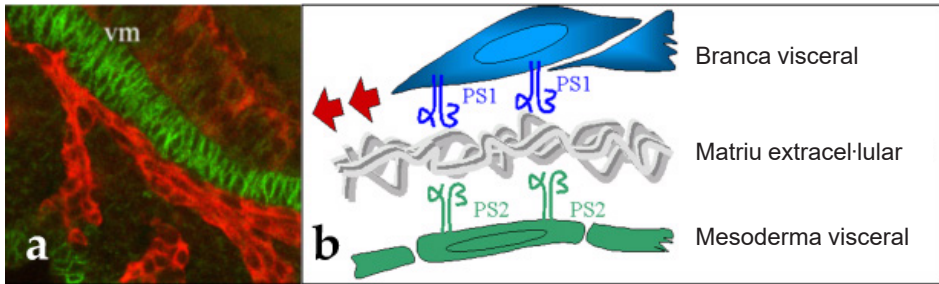


FIGURA 6. Les cèl·lules de les branques traqueals que porten l'oxigen als budells interaccionen amb les cèl·lules del mesoderma visceral (a), interacció que depèn de l'expressió de la integrina PS1 per aquestes cèl·lules traqueals i de la integrina PS2 a les cèl·lules del mesoderma visceral (b).

FONT: Fotografies del nostre laboratori.

## FORCES QUE FORMEN

Tota generació de forma necessita les forces que provoquen els moviments de les cèl·lules i els canvis en la seva morfologia. Com s'originen aquestes forces? Què les provoca? En algun cas comencem a conèixer-ho. He comentat abans que a l'inici de la formació de les tràquees hi ha un procés d'invaginació regulada per l'expressió d'uns determinats gens en uns grups discrets de cèl·lules a la superfície de l'embrió. Doncs bé, l'activitat d'aquests gens ocasiona en aquestes cèl·lules una localització apical de la miosina II, que actua proporcionant a l'actina la força contractil. En aquest cas, doncs, la força que dona forma s'origina i s'exerceix a les mateixes cèl·lules que formaran l'estructura traqueal. Per contra, en altres etapes de la formació de les tràquees, com ara la migració cel·lular, és un senyal extern el que activa el mecanisme generador de la forma. Cal tenir en compte que les diferents branques de les tràquees es formen perquè les cèl·lules migren des de la posició inicial cap als teixits als quals han de portar l'oxigen. I aquesta migració està dirigida perquè precisament des d'aquests teixits se secreta una molècula del tipus factor de creixement que actua com el lligand d'un receptor que activarà la migració de les cèl·lules traqueals que rebin el senyal. També en aquest cas la transducció d'aquest senyal provocarà una reorganització del citoesquelet que generarà les forces que faran que les cèl·lules migren en la direcció cap a la font del senyal. Precisament amb relació a les forces, voldria fer menció d'una certa polèmica o disputa pel que fa a la contribució respectiva de les forces o de la genètica en la morfogènesi. És un cas paradigmàtic de les controvèrsies científiques que sovint es plantegen en blanc o negre, perquè de fet les forces que provoquen els moviments de les cèl·lules i els canvis en la seva morfologia són generades per proteïnes, que, al seu torn, són codificades pels gens. Precisament, doncs, una de les maneres com la genètica regula la morfogènesi és mitjançant el control dels mecanismes generadors de força.

## FORMA PER REGULACIÓ D'ADHESIÓ CEL·LULAR

Si bé la forma del sistema traqueal depèn del fet que les cèl·lules traqueals es desplacin en grups i canviïn de lloc amb relació a les cèl·lules que les envolten, també cal que canviïn la seva respectiva posició entre elles. Per tant, les cèl·lules traqueals comencen a desplaçar-se com a grups i mantenen la seva adhesió durant aquest procés; ara bé, a mesura que es forma el sistema traqueal cèl·lules d'un mateix grup es distribuïran entre les diferents branques traqueals i fins i tot canviaran de posició a l'interior d'una mateixa branca. Aquest és el cas del fenomen conegut com *intercalació*, durant el qual algunes branques comencen tenint un gruix de més d'una cèl·lula i acaben tenint les cèl·lules organitzades en fila índia. D'aquesta manera, les branques passaran de ser un tub al diàmetre del qual contribuiran diverses cèl·lules a un tub al diàmetre del qual contribuirà una sola cèl·lula (figura 7).

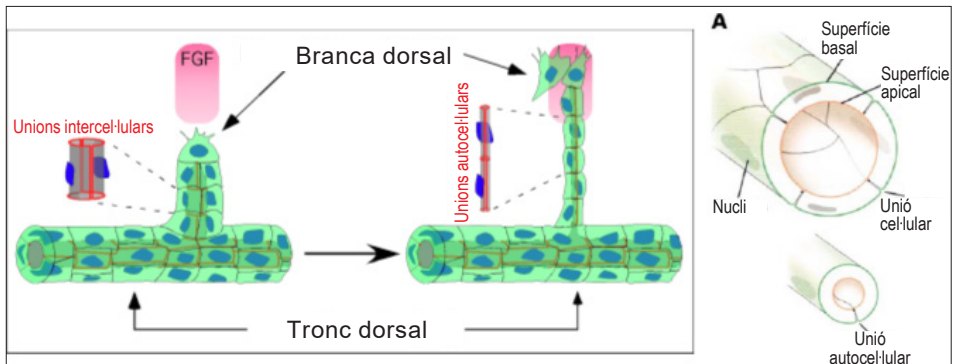


FIGURA 7. Durant la intercalació, el diàmetre d'algunes branques passa de ser constituït per diverses cèl·lules a ser constituït per una sola cèl·lula.

FONT: Fotografies del nostre laboratori.

Tot aquest procés, doncs, requereix una reorganització dinàmica de l'adhesió cel·lular: les cèl·lules han de mantenir l'adhesió entre elles, però també han de desfer algunes de les seves adhesions per a refer-ne d'altres i fins i tot transformar algunes adhesions entre cèl·lules en adhesions entre una mateixa cèl·lula. En aquelles branques on les adhesions cel·lulars siguin més fortes o robustes, on costi més desfer-les i refer-les, no hi haurà intercalació. I segons si hi ha intercalació o no, cada tipus de branca traqueal tindrà una llargària i un gruix o uns altres, és a dir, tindrà la seva forma característica. Encara més, la mateixa integritat de les branques traqueals dependrà de l'equilibri entre l'adhesió de les seves cèl·lules i la força a la qual estan sotmeses durant la migració (figura 8a). Si el balanç és esbiaixat cap a la mi-

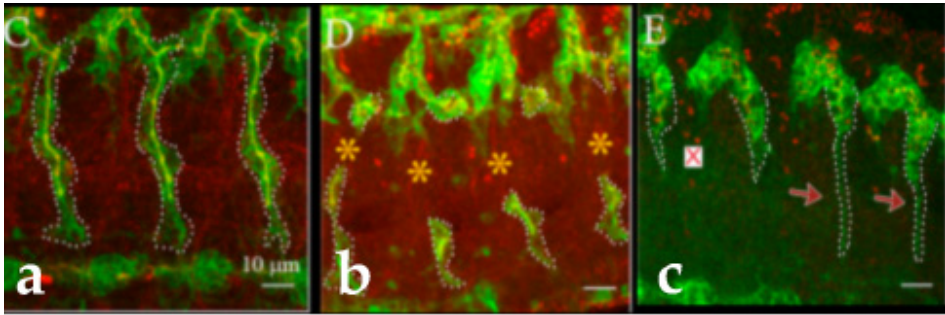


FIGURA 8. La integritat de les branques traqueals depèn de l'equilibri entre l'adhesió de les seves cèl·lules i la força a la qual estan sotmeses durant la migració (a). Si el balanç és esbiaixat cap a la migració, la cèl·lula al capdavant es desprèn del grup i migra en solitari (b). Per contra, si el balanç és esbiaixat cap a l'adhesió, les cèl·lules no migren; de totes maneres, la cèl·lula al capdavant del grup segueix rebent el senyal migratori i respon tot allargant-se en la direcció d'on prové el senyal (c).  
 FONT: Fotografies del nostre laboratori.

gració, l'adhesió no permetrà que la migració sigui col·lectiva i la cèl·lula al capdavant es desprendreà del grup i migrarà en solitari (figura 8b). Per contra, si el balanç és esbiaixat cap a l'adhesió, les cèl·lules no migren; de totes maneres, la cèl·lula al capdavant del grup seguirà rebent el senyal migratori i, malgrat que la forta adhesió del grup no en permetrà la migració, aquesta cèl·lula respondrà tot allargant-se en la direcció d'on prové el senyal (figura 8c).

En aquests casos, hem considerat el grau d'adhesió entre les cèl·lules, però, tot i així, també cal tenir en compte el paper que en la generació de la forma tenen les interaccions entre les cèl·lules i la matriu extracel·lular que elles mateixes secreten. En conjunt, aquests resultats posen de manifest que el control de l'adhesió cel·lular i de la seva transició entre diferents graus de rigidesa o de plasticitat constitueix un mecanisme de la morfogènesi.

## FORMA I MIDA

Sovint pensem en la forma i la mida com a propietats independents. Podem imaginar qualsevol forma i escalar-la tot augmentant-ne o reduint-ne la mida; la forma es mantindrà. I en alguns casos, en morfogènesi, també és així. Hi ha òrgans o estructures amb una certa forma i, com més en proliferen les cèl·lules, més gran es va fent l'òrgan, i manté la forma. Seguint amb aquesta idea, també podem imaginar que una proliferació que no sigui homogènia pot portar a una forma final de l'òrgan diferent de la inicial; en aquest cas, la proliferació seria un mecanisme generador de forma. En canvi, però, en molts casos com els que he descrit de les tràquees, la mida és una propietat estructural de l'organització de cada una

de les seves branques. D'aquesta manera, el control de la mida d'un tub particular no s'imposa a la forma de la branca un cop aquesta forma s'ha establert sinó que és més aviat la conseqüència de l'organització, de si ha sofert intercalació o no i, per tant, de quantes cèl·lules contribueixen al diàmetre del tub de la branca. Encara més, ens trobem amb casos en què no només la forma sinó també la mida semblen ser independents de la proliferació i, per tant, del nombre de cèl·lules que contribueixen a una certa estructura. Fixem-nos, de nou un exemple de les tràquees, en la branca principal d'una larva del tercer estadi de *Drosophila*; la mida i la forma són uniformes d'un cap a l'altre de la larva (figura 9a). Ara bé, mirem-ne l'organització cel·lular; les cèl·lules són poliploides en tots els metàmers, a excepció del segon, en què les cèl·lules es divideixen mitòticament. Per aquest motiu, el segon metàmer té moltes més cèl·lules que els altres metàmers de la branca, però això no n'altera ni la forma ni la mida (figura 9b).

Hi ha, doncs, un mecanisme de control de la mida i de la forma de la branca que és independent del nombre de cèl·lules que contribueixen a cadascun dels seus metàmers. Veiem, per tant, que la relació entre mida i forma abraça totes les possibilitats, des de la més intricada fins a la més independent.

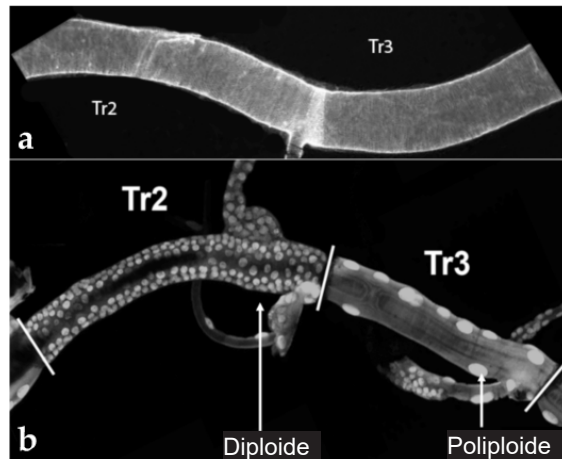


FIGURA 9. La branca principal de les tràquees d'una larva del tercer estadi té una mida i una forma uniformes (a). Ara bé, les cèl·lules són poliploides en tots els metàmers, a excepció del segon, en què les cèl·lules es divideixen mitòticament. Per aquest motiu, el segon metàmer té moltes més cèl·lules que els altres metàmers de la branca, però això no n'altera ni la forma ni la mida (b).

FONT: Fotografies del nostre laboratori.



## ALGUNES CONSIDERACIONS FINALS SOBRE LA MORFOGÈNESI I LA PLASTICITAT CEL·LULAR

La morfogènesi aprofita la gran variabilitat dels tipus cel·lulars. Per a entendre, per a conèixer els éssers vius, ens cal definir arquetips i categories. També pel que fa a la gran complexitat i varietat de les cèl·lules. És clar, doncs, que els arquetips, les categories, són útils, molt útils, fins i tot imprescindibles, sempre que no n'esdevinguem presoners. Un cop la generalització i/o la simplificació ens han dut fins a les categories i els arquetips, hem de recordar que categories i arquetips corresponen al domini de la conceptualització i no al domini de la vida. De fet, molt poques vegades les cèl·lules s'adeqüen a les definicions dels seus arquetips. Més encara, la gran majoria de les cèl·lules corresponen al que anomenem *estadis intermedis*. Però aquests estats no són excepcions o imperfeccions que cal que forcem per a encaixar-les en les nostres categories preestablertes. Aquesta diversitat de peces és un dels elements que contribueix a la varietat d'estructures i de les seves formes. Però, a més a més, la morfogènesi també aprofita la gran plasticitat de les cèl·lules. Hem assenyalat més amunt que, en el procés de la morfogènesi de les tràquees, cèl·lules que originalment són estàtiques adquireixen la capacitat de migrar i que aquesta capacitat de migrar i les diferents maneres de fer-ho acaben sent responsables, en bona part, de la forma final de les tràquees. Doncs bé, aquest canvi en les característiques de les cèl·lules (en aquest cas, d'una situació estàtica a una situació mòbil) també és una propietat fonamental per a poder generar la varietat de les seves formes. En la morfogènesi, no es tracta de construir una estructura amb unes peces prefixades, sinó precisament d'aprofitar la plasticitat de les peces que en formen part per a canviar-les i generar-ne així l'estructura i la forma. Aquest element no és només fonamental per a explicar la morfogènesi, sinó per a explicar-ne l'evolució; les innovacions morfogenètiques en l'evolució no acostumen a generar-se de nou, sinó a partir de formes prèviament ja existents (en la línia de la famosa comparació de François Jacob entre evolució i bricolatge).

Deia en començar, i enllaço aquí amb aquest darrer punt dels arquetips i de les categories, que ens trobem en un moment en l'estudi de la morfogènesi en què podem començar a entreveure uns principis generals que ens permetran entendre i conèixer aquest antic i vell enigma de la biologia, la morfogènesi. En un moment en què ja és una realitat el nou camp de la bioenginyeria de teixits i de la generació d'*organoids* artificials aprofitant la capacitat d'autoorganització cel·lular, aquestes qüestions adquireixen un interès renovat. I, en aquest aspecte, per a la generació de formes biològiques de manera artificial, serà més convenient reproduir els processos que tenen lloc de manera natural o més aviat redissenyar processos nous tenint en compte els principis que puguem anar posant en relleu? Com sempre, a mesura que anem entenent vells i antics enigmes ens trobarem amb nous interrogants. Però ja sabem que precisament es tracta d'això...





